

**Східноєвропейський національний університет  
імені Лесі Українки**

**Біологічний факультет**

*Кафедра ботаніки  
Кафедра лісового та садово-паркового господарства*

**Оксана Фіщук**

**Валентина Андрєєва**

**ГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ РОСЛИН**

**КУРС ЛЕКЦІЙ**

**Луцьк  
2017**

УДК 575(072)  
ББК 28.58я73-9  
Ф 68

*Рекомендовано до друку науково-методичною радою Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (протокол № від лютого 2017 року).*

**Рецензенти:**

**Сухомлін К.Б.** – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки;

**Бортнік А.М.** – кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник Поліської дослідної станції ННЦ «Інститут ґрунтознавства та агрохімії імені О. Н. Соколовського»

Фіщук О.С., Андреєва В.В.

**Ф 68** Генетика і селекція рослин: курс лекцій / Оксана Сергіївна Фіщук, Валентина Вікторівна Андреєва. – Луцьк, 2017. – 174 с.

У курсі лекцій подано теоретичні основи, результати досліджень і основні розділи генетики і селекції рослин, а також використання сучасних методів, таких як гібридизація, поліплоїдія, мутагенез, мікроклонування та ін. в селекції основних сільськогосподарських рослин.

Рекомендовано студентам 5 курсу біологічного факультету денної форми навчання напряму підготовки 091 Біологія, та студентам 6 курсу заочної форми навчання напряму підготовки 091 Біологія та 014 Середня освіта (Біологія), а також 2 курсу спеціальності 206 Садово-паркове господарство

УДК 575(072)  
ББК 28.58я73-9  
© Фіщук О.С., Андреєва В. В., 2017  
© Східноєвропейський національний  
Університет імені Лесі Українки

## Зміст

Вступ .....	4
Тема 1. Предмет генетики і селекції рослин. Завдання і методи селекції сільськогосподарських культур .....	5
Тема 2. Основні напрями селекції польових культур .....	17
Тема 3. Використання біотехнологічних методів у селекції рослин .....	28
Тема 4. Вчення про сорт і вихідний матеріал для селекції рослин .....	34
Тема 5. Аналітична селекція та поняття про адаптивну селекцію .....	45
Тема 6. Роль внутрішньовидової гібридизації в селекційному процесі .....	56
Тема 7. Застосування методу віддаленої гібридизації в селекції рослин .....	71
Тема 8. Експериментальний мутагенез у селекції рослин .....	84
Тема 9. Поліплоїдія, анеуплоїдія, гаплоїдія в селекції рослин .....	95
Тема 10. Використання явищ інцухту та гетерозису в селекції рослин .....	112
Тема 11. Роль добору в селекції рослин .....	132
Тема 12. Методи оцінювання селекційного матеріалу .....	146
Тема 13. Технологія селекційного процесу .....	159
Список використаної літератури .....	

## ВСТУП

Закономірності спадковості і мінливості рослин, які вивчає генетика, а також дослідження їх індивідуального розвитку, клітинної біотехнології, культури тканин та органів, генетичної інженерії складають основу селекційної роботи з виведення нових і удосконалення наявних форм, гібридів та сортів рослин. Генетика і селекція рослинних організмів є важливою складовою багатьох інших дисциплін біологічного спрямування, які в даний час викладаються у вищих навчальних закладах.

Селекція – це напрямок наукової та практичної діяльності з метою підвищення урожайності та продуктивності сільськогосподарських рослин. Сучасна селекція вже перетворилася в складну науку, яка використовує багато сучасних методів, таких як гібридизація, поліплоїдія, індукування та використання мутацій, мікроклонування та ін.

Засвоєння курсу генетики і селекції рослин дозволить майбутнім фахівцям досягати відчутних успіхів, швидше вирішувати актуальні питання підвищення продуктивності рослин, поліпшувати їхню якість, стійкість, довговічність.

## Тема 1. Предмет генетики і селекції рослин. Завдання і методи селекції сільськогосподарських культур.

### 1.1. Розвиток і становлення селекції як науки

Еволюція рослинного світу почалася за мільйони років до появи на Землі людини. Сама людина як об'єкт еволюції живої природи з'явилася в період поширення на Землі квіткових рослин, які забезпечили її їжею, одягом, житлом тощо.

Важливим етапом в історії людства, а також у розвитку рослинного світу стало зародження землеробства майже 20 тис. років тому. За цей час людина своєю діяльністю, особливо за допомогою селекції, значно змінила рослинний світ.

**Селекція** (від лат. *selectio* – добір ) – це теорія і практика створення нових та поліпшення існуючих сортів рослин, найбільш пристосованих для задоволення потреб людини. За визначенням М.І. Вавилова, селекція рослин, по суті, є еволюцією, що спрямовується волею людини.

Як наука, мистецтво і галузь сільськогосподарського виробництва селекція пройшла значний шлях розвитку і становлення.

**Примітивна селекція і початок розвитку землеробства.** Усі культурні рослини утворились у результаті природного добору і багатовікової творчої трудової діяльності людини. Людина змінювала і поліпшувала культивовані нею рослини, створювала нові види й сорти. З часів виникнення землеробства численні сільськогосподарські рослини так змінені людиною, що в них буває важко виявити ознаки подібності з їхніми дикими предками.

Селекція – одне з найбільш ранніх досягнень людства. Вона бере свій початок з глибокої давнини, з часів введення в культуру рослин і одомашнювання тварин. Майже всі сучасні рослинні культури є прямим результатом діяльності людини в епоху примітивного сільського господарства. Значних успіхів у поліпшенні окремих видів рослин (цукрові буряки, соняшник, деякі види кормових культур) було досягнуто недавно. Дикі форми, які дали початок культурним рослинам, відрізняються від таких рослин не тільки врожайністю, а й іншими властивостями (ламкий колос, дрібні плоди і насіння тощо). Вони менш вибагливі до кліматичних і ґрунтових умов, часто стійкіші до хвороб і шкідників, ніж культурні рослини.

Походження перших культурних рослин пов'язане з осілим способом життя людини, коли вона вперше примітивним знаряддям розпушила ділянку землі й висіяла в ґрунт насіння диких рослин.

На пізніших стадіях первісно-матеріальної культури з появою техніки і знарядь праці інтенсивніше відбувалося окультурювання рослин із застосуванням несвідомого добору і розмноження кращих екземплярів корисних рослин. Уже тоді відбиралися рослини з більшими плодами і насінням, кращими смаковими властивостями. Часто об'єктом відбору були рослини з ознаками, зміненими внаслідок дії природних чинників, у тому числі спонтанної гібридизації і мутацій.

Порівняння сучасних сортів із спорідненими дикими формами, які досі існують у природі, виявляє зміни в конституції культурних рослин як наслідок втручання людини. Сотні й тисячі років існують деякі сорти і види в культурі, відібрані колись невідомими селекціонерами.

Упродовж тисячоліть примітивна селекція дала хороші результати і сприяла створенню цінних форм культурних рослин, які дуже важко поліпшити, навіть застосовуючи сучасні методи селекції. Так, М.І. Вавилов (1927) наводить приклади вирощування в Перу сортів кукурудзи, об'єднаних в групу «Куско», з великими зернами, що в 3 – 4 рази більші за відомі нині форми, сорти тонковолокнистого бавовнику Акала, Бігбол, Дюранго, що йдуть від цивілізації Майя, а в Алжирі – цибулі з масою цибулини до 2 кг, середньоазіатської дині по 30 – 70 кг. Сортів з такими розмірами плодів досі не вдалося вивести жодному селекціонеру.

На ранньому етапі розвитку землеробства поліпшення рослин відбувалося повільно, успіхи часто були випадковими. Добір проводився інтуїтивно. Людина помітила, що вищу продуктивність дає потомство від добре розвинених рослин, а тому відбирала з них плоди й насіння для наступного висівання. Насіння відбиралося відповідно до типу землеробства і господарства. Наприклад, кочові племена, висіявши яру пшеницю або бавовник, відкочовували на все літо зі стадами на гірські пасовища і поверталися вже на збирання врожаю. Очевидно, при такому типі господарства пшениця відбиралася на стійкість до обсипання зерна, вилягання, а бавовник – на нерозтріскуваність коробочок при дозріванні. У такий спосіб согди (предки сучасних таджиків) відібрали в природі і ввели в культуру форми абрикосів, плоди яких містили до 70 % цукру і при висиханні на дереві не обпадали з гілок.

Поступово знання про рослини нагромаджувалися і добір ставав більш спрямованим і усвідомленим. Перші досягнення в поліпшенні культурних рослин пов'язані з напівсвідомим прагненням стародавніх землеробів використовувати для висівання краще насіння, щоб мати більший урожай. При цьому набутий позитивний досвід передавався з покоління в покоління у формі релігійних заповідей і звичаїв.

У результаті численних експедицій на континенти планети М.І. Вавилов виявив такий зв'язок: чим вищий рівень технічної цивілізації, тим більше відселектовані її культурні рослини.

Китайські овочі, соя, а також багато польових культур країн Середземномор'я, де розвивалися сильні цивілізації Старого світу, характеризуються високою якістю, крупністю плодів і насіння, що наочно відображує результати копіткої багатовікової селекції.

З розвитком культури землеробства накопичуються досвід і знання про поширення кращих форм рослин, які більшою мірою задовольняли потреби людини. Так, уже в творах Колумелли, Ва-рона, Вергілія, Теофраста можна знайти відомості про значення відбору суцвіття у культивованих злаків і про те, як потрібно проводити відбір.

Завдяки накопиченому впродовж віків досвіду людина починає свідомо і систематично відбирати рослини, плоди, насіння з ціннішими властивостями.

**Народна селекція.** Після перших кроків до свідомого вирощування і розмножування кращих рослин переважно за допомогою свідомого добору було відкрито шлях для широкої емпіричної селекції, яка значною мірою сприяла подальшому розвитку землеробства. На цьому етапі селекція існувала як вид мистецтва, успіхи в якому залежали від досвіду, художнього смаку, інтуїції та зацікавленості справою. Великих успіхів було досягнуто в селекції декоративних рослин, особливо в садах і парках титулованої знаті.

Штучний добір набував масового характеру в багатьох країнах. Хоча селекційна робота ще не мала наукової теорії, проте, апробована часом формування культурних рослин, зумовила створення надзвичайних її форм. У Японії на острові Сакураджіма невідомими методами селекції було створено редьку з коренеплодом масою до 17 кг. Із вихідних форм капусти, що мали лише деякі культурні ознаки, виведено кольрабі і цвітну капусту. До наших часів дійшла величезна різноманітність троянд, жоржин, хризантем, гладіолусів, що наочно свідчить про народну селекцію як мистецтво.

Народною селекцією, яка охоплює багатовіковий період, створено цінні форми сільськогосподарських культур переважно під впливом спільної дії природного та простих способів штучного добору. Деякі з цих форм з часом перетворилися на місцеві сорти і мали важливе значення для розвитку сільського господарства. Так, народна селекція в Росії створила неперевершені за зимостійкістю та якістю місцеві сорти пермських конюшин, льону-довгунцю, виведені псковськими і смоленськими селянами.

Багато вітчизняних місцевих сортів вивозилося в інші країни й використовувалося там як вихідний матеріал. Відомі американські сорти ярої пшениці Маркіз, Гарнет, Кітченер та ін. було виведено з використанням місцевих сортів, вивезених із Росії.

**Промислова селекція.** З розвитком капіталізму, а отже, і промисловості, появою нових ринків збуту збільшувалося виробництво сільськогосподарської продукції. Примітивні знаряддя сільськогосподарського виробництва було замінено досконалішими. Зріс інтерес до пошуку продуктивніших сортів сільськогосподарських рослин, поширилася їх інтродукція. Насіння кращих сортів і форм стало товаром і прибутковою статтею капіталістичного господарства. Виникли товариства, насінницькі фірми, які почали виводити і випробовувати сорти, розмножувати їх, реалізовувати насіння.

У 1727 р. поблизу Парижа створено знамениту насінницьку фірму «Вільморен», яка досі функціонує і є основним постачальником сортового насіння у Франції. Селекціонери цієї фірми вели пошук ефективних методів поліпшення культурних рослин. У середині XIX ст. Л. Вільморен започаткував використання індивідуального добору з оцінюванням відібраних родоначальних форм за якістю їх потомства (маса коренеплоду і цукристість) у цукрових буряків. Проводячи багаторазовий індивідуальний добір, Л. Вільморен підвищив вміст цукру в коренеплодах з 10 до 15 %. Цукристість коренеплодів збільшувалася кожні 10 років на 1 %. Також у XIX ст. А. Вільморен почав використовувати гібридизацію для виведення сортів озимої пшениці.

Пізніше в Німеччині засновано фірму «Кляйнванцлебен», селекціонери якої одними з перших після Л. Вільморена почали широко застосовувати індивідуально-родинний добір для цукрових буряків і механізували процес аналізу на вміст цукру в коренеплодах, аналізуючи по кілька мільйонів коренеплодів за рік.

У другій половині XIX ст. у Свальофі (Швеція) створено шведське товариство з насінництва, яке почало виводити нові сорти і розмножувати насіння пшениці, ячменю, вівса, бобових і кормових культур. Згодом це товариство перетворилося на всесвітньо відомий науково-методичний центр країни. Селекціонери Свальофської станції крім великої практичної роботи приділяли значну увагу розробленню принципів методики і техніки селекції. Тут з 1891 р. широко застосовували розроблений Я. Нільсоном метод індивідуального добору вівса і пшениці. Пізніше почали використовувати оригінальний метод популяцій, запропонований у 1908 р. Н.Г. Нільсоном-Еле.

XIX ст. було створено тисячі насінницьких фірм у Німеччині, Англії, США та інших країнах. Селекційна робота стала прибутковою, одним із об'єктів торгових підприємств, почала зароджуватися промислова селекція.

Селекція перетворилася на засіб виробництва, впливаючи на підвищення ефективності сільськогосподарського виробництва впровадженням нових сортів і розмноженням сортового насіння. Зі збільшенням обсягів роботи селекційних і насінницьких підприємств розвинулася техніка для механізації селекційних процесів. Починався період конструювання приладів, машин, спеціальних сівалок, молотарок, віялок, сортувальних машин. Усе це підвищило ефективність селекційної роботи. Проте елементи мистецтва продовжували відігравати важливу роль у результатах селекції. Це можна сказати і про сучасну селекцію.

Селекційне мистецтво є формою збагачення світу прекрасним у живому його втіленні. Якщо певні види мистецтва впливають лише на окремі органи чуття, насамперед зір і слух, то селекцію відрізняє надзвичайна єдність дії на всі органи чуття – зір, слух, дотик, смак і нюх. На відміну від предметів інших видів мистецтва витвір селекціонера здатний до саморозмноження і розселення, що зумовлює його доступність і масовість. Селекціонер – це художник, скульптор, композитор, втілений в одній особі.

Селекціонери-практики, створюючи нові сорти, роблять визначні наукові відкриття: «Із селекційної практики зароджується теорія селекції, і водночас теорія розширює практику селекції. Така діалектика знання нерозривно пов'язана з виробництвом. Взаємопроникнення і єдність теорії і практики наочно підтверджуються історією селекції як мистецтва, як науки і як особливої галузі сільськогосподарського виробництва».

**Становлення селекції як науки.** Поліпшення культурних рослин ґрунтувалося на природному і штучному доборі. Так, задовго до нашої ери араби практикували штучне запилення фінікових пальм, що вказує на їх знання про існування статі у рослин, про можливість гібридизації. Проте відсутність теоретичної основи тривалий час затримувала використання гібридизації, тому вона залишалася на рівні випадкових пошуків і знахідок.

Перші справді наукові дослідження з гібридизації провів почесний член Петербурзької академії наук Й. Г. Кельрейтер у 60-х роках XVIII ст. Він створив гібриди більш ніж між 50 видами, які належали до більш як 10 родів: *Nicotiana*, *Hibiscus*, *Datura*, *Mirabilis* тощо. Порівнюючи гібриди з батьківськими формами, виведені від прямих схрещувань (*N. rustica* × *N. paniculata*), Й.Г. Кельрейтер проводив і реципрокні (*N. paniculata* × *N. rustica*) схрещування. Він спостерігав розщеплення гібридів у другому поколінні, але на той час пояснити цього явища не міг.

Важливу роль в історії вивчення явищ спадковості відіграли праці О. Сажре з гібридизації гарбузових, Т. Е. Найта – з поліпшення плодкових дерев і гібридизації різних рас гороху, Ш. Нодена – з гібридизації різновидів і видів овочевих, садових і декоративних рослин.

За результатами наукових праць Ш. Ноден по праву може вважатися не тільки найвизначнішим попередником Г. Менделя, а й частково претендувати на честь відкриття основних закономірностей спадковості.

У розроблення методології селекційного процесу вагомий внесок зробили П. Ширеф (Шотландія), Ля Кутер і Ф. Галлет (Англія). На початку XIX ст. вони успішно застосовували в селекції пшениці одно- та багаторазовий індивідуальний добір і створили нові сорти.

У другій половині XIX ст. широко застосовували гібридизацію географічно віддалених форм пшениці канадські селекціонери В. і Ч. Саундерс (батько і син) та італійський селекціонер Н. Страм-пеллі.

Розробленню прикладних питань селекції сприяв американський селекціонер Л. Бербанк. Використовуючи метод гібридизації, одно- і багаторазовий добір, він створив унікальні сорти плодкових, овочевих і декоративних культур. Відбираючи по одній рослині з десятків тисяч вихідних рослин, Л. Бербанк довів жорсткість штучного добору майже до рівня жорсткості дії природного добору.

З другої половини XIX ст. розвиток селекції ґрунтується на наукових даних. У багатьох країнах використовують удосконалені методи добору й оцінювання, штучні схрещування з метою виведення гібридів і сортів.

Отже, елементи селекції як науки трапляються вже в наукових працях XVIII – XIX ст. Дослідження і практична селекція цього періоду підготували основу для виникнення наукової селекції та експериментальної генетики.

Ґрунтуючись на аналізі практичних досягнень у поліпшенні порід тварин і сортів рослин, наукових праць своїх сучасників і власних дослідів, Ч. Дарвін сформулював вчення про природний добір і його роль в еволюції.

Сформульоване в 1859 р. Ч. Дарвіном еволюційне вчення відіграло визначну роль у становленні селекції як науки. Теорія Дарвіна вказувала на значні можливості щодо змін типу рослин у потрібному напрямі методом безперервного добору. Ч. Дарвін показував можливість необмеженого впливу розуму і волі людини на мінливість рослин і тварин. Для наукової селекції еволюційне вчення Ч. Дарвіна стало першоосновою. Після Ч. Дарвіна найсильнішим поштовхом до експериментальних досліджень спадковості і мінливості у XIX ст. стали праці Г. Менделя. Він пояснював закономірності домінування і розщеплення. Вирішальне значення для формування наукової селекції мало повторне відкриття в 1900 р. (Г. де Фрізом, К.Е. Корренсом і Е. Чермаком) законів спадковості, сформульованих Г. Менделем ще в 1865 р.

Відкриття законів Менделя вплинуло на науковий розвиток селекції самозапилюючих культур, насамперед через учення про чисті лінії.



На основі вчення Г. Менделя датський вчений В.Л. Йогансен у 1903 р. сформулював поняття про чисті лінії. Ґрунтуючись на багаторічних дослідженнях чистих ліній самозапильних культур, він у 1909 р. ввів основні поняття генетики: *ген*, *генотип* і *фенотип*. Терміном «ген» В.Л. Йогансен запропонував назвати спадковий чинник, який міститься в статевій клітині і самостійно успадковується. Термін «генотип» впливає з поняття «ген»: це сукупність усіх спадкових задатків, які визначають розвиток конкретного організму. Під фенотипом В. Йогансен розумів не просту суму доступних спостереженню або аналізу індивідуальних ознак особини, а вираження досить складної взаємодії генотипу і умов середовища. Вчення В.Л. Йогансена про чисті лінії, яке внесло переворот в уявлення про процеси в доборі, піддавалося численним і багаторічним перевіркам.

Експериментальні дослідження спадковості і мінливості, вчення про чисті лінії, мутаційна теорія, хромосомна теорія спадковості дають початок новій науці – генетиці, а для селекції – теорію свідомого керування спадковістю організмів. З розвитком генетики селекція здобула наукову основу, що забезпечило значне прискорення процесу вдосконалення культурних рослин.

Вцілому селекція як наука формується в ХХ ст., коли створюються селекційні станції, організуються курси з вивчення селекції при навчальних закладах, видаються спеціальні наукові журнали.

Суть селекції як науки чітко сформулював М. І. Вавилов (1935), який зазначав, що селекція як наукова дисципліна характеризується високим ступенем комплексності: вона запозичує від загальних дисциплін методи і закони про рослини і тварини, деталізуючи їх відповідно до її завдань, до сорту включно. Вчений вважав, що ґрунтуючись на основних дисциплінах, селекція розробляє свої методи, розкриває закономірності, згідно з якими й відбувається формотворчий процес, який зумовлює створення сорту. Отже, селекція при тісному зв'язку із загальнобіологічними науками має власну теоретичну основу. Вона тісно пов'язана з генетикою, ботанікою, цитологією, біохімією, фізіологією рослин, фітопатологією, ентомологією, екологією, рослинництвом, технологією переробки продуктів рослинництва тощо. Проте, використовуючи методи генетики та інших наук, селекція виробляє свої способи та методи і виступає як самостійна наукова дисципліна.

Вона поширює свій вплив на три сфери діяльності:

- Е вводить у культуру дикі види і форми (інтродукція, акліматизація);
- Е збагачує спадковість існуючих сортів, передаючи ознаки і властивості від інших диких видів (міжвидова гібридизація);
- Е поліпшує культурні форми за рахунок їхніх власних можливостей (внутрішньовидова гібридизація).

Таким чином, селекція реалізовує можливості, які є нереальними для природної еволюції. Якщо інші дисципліни вивчають способи впливу на умови вирощування рослин, то селекція розробляє способи впливу на самі рослини, щоб змінити в потрібному напрямку їх спадковість.

За короткий історичний період (менш як 100 років) наукова селекція досягла значних успіхів.

## **1.2. Економічна ефективність селекції, перетворення її на безпосередній засіб виробництва**

Сільське господарство є унікальним видом людської діяльності, який можна розглядати одночасно як ремесло і як науку управління ростом і розвитком рослин для потреб людини.

Головною метою сільськогосподарської діяльності завжди залишається зростання виробництва продукції, яке нині досягло 5 млрд т за рік. Прогнозується, що до 2025 р. кількість населення на земній кулі досягне 8,3 млрд чол. Щоб забезпечити потреби людства, необхідно підвищити середню світову врожайність зернових культур майже на 50 % і значно збільшити ефективність сільськогосподарського виробництва. Цього можна

досягти тільки завдяки науково-технічному прогресу. Тому в ХХІ ст. має бути друга «зелена революція», що дасть змогу забезпечити людство продуктами харчування. Селекція сільськогосподарських культур – один із головних засобів прогресу в сучасному рослинництві.

Високу економічну ефективність селекції підтвердила сільськогосподарська практика. Спеціальними дослідженнями, які проведено в країнах Західної Європи, доведено, що внесок селекції в досягнутий за останні 25 років приріст урожайності становить, %: 59 – по озимій, 20 – по ярій пшениці, 58 – по ярому і 32 – по озимому ячменю, 80 – по кукурудзі на зерно, від 19 до 57 – по картоплі. Англії приріст урожайності озимої пшениці за останні 35 років становив 25,5 ц/га. Внесок селекції в цей приріст – 63 %.

Аналогічні досліді, проведені Селекційно-генетичним інститутом УААН (Одеса), показали, що за всіх однакових умов вирощування нові сорти озимої пшениці перевищують старі (введені 30 – 40 років тому) на 18 – 22 ц/га.

Головне завдання селекції на сучасному етапі – створення сортів з високим генетично детермінованим потенціалом продуктивності, стабільною стійкістю до хвороб, шкідників, дії несприятливих чинників середовища. Успішне вирішення цього завдання пов'язане з постійним удосконаленням селекційного процесу, його інтенсифікацією.

Інтенсифікація селекційної роботи останніми роками дала можливість значно підвищити продуктивність праці селекціонера, скоротити терміни виведення нових сортів. Проте цей процес зумовив зростання витрат коштів та матеріальних ресурсів за рахунок механізації, сучасного устаткування і приладів, фітотронів та інших культивацийних споруд. Тому пошук шляхів підвищення віддачі потенціалу ресурсів селекції має важливе значення в підвищенні її економічної ефективності.

Економічна ефективність селекційної роботи виявляється не тільки у виведенні поліпшеного сорту, який здатний давати вищий урожай за однакових витрат вирощування порівняно з раніше зареєстрованим сортом, а й у термінах його створення й освоєння виробництвом.

На створення нових сортів потрібна величезна кількість інтелектуальної праці та матеріальних витрат. За даними компанії Asgrow Seed (США), на виведення нового сорту в середньому витрачається 11,1 року без обліку часу на оцінювання, сортовипробування, маркетинг тощо. Витрати на створення сорту пшениці становлять 1,5 – 2,5 млн доларів, а цукрових буряків – 4 млн доларів.

Підвищення ефективності селекції пов'язане з розв'язанням комплексу завдань. Проте головною науковою проблемою прогресу селекції є інтенсивний розвиток теоретичної і методичної основи цієї науки і насамперед генетики.

**Вплив генетики на розвиток наукової селекції.** Сучасна селекція як наука ґрунтується на величезному теоретичному та експериментальному досвіді, накопиченому за попередні десятиріччя.

Планомірна селекційна робота потребує сильної селекційної теорії. Теоретичною основою селекції є генетика. Саме вона розкриває шляхи ефективного практичного і методологічного керування спадковістю організмів. Розвиток молекулярної біології й генетики, біохімії і фізіології відкриває нові перспективи для селекції. Вивчення генетики популяцій, пов'язане з розробленням генетичної теорії добору, привело до значних успіхів у селекції самозапильних культур.

Розкриття генетикою явища дискретного і зчепленого успадкування ознак, генетичної рекомбінації стало основою для розроблення теорії гібридизації – основного методу створення вихідного матеріалу.

Віддалена гібридизація, особливо схрещування представників культурних і дикорослих видів, дає можливість не тільки поліпшувати існуючі, а й створювати нові сільськогосподарські культури.

Вивчення генетичного явища гетерозису зумовило розроблення методів практичного одержання гетерозисних гібридів.

Відкриття генетики цитоплазматичної чоловічої стерильності й відновлення фертильності мало важливе значення для практичного використання генетично регульованого гетерозису в рослин. Використання явища цитоплазматичної чоловічої стерильності в селекції значно підвищило ефективність селекційної роботи і докорінно змінило методи насінництва деяких культур. Нині в сільськогосподарському виробництві використовують гетерозисні гібриди кукурудзи, соняшнику, сорго, цукрових буряків, овочевих та інших культур.

Важливе значення для практичної селекції має використання генетичного методу зміни спадковості кратним збільшенням кількості хромосом у клітині рослинного організму. На основі методу експериментальної поліплоїдії створено високопродуктивні сорти цукрових буряків, жита, гречки, різних видів конюшини, лаванди, турнепсу, багатьох декоративних культур. Цей метод використовують при міжвидовій гібридизації картоплі для створення стійких до хвороб сортів.

Ціла епоха розвитку генетики пов'язана з ученням про мутації. З відкриттям можливостей штучного спричинення мутацій, що вперше показано в досліджах Г. А. Надсона і Г. С. Філіпова в 1925 р., у селекціонерів з'явився новий метод одержання вихідного матеріалу.

Визначені в генетичних досліджах хімічні й фізичні мутагени надійно увійшли в практику мутаційної селекції, що відкрило для неї значні перспективи.

Останніми десятиріччями значно поширені біотехнологічні дослідження, під час яких використовують методи генетичної інженерії для створення модифікованих сортів, стійких до гербіцидів, комах, вірусів, грибних та бактеріальних хвороб. Крім того, ці методи застосовують також для підвищення стійкості рослин до абіотичних чинників та регуляції строків їх дозрівання. Механізм створення трансгенних рослин-організмів дуже складний і полягає у відщепленні потрібних генів із чужої ДНК і вбудовуванні їх у молекулу ДНК певної рослини. За допомогою транс-генних методів, які розроблені практично для всіх корисних організмів, можна змінювати генотип у бажаному напрямку для вирішення різних завдань.

Нині вже отримані і проходять виробничі випробування транс-генні рослини, стійкі до гербіцидів, у таких культур, як кукурудза, соя, льон, бавовник, картопля.

Створено генетично модифіковані сорти картоплі, стійкі до колорадського жука, в геном яких було вмонтовано ген з бактерії *Bacillus thuringiensis*, що продукує отруйний білок для комах. Швидкості впровадження трансгенних сортів є безпрецедентними і найвищими порівняно з впровадженням будь-яких інших сільськогосподарських технологій. Трансгенні сорти висіваються у 12 країнах на 40 млн га і будуть поширюватись, оскільки вони мають значні переваги для здійснення нової «зеленої революції». Головне – це дотримання правил біобезпеки під час їх поширення.

### **1.3. Розвиток і досягнення селекції в Україні**

Упродовж багатьох століть методом поліпшення культивованих рослин була народна селекція, що створила багато знаменитих місцевих сортів, які стали вихідним матеріалом для розвитку наукової селекції.

Початок селекційно-насінницької роботи в Україні припадає на 80-ті роки XIX ст. У 1884 р. було засновано Полтавське дослідне поле, де Ю.А. Зайкевич розпочав вивчення сортового складу і селекцію пшениці, люцерни, цукрових буряків.

Становлення селекції в Україні наприкінці XIX – на початку XX ст. тісно пов'язане з розвитком цукрової промисловості. При цукрових заводах організовувалися селекційні заклади, що займалися селекцією цукрових буряків. Їх створювали, щоб звільнитися від іноземної залежності у забезпеченні посівів цієї культури сортовим насінням. Основні площі належали сортам фірм Вільморена (Франція), Кляйнванцлебена і Кнауера (Німеччина) та деяких українських. Це були популяції, створені і підтримувані переважно

методом масового добору кращих коренеплодів. Перед селекціонерами стояло завдання підвищити не тільки урожайність коренеплодів, а й вміст цукру в них удосконаленням методів селекції.

У 1886 р. створюється Немерчанська (Вінницька) селекційна станція. Досягнення в селекції сільськогосподарських культур на цій станції пов'язане з ім'ям Е.Ю. Заленського. Він запровадив у селекції цукрових буряків метод індивідуального добору з оцінюванням потомства за різних агроекологічних умов. Важливе значення мали його дослідження для розроблення єдиної методики колективного сортовипробування і введення стандартів при випробуванні селекційних номерів. У результаті селекційної роботи вміст цукру в коренеплодах збільшився з 13,5 % у 1886 р. до 15,7 % у 1903 р. і до 18,1 % у 1913 р. За 27 років селекції цукристість збільшилась на 4,6 %. З 1886 р. тут було розпочато роботу, пов'язану із селекцією зернових культур (озимої пшениці, жита, вівса), та створено низку сортів, які за врожайністю перевищували місцеві популяції. Крім практичної селекції, Е. Ю. Заленський розробляв її нові теоретичні питання. Так, він проводив досліди з виведення штучних мутантів цукрових буряків. Нормальну роботу станції було порушено в роки Першої світової війни. Відновлення Немерчанської селекційної станції почалося в 1921 р. Л.І. Ковалевський у 1923 р. розпочав селекційну роботу з пшеницею і цукровими буряками, а в 1931 р. – з ячменем. Селекціонери П. П. Граковський, О.Г. Аврамчук тут створили сорти ярої пшениці.

У 1888 р. організовано Уладово-Люлинецьку дослідно-селекційну станцію. Селекція цукрових буряків тут пов'язана з ім'ям Л.Л. Семполовського, який очолив станцію з 1898 р. і займався селекцією до 1960 р. Він зробив значний внесок у розвиток теорії і практики селекції цукрових буряків. Л.Л. Семполовський у 1897 р. видав першу монографію з селекції рослин «Руководство к разведению семян по улучшению возделываемых растений».

З 1897 р. почала селекцію цукрових буряків, а з 1909 р. – озимої пшениці Іванівська селекційна станція. Із селекцією цукрових буряків пов'язано також заснування в 1899 р. Верхнячської дослідно-селекційної станції.

Значний внесок в організацію і розвиток селекції цукрових буряків наприкінці ХІХ і на початку ХХ ст. зробили Ф.І. Куделька, Ц.В. Ритель, Б. О. Паншин та ін. Уже в 1913 р. 30 % посівних площ цукрових буряків засівалося насінням сортів вітчизняної селекції, створених на Немерчанській, Уладово-Люлинецькій, Іванівській, Верхнячській дослідно-селекційних станціях.

Періодом найбільшого поширення селекційної роботи, створення селекційних станцій в Україні є 1908 – 1916 рр. У цей час створюються Одеська, Драбівська, Миронівська, Катеринославська (Сине-льниківська), Великополовецька (з 1922 р. – Білоцерківська), Носівська, Поліська, Чернігівська та інші станції, які сприяли розробленню теорії селекції і практичного створення сортів сільськогосподарських культур Після 1917 р. в Україні було організовано дві системи селекцій-насіницької роботи: система Головцукру, що займалася селекцією і насінництвом цукрових буряків, частково зернових, зернобобових культур і трав, і Всеукраїнське товариство насінництва, яке об'єднало селекційно-насіницьку роботу всіх дослідно-селекційних станцій, що не входили до системи Головцукру.

До системи Головцукру ввійшли переважно колишні приватновласницькі, а до складу Всеукраїнського товариства насінництва – колишні державні або земські дослідні станції.

Націоналізація цукрової промисловості в 1918 р. розпочала новий етап у селекції цукрових буряків та інших культур. Розрізнені до цього селекційні станції були об'єднані в цукротрест під керівництвом Головцукру. В 1920 р. при Головцукрі створено Сортонасічне управління, яке координувало організацію та розроблення напрямів, методів і техніки селекційного процесу.

У 1922 р. створено Науковий інститут буряків (згодом ВНІЦ, нині Інститут цукрових буряків УААН) як науково-методичний центр, що очолив мережу селекційно-дослідних станцій, яка охоплювала всі бурякосійні райони колишнього СРСР. До цієї системи ввійшли Немерчанська, Уладово-Люлинецька, Ялтушківська, Миронівська, Білоцерківська, Верхнячська, Веселоподолянська, Іванівська та ін-ші станції. З 12 станцій, що ввійшли до цієї систему, тільки 7 за-ймалися селекцією зернових культур. За 1922 – 1927 рр. на цих станціях велася робота, пов'язана із селекцією цукрових буряків, озимої пшениці, жита, ярої пшениці, ячменю, вівса, проса, гороху.

Щоб не дублювати роботу станцій, які ввійшли до Наркомзему України, і планомірно охопити всі зони селекцією сільськогосподарських культур, у 1928 – 1931 рр. на деяких станціях системи ВНІЦ розширили набір культур, на інших – скоротили. Практично на кожній станції проводили селекцію по трьох-чотирьох культурах. Усі станції займалися селекцією цукрових буряків й озимої пшениці, а також однією іншою культурою. Планомірна організація селекційної роботи в системі ВНІЦ дала позитивні результати.

У теорію і практику селекції цукрових буряків значний внесок зробили В.Ф. Савицький, М.І. Орловський, В.В. Міхалевич, С.В. Гудвіл, Б.М. Лебединський, Т.Ф. Гринько, М.Ф. Котт, М.Д. Булін, М.І. Таранюк, К.І. Лободін та інші селекціонери, на сорти яких припадали значні посівні площі.

Особливе значення для розвитку селекції мали праці вчених І.Ф. Бузанова, В.П. Зосимовича та селекціонерів-практиків О.К. Коломієць, Л.І. Федоровича, О.В. Попова, Г.С. Мокана, які створили перші сорти принципово нової форми – однонасінних цукрових буряків. Для підвищення ефективності селекції в системі Інституту цукрових буряків розроблено програму «Бетаінтеркрос» (М.В. Роїк, О.Г. Кулик), за якою з 1993 р. ведеться робота в усіх селекційних установах України, також передбачається участь західних фірм у створенні спільних гібридів на ГС основі.

Нині селекційні станції під науково-методичним керівництвом Інституту цукрових буряків УААН успішно працюють над створенням сортів і гібридів цукрових буряків, поєднуючи традиційні методи добору з використанням гібридизації, поліплоїдії і цитоплазматичної чоловічої стерильності. Започатковуються роботи з використанням методів біотехнології та генної інженерії. Розпочато селекцію енергоекономічних сортів за формою коренеплоду, подібною до округлої (без борозенки), що може докорінно змінити наші уявлення про екстер'єр цукрових буряків.

Певних успіхів у 30 – 60-ті роки ХХ ст. на станціях системи ВНІЦ досягнуто в селекції зернових культур. Найбільшу кількість сортів озимої пшениці передали у виробництво Білоцерківська і Верхнячська (Т.Д. Ковтун, Л.П. Максимчук) станції. На Білоцерківській селекційно-дослідній станції Інституту цукрових буряків створено унікальну колекцію сортів (А.А. Горлач), опрацьовано методи селекції на високу продуктивність, зимо- і посухостійкість тощо, що дало змогу вивести унікальні сорти: Лісостепка 74, Лісостепка 75, Білоцерківська 198. Ці сорти сприяли збільшенню врожайності озимої пшениці в зоні районування їх на 3 – 4 ц/га.

Продовжила і розвинула селекційну справу на станції Л.А. Бурденюк-Тарасевич. Застосовуючи методи гібридизації, мутації і добору, їй вдалося вивести низку сортів з високими адаптивними властивостями для умов Лісостепу і Полісся України. Серед них до Державного реєстру сортів рослин України на 2005 р. занесено сорти: Веселка, Білоцерківська напівкарликова, Олеся, Перлина Лісостепу і Елегія.

На Уладово-Люлинецькій дослідній станції створено і передано у виробництво значну кількість сортів гороху (Т.А. Стегайло, М.С. Шульга, А.М. Розвадовський), які в окремі роки займали 26,3 (1952) і 94,8 % (1965) посівної площі в Україні. На сорти проса, виведені на Веселоподолянській дослідній станції (Д.Ф. Дудь-Крятченко, Я. Т. Корченюк), припадало від 61 (1949) до 83,3 % (1964) сортових посівів в Україні.

Значний внесок в організацію селекційно-насінницької роботи зробили дослідні станції, об'єднані в 20-ті роки ХХ ст. Всеукраїнсь-ким товариством насінництва в єдину систему при Наркомземі України. Сюди ввійшли Харківська, Одеська, Катеринославська (Синельниківська), Носівська та інші дослідні станції. Неможливо переоцінити значення у розвитку теорії і практики вітчизняної селекції створення у 20-ті роки Маслівського селекційного технікуму, який у 1928 р. реорганізований у Маслівський інститут селекції та насінництва (Миронівський район Київської об-ласті). Це перший в Україні селекційно-насінницький вищий навчальний заклад. Тут навчали студентів видатні вчені Д.К. Ларіонов, В.В. Колкунов, А.С. Молостов, Л.М. Делоне, І.М. Єремєєв та ін. Із стін цього інституту вийшла плеяда відомих селекціонерів: В.М. Ремесло, Ф.Г. Кириченко, П.Х. Гаркавий, В.І. Дідусь, Т.Д. Ков-тун, К.В. Малуша, В.С. Губернатор, А.М. Мироненко, М.С. Шульга, О.Т. Галка, П.К. Шкварников та ін., які стали організаторами селекційної роботи, збагатили теорію і практику селекції, дали народному господарству цінні сорти сільськогосподарських рослин.

До 30-х років ХХ ст. відбулося організаційне вдосконалення селекційно-насінницької роботи. Зміцнювалася матеріальна база станцій, уточнювався набір культур, з якими проводилася селекція. Дрібні, з незначним обсягом роботи і малим науковим персоналом дослідні станції переростають у великі селекційні установи та селекцентри.

На Харківській дослідній станції (нині Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва УААН) з 1908 р. розпочато селекцію озимої та ярої пшениці, озимого жита, з 1910 р. – ячменю, вівса, кукурудзи, з 1912 р. – соняшнику. Організаторами цієї роботи були селекціонери П.В. Будрін, В.Я. Юр'єв, О.Ф. Гельмер, Б.К. Єнкен та ін. П.В. Будрін був не тільки організатором селекційної роботи, а й першим директором цієї станції. За його посібником «Селекция сельскохозий-ственных растений и ее значение по отношению к хлебам» (1909) вчилися майбутні селекціонери. Завдяки внеску в розроблення теорії і практики селекції станція перетворилася на великий селекцентр, відомий далеко за межами України. З ім'ям В.Я. Юр'єва нерозривно пов'язана історія і вся робота селекстанції та інституту, їх практичні і теоретичні досягнення. Всього він вивів 21 сорт семи важливих зернових культур: озимої та ярої пшениці, озимого жита, ярого ячменю, вівса, кукурудзи, проса.

Теорію і практику селекції збагатили своїми працями Л.М. Делоне, В.І. Дідусь, П.В. Кучумов, А.Ф. Шулиндін, В.Г. Вольф, В.С. Голік, В.В. Кириченко, В.Т. Манзюк, Б.П. Гур'єв, М.Р. Козаченко та інші відомі вчені, які в різні роки працювали у цьому всесвітньо відомому селекцентрі.

Перші селекційні посіви на Одеському дослідному полі (нині Селекційно-генетичний інститут УААН) заклав А.О. Сапегін, автор посібника «Основы теории и методы селекции» (1913). З самого початку селекційної роботи тут запроваджувалися методи селекції, що ґрунтувалися на основних положеннях генетики. Використовуючи вчення В. Йогансена «Про чисті лінії», А.О. Сапегін з місцевих сортів-популяцій озимої пшениці методом індивідуального добору вивів відомі в 20-х роках ХХ ст. сорти Земка, Кооператорка тощо.

Із розширенням обсягу роботи і набору культур, з якими проводилася селекція, станція переросла в Селекційно-генетичний інститут – провідний селекцентр, відомий далеко за кордоном. Розроблення теорії і практики селекції в цьому селекційному закладі пов'язане з діяльністю відомих селекціонерів: Ф.Г. Кириченка, О.О. Созінова, П.Х. Гаркавого, Д.О. Долгушина, О.С. Мусійка, С.П. Лифенка, М.А. Литвиненка, А.А. Лінчевського та ін.

Академік Ф.Г. Кириченко (1904 – 1988) зробив вагомий внесок в удосконалення методу віддаленої гібридизації в селекції пшениці. Вперше у світовій практиці він створив сорти озимої твердої пшениці (Мічурінка, Новомічурінка тощо).

Провідним селекціонером країни по ячменю вважали академіка П.Х. Гаркавого (1908 – 1984). У Селекційно-генетичному інституті він розробив методи розв'язання

проблеми поєднання у сортів озимого ячменю високих морозостійкості та урожайності. Тепер під керівництвом А.А. Лінчевського успішно продовжується створення сортів ячменю інтенсивного і напівінтенсивного типу з високим потенціалом (до 100 ц/га) урожайності. Селекційно-генетичному інституту в 1999 р. постановою Кабінету Міністрів України надано статус Національного центру насінництва та сортовивчення. За час існування інституту тут створено понад 250 сортів та гібридів сільськогосподарських рослин.

Успішна селекційна робота ґрунтується на теоретичних дослідженнях з вивчення спеціальної генетики найважливіших ознак, насамперед генетичних систем, які контролюють темпи розвитку рослин, з'ясуванні генетичних та фізіолого-біохімічних чинників, що зумовлюють регуляцію та ефективність продукційного процесу. Досліджуються молекулярні маркери корисних господарських ознак.

Значну увагу приділено пошукам шляхів збільшення генетичної мінливості сільськогосподарських рослин, по яких ведеться селекція. Опрацьовуються методи хромосомної інженерії та віддаленої гібридизації, інтрогресії в геном культурних рослин стороннього генетичного матеріалу з генами дефіцитних ознак.

Вивчаються питання, пов'язані з розробленням вискоелективних систем насінництва, опрацьовуються різні аспекти насіннезнавства та стандартизації сільськогосподарських культур.

Сьогодні Селекційно-генетичний інститут виконує функції координаційного центру УААН, розвиває наукові зв'язки з установами США, Франції, Німеччини, Мексики, Нідерландів, Угорщини та ін.

Світову славу завоювали сорти озимої пшениці Миронівської станції (нині Миронівський інститут пшениці ім. В.М. Ремесла УААН). Тут селекцію озимої м'якої пшениці у 1915 р. розпочали селекціонери В.Є. Желткевич, Л.І. Ковалевський та І.М. Єремеев. Вони вивели сорт Українка 0246, районований у 1924 р. Цей сорт відзначався високою врожайністю і відмінними хлібопекарськими властивостями. Понад 30 років його висівали у виробництві на великих площах. Тривалий час він був світовим стандартом за хлібопекарськими властивостями і у колишньому СРСР висівався на площі понад 7 млн га.

У повоєнні роки академік В. М. Ремесло (1907 – 1983) разом із співробітниками працював над удосконаленням методів селекції на зимостійкість. Він розробив метод трансформації ярих форм пшениці в озимі, за яким створено високопластичний унікальний сорт Миронівська 808. Цей сорт був районований у 79 областях України і Росії та поширений у країнах Західної Європи. Сорти Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла – Миронівська 808, Іллічівка, Миронівська 25, Миронівська ювілейна, Миронівська 61, Миронівська 27 та ін. – відіграли визначну роль у підвищенні врожайності озимої пшениці.

Основними напрямками роботи колективу Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла УААН (Л.О. Животков, В.В. Шелепов, В.С. Гірко, В.А. Власенко, В.І. Дубовий) нині є: створення нових високопродуктивних сортів зернових колосових культур; селекція на імунітет і дослідження фізіологічних, біохімічних і генетичних основ продуктивності та морозостійкості, підвищення якості зерна; розроблення ресурсозберігаючих та екологічно чистих технологій вирощування нових сортів; первинне та елітне насінництво цих культур.

У результаті проведеної селекційної роботи до Державного реєстру сортів рослин України на 2005 р. внесено 50 сортів селекції інституту, в тому числі: озимої і ярої пшениці – 28, озимого ячменю – 4, ярого ячменю – 6, озимого тритикале – 5, проса – 2, конюшини – 3, суданської трави – 2. До реєстрів рослин країн СНД внесено більше ніж 10 сортів Миронівської селекції.

Успішно пройшли державне сортовипробування і внесені до Державного реєстру сортів рослин України в 2004 – 2005 рр. 8 нових сортів озимої пшениці, створених спільно

з селекціонерами Інституту фізіології рослин і генетики НАН України – Ремеслівна, Сніжана, Смуглянка, Веснянка, Володарка, Добірна, Фаворитка та Переяславка, а також ярої м'якої пшениці – Елегія миронівська і ярої твердої – Ізольда, ярого ячменю – Соборний і Персей.

Нині селекційну роботу з картоплею проводять в Інституті картоплярства УААН, Інституті сільського господарства Полісся УААН, Інституті землеробства і тваринництва західного регіону, Львівському та Сумському аграрних університетах. Використовуючи методи клонового добору, внутрішньовидової та віддаленої гібридизації, методи біотехнології, селекціонери створюють сорти з високим потенціалом продуктивності (урожайністю 450 – 550 ц/га), відносно стійкі до кільцевої гнилі, чорної ніжки, фітофторозу, раку, інших хвороб та до нематоди картоплі (Повінь, Світанок, Київський, Луганська, Слов'янка та ін.).

Концентрація і спеціалізація селекційної роботи, зміцнення матеріально-технічної бази дали можливість поліпшити координацію і кооперацію наукових досліджень, пов'язаних із створенням нових сортів і гібридів сільськогосподарських культур.

Україні створено селекційні центри: Миронівський – по зернових культурах; Південно-Західний (Селекційно-генетичний інститут) – по зернових і кормових культурах; Київський і Харківський – по кормових культурах; Дніпропетровський – по кукурудзі і кормових культурах; Київський – по цукрових буряках. У плані науково-методичного (а деякі й фінансового) керівництва українські селекцентри до 1992 р. підпорядковувалися ВАСГНІЛ, тепер в Україні цю роль виконує створена в 1991 р. Українська академія аграрних наук. Нині практична селекція рослин в Україні проводиться в понад 100 наукових установах системи УААН та деяких НАН України і вищих навчальних закладах.

**Значення праць І. В. Мічуріна та М. І. Вавилова для розвитку теорії і практики селекції.** І. В. Мічурін (1855 – 1935) був видатним селекціонером. Користуючись створеною ним оригінальною системою селекційних методів, які зумовлені глибоким і всебічним вивченням рослинного організму, він вивів велику кількість сортів плодових, ягідних та овочевих культур. У 1875 р. І.В. Мічурін розпочав селекційну роботу, першим у Росії застосував віддалену гібридизацію, завдяки чому досяг значних практичних результатів.

Найцінніші властивості, зокрема імунітет до хвороб, холодостійкість, висока якість плодів, притаманні різним видам. У працях І.В. Мічуріна було показано, що віддаленою гібридизацією можна поєднати в одному сорті властивості різних видів. Важливе значення для селекції мають розроблені ним методи гібридизації географічно віддалених форм, акліматизації через гібридизацію, подолання несхрещуваності різних видів і безпліддя одержаних міжвидових гібридів. Роль М.І. Вавилова (1887 – 1943) в розвитку селекції не можна переоцінити, особливо в розробленні наукової селекції і запровадженні планової державної селекційної роботи. Теорія і стратегія М.І. Вавилова – створення національних програм селекції, як зазначав на XIV Міжнародному генетичному конгресі американський учений Дж. Харлам, поступово перетворюється на міжнародну глобальну стратегію.

М.І. Вавилов наполегливо доводив, що практична селекційна робота потребує створення сильної селекційної теорії. Талант та інтуїція селекціонера мають вирішальне значення для успіху селекції, але без глибокого теоретичного осмислення селекційних програм, активного використання досягнень сучасної генетики, біології та інших природничих наук не можна розраховувати на створення сортів, адаптованих до умов сучасного сільськогосподарського виробництва. Сформульовані ним у 1934 р. положення не втратили свого значення і нині.

Як селекціонер і генетик М.І. Вавилов розумів, що першочерговим завданням сільськогосподарської науки є підвищення рівня селекційно-насінницької роботи. Здійснити це можна лише за умови мобілізації світових рослинних ресурсів із



використанням досягнень світової і вітчизняної науки, в тому числі й віддаленої гібридизації.

Важливе значення для розвитку наукової і практичної селекції мають сформульований М.І. Вавиловим закон гомологічних рядів у спадковій мінливості і його вчення про центри походження культурних рослин, про вихідний матеріал.

Своїми дослідженнями і теоретичними узагальненнями М.І. Вавилов заклав основи сучасної імунології, що відіграло вирішальну роль у розвитку методів створення імунних сортів.

Еволюційний підхід до осмислення біологічного значення різних способів запилення рослин дав можливість М.І. Вавилову правильно оцінити роль інцухту й гетерозису та передбачити виникнення нового напрямку в селекції і насінництві перехреснозапильних культур на гетерозис.

М.І. Вавилову належить величезна роль у боротьбі за розвиток у Росії генетики, селекції, наукової організації насінництва. За його ініціативою в країні було створено мережу селекційних закладів, більшість з яких продовжує успішно функціонувати. Він був організатором Всесоюзного інституту рослинництва й Інституту генетики АН СРСР, які нині носять його ім'я, а також Всесоюзної академії сільськогосподарських наук.

**Стан селекційної роботи за кордоном.** Система селекції і насінництва в агропромисловому комплексі у провідних західних країнах за організаційною структурою подібна до прийнятої в Україні. В таких країнах, як США, Франція, Велика Британія, ФРН, селекційну роботу ведуть державні заклади, міжнародні інститути, приватні насінницькі фірми. Часто селекційні станції, які фінансує держава, мають спільні програми з приватними фірмами.

Джерела фінансування селекційних досліджень різні. Міжнародні інститути значну частину фінансів отримують у вигляді субсидій з приватних фондів і різних державних організацій. Державні заклади функціонують переважно за рахунок бюджетних асигнувань. Приватні насінницькі фірми фінансують свої селекційні дослідження за кошти, одержані від реалізації сортового насіння.

Сполученим Штатам Америки належить одне з перших місць у світі з виробництва зерна. Характерною особливістю сільськогосподарського виробництва за останні два десятиріччя тут є систематичне скорочення посівних площ основних культур, а валові збори продукції залишаються незмінними або навіть зростають завдяки впровадженню нових високопродуктивних сортів і гібридів. Успіхи в селекції зернових (пшениці, ячменю, вівса, кукурудзи, сорго, рису), зернобобових (гороху, квасолі, сої), кормових, олійних культур та картоплі зумовлені використанням селекціонерами США вихідного матеріалу з усіх континентів світу. З великого інтродукованого матеріалу, який представлений сортами, культурними, дикими і примітивними видами, підбирають цінні форми для гібридизації. Особливу увагу приділяють підбору донорів стійкості до хвороб і шкідників.

Численні генетичні дослідження, особливо з генетики окремих культур, гібридизація із залученням нового вихідного матеріалу сприяли створенню високоврожайних сортів з високими технологічними властивостями. У штаті Монтана значні площі відведено короткостебловому сорту озимої пшениці Паха (Т. compactum), виведеному в результаті гібридизації (Суvon 92 × Омар). Сорт стійкий до вилягання, обсіпання зерна, жовтої іржі і має високі борошномельні властивості.

Значним успіхом американських селекціонерів було створення озимих посухостійких сортів Бізон, Пронто, Скаут. За останні роки селекціонери США досягли певних успіхів у створенні інтенсивних сортів озимої пшениці для вирощування в різних регіонах країни. Наприклад, на дослідній станції штату Південна Дакота створено високопродуктивний сорт Рита, в родоводі якого брало участь понад 10 сортів, а в штаті Канзас – Джогер, Карл 92 та ін.

Успішно проводиться селекційна робота на дослідних станціях Каліфорнійського університету, в університеті Пардю разом із відділом сільськогосподарських досліджень міністерства сільського господарства США. Високі вимоги ставляться до якості зерна. Найкращий сорт за певними показниками не буде занесено до Реєстру, якщо його хлібопекарські властивості невисокі.

Значних успіхів досягнуто в селекції кукурудзи. Велику кількість інцухт-ліній, створених тут, використовують селекціонери інших країн для виведення гетерозисних гібридів кукурудзи.

Останнім часом у США, Канаді та інших країнах особливу увагу приділяють виведенню сортів, стійких до хвороб. Так, у Канаді фунгіциди на посівах пшениці практично не використовуються завдяки впровадженню у виробництво стійких до різних видів іржі і сажки сортів (НУ-32, Колумбус, Беніто тощо). У світовому зерновому господарстві значні зміни відбулися в 60-ті роки ХХ ст. у результаті створення і впровадження у виробництво нових високопродуктивних сортів і гібридів пшениці, рису, яч-меню, гороху, кукурудзи і сорго.

Нині США вийшли в лідери з використання в селекції досягнень молекулярної біології, методів біотехнології, ДНК-технології, генної інженерії для створення генетично модифікованих сортів рослин.

Значно збільшилося виробництво зерна пшениці у країнах Латинської Америки, Африки, Азії, які в недалекому минулому мали відстале сільське господарство. Серед цих країн особливо виділяється Мексика. Культура пшениці в цій країні була досить примітивною. Урожайність її становила близько 9 ц/га. В 1940 – 1943 рр. середній збір зерна не перевищував 3 млн ц за потреб 6 млн ц. У 1944 р. у Мексику із США приїхав маловідомий селекціонер-фітопатолог Н.Е. Борлоуг для виконання програми в межах співробітництва міністерства сільського господарства Мексики і Фонду Рокфеллера. Програмою передбачалася селекція сортів пшениці, стійких до стеблової іржі, яка періодично завдавала катастрофічних збитків. Н.Е. Борлоуг зібрав 5 тис. зразків пшениці з Мексики, також використав у роботі матеріал із світової колекції США, що становив 26 тис. зразків. Жодна селекційна програма по жодній культурі не використовувала таку кількість матеріалу світової колекції. Н.Е. Борлоуг із співробітниками провів понад 40 тис. схрещувань. Матеріал, який селектувався, вивчався за різних екологічних умов. Добір на імунітет проводився на природних і штучно заражених фонах. У результаті цього в 1961 р. було одержано сорти Пітік 62, Пенжамо 62, Сонора, що характеризувалися жаро- та посухостійкістю. В 1965 р. 95 % посівів пшениці в Мексиці припадало на сорти, створені Н.Е. Борлоугом. Валовий збір зерна зріс до 22 млн ц. Країна забезпечила себе зерном пшениці і почала експортувати його.

## **Тема 2. Основні напрями селекції польових культур**

Завдання і напрями селекції рослин зумовлюються різноманітністю ґрунтово-кліматичних умов України, а також зростаючим вимогами сільськогосподарського виробництва до сортів. Тому селекціонер повинен не тільки добре розуміти вимоги до сорту в певний момент, а й уміти передбачати зміни на десятки років наперед, оскільки створений ним генотип призначається для майбутнього виробництва. Крім того, селекційні програми визначають напрями використання конкретної культури. Основними напрямками в селекції є підвищення врожайності та якості продукції, стійкості до хвороб, шкідників та несприятливих умов зовнішнього середовища (псухостійкість, зимостійкість, стійкість до вилягання), створення сортів, придатних для вирощування за інтенсивними технологіями з повною механізацією всіх процесів. Розглянемо детальніше кожний із зазначених напрямів окремо стосовно основних культур або груп близьких культур.

**Селекція на продуктивність** є одним із найскладніших завдань, що пов'язано з комплексністю цього показника. Продуктивність зумовлюється складним комплексом біологічних, морфологічних та інших властивостей і ознак, до яких належать елементи структури врожаю, стійкість до хвороб та шкідників, посухи і низьких температур, вилягання тощо. Кожна з перелічених ознак сама по собі є дуже складною і потребує специфічних методів селекції.

Продуктивність сортів сільськогосподарських культур прийнято поділяти на складові компоненти. Для зернових культур головними з них є: продуктивна кущистість, довжина колоса (волоті), кількість колосків у колосі (волоті), зерен у суцвітті, маса 1000 зерен, маса зерна з одного суцвіття і маса зерна з усієї рослини. П.П. Лук'яненко виявив у озимої пшениці високий позитивний зв'язок ( $r = 0,70...0,72$ ) між масою зерна з одного колоса і врожаєм з одиниці площі. Це явище він використав при створенні високоврожайних сортів.

Складну генетичну природу продуктивності з'ясували ще в 30-ті роки ХХ ст. Ю.О. Філіпченко, М.І. Вавилов та ін. Наприклад, довжина колоса у м'якої пшениці зумовлюється дією генів компактності *C* і спельтоїдності *S*, генів-подовжувачів *L1*, *L2*, *L3*, генів-модифікаторів – *Mm*, *Mf*, а також кількох генів *p* і *e* із слабковиявленим фенотиповим ефектом.

Кількісні ознаки продуктивності контролюють полімерні гени, а ступінь експресії генів та розвитку кількісних ознак значною мірою залежить від умов зовнішнього середовища. На рівень урожайності сорту впливають гени та їх локуси, які контролюють розміри фотосинтетичного апарата рослин, активність його роботи, поглинальну властивість коренів, стійкість сортів і гібридів до стресових чинників середовища. Успадкування урожайності має складний характер. У різних ґрунтово-кліматичних зонах неоднакові рівні інтенсифікації землеробства, расовий і видовий склад хвороб, типи посух, тривалість безморозного періоду, терміни та інтенсивність дії негативних зовнішніх чинників тощо. Все це вносить свої особливості і відображення в специфіку зональних проблем селекції на продуктивність і шляхи їх розв'язання.

У селекції на продуктивність слід виокремити два важливі напрями: селекцію на подальше підвищення рівня урожайності і селекцію на збереження стабільно високої продуктивності вже занесених до Реєстру сортів. Важливість першого напрямку цілком зрозуміла, він є основою роботи всіх селекційних програм. Другий напрям передбачає продовження довговічності у виробництві особливо цінних високоурожайних сортів. Щоб більше рівень урожайності наближається до рубежу 80 ц/га у ячменю, вівса, 100 ц/га в озимої пшениці й кукурудзи, то важче і з більшими затратами праці й часу можна добитися її істотного підвищення. Тому робота, пов'язана зі збереженням стабільності врожайності і підвищенням якості продукції у високопродуктивних занесених до Державного реєстру сортів, матиме важливе значення у майбутньому. Щорічно вивчаючи в конкурсному сортопробуванні сорти озимої пшениці, створені у Миронівському інституті пшениці і районовані в різні роки, вдалося проаналізувати роль селекції в підвищенні продуктивності сорту в умовах Лісостепу України, а також установити, за рахунок яких елементів структури відбулося зростання врожаю.

Сорти, створені в інституті, умовно розділили на довоєнні (Українка 0246), 1960 – 1970-х (Миронівська 808, Іллічівка) і 1990-х років (Миронівська 28, Миронівська 61, Миронівська 33). Врожайність сорту озимої пшениці Миронівська 33 у середньому за 5 років (1991 – 1995) становила 74,7 ц/га, що на 38 ц вище від сорту Українка 0246, районowanego в 1929 р. (табл. 1.1). За рахунок зміни анатомо-морфологічних властивостей рослин вдалося підняти врожайність сортів за останні роки. При цьому в 1960 – 1970-х роках приріст урожайності нових сортів порівняно з попередніми був значно вищий (8,2 – 10,7 ц/га), ніж на останніх етапах селекції (6,2 – 4,4 ц/га). Звідси можна зробити висновок, що з поліпшенням архітектоники рослини, наданням сорту комплексу позитивних ознак і властивостей стає сутужніше одержувати приріст продукції. Перш за все слід зазначити,

що сорти, створені в довоєнні й у 60 – 70-ті роки ХХ ст., характеризуються екстенсивним типом розвитку: вони більш високорослі (120 – 135 см), менш стійкі до вилягання, уражуються хворобами, але при цьому мають високу зимостійкість і відмінні хлібопекарські властивості зерна. Сорти, районовані в 1990-ті роки, мають інтенсивний тип розвитку: у них відбулося поступове зниження висоти рослин (на 20 – 30 см), зросла стійкість до вилягання й ураження хворобами, зросла реакція до умов вирощування і водночас знизилася зимостійкість і погіршилися хлібопекарські властивості зерна.

При цьому приріст урожаю у сортів 90-х років ХХ ст. районування порівняно з сортами 60 – 70-х років і довоєнного періоду відбувся за рахунок збільшення кількості продуктивних стебел (32,8 – 35,9 %), підвищення маси зерна з колоса (21,4 – 34 %), збільшення кількості зерен у колосі (на 20,5 – 21,3 %) і маси однієї зернівки (на 9,4 – 21,3 %).

Підвищення цих показників сприяло зростанню маси зерна з 1 м<sup>2</sup> і зменшенню співвідношення зерна і соломи. Результати селекційної роботи й інтенсивні технології визначили високий рівень урожайності сільськогосподарських культур порівняно з потенціалом продуктивності сучасних сортів і гібридів сільськогосподарських рослин, різкі зрушення в селекції на врожайність у найближчі 15 – 20 років малоймовірні. Середня врожайність поступово зростатиме за рахунок удосконалення сортової технології (за реалізації генетично детермінованого потенціалу врожайності), використання досягнень біотехнології і традиційної селекції.

**Селекція на якість продукції** має не менш важливе значення і тісно пов'язана з селекцією на продуктивність. Поняття якості врожаю сільськогосподарських культур досить широке і визначається напрямом використання продукції. Для продовольчого зерна важливим показником є хлібопекарські властивості. У пшениці вони характеризуються багатьма показниками: вмістом білка в зерні, клейковини в борошні, силою борошна, об'ємним виходом хліба та ін. Ці властивості зумовлюються здебільшого незагальним вмістом білка в зерні, а його якістю, яка залежить від структури макромолекул. Для ведення цілеспрямованої селекції на технологічні властивості зерна треба знати закономірності успадкування якісних показників. Доведено, що високий вміст білка і лізину в зерні зумовлений геномом *Ab*, а з геномом *D* пов'язані хлібопекарські властивості (зниження вмісту білка і лізину в ньому). Існує зворотна залежність між кількісним вмістом білка в зерні і врожайністю. При підвищенні врожайності знижується білковість зерна. Установлено, що зі збільшенням вмісту білка нелінійно знижується вміст лізину в ньому. Одночасне поліпшення трьох показників – продуктивності, вмісту білка і лізину в білку – є складною селекційною проблемою. Щоб підвищити ефективність добору кращих за вмістом білка генотипів, селекціонер змушений багаторазово оцінювати селекційний матеріал і щороку вивчати десятки тисяч сортозразків. Успіх селекції залежить від надійної інформації генетичних особливостей батьківських форм при гібридизації. Таку інформацію селекціонер може одержати за допомогою поділу і електрофорезу білка. Аргентинські, українські, російські та американські генетики встановили, що електрофоретичний спектр гліадинів визначається тільки спадковими особливостями генотипу і не змінюється під впливом умов життя.

Дослідженнями, проведеними у Селекційно-генетичному інституті УААН та Інституті загальної генетики ім. М.І. Вавилова, встановлено, що гліадини, синтез яких контролюється однією хромосомою, успадковуються блоками, тобто зчеплено. Це явище може використовуватися як генетичний маркер. Знаючи, на яких хромосомах знаходяться кластери гліадинкодуєчих генів у різних сортів, можна розшифрувати генотип гібрида. Оскільки при схрещуванні в потомстві відбувається просте перекомбінування блоків гліадинкодувальних генів батьківських форм, виникнення нових блоків – дуже рідкісне явище.

Відкриття нових алелів *Gld1A10*, *Gld 1B15*, *Gld 1B5* (Ф.О. Попереля) дало змогу розгорнути нову програму селекції «надсильних пшениць» (М.А. Литвиненко) у

Селекційно-генетичному інституті УААН і вже створені перші сорти Панна й Лелека. Використання у схрещуванні генотипів, які забезпечують принципово новий, вищий рівень усіх параметрів якості зерна, відкриває можливість створення сортів, які у виробничих умовах стабільно зберігають властивості сильного зерна. Якісні відмінності між сортами сформувалися під час еволюції видів і під впливом штучного добору в процесі селекції. Селекція на урожайність та інші цінні ознаки, особливо у зернових культур, супроводжувалася погіршенням якості. Наприклад, сучасні сорти пшениці за вмістом білка і клейковини поступаються перед старими сортами – Українкою, Кооператоркою тощо.

Через труднощі подолання генетичної кореляції між продуктивністю і показниками якості (білковість) перспективним може бути напрям селекції на створення високобілкових ліній з наступним одержанням високопродуктивних гетерозисних гібридів. Проблему якості в селекції розв'язують за допомогою внутрішньовидової, віддаленої гібридизації, мутагенезу, поліплоїдії та інших методів. Проте селекція не обмежується тільки виведенням сортів з підвищеним вмістом тієї чи іншої речовини. Селекцію зернових культур ведуть на підвищення вмісту білка і на його якісний склад.

Виведення високобілкових сортів з підвищеним вмістом незамінних амінокислот, особливо лізину, є одним із важливих напрямів селекції. Селекцію зернових бобових культур ведуть на створення сортів з високим вмістом білка і збалансованим складом амінокислот. Зростаючий попит на рослинну олію посилює вимоги до селекції олійних культур, з яких в Україні найбільше промислове значення мають соняшник, соя, ріцина, льон олійний, ріпак тощо. Виробництву потрібні сорти не тільки з високим вмістом олії в насінні, а й з високими її смаковими властивостями. Селекцію ведуть на збільшення вмісту жиру і його жирнокислотний склад, наприклад у соняшнику – на підвищений вміст олеїнової, а в капустяних – на відсутність ерукової кислоти в жирі. Використання індукованого мутагенезу в селекції соняшнику дало можливість створити сорти, в насінні яких синтезується олія, за жирнокислотним складом подібна до оливкової.

Отримані лінії трансгенних рослин ріпаку здатні накопичувати до 40 % стеаринової, 60 % – лауринової і 80 % – олеїнової кислот, тоді як не трансгенні рослини містять лише 1 – 2 % стеаринової і до 0,1 % лауринової кислот. Наприклад, стеаринову кислоту використовують для виробництва маргарину, лауринову – мила. Американська фірма Monsanto випустила на ринок трансгенний ріпак, який накопичує в насінні переважно лауринову кислоту.

У селекції цукрових буряків головним напрямом є підвищення цукристості, зниження вмісту зольних елементів і азоту, поліпшення технологічних властивостей сортів. У світовому картоплярстві намітилися тенденції до збільшення використання картоплепродуктів, виготовлених за промислової переробки. Їх поділяють на сушені, заморожені, обсмажені, консервовані.

Для виготовлення картоплепродуктів потрібні бульби з певними якісними характеристиками, що, в свою чергу, потребує започаткування нового напрямку в селекції цієї культури. Вимоги до бульб, що використовуються на виготовлення картоплепродуктів, такі: вміст сухої речовини для сушених продуктів – 24,6 % і більше, для чіпсів – 20,6 – 24,5; крохмалю – 21,8 – 24,8; амілази – 17,2 – 22, золи – 3,5 – 3,9; редукуючих цукрів – на чіпси – 0,25 та на сушені продукти – 0,6; білка – не менш як 2, вітаміну С – не менш як 17 %. Велике значення має співвідношення між речовинами, їх збереження в процесі зберігання до переробки.

Важливим показником придатності бульб до переробки є потемніння м'якоті до і після виготовлення продукту. Для переробки придатні сорти зі зниженою здатністю до потемніння (не нижче за 6,6 балів за дев'ятибальною шкалою). В Україні основні площі посіву прядивних культур відведено під льон і коноплі. Якість волокна (міцність, довжина, еластичність, товщина тощо) зумовлюється комплексом умов вирощування і генотипом сорту. Вміст волокна в стеблах льону має проміжний тип успадкування. При

гібридизації спостерігається явище трансгресії, коли гібриди за вмістом волокна перевищують батьківські форми. Поєднати високий вміст волокна з його властивостями – складне селекційне завдання. Тому селекціонери ведуть пошуки ефективних методів створення вихідного матеріалу. Якість урожаю кормових культур оцінюється за високим вмістом білка, незамінних амінокислот і каротину, за високою перетравністю корму, вмістом вітамінів. Важливою проблемою для селекції є зниження вмісту токсичних речовин: глікозидів і синильної кислоти в конюшині; сапоніну в люцерні, алкалоїдів у люпині, глюкозинолатів і ерукової кислоти в ріпаку тощо. Перед генетикою і селекцією стоїть завдання подальшого поглиблення теорії селекції на якість продукції. Вивчення генетики кількісних ознак, виявлення генетичних маркерів, окремих генів, що контролюють показники якості, підвищить ефективність селекційної роботи на якість продукції.

**Селекція на стійкість до хвороб і шкідників** сільськогосподарських культур – одна із найголовніших проблем сучасності. Інтенсифікація рослинництва сприяє загостренню фітопатологічних і ентомологічних проблем, зумовлених шкідливою дією патогенної флори й ентомофауни. В усіх країнах спостерігається повільна або раптова втрата сортами стійкості й значне поширення епіфітотій унаслідок розмноження вірулентних паразитів.

Сільськогосподарські культури уражуються багатьма хворобами та шкідниками. Наприклад, відомо понад 200 інфекційних хвороб пшениці, що спричинюються грибами, бактеріями, вірусами, мікоплазмовими тілами та нематодами. Нараховується понад 200 видів шкідників, які пошкоджують пшеницю в різні фази її розвитку.

Через ураження посівів хворобами сільське господарство світу, згідно з даними ООН, щороку втрачає близько 74 млрд доларів, що становить 20 – 30 % вартості врожаю сільськогосподарських культур. Тому виникає потреба в інтегрованому захисті рослин, який передбачає спеціальні агротехнічні, хімічні й біологічні засоби боротьби, а також використання сортів, стійких до хвороб і шкідників. Ще в другій половині XIX ст. після сильних епіфітотій фітофторозу картоплі, іржі злаків, мільдю винограду та інших, що були поширені в країнах Європи та Північної Америки, почалися роботи, пов'язані із селекцією на стійкість рослин до хвороб. Першим етапом селекції в цьому напрямі було поліпшення місцевих популяцій культурних рослин добором на інфекційному фоні і міжсортними схрещуваннями. Така селекційна робота приводила до накопичення в сортах генів, які знижують швидкість розвитку інфекції. Так було створено стійкі до фітофторозу сорти картоплі Чемпіон (Ірландія) і Вольтман (Німеччина); стійкий до фузаріозу сорт льону Бізон (США), стійкі до іржі сорти соняшнику Фуксинка і Зеленка (Росія). У 30-х роках XX ст. почався новий етап у селекції стійких до хвороб та шкідників сортів. Було встановлено, що успадкування резистентності підпорядковується менделівським законам. М.І. Вавилов розробив теоретичні основи селекції на імунітет. Широко застосовуються селекція чистих ліній з використанням моногенної вертикальної резистентності і гібридизація віддалених форм.

Уперше в світовій практиці в 1933 р. методом повторних схрещувань *S. demissum* із сортами *S. tuberosum* І.Г. Пушкарьов вивів стійкий до фітофторозу сорт картоплі Фітофторостійкий 8670.

Українські селекціонери створили високопродуктивні сорти озимої пшениці, стійкі до ураження багатьма хворобами, гессенською мухою: Лісостепка 75, Білоцерківська 198 (А.А. Горлач), Миронівська 264, Миронівська 808 (В.М. Ремесло) та багато інших. Виведено сорти ячменю, стійкі до летючої сажки, жовтої іржі: Палідум 43, Харківський 306, Носівський 6 та ін. Важливою проблемою залишається створення стійких до хвороб сортів соняшнику, бавовнику, льону та інших сільськогосподарських культур.

Імунні сорти створюються довго, їх мало і стійкість їх до хвороб нетривала. У популяціях фітопатогенних грибів, у бактерій та вірусів нові біотиipi і штами виникають постійно. Популяції і штами патогенів, так само, як і рослин, перебувають у стані

постійного процесу мінливості (стеблова іржа – 150 рас, бура – 100, жовта – 50, твердасажка – 50, борошніста роса – 18, фітофтора – 16 рас і т.д.). Надзвичайно висока здатність патогенів утворювати нові патотипи та раси ускладнює селекцію на стійкість до хвороб. Стійкі сорти, як і метод боротьби з хворобами та шкідниками, особливу увагу привернули до себе у 70-х роках минулого століття. Проблема охорони біосфери від забруднення пестицидами стала поштовхом до інтенсивного розвитку селекції на імунітет. Витрати на створення стійких сортів при середньому використанні сорту впродовж 10 років окупуються в десятки, а іноді й у сотні разів.

Підраховано, що повне забезпечення країни стійкими до шкідливих організмів сортами може дати приріст урожаю, що дорівнює розширенню посівної площі приблизно на 20 – 25 %. Крім того, перехід на масове висівання стійкими сортами приведе до перегляду технології захисту рослин, зокрема до відмови від проведення значних за обсягом робіт і дорогих заходів.

Фундаментальні відкриття генетичних систем вірулентності паразитів, системи генетичної взаємодії рослин і патогенів, генетичних систем стійкості рослин стали теоретичною основою для розроблення методів селекції на імунітет. Хоча загальної теорії стійкості рослин до хвороб немає, існують фізіологічні, біохімічні, генетичні й молекулярні концепції.

Згідно з теорією «ген на ген» (ген проти гена) (автор Флор (1945)), кожному гену стійкості рослини-живителя відповідає комплементарний ген вірулентності патогенів. Алелі патогенності збудника хвороби мають безпосередній дублікат алелів стійкості живителя. Несумісність збудника хвороби і рослини-живителя виникає за умови комплементарності однієї пари домінантних генів незалежно від стану інших.

Гіпотеза ван дер Планка (1981) «білок на білок» допускає, що білок патогена каталізує роботу гена рослини-живителя, який контролює синтез комплементарного білка, пов'язаного з ним, і транспортується з клітини паразита. У разі несумісності реакцій білок, що кодується геном авірулентності, не сполімеризовується з білком рослини-живителя і каталізує процеси, які позбавляють патоген елементів живлення. Тому патоген не розвивається. У багатьох культур виявлено гени, що контролюють стійкість до хвороб. Наприклад, у пшениці виявлено такі гени стійкості: до бурої іржі *Lr19*, *Lr23*, стеблової іржі – гени серії *Sr1*, ..., *Srn*; борошністої роси – 10 генів: *Pm1*, *Pm2*, *Pm3* тощо. Відомі ще такі гени стійкості: до борошністої роси (*Reg1 = Ml-a*, *Reg4 = Ml-k*, *Reg5 = Ml-p*, всього під 150 символами), іржі (*T1*, *T2*, *Rph-1 – 5*), гельмінтоспоріозу (*Hg1*, *Hg2*, *Hg3*) та інших хвороб у ячменю.

У кукурудзи стійкість до гельмінтоспоріозу контролюється домінантними генами *Hm1*, *Hm2*, проти бурої іржі – *Rp1*, *Rp2*. Вертикальна стійкість рису до перікуляріозу контролюється алельними генами *Pi-k*, *Pi-Kh*, *Pi-ta* і *Pi-ta2*, *Pi-z* і *Pi-zt*, горизонтальна на – мінорними *Pi-f* або полігенами *Rb-1*, *Rb-2* і *Rb-3*. Селекція сортів, стійких до хвороб, передбачає два підходи. Перший підхід полягає у створенні сортів, які тривалий час зберігають стійкість до збудників хвороб, переважно на основі вертикального і горизонтального типів стійкості. Основою другого підходу є селекція на повну резистентність.

Для розв'язання цих проблем селекціонери використовують різні методи: створення багатолінійних сортів, транслокованих ліній заміщенням хромосом, або групи зчеплення генів, експериментальний мутагенез.

Важливе значення у виведенні сортів, стійких до хвороб і шкідників, має гібридизація, особливо віддалена. Комахи-шкідники сільськогосподарських культур здатні до генетичної мінливості, яка зумовлює появу біотипів, що можуть пошкоджувати раніше стійкі сорти. Однак поява біотипів шкідників, які долають стійкість сортів, створювала меншу проблему для селекціонерів, ніж варіанти грибних і бактеріальних хвороб. Є багато прикладів успішної боротьби зі шкідниками за допомогою впровадження стійких сортів. Так, у 30-ті роки ХХ ст. в Україні було створено сорти пшениці Артемівка

і Колективна, стійкі до гессенської мухи. В 50 – 60-ті роки ХХ ст. на Білоцерківській, Веселоподолянській і Миронівській станціях, в Українському інституті рослинництва, селекції і генетики (Харків) та Селекційно-генетичному інституті (Одеса) створено сорти, стійкі до гессенської мухи.

Стійкість до шкідників зумовлюється морфологічними, фізіологічними або біохімічними чинниками, витривалістю сортів. Наявність опушення на листках забезпечує стійкість до багатьох шкідників, зокрема у злаків – до листоїдів-п'явиць, у бавовнику – до цикадок. Товщина й міцність тканин перешкоджають відкла данню яєць і живленню личинок. Наприклад, виведення сортів соняшнику, які мають панцирний шар у тканинах оплодня, – єдиний захід боротьби із соняшниковою міллю. Щільне прилягання квіткових лусок до зернівки перешкоджає заселенню колоса трипсом у пшениці.

Деякі типи стійкості до шкідників контролюються моногенно, інші – кількома генами (олігогенно) і полігенно. Так, стійкість проти гессенської мухи контролюється домінантними або частково домінантними генами *H1 – H8*, а також рецесивними генами, що локалізовані в хромосомах 1А і 5А. Стійкість до листової попелиці кукурудзи моногенна і контролюється рецесивним геном *aph1*. Не менше ніж сім незалежних локусів з домінантними алелями *Glh-1 – Glh-3*, *Glh-5 – Glh-7* і рецесивний ген *glh-4* контролюють стійкість рису до ураження зеленою цикадою.

Селекція на стійкість до хвороб і шкідників має свої особливості й труднощі. Цілеспрямована селекційна робота передбачає пошук і розроблення методів використання донорів, геномів і нових генів імунності. Селекційна робота з різними сільськогосподарськими культурами на стійкість має свої особливості. Вони залежать від типу генетичної системи імунітету, генетичної системи і способу розмноження рослин.

Дослідження, проведені в нашій країні і за кордоном, доводять можливість одержання вихідного матеріалу стійкого до патотоксинів за клітинної селекції. Встановлено, що додавання до живильного розчину аналогів токсину чи культуральні фільтрати дає змогу відбирати форми, стійкі до бактерій і грибів. Для підвищення стійкості сільськогосподарських рослин значні перспективи відкриває генна інженерія. Перенесенням гена хітинази з гороху в рослини ріпаку одержані трансформовані рослини ріпаку з підвищеною толерантністю до фітопатогенних грибів *Alternaria brassicae*, *Cylindrosporium* та ін. Ріпак, трансформований геном оксалатоксидази з ячменю, показав підвищену стійкість до патогенного гриба *Sclerotinia*.

**Селекція на посухостійкість.** Посуха характеризується тривалим, а іноді короткочасним періодом без дощів, високою температурою, дефіцитом вологості повітря, що призводить до посиленої транспірації і випаровування, зневоднення і перегрівання, зниження продуктивності, пошкодження або до загибелі рослин. У фізіологічному розумінні посухостійкість – властивість сортів витримувати перегрівання і зневоднення та забезпечувати високий урожай продукції за умов посухи.

Більшість районів інтенсивного землеробства нашої країни розташовані в зоні недостатнього зволоження. Сільськогосподарські культури тут часто зазнають дії ґрунтової і повітряної посухи. Степові райони України характеризуються недостатнім і нестійким зволоженням. Періодичні посухи призводять до недобору врожаю сільськогосподарських культур і завдають економічних збитків.

Виведення сортів, які забезпечують високі врожаї за умов посухи, має важливе значення. Для розв'язання цієї проблеми селекціонери використовують різні методи. З давніх часів добирали насіння, яке за умов посухи забезпечувало найкращий розвиток рослин і найвищий урожай. Пізніше позитивних результатів у селекції на посухостійкість досягли індивідуальним добором із природних популяцій і місцевих сортів популяцій. З накопиченням знань про механізми, що зумовлюють посухостійкість рослин, з'являються нові методи селекції. Умовно ці механізми поділяють на три основних типи: уникнення посухи – здатність рослин проходити фенологічні фази розвитку за короткий період і завершувати цикл розвитку до настання водного дефіциту в цій зоні; посухостійкість при



високому водному потенціалі тканин – здатність рослин інтенсивно формувати коріння, зменшувати витрати води, поверхню випаровування, витримувати посушливі періоди, маючи при цьому в тканинах високий водний потенціал; посухостійкість при низькому водному потенціалі тканин – здатність підтримувати тургор, толерантність до висушування при низькому водному потенціалі.

Дослідженнями встановлено, що посухостійкість контролюється полімерними генами і при гібридизації характеризується проміжним типом успадкування. Використовуючи методи гібридизації екологічно віддалених форм, місцевих сортів, що належать дорізних екотипів, цілеспрямований індивідуальний і масовий добір, селекціонери створили високоврожайні посухостійкі сорти сільськогосподарських культур. Це сорти озимої пшениці Знахідка одеська, Ніконія, Леля, Альбатрос одеський, Олеся та ін.; високоврожайні посухостійкі сорти ячменю Паллідум 107, Галатея, Галактик, Вакула, Персей. Проте більшість сортів сільськогосподарських культур, занесених до Реєстру сортів рослин України, не відповідає вимогам посухостійкості. Тому перед селекціонерами та генетиками, фізіологами і біохіміками стоїть проблема вивчення природи посухостійкості і вдосконалення методів селекції.

Неабияке значення в розробленні проблеми посухостійкості матимуть дослідження за контролюючих умов фітотронів, клітинна селекція. Перші повідомлення про виділення клітинних ліній тютюну, стійких до водного стресу (Heyser, Nabors, 1979), про метод тестування калюсних ліній, стійких до посухи генотипів сої (Smith et al., 1985), подають надію на успішне розв'язання проблеми посухостійкості сортів у майбутньому.

**Селекція на зимостійкість** – один із головних напрямів реалізації потенціалу продуктивності озимих культур. Продуктивність озимих форм пшениці, жита, тритикале, ячменю тощо значно вища,

ніж ярих. Проте озимі форми пошкоджуються і навіть гинуть унаслідок взаємодії несприятливих чинників: низьких (мінусових) температур, льодяної кірки, випривання, вимокання та ін. Створення високостійких сортів є важливою проблемою селекції. Зимостійкість зернових культур зумовлюється генотипом сорту. Генетичний фонд сортів з високою зимостійкістю надто обмежений. Найвищою зимостійкістю характеризуються сорти озимої пшениці з Поволжя, Сибіру та Північного Казахстану. Цінним вихідним матеріалом за зимостійкістю є сорти Ульяновка, Харківська 38, Ахтирчанка, Миронівська 808, Лютесценс 7, Київська 8, Миронівська 28 та ін.

Практичний інтерес для гібридизації становлять деякі сорти закордонної селекції, але за зимостійкістю вони поступаються зазначеним вітчизняним сортам. Багатофакторність генетичних ознак зимостійкості зумовлює мінливість цієї властивості і дуже ускладнює її вивчення. У другій половині ХХ ст. значно інтенсифікувалися роботи, пов'язані з розробленням генетичних основ селекції на морозостійкість. До висновку, що зимостійкість у пшениці контролюється кількома генетичними чинниками, давно дійшов Н.Г. Нільсон-Еле (1912). Складну полімерну природу зимостійкості методом гібридологічного й моносомного аналізу встановили Дж. Бохак, Л. Кермін (1966).

Останніми роками встановлено, що адаптація рослин до дії низьких температур, що супроводжується підвищенням морозостійкості, тісно пов'язана зі змінами в експресії генів. Виявлені гени чутливі до дії низьких температур. Транскрипти цих генів підтримуються на високому рівні доти, доки рослини перебувають за низької температури середовища. Гени, що експресують у процесі адаптації до холоду, були клоновані й охарактеризовані у багатьох рослин, в тому числі в люцерні (A.F. Monroy et al., 1993), ячменю (P. Baldi et al., 1999) і пшениці (M. Houde et al., 1992). Численні дані про успадкування (домінантність чи рецесивність) морозостійкості досить суперечливі. Полігенність ознаки зимостійкості зумовлює доцільність складних схрещувань. Важливе значення в селекції на зимостійкість має віддалена гібридизація.

Створення у 50-х роках ХХ ст. М.В. Цициним озимих форм пшенично-пирійних гібридів з однорічним типом розвитку довело можливість просування пшениці у північні

райони Нечорнозем'я. Проблему зимостійкості озимих культур можуть успішно розв'язувати спільними зусиллями генетики, селекціонери і фізіологи.

**Селекція на підвищення холодостійкості.** Весняне й осіннє похолодання, спричинене короткочасним зниженням температури повітря до 0 °С і нижче, може відбуватися і за сталих позитивних температур. Пізні весняні приморозки в період інтенсивної вегетації особливо небезпечні для теплолюбних культур. Низькі позитивні температури після тривалого періоду теплої погоди можуть пошкоджувати посіви і знижувати врожай гречки, проса, картоплі, кукурудзи.

Використання існуючих агротехнічних засобів і способів дає змогу зменшувати шкідливу дію низьких температур. Проте найбільш економічно вигідним засобом є впровадження холодостійких сортів. До значних втрат врожаю кукурудзи можуть призводити як пізні весняні, так і ранні осінні приморозки. Виведення холодостійких гібридів кукурудзи дає можливість одержувати стабільні врожаї і просувати їх у північні райони та Полісся України. В селекції холодостійких гібридів ефективним є схрещування кременистих і зубоподібних форм. Холодостійкість генотипу залежить зазвичай не тільки від консистенції зерна, хоча встановлено, що кременисті форми холодостійкіші й екологічно пластичні. Використання ранньостиглих холодостійких гібридів Колективний 101ТВ, Колективний 210ТВ, Колективний 244МВ та інших дає змогу проводити ранню сівбу і ефективніше використовувати весняні запаси вологи в ґрунті.

Важливе значення при вирощуванні картоплі майже в усіх районах картоплярства мають стійкі до приморозків сорти. Вітчизняні та закордонні дослідники встановили, що серед видів *S. demissum*, *S. acaule*, *S. toralapanum*, навіть *S. tuberosum* можна виявити холодостійкі форми. Схрещування цих форм з культурними сортами дає холодостійкі сорти картоплі. Перед селекцією стоїть проблема підвищення холодостійкості сортів практично всіх ярих культур.

**Селекція на придатність до технології механізованого вирощування.** Високий рівень механізації в рослинництві потребує створення сортів, придатних для механізованого обробітку посівів і збирання врожаю. У зернових культур вилягання призводить до значних втрат врожаю, дуже ускладнює його збирання. Важливим завданням селекції є виведення сортів, стійких до вилягання та обсіпання. Більш трудомісткою порівняно із зерновими культурою є горох. Це зумовлено сильним виляганням рослин і обсіпанням насіння при дозріванні бобів. Тому актуальним є виведення сортів гороху, які не вилягають і в яких насіння не обсіпається при розтріскуванні бобів.

На Приєкульській селекційній станції А.Я. Еглітіс вперше (1952) виявив мутантну форму гороху, в якого ніжка міцно зростається з насінневою оболонкою. При обмолоті насіннева ніжка не відокремлюється від насінини, а переламується. Тому при розкриванні бобів насіння не обсіпається, а залишається прикріпленим до стулок плода. Схрещування таких форм з високопродуктивними сортами дало можливість створити перші стійкі до обсіпання сорти: Трудівник, Необсіпаючий 1, Ворошиловградський, Ювілейний, Темакс тощо.

Ведеться селекція кукурудзи на висоту прикріплення першого качана. Виведення листопадних сортів культур, на посівах яких перед збиранням застосовуються дефоліанти й десиканти, дасть змогу ефективніше використовувати механізми і обходитися без використання хімічних препаратів. Упровадження однонасінних цукрових буряків підвищує рівень механізації їх вирощування. Стійкість бульб картоплі до механічних пошкоджень є одним із основних показників придатності сортів цієї культури до механізованого збирання. Ефективність створення стійких до механічних пошкоджень сортів залежить від того, наскільки вдало підібрані для гібридизації за цією ознакою батьківські форми. Високу стійкість до механічних пошкоджень мають такі сорти, як Божедар, Бородянська рожева, Водограй, Луговська, Мавка, Молодіжна, Світанок київський, Либідь.

У цілому в Україні майже 90 % сортів картоплі є високостійкими до механічних пошкоджень, у Білорусі – 80, Росії – 70, Німеччині – 20 високостійких і 70 % середньостійких.

Інтенсифікація рослинництва зумовлює проблему селекції сортів, здатних реалізувати високий потенціал продуктивності за існуючих технологій вирощування. Це означає надання сортам широкої технологічної адаптивності завдяки поліпшенню властивостей, які дають змогу максимально використовувати переваги індустріальних технологій і скорочувати до мінімуму втрати в період вирощування, збирання і переробки врожаю.

**Поліпшення існуючих та розроблення нових методів селекційної роботи з використанням досягнень інших наук.** Досягнення в селекції високоурожайних сортів є наслідком проведення традиційних досліджень у генетиці з удосконалення рослин. Застосовувані при цьому методи селекції стали класичними, вони ґрунтуються на гібридизації, доборі й використанні індукованих мутацій.

В Україні у 30- і 50-ті роки ХХ ст. проводилися роботи, пов'язані зі створенням двовидових тритикале, але у виробництві ці форми не застосовувались. У середині 60-х років ХХ ст. в Українському інституті рослинництва, селекції і генети (Харків) вперше розроблено методи і теорію створення тривидових тритикале. Використовуючи методи віддаленої гібридизації, поліплоїдії, розщеплення складних геномів на прості та їх синтез, А.Ф. Шуліндін створив новий ботанічний рід культурної рослини – *Triticosecale Wittmack*.

Розроблення методів заміщення і перенесення хромосом при гібридизації дасть змогу поліпшувати існуючі і створювати нові сорти з цінними властивостями. Удосконалення методу гаплоїдії і використання його в селекції відкриває перспективи створення гомозиготних за всіма генами ліній, підвищення ефективності селекції на гетерозис, на стійкість до несприятливих чинників середовища. Методом гаплоїдії виведено високоврожайні сорти ячменю Істок 1, Одеський 115. Одержано дигаплоїди у таких сортів картоплі, як Світанок київський, Зарево, Гатчинська.

Селекція основних сільськогосподарських культур за більшістю цінних господарських ознак наблизилася до біологічної межі підвищення продуктивності. Провідні зарубіжні селекційнонасінницькі фірми економічно розвинених країн прогнозують, що на найближчі 15 – 20 років різке зрушення в селекції на продуктивність основних зернових культур малоімовірно. Поступове підвищення урожайності здійснюватиметься за рахунок традиційної селекції і досягнень біотехнології.

Сучасне сільське господарство потребує різкого прискорення процесу створення сортів рослин, стійких до біотичних та абіотичних стресів з високим потенціалом продуктивності і придатних до вирощування за енергозберігаючими й екологічно безпечними технологіями.

Останні десятиріччя характеризуються стрімким розвитком біотехнології, з якою пов'язане розв'язання багатьох важливих проблем науково-технічної діяльності, у тому числі в селекції і насінництві. Цьому сприяють фундаментальні дослідження молекулярної біології і генетики, що дають змогу підвищити ефективність селекційної роботи.

Проте було б помилковим вважати, що нові методи селекції замінять класичні. Водночас помилковою є й недооцінка нових методів, відкритих селекцією, генетикою, молекулярною генетикою і фізіологією. Отже, проблему створення сортів сільськогосподарських культур, які б відповідали вимогам виробництва, можна успішно розв'язувати тільки в поєднанні класичних методів селекції з новими досягненнями біологічних наук.

### Тема 3. Використання біотехнологічних методів у селекції рослин

Упродовж останніх десятиріч селекція, спираючись на генетику, цитологію, фізіологію, молекулярну біохімію та інші науки, дедалі більше набуває вигляду біологічної селекційної технології.

На початковому етапі біотехнологія ґрунтувалася переважно на досягненнях мікробіології та ензимології, а в останні 20 – 25 років вона дістала потужний імпульс до свого розвитку від таких галузей біології, як вірусологія, молекулярна біохімія і клітинна біологія, молекулярна генетика.

Для сучасного етапу розвитку селекції характерне впровадження клітинних технологій, що дають можливість збагатити традиційний селекційний процес ефективними допоміжними методами. Нині розроблені і впроваджуються у практику селекційної роботи такі основні клітинні технології:

- клональне мікророзмноження і одержання безвірусного матеріалу;
- культура ізольованих зародків;
- калюсна культура й одержання соматоклональних варіантів;
- культура клітин і протопластів.

Сільськогосподарські рослини – об'єкти застосування основних способів і засобів біотехнології: генної інженерії, клітинної біології, біометодів і біопрепаратів для захисту від шкідників, хвороб, бур'янів, застосування регуляторів росту тощо.

Нині у світі функціонує понад 3000 біотехнологічних корпорацій і фірм, серед яких близько 100 є провідними. В Україні дослідження в галузі біотехнології розпочато понад 30 років тому в науково-дослідних інститутах Національної академії наук (Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, Ботанічний сад ім. М.М. Гришка) та в інститутах Української академії аграрних наук (Інститут цукрових буряків, Інститут садівництва, Селекційно-генетичний інститут, Інститут картоплярства, Інститут винограду і вина «Магарач», Державний Нікітський ботанічний сад та ін.). Теоретичні й методичні дослідження в галузі біотехнології проводять за такими напрямками: розроблення фундаментальних основ клітинної інженерії, одержання регенерантів з тканинних культур, створення селективних середовищ і умов добору на рівні клітин та ембріогенних зон калюсу та ін.

**Культура тканин і клітин.** Культура рослинних тканин дає змогу одержати численні популяції за порівняно короткий час і в обмеженому просторі. З них можна отримувати мутанти, які вико ристовують із селекційною метою. Культура рослинної тканини дає можливість також ідентифікувати лінії рослин з підвищеною інтенсивністю фотосинтезу, а отже, й з вищою продуктивністю.

У 1949 р. було доведено, що апікальна меристема (невеликий шматочок – 0,1 мм з кінчика стебла, який складається з недиференційованих клітин) може на спеціальних стерильних середовищах постійно рости і утворювати органи, а також цілі рослини, практично вільні від вірусів. Насіння, утворене такими рослинами, також не містить вірусів.

Технологія клонального мікророзмноження рослин постійно розвивається, удосконалюється і перетворюється на могутню галузь. Уже введено в культуру понад 1000 видів декоративних, овочевих, плодових, технічних і деревних рослин. Клітини меристеми внаслідок поділу утворюють маленьку рослину з 5 – 6 листочками. Стебло через кілька тижнів розрізають на 5 – 6 мікророзривків, які за сприятливих умов виростають у нормальні рослини. Переваги методу мікроклонального розмноження значні.

Так, при культивуванні меристеми куща малини *in vitro* вдається отримувати потомство до 50 тис. рослин, тоді як звичайна техніка живцювання забезпечує тільки 50 рослин на рік. Ще одна перевага культури меристеми *in vitro* полягає в одержанні молодих рослин.

Проте ця методика вегетативного розмноження пов'язана з певним ризиком – можливістю зниження генетичної різноманітності, оскільки всі особини походять від однієї рослини (меристеми). Нове захворювання для цих рослин може бути катастрофічним, оскільки вони генетично ідентичні.

Деякі культурні види розмножують вегетативним способом, щоб зберегти сортові властивості або внаслідок їх стерильності. У таких вегетативно розмножувальних рослин іноді виникають клони, які через мутації, зміни кількості хромосом, модифікації неядерних генів у хлоропластах і мітохондріях відрізняються від батьківських ліній. Так, соматичними мутантами є рожевий грейпфрут, апельсин навіть, деякі сорти картоплі. Іноді в деяких видів частота появи соматичних мутантів може досягати 2 %, що створює серйозні труднощі при підтриманні сортової чистоти звичайними методами клонування.

Нині вдалося регенерувати цілі рослини з калюсу кукурудзи, вівса, сорго, рису, пшениці. У нашій країні розроблено методи селекції стійкого бульбоутворення культури у рослин картоплі, вирощених у пробірці з меристеми для оздоровлення посівів цієї культури від вірусів. Вдалося від вирощування мікробульб у пробірці перейти до ефективнішого способу, зокрема до культивування рослин картоплі на поживному розчині у теплиці, регенерованих із калюсу, що дає змогу практично цілорічно мати по 3 – 4 тис. бульб з 1 м<sup>2</sup>. Роботи з безвірусного насінництва картоплі в Україні проводяться в Інституті картоплярства (Немішаєво) та Інституті сільськогосподарської мікробіології (Чернігів). Технологія оздоровлення сортів картоплі є складовою первинного насінництва. Під методичним керівництвом Інституту картоплярства УААН створено мережу біотехнологічних лабораторій з вирощування мікро- і мінібульб картоплі. Це дає можливість забезпечити потреби товаровиробників якісним садивним матеріалом кращих сортів.

За даними Інституту картоплярства вихід здорових рослин з одержаних регенераторів становить 60 – 100 %. Успішно оздоровлюють також сорти овочевих, плодкових, ягідних, квіткових і декоративних культур. Слід зазначити, що за кордоном (США, Канада, Фінляндія) декоративні рослини, деякі плодово-ягідні й лісові породи розмножують лише мікроклонуванням з одночасним знезараженням матеріалу. У Фінляндії заборонене садіння картоплі, яка не пройшла через культуру *in vitro*.

**Культури клітин і протопластів.** Найбільше значення має відтворення рослин з окремих клітин і протопластів (клітин, позбавлених оболонки). Деякі види рослин (морква, тютюн, картоля) легко відновлюються в культурі клітин, регенерація інших поки що не вдається. Виявлено, що регенерувальна здатність – генетично детермінована ознака, і не кожний генотип має потрібний для регенерації набір генів. Дослідники вважають можливим добір рослин за високою регенерувальною здатністю. Незважаючи на складність проблеми, вже є деякі успіхи в регенерації злаків з окремих клітин.

В університеті штату Міннесота (США) кілька рослин кукурудзи були регенеровані з окремих клітин у суспензійно-клітинній культурі. В цьому напрямі певних успіхів досяг відділ біотехнології селекційного процесу Миронівського інституту пшениці. Методами клітинної селекції в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України одержано лінії цукрових та кормових буряків, стійкі до хлоридного та сульфатного засолення.

У рису, кукурудзи, ячменю, сорго, пшениці останнім часом вдалося створити калюси з протопластів листків і коренів. Регенерація злаків з протопластів відкриває великі можливості для соматичної гібридизації.

#### **Злиття протопластів для виведення соматичних гібридів.**

Соматичні клітини вищих рослин, як правило, не зливаються одна з одною. Це злиття може відбуватися лише при використанні протопластів, які легко отримують у багатьох видів і різних типів тканин. За руйнування клітинної оболонки лізоцимом та іншими речовинами протопласти можуть зливатися. Соматична гібридизація виявилася корисним практичним наближенням до розв'язання проблеми часткового перенесення

геному, генерації нових ядерно-цитоплазматичних взаємозв'язків, подолання статевої несумісності. Основні напрями соматичної гібридизації у рослин такі.

1. **Реконструкція цитоплазматичних генів.** Як відомо, близько 99 % генетичної інформації про рослину сконцентровано в ядрі клітини. Проте і в клітинних органоїдах (хлоропластах, мітохондріях) трапляються невеликі, місткістю 100 – 200 генів, генетичні системи. Під контролем генів цих органоїдів перебувають деякі цінні господарські ознаки: фотосинтез, дихання, стійкість до гербіцидів, реакція на токсини, ЦЧС тощо. Головна особливість техніки соматичної гібридизації – створення гібридів, які несуть частину цитоплазми одного з батьків з частиною другого. Це дає змогу доповнити традиційну селекцію (реконструкцію ядерного матеріалу) селекцією генів цитоплазми (реконструкцією позаядерного матеріалу). Однак успіх злиття та відбору гібридних протопластів ще не означає успішного схрещування.

Подальший розвиток гібридного протопласту залежить від того, наскільки подібні філогенетично батьківські форми та наскільки досконалою є технологія регенерації певного виду. Тепер нормальні, здатні до статевого розмноження гібридні рослини одержують тільки при схрещуванні подібних видів.

2. **Подолання статевої несумісності у рослин.** Як відомо, віддалені форми організмів не схрещуються або не дають повноцінного (плодючого) потомства. Цей бар'єр вдається подолати соматичною гібридизацією – злиттям протопластів. При цьому об'єднуються геноми двох форм. Далі з гібридної клітини регенерується ціла рослина з комбінованою ДНК. Соматична гібридизація показана для томатів, тютюну. Важливі практичні результати з використання соматичної гібридизації одержано в Інституті картоплярства. Внутрішньовидовою і міжвидовою гібридизацією протопластів створено гібридні регенеранти, які мають корисні властивості і введені в селекцію. Дослідники цього інституту вважають, що з удосконаленням техніки злиття протопластів і подальшого їх культивування, з розробленням методів регулювання елімінації пластид (хромосом) збільшуватиметься кількість видів, між якими можлива

соматична гібридизація.

3. **Перенесення фрагментів хромосом.** Цей напрям досліджень виник недавно. Кінцевою метою міжвидової статевої гібридизації є передача культурному сорту (реципієнта) кількох цінних генів дикого виду (донора). Оскільки гібрид містить орієнтовно половину ядерного матеріалу батьків (статевий процес за своєю природою симетричний), досі це досягалося багаторазовими зворотними схрещуваннями певного гібрида з культурним сортом. Цей процес тривалий (до 5 – 10 років) і не завжди дає бажані результати. Соматична гібридизація дає змогу за один цикл створити асиметричні гібриди. Індукція асиметризації соматичних гібридів досягається попереднім опроміненням клітин рослини-донора (дикого виду) іонізуювальним випромінюванням. Нещодавно запропоновано альтернативний метод часткового перенесення геному з використанням мікропротопластів. Опосередковане мікропротопластами перенесення хромосом є ефективною технологією парасексуального схрещування для перенесення інтактних хромосом від одного виду до іншого. Це дає змогу значно скоротити витрати часу на численні бекроси, які проводять, коли такі лінії отримують генеративним методом або симетричною соматичною гібридизацією.

Існує ще й інша можливість виведення віддалених гібридів. Іноді звичайними методами запилення вдається створити гібридні зародки, потім вони дегенерують і гинуть. Методами клітинної технології при вирощуванні таких зародків у пробірках на штучному поживному середовищі іноді вдається довести їх до нормальної плодючої рослини. Ці роботи широко проводять у Центральній генетичній лабораторії ім. І.В. Мічуріна (Мічурінськ) і в Нікітському ботанічному саду (Крим) при виведенні нових сортів плодкових культур, у ВІРі та Інституті цитології і генетики Сибірського відділення Російської академії наук (Новосибірськ), працюючи із зерновими, в Інституті тютюну і махорки (Краснодар) – при виведенні віддалених гібридів роду *Nicotiana*.

У Миронівському інституті пшениці ім. В.М. Ремесла дорощування незрілих абортивних зародків з успіхом застосовували при віддаленій гібридизації м'якої пшениці *T. aestivum* з *T. timopheevii* і *T. militinae*, *T. monocossum* з житом, тритикале, ячменем.

Культивування зародків (ембріокультура) широко застосовують також для створення потрібної кількості калюсної маси, яку в подальшому використовують для мікроклонального розмноження особливо цінного матеріалу, індукції соматоклональних варіантів, отримання клітинних суспензій тощо.

**Культура гаплоїдів.** Однією з найскладніших селекційних робіт є розщеплення потомства за ознаками чоловічої і материнської форм та закріплення потрібної ознаки. Щодо цього досить цінними є гаплоїдні рослини, які одержують з пиляків чи пилку (андрогагенез) або з незапліднених насінневих зачатків (гіногагенез). Обробленням колхцином набір хромосом подвоюють і створюють нормальні диплоїдні рослини (дигаплоїди), які копіюють вихідну форму і не розщеплюються в потомстві.

Якщо для одержання традиційними методами вирівняної самозапиленої гомозиготної лінії потрібно не менше ніж 6 – 10 поколінь інбридування і жорсткого добору, то при використанні гаплоїдних рослин таку лінію дістають за рік. Отже, можна мати гомозиготний матеріал уже в ранніх поколіннях гібридів  $F_1 - F_3$ .

Тепер на різних культурах розроблено два способи отримання гаплоїдів: культура ізольованих пиляків і метод гаплопродюсера на основі ембріокультури. Пилкову культуру широко застосовують для

виведення гаплоїдів рису, ячменю, пшениці, тритикале. Методом

гаплопродюсера створюють переважно гаплоїди ячменю. Як за кордоном, так і в нашій країні гаплоїдизацію добре освоєно для основних сільськогосподарських культур (усього 166 видів рослин). Великого поширення набула гаплоїдна технологія зернових культур (пшениці, рису) в Китаї, де культивуються десятки сортів рису і пшениці, створених на основі індукованих з пиляків рослин.

Успішно проводять дослідження з індукування гаплоїдів пшениці, тритикале, ячменю у Селекційно-генетичному інституті (Одеса). Тут за 4 – 5 років замість 10 – 12 за звичайних методів, виведено сорти ячменю Одеський 15 та Істок. Детально розроблений в Інституті картоплярства спосіб виведення моно- ( $2n = 12$ ) і дигаплоїдів ( $2n = 24$ ) дає змогу використовувати їх у різних програмах клітинної інженерії.

**Соматоклональна і гаметоклональна мінливість.** Тканини рослин у культурі *in vitro* можуть змінюватись, а рослини, регенеровані з цих тканин, відрізняються одна від одної. Наприклад, у зернових культур змінюються як якісні, так і кількісні морфологічні й біологічні ознаки: висота рослин, вираженість остистості, розмір і фертильність колосків, кількість пагонів кущіння, колір зерна і колоскових лусок, вміст протеїну тощо.

Різноманітність (варіабельність) серед рослин-регенерантів позначають терміном «соматоклональна варіабельність». Соматоклональні варіанти залежно від походження мають і конкретніші назви: пр отоклони – створені з протопластів, соматоклони – з калюсних або суспензійних культур. Можливими причинами мінливості в культурі *in vitro* можуть бути зміни каріотипу (поліплоїдія), переміщення транспозиційних елементів у геномі, посилення та послаблення генів, соматичний кросінгвер тощо.

**Соматоклональна зміна** – джерело різноманітності форм, серед яких можна відібрати цінний матеріал з тими чи іншими полігенними ознаками. Так, в Інституті картоплярства УААН одержано лінії картоплі з підвищеною стійкістю до деяких хвороб і стресових чинників, у НДІ рису (Краснодар) – перспективні регенеранти рису. Виведений сорт Біориза відрізняється від існуючих сортів технологічними властивостями зерна, за якими наближається до сортів рису В'єтнаму і Китаю. В НДІ кормів (Москва) виведено регенеранти люцерни, стійкі до засолення ґрунту, і конюшини – до раку.

**Інші шляхи використання клітинної технології.** Важливий розділ клітинної технології – тривале збереження в культурі *in vitro* генофонду культурних рослин, а також видів, які зникають із земної кулі. В Інституті фізіології рослин (Москва) створено

кріобанк клітин і ліній мутантів різних видів рослин. Перспективним є також створення методами клітинної інженерії цінних метаболітів рослин, у тому числі фізіологічно активних речовин. У цьому інституті розроблено також технологію масового культивування клітин женьшеню, а також діоскореї – джерела стероїдних сапонінів.

**Генна інженерія** – один із важливих шляхів поліпшення культурних рослин. Гібридизація рослин, яка зумовлює рекомбінацію генетичного матеріалу з використанням точних розрахунків на основі генетичних карт хромосом, заміщення хромосом одного виду хромосомами іншого виду при віддаленій гібридизації, а також використання клітинних методів при створенні організмів з потрібними властивостями, – все це входить у поняття «генетична інженерія». Якщо маніпуляція здійснюється на рівні окремих генів або їхніх фрагментів, то мають на увазі генну інженерію.

Новизна методу генної інженерії полягає в тому, що він дає можливість вводити в організм окремі гени точним і простим методом. Важливою особливістю генної інженерії є також те, що види, які використовують для перенесення генів, не обов'язково мають бути здатними до утворення природних гібридів. При звичайній селекції без цього не обійтися, оскільки гени різного походження не зможуть сполучатися в одній рослині. Отже, генна інженерія значно розширює можливості поліпшення окремих ознак або створення нових.

Велику роль у формуванні генної інженерії відіграли генетика мікроорганізмів, ідеї й методи, розроблені молекулярною генетикою і хімією нуклеїнових кислот. Формальною датою народження генної інженерії вважають 1972 р., коли група П. Берга в США створила першу рекомбінативну ДНК *in vitro*, яка об'єднувала генетичний матеріал з трьох джерел: геном онкогенного вірусу мавп VS 40, частину геному бактеріофага  $\lambda$  і гени галактозного оперону.

Виконання будь-якої генно-інженерної програми передбачає одержання фрагментів ДНК, які несуть потрібний ген, об'єднання їх *in vitro* з векторними молекулами, здатними забезпечити доставку гена в організм реципієнта, створення умов для стабільного успадкування й ефективної експресії перенесеного гена.

Створення потрібних фрагментів ДНК і їх рекомбінації стали можливими завдяки ферментам рестриктазам, які розщеплюють ДНК у місцях, де знаходяться специфічні нуклеотидні послідовності з 4 – 6 нуклеотидів, завжди симетричних.

У результаті ланцюг ДНК на двох кінцях фрагмента комплементарний і може спаруватися. Отже, вдається з'єднувати будь-які два фрагменти, вирізані однією і тією самою рестриктазою (за допомогою ферменту лігази), що створює умови для необмеженої рекомбінації генетичного матеріалу.

Перенесення генетичного матеріалу в клітину рослини може відбуватися за допомогою плазмід (кільцеподібних молекул ДНК, які реплікуються автономно від хромосоми, Ті-бактерій). Т-ДНК Ті-плазмід має дві важливі властивості, які роблять її по суті ідеальним вектором для введення чужорідних генів у клітини рослин. По-перше, коло жителів агробактерій дуже широке: вони трансформують клітини практично всіх двосім'ядольних рослин.

По-друге, інтегрована Т-ДНК успадковується відповідно до законів Менделя, а її гени мають власні промотори, під контролем яких можуть експресуватися чужорідні гени. Традиційний спосіб трансформації рослинних клітин Т-ДНК полягає в нанесенні агробактерій, які містять Ті-плазмід, на спеціально пошкоджений пагін. Проте з удосконаленням методів культивування клітин і протопластів рослин був запропонований зручніший спосіб зараження і трансформації *in vitro*. У майбутньому можуть бути виявлені й інші шляхи перенесення генетичного матеріалу між рослинами, можливо, за допомогою інших плазмід або вірусів. Пошук їх – мета численних досліджень у лабораторіях багатьох країн світу.

З появою генно-інженерних методів клонування генів і їх перенесення в рослинні клітини, а потім і в регенеровані з них рослини з'явилася можливість значно швидше



створювати нові сорти зцінними господарськими ознаками. Виділено велику кількість генів рослин і мікроорганізмів, які кодують ознаки продуктивності, стійкості до несприятливих чинників. Рослини з такими чужорідними генами, тобто трансгенні рослини, поступово впроваджуються у сільськогосподарську практику.

Нині вже виділені гени запасних білків картоплі (потанін), квасолі (фазеолін), гороху (легумін), кукурудзи (зеїн), які є основою кормів для тварин. Деякі з них вдалося перенести в рослини. Такі дослідження у вищих рослин поки що проводять модельними експериментами за зміною простих моногенних ознак для систем типу один ген – один пептид – одна ознака. Проводять експерименти з використання штучно (хімічним методом) синтезованих генів, які кодують у великій кількості незамінні амінокислоти. Позитивні результати є і в дослідженнях картоплі щодо підвищення вмісту цінних амінокислот.

Подальший напрям генно-інженерних робіт – створення гербіцидостійких видів культурних рослин. Традиційні методи створення сортів, стійких до гербіцидів, дуже тривалі і малорезультативні. Тому й тут великі надії пов'язують з використанням генної інженерії. Поки що можна говорити про окремі приклади. Здійснено успішне перенесення гена стійкості до гербіцидів із *Streptomyces* у клітини цукрових буряків. Після цього регенеровані з них рослини набули стійкості до гербіциду фосфінотриціану. Так само вдалося вивести стійкі до гербіцидів рослини тютюну, люцерни.

Виділено, ідентифіковано й введено в сорт картоплі ген стійкості до гербіцидів атразину, гліфосату, сульфанілсечовини. Токсичний білок, який виробляє мікроб *Bacillus thuringiensis*, вбиває личинок комах, що поїдають листя. У 1987 р. ген токсину, виділений з бактерій, успішно перенесли в геном тютюну. Його експресія і привела до того, що личинки комах *Manduca sexta* гинули при поїданні листя трансгенної рослини. У рослини картоплі в США введено ген лептину, який забезпечує стійкість до колорадського жука.

У Донецькому НВО «Еліта» ідентифіковано чотири гени, які контролюють стійкість до злакових мух. Створено форми озимої пшениці з генами, локалізованими в хромосомах 7A і 7B, що забезпечують стійкість до цих комах. Зроблено спроби створити рослини, стійкі до вірусів, які завдають великої шкоди сільському господарству. Найперспективнішим способом захисту рослин від вірусних хвороб вважають індукування у рослин імунітету до вірусів методом імунізації.

Генна інженерія прагне змінити не лише рослини, а й асоційовані з ними мікроорганізми. Відомо, що бобові рослини вбирають з ґрунту лише незначну частину азоту. Більшість потрібного їм азоту забезпечують бактерії, що живуть в анаеробних умовах у бульбочках, утворених на кореневих волосках.

За зв'язування атмосферного азоту в азотфіксувальних бульбочкових бактеріях *Rhizobium* відповідають *nif*-гени. Перенесення *nif* генів у генетичний апарат рослин будь-якої родини вирішило б важливу агробіотехнологічну проблему. Однак поки що вдалося реалізувати дещо інший підхід, який дає змогу підсилити азотфіксувальні властивості симбіонта буркуну (*Rhizobium meliloti*) збільшенням у ньому кількості *nif*-генів.

Упровадження трансгенних рослин почалося в усьому світі у 1986 р. Нові характеристики, які можуть бути надані трансгенним рослинам, поділяють на дев'ять груп, не враховуючи дедалі зростаючого спектра генно-інженерних можливостей. Це стійкість до гербіцидів, хвороб, вірусів, комах, якісні характеристики, колір квіток, чоловіча стерильність та відновлення фертильності, стійкість до стресів та важких металів.

Крім сподівань виникають питання про існування потенційного ризику при використанні генетично модифікованих сортів. Зокрема:

- чи не будуть рослини, створені методами генної інженерії шкідливо впливати на інші організми?;

- чи не призведе створення і впровадження генетично модифікованих рослин до зменшення природного генетичного різноманіття через інтрогресію трансгенів?

Нині на ці питання немає однозначної відповіді, тому впровадженню і використанню у виробництві трансгенних сортів має обов'язково передувати детальне вивчення і сортовипробування, як і генетично немодифікованих сортів.

### **Контрольні запитання і завдання**

**1.** Яку роль відіграла примітивна, народна і промислова селекція у розвитку землеробства? **2.** Вплив наукових праць Ч. Дарвіна на розвиток селекційної науки. **3.** Коли і де були засновані перші селекційні установи в Україні? **4.** Що дала генетика для подальшого розвитку селекції? **5.** Який внесок у розвиток теорії і практики селекції зробили російські генетики-селекціонери І.В. Мічурін, М.І. Вавилов? **6.** Назвіть сучасні наукові установи в галузі селекції і насінництва та видатних селекціонерів України. **7.** Які ви знаєте міжнародні селекційні центри, що працюють за комплексними програмами створення сортів різних культур, і які наслідки їх роботи? **8.** Назвіть основні напрями селекції польових культур. **9.** Значення сучасної біотехнології у прискоренні й поліпшенні селекційного процесу?

## **Тема 4. Вчення про сорт і вихідний матеріал для селекції рослин**

### **4.1. Роль сорту в інтенсифікації землеробства**

Сільськогосподарське виробництво є особливою сферою розвитку життя рослин, що якісно відрізняється від природного середовища, в якому впродовж мільйонів років відбувалася еволюція життя. Це середовище знярядь і засобів виробництва, предметів праці, технологічних процесів. Виробниче середовище динамічне, що виявляється у зміні родючості ґрунту, меліорації, хімізації, механізації, спеціалізації і, отже, в інтенсифікації всіх процесів. Воно впливає на особливий характер еволюції культурних рослин переважно через селекцію.

Основний шлях розвитку сучасного землеробства полягає не в збільшенні площі орних земель, а в поліпшенні їх використання завдяки інтенсивним технологіям. Виробництво продукції рослинництва зростає переважно за рахунок підвищення врожайності сільськогосподарських культур, важливим чинником якого є використання високопродуктивних сортів. У сучасному землеробстві це найдоступніший спосіб збільшення виробництва продукції всіх сільськогосподарських культур. Специфічною функцією селекції є створення нових сортів рослин для підвищення виробництва сільськогосподарської продукції. Наприклад, із застосуванням зрошення, внесенням високих доз мінеральних добрив та інших агротехнічних заходів різко зростає врожайність зернових культур. Проте подальше її зростання обмежується виляганням хлібів. Ідентифікація і введення в селекцію генів карликовості від японського сорту Норін 10, а також генів, отриманих у результаті індукованого мутагенезу, дали можливість селекціонерам створити серію сортів пшениці з високим потенціалом продуктивності, стійких до вилягання.

Впровадження у виробництво низькорослих сортів пшениці в Мексиці, Індії, Пакистані, на Філіппінах у 60-х роках ХХ ст. зумовило подвоєння виробництва зерна за короткий період.

Використання доміантних генів карликовості в селекції жита сприяло створенню короткостеблових високопродуктивних сортів цієї екстенсивної культури.

Карликові сорти рису за умов інтенсивної агротехніки забезпечують збирання зерна 100 – 120 ц/га і більше.

Створення і впровадження у виробництво сортів і гібридів однонасінних цукрових буряків дало можливість значно змінити технологію їх вирощування. За умов інтенсифікації землеробства і впровадження високопродуктивних сортів значно скоротилися строки сортозміни. Термін використання сорту у виробництві, особливо зернових культур, скорочується до 5 – 6 років. Старі сорти замінюються новими, продуктивнішими.

При інтенсифікації виробництва зростає концентрація матеріальних і технічних ресурсів на одиницю площі. Перед селекцією постає проблема створення таких сортів сільськогосподарських культур, які можуть з високою віддачею окупити ці додаткові витрати. З кожною сортозаміною у виробництві надходять сорти з поліпшеними господарськими й біологічними властивостями. Впровадження у виробництво таких сортів зумовлює більш повне використання зростаючого виробничого потенціалу землеробства. Сорт і технологія є біологічним потенціалом поля.

Впровадження у виробництво сортів інтенсивного типу з високим потенціалом продуктивності значно зменшує трудові затрати при їх вирощуванні. Так, при вирощуванні цукрових буряків за традиційною технологією в середньому витрачається 300 люд.-год/га, а за інтенсивною – близько 170, при вирощуванні картоплі – відповідно 253 і 110; льону-довгунцю – 190 і 140; кукурудзи на 1 ц зерна – 2,25 і 1,0 люд.-год/га. Селекціонери створили нові сорти цукрових буряків, соняшнику, зернових та інших культур з високим потенціалом продуктивності, які застосовуються за умов інтенсивного землеробства.

#### 4.2. Поняття про сорт

У практичній діяльності і особливо в організації селекційно-насінницької роботи потрібно мати чітке визначення поняття сорту. *Сортом* називають різновид культурних рослин з певними спадковими ознаками і властивостями, цінними в господарському відношенні (В.М. Насипайко). Часто сорт сприймають як найнижчу систематичну одиницю, тобто форму. В систематиці рослин поняття форма і сорт не завжди збігаються. У місцевих сортах можна знайти форми, різновиди не тільки одного, а й різних видів. В.Я. Юр'єв визначив сорт як групу (сукупність) культурних рослин, створену людиною для забезпечення своїх потреб, яка має певну спадковість і мінливість, зокрема біологічні та господарські особливості, за яких сорт може в певному районі давати високу за кількістю і якістю продукцію. Більш повне визначення сорту належить Г.В. Гуляєву і Ю.Д. Гужову: *сортом* називають групу подібних за господарськими і біологічними властивостями і морфологічними ознаками культурних рослин, відібраних і розмнужених для вирощування за відповідних природних і виробничих умов з метою підвищення врожайності та якості продукції.

О.О. Созінов визначив сорт або гібрид як створену людиною саморегульовальну систему, що забезпечує вищий рівень врожаю кращої якості в результаті ефективнішого використання чинників середовища, в тому числі й сонячної енергії, за незначного зростання енергетичних витрат на створення відповідного агрофону. Закон України «Про охорону прав на сорти рослин» визначає сорт як штучно відібрану сукупність рослин у межах одного і того самого ботанічного таксона з притаманними їм біологічними властивостями, що характеризують їх спадковість, яка має хоча б одну відмінність від відомих сукупностей рослин того ж ботанічного таксона і може вважатися єдиною з погляду придатності для відтворення сорту. Категорія сорту – клон, лінія, гібрид, популяція.

Дикі форми рослин або штучно виведені за допомогою різних способів форми культурних рослин можуть стати сортом тільки тоді, коли вони відповідатимуть вимогам виробництва і задовольнятимуть потреби людини не тільки за кількістю, а й за якістю продукції. Сорти навіть однієї культури відрізняються між собою за господарськими і біологічними властивостями. Вони можуть мати не однаковий вегетаційний період, різні зимо- і посухостійкість, стійкість до хвороб і шкідників. Різний вміст органічної речовини визначає різне господарське призначення сортів рослин, які належать до одного ботанічного виду. Так, є сорти ячменю, картоплі, які мають кормове, технічне і продовольче призначення. Різні сорти однієї культури по-різному реагують на умови й агротехнічні способи вирощування. Отож, між сортом і ботанічною формою існують докорінні відмінності.

Нині методи створення сортів та їх оцінка ґрунтуються на даних генетики, фізіології, біохімії, продуктивності і стійкості до дії стресових чинників середовища. Селекція на продуктивність пов'язана з відбором генотипів з високою інтенсивністю і чистою продуктивністю фотосинтезу. Все це доповнює поняття сорту. Отже, *сорт* – це саморегульовальна біологічна система рослин однієї культури одного походження, які подібні за господарськими і біологічними властивостями і морфологічними ознаками. Система сформована і розмножена для одержання високого врожаю хорошої якості в результаті ефективного використання чинників зовнішнього середовища при вирощуванні за певних природних і виробничих умов. Тривожна екологічна й енергетична ситуація, яка складається в сільському господарстві, доводить, що отримувати високі і сталі врожаї всіх культур можна лише за наявності у виробництві сортів,

адаптованих до різних ґрунтово-кліматичних умов. Сорт є важливим чинником середовища. Вирощування стійких до хвороб і шкідників сортів зумовлює зменшення використання пестицидів.

### **Класифікація сортів за походженням та способом їх виведення.**

За походженням сорти сільськогосподарських культур можна поділити на дві групи: місцеві й селекційні. *Місцеві сорти* створюються в результаті дії природного і найпростіших способів штучного добору при вирощуванні культури в конкретній місцевості впродовж десятиліть і навіть століть. Унаслідок свого походження місцеві сорти добре пристосовані до ґрунтово-кліматичних умов певного регіону. Більшість місцевих сортів багатьох культур морфологічно й генетично неоднорідні, часто складаються з різних ботанічних різновидів і навіть видів.

Місцеві сорти, створені народною селекцією, мали величезне значення в землеробстві до початку ХХ ст., а за деякими культурами – і нині. Як правило, місцеві сорти мали високу посухо- і зимостійкість, стійкість до хвороб і шкідників та інших несприятливих чинників середовища. Це відомі сорти пшениці Банатки, Сандомирки, Полтавки, Кримки, сорти жита В'ятське, Таращанське; Херсонський і Шатилівський овес, псковські кряжі льону-довгунцю. Деякі місцеві сорти конюшини червоної відомі під назвою кряжів. Найпоширенішими були Ярославські, Кіровські кряжі та інші місцеві сорти. Ще на 1990 р. у кількох областях України залишалися районовані місцеві сорти деяких кормових культур. У основних добре відселектованих сільськогосподарських культур місцеві сорти тепер втратили виробниче значення, але є цінним вихідним матеріалом для селекції.

*Селекційні сорти* створюються, як правило, на основі наукових методів селекції. Селекційні сорти вирівняні за генетичними, морфологічними ознаками і господарськими та біологічними властивостями. Серед основних сільськогосподарських культур нині у виробництві поширені лише селекційні сорти. За способами виведення сорти можна поділити на кілька груп: сорти лінійного походження, сорти-популяції, сорти-клони та сорти гібридного походження.

*Сорт лінійного походження, або лінійний сорт*, є розмноженим потомством однієї елітної рослини, одержаної методом індивідуального добору з природної чи штучної популяції. Лінійний сорт характеризується високою вирівняністю рослин за всіма ознаками і властивостями. Внаслідок природного перезапилення, мутацій, механічного засмічення однорідність сорту лінійного походження може втрачатися. Цінні лінійні сорти було виведено на першому етапі наукової селекції методом індивідуального добору з місцевих сортів: озима пшениця – Українка, Кооператорка, Ульяновка; овес – Радянський, Лохівський; ячмінь – Вінер, Нутанс 187. Свого часу ці сорти мали важливе значення для збільшення виробництва зерна. Нині у виробництві кількість сортів лінійного походження незначна. *Сорти-популяції* є сукупністю подібних за морфологічними ознаками, але спадково неоднорідних рослин перехресно- або самозапильної культури. Створюють їх методом масового добору з природної чи гібридної популяції або змішуванням спеціально підібраних ліній. Усі сорти перехреснозапильних культур є популяціями. З погляду

генетичної структури вони мають вищу гетерогенність порівняно з сортами-популяціями самозапилюваних культур. Більшість сортівпопуляцій у польових умовах досить однорідні за фенотипом. Ця однорідність підтримується в процесі насінництва методами добору.

Місцеві сорти самозапилюваних культур також є популяціями. *Сорти-клони* є потомством однієї рослини вегетативно розмножуваних культур (картопля, топінамбур, часник тощо). Одержана індивідуальним клоновим добором і розмножена вегетативним спо собом рослина дає сорт з високою вирівняністю за генетичними і морфологічними ознаками та господарськими і біологічними властивостями. Сорти-клони можуть змінюватися внаслідок природного мутагенезу (соматичні, або брунькові, мутації).

*Сорти гібридного походження* створюються в результаті внутрішньовидової або віддаленої гібридизації з наступним відбором з гібридної популяції. Гібридизація дає можливість розширити процес формотворення, підвищує генетичну мінливість за комплексом біологічних і господарських властивостей. Нині гібридизація є основним методом створення вихідного матеріалу переважної більшості сільськогосподарських культур. Більшість сортів озимої пшениці ярого ячменю, гороху, вівса, озимого ячменю мають гібридне походження. Сорти гібридного походження самозапилюваних культур менш вирівняні за спадковістю, ніж лінійні. Згідно із законами Менделя, в гібридній популяції самозапилюваних культур гетерозиготність у локусі *Aa* зменшуватиметься на 50 % у кожному поколінні. Добираючи однакові фенотипи, селекціонер відбирає як гомозиготи (*AA*), так і гетерозиготи (*Aa*). Бажаної гомозиготності за певним локусом можна досягти через *m* поколінь, що дають розщеплення, тобто за формулою  $(2m - 1) : 2m$ . Якщо добір проводитиметься навіть до сьомого покоління, то гомозиготність становитиме 98,43 %. Тому при повторному доборі з сорту гібридного походження іноді можна створити новий сорт. Прикладом може бути виведення сорту озимої пшениці Українка одеська у Селекційно-генетичному інституті (М.А. Литвиненко та ін.). У насінневому розсаднику РВ2 сорту Альбатрос одеський методом індивідуального добору було виділено сім'ю, яка дала початок сорту Українка одеська. Сорт високопластичний, завдяки чому висівається в усіх зонах України та за її межами. Переважна більшість сортів самозапилюваних культур, занесених до Реєстру сортів рослин України (пшениці, ячменю, гороху, проса тощо), має гібридне походження.

**Вимоги виробництва до сорту.** Сорт як засіб сільськогосподарського виробництва застосовують для підвищення врожайності та якості продукції сільськогосподарських культур. Ґрунтово-кліматичні й агротехнічні умови вирощування, напрями використання культури визначають вимоги виробництва досортів. Для сортів усіх сільськогосподарських культур ці вимоги можна звести до кількох основних груп: висока і стійка врожайність по роках; стійкість до несприятливих умов середовища; висока екологічна пластичність, що забезпечує високу врожайність за сприятливих умов вирощування та підвищення нижнього порогу її за екстремальних умов; тривала і особливо комплексна стійкість до хвороб і шкідників; придатність до інтенсивної технології, механізованого вирощування, збирання та переробки; висока якість продукції, заради якої культивується сорт. Для будь-якої окремої культури перелік вимог можна значно збільшити. Так, для озимої пшениці М.І. Вавилов визначив вимоги за 52 ознаками.

**Створення моделі майбутнього сорту.** Теоретичне і експериментальне обґрунтування перспективних моделей сортів сільськогосподарських культур – один із головних напрямів спільної взаємодії генетики, фізіології, біохімії і селекції рослин. Особливо інтенсивно він розвивається упродовж двох останніх десятиліть. Досягнутий у цьому напрямі прогрес пов'язаний з розвитком теорії фотосинтетичної продуктивності, з вивченням генетичної природи стійкості до хвороб і несприятливої дії чинників середовища, з розробленням нових методів селекції.

*Модель сорту* – це науковий прогноз, що передбачає, якими мають бути сорт і окремі ознаки його рослин, щоб за заданих умов вирощування найкраще задовольнити вимоги виробництва до певної культури. Головними з вимог залишаються максимальна і

стабільна врожайність, висока якість продукції. Такий підхід ненормальний, оскільки селекціонер завжди певною мірою бачить ідеал майбутньої рослини. На перших етапах селекції для цілеспрямованого пошуку вихідного матеріалу, вибору методів роботи потрібне обґрунтування моделі сорту, який зміг би реалізувати свій генетичний потенціал за умов середовища того регіону, для якого він призначається. Створення моделі сорту є одним із способів забезпечення екологічної (адаптивної) цілеспрямованості селекції, оскільки модель передбачає не тільки певний набір ознак рослин, а й умови реалізації генетичного потенціалу, варіювання ознак, фізіолого-біохімічні основи забезпечення високої і стабільної продуктивності в регіоні.

Мрією селекціонерів залишається створення сортів, стійких до дії несприятливих абіотичних і біотичних чинників. Досі немає жодного сорту і навіть виду в природі, який був би стійким до дії будь-якого несприятливого чинника. Тому в моделі сорту обов'язково передбачається підвищення стійкості до хвороб, шкідників та інших чинників, що знижують урожайність.

Стратегією сучасної селекції стає керування продукційними процесами. Удосконалення генетико-селекційних методів дає змогу одержати практично будь-яку рекомбінацію генотипу і створити форми з надзвичайно високим потенціалом урожайності.

Найреальніше підвищення продуктивності сортів відбувається за рахунок збільшення частки біомаси рослини, що припадає на цінні господарські продуктивні органи. Тому в більшості випадків моделі сортів містять перелік цінних господарських ознак та їх допустиму мінливість. Розглянемо це положення на прикладі ячменю. В Україні ячмінь вирощують в усіх природно-кліматичних зонах. У Південному Степу поширені кормові сорти, ярі й озимі, посівяких займають частину посівних площ і в Північному Степу. В Північному Степу, Лісостепу і на Поліссі можна вирощувати сорти пивоварного напрямку інтенсивного типу. Усі ці умови потребують створення своїх найпристосованіших сортів. Рівень урожайності будь-якої культури визначається кількістю рослин на одиницю площі і продуктивністю однієї рослини. У зер-

нових культур урожайність складається з багатьох елементів. Тому в моделі сорту зазначають параметри всіх елементів. Важливим напрямом подальшого підвищення потенціальної продуктивності сортів сільськогосподарських культур є генетико-селекційне вдосконалення фотосинтетичного апарату рослин, підвищення чистої продуктивності фотосинтезу. Зміна цих функцій зумовлює одночасно зміну морфологічної структури рослин. У зернових культур стебло має бути коротким, міцним, стійким до вилягання. Співвідношення соломи й зерна наближається до 1 : 1. Листя простояє, вкорочене, з добре розвиненим верхнім листком і довгим періодом його фотосинтетичної активності. Така форма листя забезпечує краще проникання світла в посіви, менше взаємне затінення рослин. Чиста продуктивність фотосинтезу й загальна продуктивність у таких сортів зростає на 25 – 30 % порівняно з сортами із звичайним листям. З таким типом листя виведено сорти рису, сорго, кукурудзи. Селекціонери багатьох країн ведуть роботу, пов'язану зі створенням сортів пшениці з таким типом листя.

#### **4.3. Поняття про вихідний матеріал у селекції рослин**

Вихідним матеріалом у селекції рослин є все те, що селекціонер може використати у своїй практичній роботі з різних рослинних форм, що культивуються, або дикорослих для створення нових сортів, які б відповідали меті селекційної програми. Селекційна робота завжди починається з формування і всебічного вивчення вихідного матеріалу. Чим більший і різноманітніший вихідний матеріал, тим результативнішою буде селекційна робота. Вивчаючи головні завдання селекції рослин і шляхи їх реалізації, М.І. Вавилов особливе значення приділяв проблемі створення вихідного матеріалу. По суті, він уперше в історії рослинництва чітко сформулював необхідність мобілізації генетичних ресурсів усіх культурних рослин та їх диких родичів для потреб селекції. М.І. Вавилов був

організатором збирання і планомірного вивчення сортових рослинних ресурсів в усіх куточках земної кулі. Створена ним і його послідовниками світова колекція сільськогосподарських культур, сконцентрована у ВІР, є одним із унікальних зібрань видів вихідного матеріалу. У сучасній селекції вихідним матеріалом можуть бути: природні популяції, селекційні сорти вітчизняної й зарубіжної селекції, гібридний матеріал, інцухт-лінії, мутантні й поліплоїдні форми та ін.

Особливості та методи отримання вихідного матеріалу розглянемо детальніше.

I. *Природні популяції* – досить великий вид натурального матеріалу. До них належать дикорослі форми, місцеві сорти. Популяції є групою добре пристосованих до умов вирощування особин, що відрізняються одна від одної за спадковістю. Джерелом спадкової мінливості в популяції є мутаційна й комбінативна мінливість.

II. *Селекційні сорти* вітчизняної і зарубіжної селекції є цінним вихідним матеріалом. Їх можна використовувати для масового або індивідуального добору нових форм, а також для створення гібридних популяцій. Особливо цінні селекційні сорти сільськогосподарських культур часто використовуються як донори окремих ознак (висота рослин, імунітет, вміст білка, крохмалю, цукру тощо).

III. *Гібридні популяції* створюють внутрішньовидовою і віддаленою гібридизацією. Для цього проводять прості парні, зворотні, насичувальні, складні, східчасті схрещування. Комбінативна мінливість при гібридизації дає можливість поєднувати в гібридах ознаки властивості батьківських форм. При гібридизації відбувається значний формотворний процес. Тому гібридні популяції є цінним вихідним матеріалом, а гібридизація стала найпоширенішим методом створення вихідного матеріалу.

IV. *Самозапилені лінії, або інцухт-лінії (інбредні)*, в селекції на гетерозис є цінним вихідним матеріалом. У перехреснозапильних культур багаторазовим примусовим самозапиленням одержують самозапилені лінії. Схрещування таких ліній із сортами або між собою дає значно вищий ефект гетерозису, ніж міжсортів схрещування.

V. *Мутантні і поліплоїдні форми* – цінний вихідний матеріал для селекційної роботи, а експериментальний мутагенез і поліплоїдія – ефективні методи створення вихідного матеріалу.

### **Інтродукція рослин.**

Дикорослі рослини були первинним джерелом для створення культурних сортів. Природна флора забезпечує генофонд, який залучається до селекційної роботи для створення потрібних виробництву сортів. Момент, коли людина почала відбирати і вирощувати рослини для своїх потреб, і був початком інтродукції. Не вдаючись до складних проблем інтродукції, розглянемо її з позиції практичної селекції.

*Інтродукція* – цілеспрямоване введення в культуру в певному ґрунтово-кліматичному районі нових культур, видів, сортів і форм, які в ньому раніше не культивувалися, а також нових ознак (генів). За великої різноманітності ґрунтово-кліматичних умов на території нашої країни в попередні часи вирощувався обмежений набір рослин. Розвиток виробничих сил потребував його розширення і поліпшення. Такі культури, як кукурудза, картопля, соняшник, бавовник та ін., з'явилися не тільки в нашій країні, а й в усіх країнах Європи та Азії внаслідок їх інтродукції з Америки. Теоретичні основи інтродукції виклав М.І. Вавилов. Він визначив три види інтродукції: 1 – завезення нових культур; 2 – завезення і впровадження нових існуючих сортів; 3 – завезення нових ознак існуючих культур і сортів (інтродукція генів).

Слід також розрізняти *натуралізацію* і *акліматизацію* сортів. Натуралізація полягає в тому, що новий завезений сорт пристосовується до місцевих умов і дає високу продуктивність, а акліматизація – у тому, що більшість біотипів завезеної популяції гине і потрібна певна робота з пристосування її до нових умов. Завезення вихідного матеріалу із-за кордону часто супроводжується інтродукцією карантинних хвороб і шкідників (колорадський жук, амброзія тощо), тому потрібно суворо дотримуватися карантинних заходів. Країни з розвиненим сільським господарством рідко інтродукують селекційні

сорти, які перенесені в інші ґрунтово-кліматичні умови, часто поступаються перед сортами власної селекції. Тому в багатьох країнах (і в Україні) проводиться міжнародне екологічне сортовипробування. Країни з подібними ґрунтово-кліматичними умовами обмінюються кращими селекційними сортами. Так, в Державному реєстрі сортів рослин України є сорти картоплі, ячменю, вівса, гороху та гібриди кукурудзи, соняшнику, цукрових буряків, овочевих культур зарубіжної селекції. За результатами державного сортовипробування їх перелік постійно оновлюється. У зарубіжних країнах використовують сорти української селекції. Останнім часом селекціонери широко застосовують інтродукцію заради окремих ознак інтродукованих форм чи сортів, які можуть бути донорами генів стійкості до хвороб і шкідників, скоростиглості, якості продукції тощо. У цих випадках селекціонера цікавить один або група генів, а не весь генотип. Тому такі форми використовують для різних схрещувань.

Значний внесок у розроблення теорії і практики інтродукції зробив І.В. Мічурін. Зазнавши невдачі при поступовому пристосуванні південних сортів плодівих культур до кліматичних умов середньої смуги Росії, він спробував за допомогою прищеплювання південних сортів до холодостійкої дички розв'язати проблему інтродукції через акліматизацію. І.В. Мічурін допускав, що під впливом підщепи і чинників середовища щеплені форми швидше пристосовуються до різкоконтинентального клімату, а насіння з плодів дасть сіянци, з яких можна відібрати форми, кращі за місцеві. Проте цей метод позитивних результатів не дав. Перейшовши до схрещування географічно віддалених форм, І.В. Мічурін добився значних успіхів у створенні сортів, пристосованих до умов середньої смуги Росії, які мали добрі смакові властивості південних сортів. М.І. Вавилов науково обґрунтував теорію інтродукції рослин у своїх працях «Закон гомологічних рядів у спадковій мінливості» та «Центри походження культурних рослин». Вивчення та аналіз спадкової мінливості різних систематичних груп рослин дали можливість М.І. Вавилову сформулювати закон гомологічних рядів у спадковій мінливості (або закон паралельної мінливості). Вперше цей закон учений сформулював у 1920 р. у доповіді на III Всеросійському з'їзді селекціонерів у Саратові.

Згідно з цим законом генетично близькі види й роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою правильністю, що, знаючи ряд форм у межах одного виду, можна передбачити появу паралельних форм в інших видів і родів. Що ближче вони генетично в загальній системі, то повнішою є схожість у рядах їх мінливості. Крім того, цілі роди рослин характеризуються певним циклом мінливості, яка проходить через усі види, що утворюють ці родини. Ілюстрацією до закону можуть бути дані, наведені в табл. 2.3, де зазначено схожість спадкової мінливості деяких ознак у межах родини злакових.

Перелік ознак можна значно розширити, як це зробив М.І. Вавилов, ілюструючи мінливість у межах роду *Triticum*. Сформульований В.І. Вавиловим закон гомологічних рядів має не тільки важливе теоретичне, а й практичне (особливо для селекції) значення. Він вважав, що в законі гомологічних рядів виявляється схожість у мутаційному процесі. Вчений також урахував, що нові методи експериментальної генетики реально розкривають безмірну складність генотипів у межах виду, які створюють величезний потенціал для формотворення. Знаючи мінливість ознак у межах родини, селекціонер може передбачити існування або можливість створення подібних форм у споріднених видів. Наприклад, наявність безостих різновидів у м'якої пшениці свідчила про існування подібних у твердої. М.І. Вавилов знайшов безості форми твердої пшениці в Абіссинії (нині Ефіопія). Гібридизацією остистих форм твердої з безостими формами м'якої пшениці О.П. Шехурдін одержав безості форми твердої пшениці. Ф.Г. Кириченко так само створив сорти озимої твердої пшениці, в якій до того часу були відомі тільки ярі форми. Закон гомологічних рядів має важливе значення і в систематиці. Його використання допомагає орієнтуватися в різноманітності форм у межах окремих споріднених груп.

#### **4.4. Центри походження і формотворення культурних рослин**



Вивчаючи внутрішньовидову мінливість, М.І. Вавилов дійшов висновку, що вид є складною морфофізіологічною системою взаємозв'язаних еколого-географічних рас, які виникають на основі генотипової диференціації частин виду. На основі вивчення ареалу виду, загальної системи мінливості із застосуванням закону гомологічних рядів і географічної мінливості, сортової і видової різноманітності М.І. Вавилов створив теорію центрів походження культурних рослин. У його теорії обґрунтовано наявність первинних і вторинних центрів. Первинні центри пов'язані з стародавніми осередками цивілізації і місцями первинного вирощування та селекції рослин, а вторинні – з подальшими періодами культури землеробства. Успіхи в селекційній роботі з використанням віддаленої гібридизації, мутагенезу, поліплоїдії та інших методів зумовили створення у другій половині ХХ ст. унікальних сортів, нових видів сільськогосподарських культур (Triticale), що дає змогу говорити про виникнення третинних центрів формотворення культурних рослин. Узагальнюючи результати численних експедицій, М.І. Вавилов у 1940 р. опублікував працю «Учение о происхождении культурных растений после Ч. Дарвина», в якій описав сім головних центрів походження культурних рослин. Ці центри визнали біологи всього світу.

Основою вчення про походження культурних рослин на континентах земної кулі є фундаментальні дослідження М.І. Вавилова, викладені в його численних працях. Пізніше було опубліковано нові дані, які стосуються переважно генетичних основ походження культурних рослин. Ботанічно-географічні основи походження, визначені М.І. Вавиловим, залишаються незмінними. Учення М.І. Вавилова про центри походження культурних рослин розвивали його послідовники, а нині продовжують науковці ВІР. Для цього проводилися і проводяться численні експедиції зі збирання і вивчення світового генетичного фонду культурних рослин для селекції. Це дало змогу П.М. Жуковському розширити вчення про центри. У вітчизняній літературі нині користуються класифікацією виділених М.І. Вавиловим центрів походження культурних рослин, яка була доповнена П.М. Жуковським до 12. Розглянемо її з переліком походження найважливіших культур.

1. **Китайсько-Японський центр** досить великий, він охоплює територію, яку займають Китай, Тайвань, Корея та Японія. Особливості клімату (від сухого, різкоконтинентального до тропічного), нагрітий характер території, вертикальна зональність створили екологічну різноманітність і поліморфізм багатьох родів рослин. У північній частині Китаю трапляється більшість видів груші, яблуні, сливи, вишні, абрикосів та інших плодових дерев. Світове рослинництво із зони субтропіків Південно-Східної частини Китаю ввело в культуру китайські ранньостиглі й широколисті м'які пшениці, багаторядні, низькорослі, плівчасті і голозерні ячмені, просо, чумизу, пайзу, гаолян, голозерний багатоквітковий овес, квасолу, сою, коротковолокнистий підвид бавовнику, ранньостиглі сорти рису, ендемічні форми маку, конопель тощо. Культурні рослини Японії запозичені переважно з Китаю, але селекція тут досягла вищого рівня, ніж у Китаї. В Японії трапляється велика різноманітність селекційних форм капусти, редьки, вишні, мандаринів та інших культур. Тому Японія стала вторинним генетичним центром під впливом Китаю. Через велику кількість (понад 20 000) видів рослин Китайсько-Японський центр М.І. Вавилов поставив на перше місце.

2. **Індонезійсько-Індокитайський центр** має велику територію і охоплює Індокитай (В'єтнам, Лаос, Камбоджу, Таїланд, Бірму, Індонезію), Філіппінські острови, острів Цейлон (Шрі-Ланка) та острови Малайського архіпелагу. З цього центру походять численні субтропічні рослини: основні види бананів, кокосова і цукрова пальма, манго, бамбук, деякі види цукрової тростини, хлібне дерево тощо. На Філіппінських островах виявлено ендемічний тетраплоїдний багаторічний вид рису (*Oryza minuea*). Звідси походять яванський підвид рису посівного, чорний перець та інші культури.

3. **Австралійський центр** займає територію всього австралійського континенту. Його багата флора на дві третини представлена ендемічними видами. В Австралії виявлено понад 20 ендемічних видів тютюну, стійких до хвороб. Ці види цінні для

гібридизації з культурними сортами, для одержання гібридів, стійких до хвороб. Серед ендемічних видів бавовнику виявлено два дикорослих види (*Gossypium sturtii* і *Gossypium robinsonii*), стійкі до хвороб. В Австралії сконцентровано майже всі види роду евкаліптів і велику кількість видів акації.

4. **Індостанський центр** охоплює Південно-Західну Індію. Тут сконцентровано величезну різноманітність культурних і диких видів рису. Звідси введено в культуру апельсини, мандарини, цукрову тростину, нут, кунжут, кенаф, багато овочевих культур.

5. **Середньоазійський центр** складається з гірських районів Північно-Західної Індії та Афганістану, Таджикистану, Узбекистану і західної частини Тянь-Шаню (частина Казахстану) та низини Туркменистану. З цього центру світовим рослинництвом введено в культуру багато цінних рослин. Звідси походять різноманітні форми м'якої пшениці, карликова і круглозерна пшениця, дрібнонасінні форми гороху, сочевиці, чини. З овочевих культур – цибуля (частково), часник, морква (жовта). Значна внутрішньовидова різноманітність характерна для винограду, абрикосів, дині, бавовнику (гузу) та інших культур.

6. **Передньоазійський центр** у географічному розумінні є сукупністю таких територій: Іран, Закавказзя, Сирія, Палестина, Аравія, а також гірська частина Туркменистану. Цей центр має велике значення в історії культурних рослин. Закавказзя за своєю природою й історією слід розглядати як окремий центр еволюції культурних рослин. У жодному регіоні світу не існує такої кількості видів пшениці, як у Закавказзі (18 з 23 відомих), з них 8 ендемічних. Виключне значення має Закавказзя як центр різноманітності жита.

У Передньоазійському центрі сформувалися специфічні екологічні типи твердих пшениць, дикі однозернянки, численні види роду *Aegilops*. Це також батьківщина візантійського вівса, горохоподібного нуту, синьої люцерни (частково), дикого виду буряків (*Beta lomatogona*). Всі європейські види плодкових культур і винограду походять з цього центру.

7. **Середземноморський центр** охоплює країни Середземноморського узбережжя: Іспанію (Андалузю і Валенсію), південну частину Португалії, Італію, Південну Грецію, узбережні райони Марокко, Алжиру, Тунісу, Єгипту, острови Середземного моря. З цього центру введено в культуру численні рослини: овочеві – буряк, капусту, салат; синій, жовтий і білий однорічні види люпину, конюшини; візантійський овес; цукровий буряк; лаванду, м'яту; гранат, маслини тощо. Екологічною особливістю польових культурних рослин Середземномор'я є їх різко виражена крупнонасінність, яка характерна тут для гороху, нуту, сочевиці, кінських бобів, вики, люпину, льону, ячменю, 28-хромосомних видів пшениці.

8. **Африканський центр** складається з Африканського континенту і виділеного М.І. Вавиловим Абіссінського центру. Аборигенними рослинами Африки, що ввійшли в культуру, є різні види сорго, африканське просо (*Pennisetum tufrhoideum*), кормовий горох (*Vigna*), земляний горіх, голубиний горох (*Cajanus indicus*), кофе, кунжут, рицина, багаторічне африканське жито (*Secale africanum*). Ефіопія є вторинним центром походження тетраплоїдних видів пшениці і культурного ячменю. П.М. Жуковський зазначив, що серед великої кількості різновидів цих культур диких форм не знайдено, і вони були інтродуковані з Азії.

9. **Європейсько-Сибірський центр** охоплює країни Європи, європейську частину і райони Сибіру Росії. Роль цього центру в походженні селекційних типів багатьох культурних видів рослин досить велика. Європа є центром походження цукрових буряків, тут створено кращі селекційні високоцукристі сорти. Територія колишнього СРСР мала свої багаті ресурси. Це територія найдавнішого формотворення пшениці, жита, ячменю, вівса, льону-довгунцю, конюшини червоної, багатьох плодкових культур. Завдяки селекційній роботі в Росії на Кубані створено вторинний генетичний центр соняшнику. Інші країни Європи відіграють важливу роль у введенні в культуру й селекцію багатьох

культурних рослин. Важливу роль у розвитку світового рослинництва відіграли пшениці-дворучки, цукрові буряки, картопля, ріпак (Франція), зимостійкі м'які пшениці (ФРН, Баварія), славнозвісні пшениці-банатки (Угорщина), паннонська вика (Чехія), жаростійкі овочеві культури (Болгарія), селекційні сорти багатьох культур (Швеція, Англія тощо).

10. **Центральноамериканський центр** складається з Мексики, Гватемали, Коста-Рики, Гондурасу, Панами. Центральна Америка є частиною великого центру бульбоносних видів картоплі, деяких видів квасолі, перцю. Це також первинний генетичний центр формотворення і походження авокадо, деяких видів какао, бавовнику упланд. Тут сконцентровано багато різноманітних форм кукурудзи.

11. **Південноамериканський (Перуано-Еквадору-Болівійський) центр.** Звідси походять деякі види картоплі, люпину, серед них культурний вид (*Lupinus mutabilis*), крохмалиста кукурудза (*Zea mays amylacea*). Перу є первинним генетичним центром походження видів південноамериканської групи соняшнику, єгипетського бавовнику (*Gossypium barbadense*). Вид картоплі *Solanum tuberosum*, що займає найбільший ареал на земній кулі, походить з цього центру, зокрема з Чилі й острова Чилое.

12. **Північноамериканський центр** охоплює територію США й Канади. В США трапляються в дикому стані види соняшнику, багато видів дикого винограду, що вказує на первинний центр їх формотворення. Звідси також походять види картоплі, тютюну, люпину. Для Канади в основному характерна висока культура пшениці, ячменю, вівса, льону, багатьох кормових та овочевих культур. Переважна більшість видів, які культивуються в цьому центрі, «переселенці» зі Старого світу.

Описані центри є макроцентрами походження культурних рослин. Крім макроцентрів виокремлюють ендемічні мікроцентри культурних рослин, а також дикоростучих видів, генетично подібних до культурних. У середніх зонах центрів походження переважають домінуючі гени виду, а з віддаленням до периферії збільшується частота поширення рецесивних генів. Значення відкриття цих центрів полягає у визначенні областей первинного формотворення культурних рослин та у можливості виявлення там генофонду, який було втрачено при міграції рослин і селекції. Центри походження культурних рослин одночасно є також центрами найбільшої внутрішньовидової різноманітності цінних для селекції форм.

#### **4.5. Світова колекція рослин та її використання в селекції**

Сучасному періоду розвитку вчення про генофонд культурних рослин притаманне ширше розуміння процесів, що забезпечують сформульовані М.І. Вавиловим закономірності еволюції культурних рослин і їх диких родичів. Почата ним робота, пов'язана зі збиранням і створенням світової колекції рослин (банку генів), продовжує колектив ВІР. Світова колекція є сукупністю різноманітних таксонів і генотипів, агроекологічних ознак і властивостей, з яких селекціонери можуть вибирати потрібні їм форми для творчої роботи. Колекція ВІР охоплює не тільки різноманітні види культурних рослин і їх диких родичів, що існують у природі, а й основний фонд сортів, які постійно створюються світовою селекцією. Ця колекція є фундаментом, цінним генетичним фондом, на основі якого селекційні заклади виводили і виводять нові сорти і гібриди сільськогосподарських культур. Світова колекція ВІР постійно поповнюється новими цінними зразками. Цей інститут має постійні зв'язки з аналогічними науковими центрами з обміну науковою інформацією і зразками рослин. Вивчення зразків сучасними методами генетики, молекулярної біології, біохімії, генної інженерії і накопичення експериментальних даних перетворює колекцію рослин на генетичну колекцію (генбанк). Формування Національного центру генетичних ресурсів рослин України започатковано в 1992 р. в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва. Нині генофонд генетичних ресурсів рослин налічує понад 125 тис. зразків 550 культурних і дикорослих видів. Щорічно генетична колекція поповнюється 10 – 13 тис. зразків. Для забезпечення ефективного доступу до генофонду, зосередженого в зарубіжних генбанках, та обміну інформацією

бази даних приєднують до європейського каталогу з генетичних ресурсів рослин EURISCO та міжнародної бази даних WIEWS, що формується відповідно під егідою Міжнародного інституту генетичних ресурсів рослин (IPGRI) та ФАО. Інформаційна система «Генофонд рослин» Національного центру генетичних ресурсів рослин України має такі бази даних: інтродукційну, паспортну, ознакову, родоводів, насінневого фонду.

#### **4.6. Поняття про еколого-географічну систематику рослин. Використання її в селекції**

Різноманітний рослинний світ земної кулі становить близько півмільйона видів рослин. Розібратися в цій різноманітності допомагає систематика, яка класифікує рослини, об'єднує їх у певні групи на підставі подібності ознак і однорідності походження. В існуючій нині міжнародній ботанічній класифікації користуються такими таксономічними одиницями: відділ (divisio); тип (phylum); клас (classis); порядок (ordo); родина (familia); рід (genus); вид (species); підвид (subspecies); гілка (proles); різновид (varietas); підрізновид (subvarietas); форма (forma). Між цими одиницями, від більших до дрібніших, можуть виникати додаткові. Наприклад, у систематиці картоплі після таксономічної одиниці «рід» вводяться менші одиниці: секція (sectio); підсекція (subsectio); серія (serio); у систематиці ячменю – підрід (subgenus). У систематиці рослин основною елементарною одиницею, яка реально існує в природі, є вид. Це сукупність подібних за морфологією особин, споріднених за походженням і комплексом спадкових ознак. Особини одного виду легко схрещуються між собою і дають плодюче потомство. Вид має систему гарантованої ізоляції від інших завдяки особливостям свого циклу розмноження, несхрещуваності, безплідності гібридів. Кожний вид має певний за кількістю та складом набір хромосом і є генетичною системою. Він відображує існування дискретної еволюції і займає певний ареал. Ботанічна класифікація має важливе значення для пізнання величезного поліморфізму видів і ботанічних різновидів у межах роду. Проте вона не розкриває належним чином їх цінних господарських ознак і властивостей, що дуже важливі для селекціонерів. Уперше розроблений М.І. Вавиловим диференціально-географічний метод вивчення світової різноманітності сільськогосподарських культур дав змогу провести їх екологічну систематизацію. При цьому враховують еволюцію екотипів, їх пристосованість до умов середовища, морфологічні, імунологічні та інші ознаки й властивості рослин. М.І. Вавилов ввів у внутрішньовидову систему культурних рослин схему, яка ґрунтується на еколого-географічних принципах:

Вид

Еколого-географічні типи

Ботанічні різновиди

Форми і сорти

Екологічні властивості неможливо достатньо повно охарактеризувати методами ботанічної класифікації, оскільки ботанічні ознаки не розкривають суті екологічних властивостей рослин. При екологічній класифікації рослин основним є пізнання умов зовнішнього середовища, необхідних для рослин. Тому в ботанічній і екологічній класифікаціях назви окремих систематичних одиниць відрізняються: Ботанічна класифікація Екологічна класифікація

Рід Рід

Вид Вид

Підвид Кліматип I порядку

Гілка Кліматип II порядку

Різновид Екотип I порядку

Підрізновид Екотип II порядку

Раса Ізореагент

*Кліматип* – це сукупність подібних біотипів, що мають загальні ознаки, характерні для певних кліматичних умов. *Екотип* є групою біотипів у межах певної систематичної

одиниці, яка характеризується певними властивими їй спадковими ознаками і властивостями, що сформувалися природним добром у ґрунтовокліматичних умовах ареалу й умовах культури. Екологічна спеціалізація видів і екотипів забезпечує кожному з них не тільки ефективнішу в масштабі фітоценозу й екосистеми утилізацію природних ресурсів, а й кращу виживаність, тобто екологічна диференціація рослин, основою якої є генетична мінливість і природний добір, забезпечує їм найбільшу пристосовуваність. *Ізореагент* – це група особин, що однаково реагують на визначені умови певного місцеперебування. Флуктуації умов зовнішнього середовища в просторі і часі зумовлюють зміни напрямів природного добору, що підтримує значну гетерогенність популяції рослин.

Екологічний поліморфізм, специфічний для кожного виду рослин, є важливою характеристикою його адаптивного потенціалу, яка відображує можливість як онтогенетичної адаптації, так і генотипової мінливості (О.О. Жученко). Кліматичний екотип може охоплювати кілька едафічних і ботанічних екотипів, а едафічний – кілька центотипних екотипів. Що різноманітніші ґрунтово-кліматичні умови території, то більше на ній формується екотипів. Отже, чим ширший ареал виду і чим більше відрізняються умови місць його перебування, тим численніший його екотиповий склад. Відмінність між окремими екологічними типами в межах навіть дрібних систематичних одиниць стикається з такими важливими для селекціонера властивостями, як тривалість вегетаційного періоду, холодостійкість, посухостійкість, імунітет до хвороб, якість продукції, реакція на агрофон тощо.

Екотипи поділяють на едафотипи – створені під впливом ґрунтових умов і центотипи – пристосовані до певних умов вирощування (трави на луках, у лісі). Нині екологічну класифікацію розроблено майже для всіх культур. Так, у м'якої пшениці в колишньому СРСР виділено 19 екогруп. Серед них є групи вузьколокалізовані. Найбільше значення мають пшениці таких екологічних груп: степова волзька, степова південна, лісостепова південна, лісостепова волзька, лісостепова, південно-сибірська тощо. У результаті тривалого вивчення колекції в різних ґрунтово-кліматичних зонах у проса виділено 14, у ярого ячменю – 12, у гороху – 18 еколого-географічних груп, які відрізняються (у межах виду і різновиду) комплексом морфологічних, біологічних і господарських ознак і властивостей. Вивчення культурних рослин на основі еколого-географічних принципів дає змогу селекціонерам цілеспрямовано підбирати компоненти для схрещувань.

### ***Контрольні запитання і завдання***

**1.** Роль сорту в інтенсифікації землеробства? **2.** Назвіть елементи моделі майбутнього сорту. **3.** Сучасність поняття «вихідний матеріал» і його значення в селекції рослин? **4.** Для чого застосовують інтродукцію й акліматизацію рослин? **5.** Назвіть методи створення вихідного матеріалу. **6.** Поясніть основні положення, викладені в працях М.І. Вавилова «Закон гомологічних рядів у спадковій мінливості» і «Центри походження культурних рослин». **7.** Як використовують світову і національну колекції рослин у селекції? **8.** З якою метою було запропоновано еколого-географічну систематику рослин і її роль у селекції?

### **Тема 5. Аналітична селекція та поняття про адаптивну селекцію**

Велика різноманітність сортів культурних рослин є наслідком безперервної багатовікової селекційної роботи. Як уже зазначалося, на ранніх етапах основою цієї роботи був несвідомий добір кращих особин «на плем'я». У пізніший період проводився свідомий добір з ізольованим розмноженням потомства і вибіркоким схрещуванням. Це було значним кроком вперед у поліпшенні культурних рослин. Проте до широкого застосування гібридизації як методу створення вихідного матеріалу головне місце у виведенні нових сортів сільськогосподарських культур займала аналітична селекція –

виведення сортів методом індивідуального добору ліній з популяцій. Вона була першим етапом наукової селекції. У природних популяцій селекціонери відбирали особини з бажаними ознаками, і такі форми часто давали початок сортам. Явище широкої мінливості рослин у межах використовуваних сортів і популяцій було відоме давно. Панував погляд, що всі відхилення (зміни) передаються потомству. В селекції такий погляд широко пропагував відомий селекціонер кінця XIX – початку XX ст. Ф. Галлет. При створенні сортів пшениці він відбирав кращі рослини, більше колосся, а в межах колоса – більші зерна. Таким багаторазовим доббором з місцевих англійських пшениць Ф. Галлет досяг значних успіхів. Однак при застосуванні цього методу на сортах, виведених Ля Кутером методом індивідуального добору, він не отримав жодного сорту. З аналогічним явищем стикалося багато селекціонерів. Результативність індивідуального добору науково обґрунтував В. Югансен у 1903 р. у своїй праці «Про успадковування в популяціях і чистих лініях». Він показав, що індивідуальний добір ефективний тільки у змішаних, гетерогенних популяціях і зовсім неефективний у гомозиготних чистих лініях. Чистою лінією він назвав потомство однієї самозапильної гомозиготної рослини, а популяцією самозапильних культур – суміш чистих ліній, які відрізняються за спадковими ознаками. Різницю в ефективності добору в популяціях і чистих лініях В. Югансен пояснював тим, що в популяції відбирають особини, в яких зміни ознак спричинені не тільки зовнішніми умовами, а й спадковою основою. В чистих лініях відбирають рослини зі змінами фенотипу. Зміни фенотипу, спричинені умовами вирощування, не передаються потомству. Коли добір вичерпує з популяції форми із спадковими ознаками, його подальша дія припиняється. Підтвердженням цьому може бути селекція на цукристість у цукрових буряків. У 1838 р. вміст цукру в коренеплодах становив усього 8,8 %. У результаті індивідуального добору вже в 1918 р. цукристість підвищилася до 19,2 %. Приблизно на цьому самому рівні вона залишається у сучасних сортів, хоча селекціонери багатьох країн ведуть роботу на її підвищення. Причина криється в тому, що цукрові буряки не мають великої генетичної різноманітності за цим показником. Щоб підвищити вміст цукру в коренеплодах, потрібно шукати нові методи створення вихідного матеріалу: перехід на триплоїдний рівень, селекція на гетерозис, віддалена гібридизація тощо.

В. Югансен підкреслював, що в результаті мутацій, розщеплення, гібридизації нові гамети й особини можуть формуватися і в чистих лініях. У процесі розмноження лінії можуть перетворюватися на популяції, тому можлива внутрішньосортова мінливість. Внутрішньосортовий добір при цьому буде ефективним. Місцеві сорти-популяції – цінний вид вихідного матеріалу. В міру становлення і розвитку наукової селекції кожен селекційний заклад, що створювався, починав свою роботу зі збирання і вивчення місцевого матеріалу. Практика селекційної роботи показала, що у переважної більшості сільськогосподарських культур місцеві сорти були цінним вихідним матеріалом. Створені під дією природного і простих способів штучного добору місцеві сорти є популяціями, неоднорідними за своїм генетичним і морфологічним складом. Між механізмом дії природного і штучного добору існує істотна відмінність. Вона полягає в тому, що головним критерієм природного добору є пристосованість організмів до умов середовища, тобто насамперед їх життєстійкість і здатність залишати після себе численніше потомство. Головним критерієм штучного добору є інтереси людини, пов'язані з вирощуванням і використанням культури.

За природного добору створюються популяції, які адаптовані до умов їх місцеперебування, а за штучного – сорти, що відповідають вимогам сільськогосподарського виробництва. Проводячи добір, селекціонер не усуває дію природного добору, а лише послаблює її. Процес доместикації супроводжується істотними змінами морфологічних, фізіологічних, біохімічних та інших ознак і властивостей, їх сортовою диференціацією. Місцеві сорти в результаті тривалого використання в певній природно-кліматичній зоні добре пристосовані до умов зони, мають високу якість продукції. Вони стійкі до дії несприятливих чинників середовища,

поширених у певній зоні хвороб і шкідників. Унаслідок природних мутацій, транслокацій, перекомбінацій генів при гібридизації в місцевих сортах накопичуються різні за спадковими ознаками генотипи. Місцеві сорти перетворюються на популяції і є цінним вихідним матеріалом для прямого добору. Багато кращих сортів сільськогосподарських культур наприкінці XIX і до 40-х років XX ст. створено з місцевих сортів-популяцій. Наприклад, О.П. Шехурдін методом індивідуального добору з місцевого сорту ярої пшениці Полтавка вивів сорт Лютесценс 62, з місцевого сорту озимої пшениці Сандомирка – сорт Лютесценс 329. В.Я. Юр'єв з місцевого сорту Високолитовка одержав сорт озимої пшениці Еритроспермум 917.

**5.1. Природні популяції як цінний вихідний матеріал.** Вище розглядалося визначення поняття популяції, яке дав В. Югансен. З погляду сучасної генетики *популяцією* називають сукупність особин одного виду, що вільно схрещуються між собою, займають визначений ареал і пристосовані до певних умов існування. Популяція формується під впливом умов існування на основі взаємодії чинників спадковості, мінливості й добору. В природі популяція характеризується генетичною неоднорідністю. Генетична структура природної популяції зумовлюється типом її відтворення і розмноження. Розрізняють такі типи популяцій: перехреснозапильних культур – облігатні, факультативні, з клональними фрагментами; самозапильних культур – облігатні, факультативні, з клональними фрагментами; переважно апомікти. Саме в характері розмноження сортових і природних популяцій криються істотні відмінності. Сортові популяції зберігають типовість і продуктивність, тобто відтворюються як певна популяція тільки при відносно зумовленому способі відтворення, тоді як природні популяції часто формуються, поєднуючи різні форми розмноження. У перехреснозапильних культур схрещування відбувається регулярно, можливе вільне схрещування особин у кожному поколінні. У самозапильних культур випадки схрещування розділені етапами самозапилення, внаслідок чого гомозиготи не тільки виділяються, а й стабілізуються добором як основна форма існування особин популяцій. Якщо у перехреснозапильних культур біотипи популяції за більшістю генів мають бути гетерозиготними і добір у такій популяції стабілізує гетерозиготні генотипи, то у самозапильних добір стабілізує гомозиготи. Тому у самозапильників у популяції адаптивними виявляються гомозиготні біотипи. Основні відмінності популяцій перехреснозапильних і самозапильних культур та популяцій з клональними фрагментами спостерігаються на етапі поліморфізму і гетерозиготності та в особливостях адаптивності цих популяцій. Формотворчий процес у популяціях зумовлений мутаційною і комбінативною мінливістю. Виникнення мутацій під дією внутрішніх і зовнішніх чинників зумовлює появу нових вихідних властивостей у популяціях. Важливими для створення вихідного матеріалу для еволюції і селекції є різні види спонтанних схрещувань: внутрішньопопуляційні, міжпопуляційні, а іноді схрещування особин різних видів і навіть родів. Співвідношення гомозиготних і гетерозиготних генотипів ( $AA, Aa, aa$ ) для будь-якої пари алелів у кожній природній популяції встановлюється згідно з законом Харді - Вайнберга. Це закономірне співвідношення складається на основі концентрації генів, які є в популяції. Тому природні популяції були першим і до цього часу залишаються по багатьох культурах цінним джерелом вихідного матеріалу. Популяції будь-якої культури, взяті з різних регіонів, значною мірою неоднорідні за своїм генетичним складом. До 20-х років минулого століття в Україні у виробництві висівалися стародавні місцеві або акліматизовані інорайонні популяції сільськогосподарських культур. Вони й були вихідним матеріалом для прямого добору з них нових форм, які давали початок новим сортам.

У генотипах багатьох сучасних сортів, що зазначені в Реєстрі сортів рослин України, є гени, які успадковані від місцевих сортів. Та кими є теперішні сорти Білоцерківської селекційної станції: Перлина Лісостепу, Білоцерківська напівкарликова, Елегія, Олеся, Веселка та ін. Завдяки місцевим сортам Банатка і Місцева вони мають високі адаптивні властивості. Значних успіхів досягнуто в селекційній роботі з пшеницею

завдяки доборам з Кримок. Із них виведено сорт Кооператорка, який став цінним вихідним матеріалом для селекційної роботи у Селекційно-генетичному інституті (Одеса). Крім того, природні популяції Кримки відіграли значну роль в акліматизації і селекції озимої пшениці у США.

До 30-х років ХХ ст. у селекції ячменю панував метод добору з місцевих популяцій. Широкому залученню місцевого матеріалу сприяло багатство аборигенних екотипів, пристосованих до несприятливих чинників середовища.

Хоча місцеві сорти і популяції досить цінні, за умов зростаючої інтенсифікації землеробства вони мали багато істотних недоліків. Прямий добір з них дедалі рідше давав успішні результати, що спонукало селекціонерів шукати нові методи створення вихідного матеріалу. Місцеві сорти залучаються до гібридизації між собою або з селекційними сортами. Нові гібридні сорти добре пристосовуються до умов вирощування в певній зоні, стійкі до хвороб, характеризуються посухостійкістю чи зимостійкістю або поєднують комплекс зазначених властивостей.

Природні популяції залишаються цінним вихідним матеріалом для маловідселектованих культур, особливо для кормових – конюшини, люцерни, еспарцету, тимофіївки, стоколосу та ін. Як уже зазначалося, для багатьох культур (пшениця, ячмінь, овес, горох, кукурудза тощо) місцеві сорти, природні популяції втратили своє значення, але вони є в генетичній колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України.

**5.2. Створення банку генів.** Гібридизація – це класичний метод створення вихідного матеріалу, а нові методи – мутагенез, поліплоїдія, клітинна селекція, гібридизація соматичних клітин, генна хромосомна інженерія – це нові підходи, які значно змінюють селекційний процес. Для створення нових сортів інтенсивного типу потрібно широко залучати до селекційного процесу генетичні ресурси вітчизняних культурних рослин, а також споріднені їм дикорослі види. Тому створення і збереження генофонду з метою використання його в селекційній роботі має величезне значення. Впродовж тисячоліть людина створює і поліпшує сорти рослин. Величезна різноманітність місцевих і селекційних сортів є народним надбанням. Вони можуть бути донорами цінних генів (зимостійкості, імунності до грибних хвороб, якості білка тощо) при створенні нових сортів. Будь-який вид має неповторний генофонд, який є результатом природного добору в процесі еволюції. Сьогодні неможливо передбачити значення того чи іншого виду для людини і біосфери. Велика кількість ендемічних видів має незначний ареал. Багато ендемічних видів зникає зовсім не вивченими внаслідок накопичення летальних генів, загибелі комах-запилювачів, зміни екологічних умов через розорювання цілинних земель, утворення штучних морів тощо. Ще М.І. Вавилов зазначав необхідність експедиційного збирання, всебічного дослідження, інтенсивного оцінювання і довгострокового збереження якомога більшої колекції рослин вихідного матеріалу для створення нових сортів. Нині ця концепція є основою створення кожного банку генів, що існують і розширюються в багатьох країнах світу.

Спеціально обладнані сховища зародкової плазми, де можна підтримувати життєздатність насіння впродовж десятків років, функціонують у США, Японії, Італії. У Національному центрі генетичних ресурсів рослин України (Харків) створено Національне сховище насіння зразків генофонду, в яке вже закладено на тривале зберігання 22 тис. зразків, що належать до 190 видів рослин.

### **5.3. Еколого-генетичні проблеми сучасного рослинництва**

Особливість розвитку рослинництва на сучасному етапі полягає в тому, що підвищення врожайності сільськогосподарських культур у 2 – 3 рази супроводжується зростанням затрат енергії на одиницю продукції в 10 – 50 разів. Створення і широке впровадження у виробництво високоврожайних інтенсивних сортів зернових культур називають періодом «зеленої революції». Часто успіхи зеленої революції пояснюють результатом використання досягнень генетики і селекції в створенні нових



високопродуктивних сортів. Насправді це явище набагато складніше. Успіхи в селекції рослин є тільки вихідним пунктом глибоких перетворень у рослинництві, економічній і соціальній сферах.

Селекція сприяла швидкій заміні генетично різноманітних сортів новими високоврожайними сортами і гібридами, що мають високий ступінь ядерної і цитоплазматичної однорідності. При цьому гетерогенність агроекологічних систем зменшується на видовому, генотиповому і внутрішньогенотиповому рівнях. І хоча технологічні переваги, створювані за рахунок генетичної неоднорідності сільськогосподарських культур, у цілому перевищують пов'язані з цим недоліки, повсюдне скорочення генетичної розмаїтості продовольчих культур за рахунок зменшення кількості видів і сортів рослин, що вирощують у кожній з агрокліматичних зон, різко збільшило їх генетичну «уразливість». Крім того, небезпечним є обмеження кількості використовуваних видів рослин. Тепер для задоволення 90 % своїх потреб у продуктах харчування людство використовує тільки 15 – 20 культургенів, тобто 0,5 % від кількості видів, що становлять цінність як можливе джерело їжі. Створені інтенсивні сорти і гібриди сільськогосподарських рослин виявилися більш урожайними порівняно з традиційними лише за умови внесення значних доз добрив і пестицидів та застосування зрошення, сучасних сільськогосподарських машин і знарядь, а отже, нові генетичні варіанти рослин розраховані на більшу витрату «штучної» енергії (О.О. Жученко). Використання сортів інтенсивного типу закономірно зумовило інтенсифікацію землеробства на основі широкого застосування добрив, пестицидів, меліорації, засобів механізації. В зв'язку з цим значною мірою зросли енергетичні витрати в сільському господарстві.

Сучасні сорти і гібриди сільськогосподарських культур забезпечують високу продуктивність тільки на фоні високих доз добрив. Їх низька здатність до конкуренції з бур'янами, недостатня стійкість до хвороб і шкідників, стресової дії чинників зовнішнього середовища потребують підвищення енергетичних витрат на пестициди і зрошення. Сорти інтенсивного типу використовують альтернативно. З одного боку, обов'язкові високі витрати на забезпечення їх вирощування із застосуванням різноманітних пестицидів, ретардантів та інших синтетичних речовин. З іншого, відкривається перспектива забезпечення вимог сучасного землеробства за допомогою адаптивної селекції.

Важливим напрямом подальшого зростання продуктивності культурних рослин може бути керування їх адаптивним потенціалом на еколого-генетичній основі. Адаптивний потенціал рослин відображає їх здатність пристосовуватися до умов середовища за рахунок як онтогенетичної, так і генетичної мінливості. Екологічна стійкість рослин до біотичних і абіотичних чинників середовища є основним лімітувальним чинником у структурі адаптивного потенціалу видів, сортів і гібридів. Селекція рослин завжди була адаптивною в тому розумінні, що селекціонери прагнули створювати сорти, пристосовані до різних умов середовища. В результаті еволюції та селекції культурні рослини завоювали ареал з новими умовами навколишнього середовища. Унаслідок численних адаптацій і в структурі, і у функціональній активності сорти сільськогосподарських культур зайняли ареали, що характеризуються екстремальними умовами існування (сильними морозами, високими температурами, посухами, засоленістю ґрунтів, інтенсивним ультрафіолетовим випромінюванням тощо).

Реакції рослинних організмів на дію несприятливих фізичних і хімічних чинників зовнішнього середовища виникли в процесі еволюції і закріпилися природним і штучним добром. За природних умов адаптація рослин до екстремальних чинників середовища супроводжується уповільненням процесів росту, а отже, й продуктивності. Тому правильне агрокліматичне районування з урахуванням специфічності реакцій різних видів і сортів на чинники навколишнього середовища дає змогу забезпечувати вищу врожайність та її стабільність. Цього досягають переважно за рахунок раціональнішого використання природних ресурсів, а також зменшення витрат енергії рослинами на

компенсорні реакції. Прикладом може бути створення та районування ранньостиглих гібридів кукурудзи не тільки в традиційних районах її вирощування, а й у забезпечених вологою районах Полісся України. Такі гібриди доцільно впроваджувати також у районах з недостатньою кількістю опадів, оскільки порівняно з пізньостиглими вони краще використовують запаси зимової вологи, а завдяки короткому вегетаційному періоду їх цвітіння та налив зерна відбуваються до настання посушливого періоду. Скоростиглі сорти зернових культур забезпечують зростання урожайності за несприятливих умов, оскільки уникають дії літньої посухи, пошкодження хворобами.

Створення сортів пшениці, стійких до кислотності ґрунту і хвороб, дало можливість у Бразилії подвоїти врожайність цієї культури на землях, які раніше були зовсім непродуктивними. Тепер у цій країні районуються тільки сорти пшениці, стійкі до кислих ґрунтів і підвищеного вмісту алюмінію в ґрунті.

Розроблення і впровадження у виробництво інтенсивних технологій, а згодом перехід від них до інтенсивного, а в майбутньому і до біологічного землеробства в цілому є якісно новим етапом у підвищенні ефективності виробництва продукції рослинництва. Головна увага при вирощуванні сільськогосподарських культур переноситься на конструювання екологічної системи конкретного поля та її регулювання. Головним компонентом у цій системі є сорт. Тому підвищення адаптивного потенціалу сільськогосподарських культур є головним шляхом вирішення численних завдань рослинництва, тобто для одержання високих урожаїв потрібні сорти, здатні ефективно використовувати ресурси навколишнього середовища (освітлення, тепло, добрива, вологу тощо) і переносити стресові навантаження, зумовлені діяльністю шкідливих організмів (хвороби, шкідники) і дією техногенних чинників (забруднення середовища, засолення ґрунтів тощо).

Отже, одне з центральних місць у підвищенні адаптивного потенціалу рослинництва належить селекції. Створення сортів і гібридів, що забезпечують найефективніше використання «штучних» і природних енергоресурсів, стійких до несприятливих ґрунтово-кліматичних умов, хвороб і шкідників, здатних засвоювати високі

дозы добрив за низького вологозабезпечення, відновлювати ріст після стресових впливів, а також придатних для тривалого транспортування і збереження отриманого врожаю, є найважливішим засобом для вирішення цих проблем. Однак практичне розв'язання завдань створення сортів, що відповідають вимогам високопродуктивного і енергоекономічного рослинництва, пов'язано з необхідністю значного збільшення масштабів селекційної роботи, істотного поліпшення процесів сортовипробування і реєстрації сортів, а головне, з розробленням методів селекції, що дають змогу керувати формотворчим процесом.

Стара мрія селекціонерів «направляти еволюцію рослин по волі людини» – одна із найскладніших наукових проблем сучасності. Від її остаточного вирішення ми поки що дуже далекі, і в цьому напрямку, з урахуванням центрального місця сорту в реалізації багатьох вузлових проблем сільського господарства, мають бути також сконцентровані сили фундаментальних і прикладних досліджень. Тому особливу увагу слід приділити питанням створення ідентифікованих колекцій геноносіїв адаптивних ознак, розробленню методів індукування генетичних рекомбінацій, підвищенню просторової і часової репрезентативності оцінок сортовипробування на основі використання сучасних математичних методів і ПК (О.О. Жученко, 1980).

#### **5.4. Основні типи адаптації рослин**

Властивість пристосовуватися до різних мінливих умов середовища притаманна всьому живому. В процесі адаптації змінюються біохімічні процеси та функціональні властивості як клітин, так і організму. Генотип, сформований у процесі природного чи штучного добору, визначає спадкову пристосованість організму до умов середовища, за

яких відбувався його онтогенез. Чинники середовища різноманітні й змінюються в широких межах, і в процесі еволюції добір створює спеціальні механізми адаптації.

Використання в організмі або в популяції в цілому ознак і властивостей, набутих в результаті змін у структурі і функціях, що забезпечують існування за умов певного середовища, називають *адаптацією*, а здатність організму, сорту або популяції пристосовуватися до умов середовища – *адаптивністю*. Виокремлюють онтогенетичну і філогенетичну адаптації організмів. *Онтогенетична* адаптація характеризує пристосувальні зміни в період індивідуального розвитку організму. *Філогенетична* адаптація є результатом дії природного добору впродовж багатьох поколінь з часу утворення виду. Адаптація може бути генотиповою і фенотиповою (модифікаційною). Генотипова адаптація зумовлена спадково детермінованими змінами в генотипі, які ведуть до утворення нової норми реакції і забезпечують нормальне функціонування організму або сорту законкретних умов навколишнього середовища. З погляду селекції важливе значення мають загальна адаптивна здатність (ЗАЗ) і специфічна адаптивна здатність (САЗ). Загальна адаптивна здатність відображає здатність культури, сорту давати постійно високий урожай за різних умов вирощування.

Відомі сорти озимої пшениці Миронівська 808 і Безоста 1 тривалий час займали досить широкий ареал як у нашій країні, так і за кордоном. Ці сорти мали високу загальну адаптивну здатність, тому давали високі і стабільні врожаї в різних ґрунтово-кліматичних зонах. Специфічна адаптивна здатність характеризує стійкість культури або сорту до дії специфічних умов середовища (екстремальних температур, посух, певних хвороб, шкідників). Рівень стійкості, а отже, і її механізм зумовлюються як інтенсивністю дії негативного чинника, швидкістю його відхилення від норми, так і ступенем адаптації рослин, яка вироблялась у процесі еволюції. Наприклад, високу посухостійкість мають такі види пшениці: *Triticum vavilovi*, *Triticum spelta*; сорти пшениці Харківська 63, Дніпропетровська 782, Одеська напівкарликова. Стійкістю до раку картоплі і фітофторозу характеризується вид картоплі *Solanum demissum*. Між генотиповою і модифікаційною адаптацією існує тісний зв'язок, оскільки модифікаційна мінливість зумовлена генетично. Тому під адаптивною здатністю розуміють здатність генотипу підтримувати властиве йому фенотипове вираження ознак за певних умов середовища. Особливо це важливо за умов дії на генотип стре-

сових чинників, які змінюють у рослині параметри всіх фізіологобіохімічних процесів. При цьому рослина або вже здатна переносити дію несприятливого чинника, або набуває такої здатності внаслідок механізмів «загартування».

Стресові умови за своєю природою різноманітні, але характер реакції на них рослини, характер адаптаційних змін можуть бути специфічними. Водночас численні дані свідчать про важливе значення в процесах адаптації до стресових чинників специфічних реакцій рослин, за яких підвищується стійкість до дії несприятливих умов. Труднощі вивчення генетики адаптацій до абіотичних чинників полягають у кількісному чиннику виявлення ознак стійкості та в їх залежності від зовнішніх умов середовища. Розрізняють біохімічну, або молекулярну, фізіологічну та анатомо-морфологічну адаптації.

### **5.5. Генетична природа адаптації**

Генетична природа адаптації має важливе значення для реалізації селекційних програм поліпшення сільськогосподарських культур і створення оптимальних умов для їх вирощування. Основою онтогенетичної адаптації рослин є модифікаційні зміни фізіологічних, біохімічних і анатомо-морфологічних пристосувальних реакцій, які контролює генотип організму. Ці реакції забезпе чують оптимальні умови внутрішнього середовища рослини, в тому числі сталість параметрів фізіологічних процесів і здатність пристосовуватися до умов середовища в ряді поколінь. У середині 50-х років ХХ ст. було сформульовано концепцію фізіологічного гомеостазу як властивості організму пристосовуватися до мінливих умов, яка ґрунтується на здатності до саморегулювання. Майже одночасно з теорією фізіологічного гомеостазу М.М. Лернер (1954) сформулював

теорію генетичного гомеостазу, згідно з якою популяції властива здатність зрівноважувати генетичний склад і протистояти раптовим змінам середовища. Генетичний гомеостаз корелює з фізіологічним, оскільки адаптивні властивості окремих організмів роблять внесок у адаптивні властивості популяцій. Численні генетичні, фізіологічні, біохімічні дослідження доводять виключну складність адаптивної системи рослин, яка забезпечує взаємозв'язок і взаємодію між процесами і функціями, що керують різними генетичними системами. Стійкість, яка виникає при біохімічній та фізіологічній адаптаціях, зумовлює в цілому фізіологічну реакцію на дію стресового чинника на рівні рослинного організму.

Інформація в клітині передається за схемою ДНК – РНК – білок. Справді, холодостійкість або жаростійкість рослин при загартуванні розвивається внаслідок фізіологічних і біохімічних процесів, генетичний контроль реалізується за допомогою синтезу білків. Відкриття стресових білків викликало значний інтерес і стимулювало проведення численних досліджень у галузі визначення механізмів адаптації. Під дією стресу дуже швидко змінюється експресія генів, індукуються або репресуються синтез специфічних мРНК або їх трансляція, що зумовлює зміни синтезу специфічних поліпептидів. Н.Г. Нільсон-Еле (1912) першим визначив полігенний тип успадкування морозостійкості у м'якої пшениці. Залежно від комбінацій схрещування морозостійкість у гібридних поколіннях може виявлятися як домінантна або рецесивна ознака. Виявлено, що у м'якої пшениці найчастіше стійкість до низьких температур контролюють гени хромосом 5Д, 5А, 4В. Хромосоми 3А, 6А, 7А, 1В, 3В, 7Д несуть гени, які знижують стійкість до низьких температур. У кукурудзи виявлено гени *Ite1* і *Ite2*, що контролюють стійкість до високих температур. Подібний контроль посухостійкості двома домінантними генами виявлено у пшениці. Значною мірою адаптація залежить від епістатичної взаємодії між генами різних локусів і часто буває вищою у генотипів, гетерозиготних за кількома парами алелів. М.П. Дубінін, М.М. Лернер та інші вчені у своїх працях встановили перевагу в адаптивності гетерозигот над гомозиготами. Перевага гетерозиготних генотипів над гомозиготними ґрунтується на кумулятивній дії генів за здатністю переносити вплив несприятливих чинників. Хоча гетерозиготи мають адаптивну перевагу над гомозиготами, проте, як зазначає О.О. Жученко (1980), можна відібрати гомозиготи, які в певному середовищі будуть краще пристосованими, ніж гетерозиготи.

Внутрішньогеномна збалансованість організму виявляється в різних аспектах: через кореляційні зв'язки між ознаками, основою яких є явище зчепленого успадкування і плейотропії, та через зміни дії генів модифікаторів за нових умов середовища. Важливим генетичним механізмом, який зумовлює адаптивні властивості організму, є рівень плоідності. Підтвердженням цього стало поширення поліплоїдії в природі і наявність поліплоїдних рядів у основних культурних рослин. Генетичні основи продуктивності й екологічної стабільності, загальної і специфічної адаптивної здатності сортів за різних умов середовища вивчено недостатньо. Генетична природа специфічної адаптивної здатності може бути порівняно простою і контролюватися переважно головними генами за ознаками стійкості до холоду, посухи, хвороб, засолювання ґрунту тощо.

Зміни умов середовища передбачають дію багатьох неспецифічних чинників, тоді загальна адаптивна здатність сорту до них – це складна кількісна ознака. Загальна адаптивна здатність охоплює дві головні ознаки – стабільність та продуктивність і має полігенний характер.

Реалізація проблеми підвищення адаптивної здатності сортів може ґрунтуватися лише на знанні механізмів адаптації рослин до стресів, які виникають на різних рівнях біологічної організації –молекулярному, клітинному, організменому, популяційному.

### **5.6. Механізми адаптації**

Адаптація рослин до різних умов середовища різна. Навіть механізми стійкості рослин до дії одного й того самого чинника середовища можуть бути різними. Наприклад *Цu111*, підвищена посухостійкість може зумовлюватися добре розвиненою

кореневою системою, інтенсивністю транспірації, стійкістю протопласта, підвищеною жаростійкістю пігментної системи, активністю дегідраз.

Численні дослідження доводять, що незалежно від різноманітності механізмів адаптації рослини виявляють неспецифічні реакції на дію екстремальних чинників середовища, тобто характер адаптаційних змін рослин за різних типів стресів (посуха, екстремальні температури, засоленість ґрунту тощо) якісно аналогічний. Це дає підстави говорити не про особливості посухостійкості, стійкості до засоленості ґрунту, а про механізми адаптації рослин до дії стресових чинників узагалі.

За будь-яких екстремальних дій у рослинному організмі змінюються фізіологічні параметри. Це зумовлено взаємодією окремих процесів у рослині і саморегульованістю її метаболізму в цілому. Проте зміни параметрів метаболічних функцій організму зумовлені безпосередньо дією стресового чинника на процеси метаболізму клітини. Ряд адаптивних реакцій здійснюється організмом як цілісною системою.

Рослина – це складна система, всі елементи якої функціонально взаємозв'язані і зумовлюють один одного. Щоб створювати сорти з високим адаптивним потенціалом, керувати процесом формування врожаю та його якістю, потрібно знати цю систему, тобто знати генетичні, фізіологічні й біохімічні механізми адаптацій рослин до несприятливих чинників середовища, стресових дій. Адаптивні реакції на клітинному і молекулярному рівнях відіграють важливу роль в адаптаціях організму в цілому. Регуляторна система рослини складається з її генетичного апарату, клітинних мембран, ферментних систем, іонів, фітогормонів і міжклітинних зв'язків. Н.А. Зарубіна та інші вчені (1988) встановили, що різні сорти пшениці розрізняють за активністю аденілатциклази (АЦ). На ранніх фазах росту рослин пшениці вміст циклічних нуклеотидів збільшується.

Згідно із сучасним уявленням співвідношення циклічної аденозинмонофосфатази і циклічної гуанілатмонофосфатази (цАМФ/ цГММ) впливає на адаптаційно-гомеостатичні процеси в клітині в кінцевому результаті, її фізіологічну реакцію на зовнішні подразники, в тому числі стресові. Циклічні нуклеотиди регулюють внутрішньоклітинні метаболічні процеси через взаємодію з ферментами (фосфогідролази, фосфотрансферази, протеїнази), з цАМФзв'язувальними білками. Кожна жива клітина має повний комплект генів, необхідних для онтогенезу, але в кожний певний момент часу активними є тільки ті гени, дія яких потрібна для певного росту і розвитку рослин. Внесення і вилучення генів здійснюють репресори та депресори білкової природи відповідно до внутрішніх і зовнішніх умов.

Існування механізмів регуляції активності генів зумовлене можливістю зміни в комплексі білків та інших компонентів, що синтезуються клітиною, без відповідних змін у ДНК. Особливу увагу генетиків, фізіологів, біохіміків привертає визначення ролі стресових білків, які синтезуються в результаті активізації специфічних генів відповідно до різних стресів. Стресові білки і відповідні гени широко вивчають у лабораторіях США, Великої Британії, Канади, а також у нашій країні. Цілком імовірно, що використання білкових маркерів зумовить значний прогрес у створенні сортів з високим адаптивним потенціалом.

Гормони здійснюють свої фізіологічні ефекти, активуючи транскрипцію генів, що програмує синтез ферментів та інших білків. Гормони і гормоноподібні речовини як індуктори впливають на експресію гена, діючи на різні стадії біосинтезу РНК і білка. Основою регуляції є вилучення або посилення транскрипції ділянки генома, який контролює синтез адаптивних білків, що становить основу генетичної індукції.

Усі генні регуляції підпорядковані регуляції на хромосомному рівні. В диференційованих клітинах спостерігається геномна регуляція процесів. Геноми рослин досить швидко реагують на відповідний вплив навколишнього середовища. Ці реакції є фундаментом адаптивної мінливості, наприклад густота стояння рослин, орієнтація листків, висота, розподіл коренів по горизонтах ґрунту.

Механізми адаптації до екстремальних умов, що діють на клітинному рівні, реалізуються на вищих ступенях організації, тобто на рівні організму і популяції (сорту). На рівні організму механізми адаптацій доповнюються новими функціями, які відображають взаємодію різних органів, насамперед вегетативних і генеративних. Серед таких механізмів в організмі за стресових умов різко виявляються атрагуюча здатність, конкурентна взаємодія та регенераційні процеси.

На популяційному, або сортовому, рівні організації при адаптації рослин до дії несприятливих умов спрацьовує ще один додатковий та ефективно діючий механізм – добір. Основою для здійснення дії механізму добору є внутрішньо-популяційна варіабельність рівня стійкості. При достатньо високій силі дії екстремального чинника (засоленість ґрунту, пестициди, промислові відходи тощо) найменш стійкі організми з низьким потенціалом адаптації гинуть (або не дають насіння) і елімінують з популяції. Найстійкіші генотипи з широкими адаптивними можливостями дадуть насіннєве потомство, що й зумовить підвищення рівня адаптації тієї частини популяції, яка залишилася. У напрямі збереження генотипів з високими адаптивними можливостями діє чинник спрямованої селекції на підвищену стійкість.

### 5.7. Проблеми адаптивної селекції

У селекційних програмах дедалі більше уваги приділяється створенню сортів сільськогосподарських культур з високим потенціалом продуктивності і стійкістю до дії стресових чинників. Селекція на стійкість до дії несприятливих чинників середовища – одна з найважливіших проблем, оскільки можливості усунення довгострокових і особливо короткочасних лімітів чинників середовища обмежені, а вплив їх на врожай значний. Особливого значення ця проблема набуває при інтенсивному промисловому вирощуванні сільськогосподарських культур, оскільки високі норми азотних добрив, загущення посівів, зрошення посилюють процеси росту і таким чином різко знижують стійкість до дії короткочасних лімітувальних чинників середовища (Б.П. Гур'єв та ін., 1986).

Значна частина території України є зоною недостатнього зволоження та посушливого клімату, а більше половини орних земель припадає на кислі, засолені, перезволожені й еродовані ґрунти. Тому сорт має бути не тільки високопродуктивним, а й пластичним до дії конкретних чинників середовища. Створення таких сортів – головне завдання адаптивної селекції. Йдеться про створення сортів для конкретного регіону з урахуванням варіювання чинників середовища та дії лімітувальних чинників. Адаптивність високоврожайних сортів сільськогосподарських культур виявляється не тільки в їх стійкості до дії несприятливих умов середовища, а й у їх здатності найефективніше використовувати зрошення, добрива тощо.

Особливе значення адаптивної селекції пов'язане з проблемою вирощування екологічно чистої продукції рослинництва, охороною здоров'я людей, зайнятих у сільськогосподарському виробництві, та навколишнього середовища. Створення сортів, стійких до хвороб і шкідників, усуває проблему використання хімічних засобів боротьби з ними. Стійкі до вилягання і толерантні до загущення посіву сорти здатні конкурувати з бур'янами, тобто зникає проблема використання ретардантів і гербіцидів. Під **адаптивною селекцією** слід розуміти сукупність методів, щозастосовуються в селекційному процесі, спрямованому на створення сортів, здатних реалізовувати високий потенціал продуктивності за екологічних умов регіону при існуючих технологіях вирощування. Екологічна цілеспрямованість селекції прогнозує генетикофізіологічне обґрунтування моделі пластичного сорту з урахуванням основних лімітувальних чинників регіону, для якого створюється сорт. Успіх селекції на стійкість сортів до стресів крім таланту селекціонера залежить від наявності високоякісного вихідного матеріалу й ефективних методів оцінювання його адаптивних властивостей (Г.В. Удовенко, О.О. Созінов та ін.).

Розроблення теоретичних основ адаптивної селекції потребує нового підходу до арсеналу селекційних методів, якими користуються селекціонери. Основні методи

створення вихідного матеріалу (гібридизація, експериментальна поліплоїдія, мутагенез, інцухт та гетерозис) розглядатимемо в окремих розділах. Тепер розглянемо тільки деякі особливості зазначених, а також нетрадиційних методів, які підвищують ефективність адаптивної селекції. Головним методом у селекції на загальну адаптивну здатність є добір, який ґрунтується на вченні І.І. Шмальгаузена про нероз ривність двох основних форм природного добору: рушійного і стабілізуючого. Природний добір діє на фоні чинників зовнішнього середовища, що зумовлює важливість його в адаптивній селекції. Й.А. Рапопорт (1986) вказує на особливе значення вибору або створення середовища при доборах в адаптивній селекції. Крім основних селекційних площ роботи, пов'язані з адаптивною селекцією, можна проводити на спеціально створених фонах або на непридатних для сільськогосподарського виробництва ділянках, якщо вони відповідають вимогам того чи іншого природного провокаційного фону.

**Гібридизація.** У процесі адаптивної селекції важливе місце має належати гібридизації, яку можна використовувати у кількох варіантах. Першим варіантом є гібридизація між формами з різними видами пристосувань, створених на першому етапі адаптивної селекції. Другий варіант гібридизації – схрещування мутантних адаптивних ліній, які пройшли повний цикл адаптивної селекції, але втратили в ході добору якусь з ознак продуктивності. Третім варіантом є схрещування сортів, отриманих за допомогою адаптивної селекції, з сортами, виведеними звичайними селекційними методами. Важливим напрямом є гібридизація селекційних сортів з дикими родичами. Після гібридизації можна застосовувати штучний добір.

**Мутагенез.** Штучний мутагенез є надійним методом в арсеналі методів селекції. Індуковані мутації в тисячі разів перевищують частоту спонтанних мутацій, в результаті чого дають багатий матеріал для добору на адаптивність, який ґрунтується на накопичуванні генних пристосувань.

**Клітинна селекція.** Розвиток методів культивування ізольованих клітин, протопластів, тканин відкриває перспективу для інтенсифікації селекційного процесу, особливо адаптивної селекції. Клітинна селекція на фоні дії специфічних чинників культурального середовища дає змогу діставати форми, стійкі до дії патотоксинів та інших чинників.

М. Бенке вдалося вивести рослини картоплі, стійкі до фітофторозу й альтернаріозу методом клітинної селекції на середовищі, в якому були токсини збудників цих хвороб. Аналогічно виведені рослини кукурудзи, стійкі до гельмінтоспоріозу. Доведено можливість виведення методом клітинної селекції вихідних форм люцерни й конюшини, стійких до хвороб. На протопластах тютюну показано можливість створення форм, стійких до дії гербіцидів.

**Багатолінійні сорти і сумішки.** Одним із шляхів досягнення високих адаптивних можливостей сорту є створення багатолінійних сортів, сумішок, тобто популяцій, які складаються з кількох ліній, що доповнюють одна одну. Багатолінійні сорти можуть мати підвищену стійкість до хвороб і дії несприятливих умов середовища. У селекції багатолінійних сортів істотне значення має не кількість ліній, внесених до певного сорту, а наявність у них генів стійкості до дії певних чинників середовища. Багатолінійні сорти вівса широко використовують у Північній Америці, де особливості рельєфу, а також господарська й агрономічна діяльність людини зумовили зосередження окремих популяцій збудника корончастої іржі в одній епіфітологічній зоні. Різні гени стійкості до цієї хвороби було введено через окремі лінії в багатолінійні сорти вівса. Багатолінійні сорти трудомісткі й дорогі, потребують складної системи насінництва, тому в багатьох країнах ведуться пошуки у створенні гетерогенних посівів, тобто використання сумішок сортів самозапилюваних культур.

**5.8. Просторова і часова репрезентативність оцінювання адаптивного потенціалу сортів**

У багатьох країнах для прискорення темпів селекції і створення сортів з широким адаптивним потенціалом використовують географічну сітку селекційних полів та екологічне сортовипробування. Екологічне і державне сортовипробування є якісно відмінними сукупностями середовищ для оцінювання генотипів з метою отримання об'єктивної інформації про пристосувальні здатності (О.В. Кільчевський, Л.В. Хотилева, 1989). Екологічне сортовипробування проводять паралельно з конкурсним, що дає змогу оцінити екологічну пластичність сорту ще до державного сортовипробування. Навіть однорічне оцінювання сортів за різних ґрунтово-кліматичних умов майже аналогічне багаторічному оцінюванню в одному пункті.

Оцінювання сортів за різних умов середовища є необхідним, оскільки деякі ознаки легко відрізняються за одних умов і можуть бути схожими за інших. Одним із головних завдань екологічного сортовипробування є екологічна паспортизація сорту, тобто для нового сорту мають визначитися кращі ґрунтово-кліматичні мікрозони вирощування, особливості реакції на різні види й дози добрив і їх співвідношення, оптимальні строки і норми висіву тощо. Тому місця екологічного випробування сорту повинні максимально відображати ґрунтовокліматичні відмінності регіону. Перед передачею сортів у державне сортовипробування селекціонери оцінюють їх на кількох агрофонах (різні попередники, дози добрив, норми висіву, строки висівання, провокаційні фони). Це дає можливість вивчити реакцію сортів на регульовані чинники та їх стійкість до дії нерегульованих чинників середовища. У напрямі адаптивної селекції таке вивчення сортів доцільно проводити не тільки на завершальному, а й на ранніх етапах селекції.

#### **Контрольні запитання і завдання**

1. Суть доместикації рослин. 2. Як використовують природні та штучні популяції в селекції рослин? 3. Для чого потрібно створювати банк генів? 4. Назвіть еколого-генетичні проблеми сучасного рослинництва. 5. Які ви знаєте типи адаптації рослин та механізми їх дії? 6. Що ви розумієте під просторовою і часовою репрезентативністю оцінювання адаптивного потенціалу сортів?

### **Тема 6. Роль внутрішньовидової гібридизації в селекційному процесі**

#### **6.1. Значення методу статевої гібридизації для створення вихідного матеріалу**

Метод аналітичної селекції, який ґрунтується на доборі з природних популяцій або місцевих сортів-популяцій форм, що виникли внаслідок спонтанної гібридизації або мутагенезу й відселектовані природним доббором, втратив практичне значення як самостійний. Коли селекціонер працює з природною популяцією, він не створює нових генотипів, а виділяє готові, які відшліфовувалися природним доббором упродовж десятків і сотень років. При інтенсивній селекції селекціонер повинен мати популяції, які займають незначні площі, але багаті за генетичним різноманіттям особин, що утворюють ці популяції. Цього можна досягти лише за **штучної гібридизації**, яка дає змогу створювати потомство з новими комбінаціями генів, а отже, й ознаками і властивостями.

Експериментальна гібридизація набула широкого застосування і стала класичним методом створення вихідного матеріалу в селекції рослин лише в ХХ ст. після перевідкриття законів Г. Менделя. Проте ще в ХІХ ст. І.В. Мічурін, Т. Найт, Л. Бербанк, Л. Вільморен, В. Саундерс і деякі інші селекціонери використовували гібридизацію для селекції.

Велике значення для швидкого введення гібридизації в селекційну практику після перевідкриття законів Г. Менделя у 1900 р. мали праці Е. Чермака з Австрії. Він зрозумів велике практичне значення гібридизації і розпочав селекційну роботу, використовуючи цей метод. Впровадженню методу гібридизації в селекцію рослин сприяли також дослідження шведського генетика й селекціонера Н.Г. Нільсона-Еле.

Теоретичною основою для методу статевої гібридизації є менделівські правила успадкування ознак та хромосомна теорія спадковості Т. Моргана. Досліди Г. Менделя з горохом дали змогу визнати, що кожній ознаці відповідає свій особливий чинник, інші на



неї не впливають. Однак уже з перших експериментальних перевірок положень Менделя почали нагромаджуватися факти, які вказували на існування складніших відносин між геном і ознакою.

**Гібридизація** – це не просте підсумовування ознак і властивостей організму. Формотворення при гібридизації ґрунтується на перекомбінації генів, оскільки батьківські організми передають потомству не ознаки й властивості, а гени, які контролюють розвиток ознаки. Теоретично формотворчий процес при внутрішньовидовій гібридизації, основою якого є незалежне комбінування генів, вважають безмежним. Проте різні типи взаємодії генів, явище щепленого успадкування, генетичні та фізіологічні кореляції значною мірою обмежують потенційну можливість перекомбінування ознак.

Ознаки та властивості можуть залежати від спільної дії кількох генів, у результаті чого з'являються новоутворення. Основними типами взаємодії генів є комплементарна взаємодія, епістаз, плейотропія, полімерія. При полімерному успадкуванні ознак часто спостерігається явище трансгресії, суть якого полягає у збільшенні (позитивна трансгресія) або зменшенні (негативна трансгресія) будь-якої ознаки, яка полімерно успадковується в окремих особин порівняно з крайніми (+, –) значеннями цієї ознаки в батьківських формах. Трансгресії простежуються тоді, коли один або обидва батьки не мають генотипів, які забезпечують крайній ступінь фенотипового вираження ознаки. Наприклад, у схрещуванні генотипів  $AAbbccdd$  ЧЧ  $aaBBccDD$ , генотипи  $AABBCCDD$  і  $aabbccdd$ , які з'являються при розщепленні в  $F_2$ , є крайніми у вираженні позитивної і негативної трансгресій. Ступінь позитивної трансгресії визначають відношенням перевищення максимального значення певної кількісної ознаки в  $F_2$  ( $MF$ ) над максимальним значенням її у кращій батьківської форми ( $Mp$ ) до останньої, %:

Ступінь негативної трансгресії визначають відношенням різниці між мінімальним значенням ознаки в  $F_2$  ( $mF$ ) і мінімальним значенням її в гіршій батьківській формі ( $mp$ ) до останньої, %:

Частота трансгресії визначається кількістю особин  $F_2$  (%), які перевищують (+ $T$ ) або поступаються (– $T$ ) крайніми значеннями ознаки у батьківських форм.

До цього часу не існує єдиної теорії, яка розкриває генетичну суть явища трансгресій, а тому немає загальноприйнятих методів добору і використання трансгресивних форм у практичній селекції. У вирішенні цих питань певних успіхів досягли А.П. Орлюк, В.В. Базалій та ін.

Такі ознаки, як урожайність, якість продукції, стійкість до вилягання і обсіпання, а також до несприятливих ґрунтово-кліматичних умов, контролюються полігенно. Так, встановлено, що ознака карликовості у сорту пшениці японської селекції Норін 10 контролюють три головні гени. З використанням генів карликовості цього сорту виведено більшість короткостеблових сортів у багатьох країнах світу.

Переважає більшість короткостеблових форм пшениці містить один, два або три гени карликовості ( $rht1$ ;  $rht2$ ,  $rht3$ ). Успадкування міцності соломи у пшениці контролюють кілька полімерних генів. Забарвлення зерна у пшениці, як установив Н.Г. Нільсон-Еле, зумовлене існуванням трьох генів червоного забарвлення ( $R1$ ,  $R2$ ,  $R3$ ). Трансгресивною мінливістю можна пояснити виведення озимих форм при схрещуванні ярих сортів пшениці в досліджах М.І. Вавилова і Е.С. Кузнецової. Оскільки яровість контролює кілька домінуючих полімерних генів, а озимість – їх рецесивні алелі, то в гібридному потомстві може відбуватися комбінування рецесивних генів у генотипі, які зумовлюють озимий спосіб життя.

На виявлення ознак і властивостей гібридного організму впливають також умови зовнішнього середовища. М.І. Вавилов зазначав, що такі важливі ознаки пшениці, як вегетаційний період, зимо- і посухостійкість, урожайність, імунітет до захворювань, якість зерна, не тільки визначаються генотиповими відмінностями, а й залежать від відповідних умов зовнішнього середовища.

Якщо схрещування проводять між формами (сортами), які належать до одного й того самого біологічного виду, то таку гібридизацію називають *внутрішньовидовою*. Цим методом створюють матеріал для виведення нових сортів у більшості груп рослин (самозапилні, перехресні), які здатні утворювати нормальні квітки та зав'язі в результаті запліднення. При таких схрещуваннях, як правило, не виникає істотних ускладнень: гібриди та їх потомства фертильні.

Проте, якщо рослини одного виду не мають певної ознаки, то селекціонер змушений застосовувати схрещування між різними ботанічними видами й навіть родами. Таку гібридизацію називають *віддаленою* (міжвидова, міжродова). Гібридизація буває природною і штучною. Природна гібридизація поширена серед перехреснозапилних культур, але вона трапляється і в самозапилників. У результаті цього за природних умов виникають спонтанні, тобто самовільні, гібриди. Штучну гібридизацію здійснює людина. Селекціонер свідомо добирає рослини, які бажано схрестити, щоб у їх потомстві вивести нові форми, в яких тією чи іншою мірою поєднуються цінні господарські ознаки батьків.

## **6.2. Методика і техніка схрещування**

Способи схрещування залежать від біологічних особливостей рослин і здебільшого від біології цвітіння. Рослини із закритим або відкритим цвітінням, дво- або одностатеві потребують різної підготовки до схрещування і різних способів запилення. Має значення також тривалість життєздатності пилку. Розглянемо методи штучного запилення, які застосовують при схрещуванні. *Примусове (штучне) запилення* здійснюють штучним перенесенням пилку з батьківської рослини на материнську. Примусово можна схрещувати більшість видів сільськогосподарських рослин.

При *обмежено вільному запиленні* після кастрації материнських рослин на них надівають ізолятори, під які підводяться ківські рослини із зрілими пиляками. Якщо не збігаються строки цвітіння, то їх вирощують у вегетаційних посудинах і розміщують біля материнських рослин. Більшість селекційних установ застосовують краснодарський метод, за яким зрізані чоловічі рослини вміщують у банки з водою і підводять під ізолятор. Час від часу рослини корисно струшувати. При схрещуванні комахозапильних рослин, наприклад конюшини, під ізолятор пускають комах, які запилюють цю рослину в природних умовах. Обмежено вільне запилення можна проводити і без ізолятора. Для цього батьківські і материнські рослини висівають почерговими рядами. Перед цвітінням материнські рослини підготовляють до схрещування, потім каструють, а запилення відбувається природно. В цьому разі потрібна просторова ізоляція (до 1 – 2 км) схрещуваних форм від інших сортів.

*Вільногрупове запилення* відрізняється від обмежено вільного тим, що в цьому разі здійснюють запилення пилком не однієї, а кількох батьківських форм (сортів). Цей метод можна застосовувати під ізоляторами і без них. *Вільне запилення* – це метод запилення, який у перехреснозапилних рослин за певних умов відбувається природно. Крім позитивного значення вільного запилення (великий відсоток зав'язування насіння) негативним є вибірковість запилення, що погіршує якість гібридів. Схрещування у рослин складається з двох робочих операцій: кастрації і запилення. *Кастрація* – видалення пиляків з двостатевих чоловічих суцвіть на материнських рослинах. *Запилення* – перенесення пилку з чоловічих форм на приймочки квіток материнських рослин. Розглянемо методику і техніку схрещування на прикладі пшениці та картоплі.

**Пшениця.** Кастрацію проводять після виколошування рослин. На колосі видаляють недорозвинені нижні колоски і верхівку колоса. Наступною операцією є видалення з колоска середніх квіток (залишають лише дві бічні). Потім обрізають остисті або остеподібні відростки з невеликою частиною квіткових лусок. У безостих форм верхню частину колоскових і квіткових лусок можна не обрізати. З кожної квітки пінцетом видаляють три пиляки, які містяться між квітковими лусками, не травмуючи приймочки. Кастровані колоси ізолюють пергаментними або целофановими ізоляторами, етикують і записують у спеціальному журналі. Для запилення використовують дозрілі

пиляки жовтого або жовто-зеленого кольору, які збирають у скляні бюкси. Найсприятливішими для запилення є ранкові (до 10-ї) та вечірні (з 17 до 20-ї) години.

У разі примусового запилення шматочки пиляків з пилком наносять пінцетом на приймочку маточки, яка здатна приймати пилок 7 – 9 діб після кастрації. При обмежено вільному методі запилення 3 – 5 кастрованих колосів материнського сорту розміщують під один загальний ізолятор. Колоси батьківського сорту зрізають і вміщують у баночки з водою, які, в свою чергу, прив'язують до кілків і розміщують під цим самим ізолятором, щоб вони були вище від колосів материнського сорту. При вільному вітроз запиленні материнську форму висівають у масиві сорту-запилювача. Перед початком цвітіння колосся материнського сорту каструють, зайві зрізають, щоб уникнути запилення всередині сорту.

При штучному запиленні широко використовують твел-метод, суть якого полягає у наступному. Зрізається з частиною стебла (15 – 20 см) колос пшениці, пилком якого потрібно запилити материнську форму. У цього колоса відрізають верхівки квіткових лусок. Розкривають верх ізолятора на кастрованому колосі і вставляють у нього (верхівкою вниз) цей колос. Тримаючи за відрізок соломини, енергійно прокручують його пальцями. При цьому пилок висипається на приймочки маточок кастрованих квіток. Коли пилок висиплеться, колос витягують, а верхівку ізолятора знову закривають скріпкою. За природних умов пилок пшениці та інших зернових культур зберігає запліднювальну здатність 30 – 40 хв. При зберіганні зрізаного колосся (запилювача) в холодильнику ( $t = 0 \dots 4 \text{ } ^\circ\text{C}$ ) або в бюксі на льоду пилок зберігає життєздатність протягом 6 діб і більше.

**Картопля.** Квітки фертильних материнських рослин каструють. Для запилення використовують канцелярське перо або пінцет. Відбирають 5 – 8 дозрілих бутонів, решту видаляють. Після нанесення пилку приймочку ізолюють як від власного пилку, так і від побічного. Як ізолятор використовують соломку злаків – пшениці, жита, ячменю. Діаметр соломини має бути майже таким самим, як і діаметр приймочки квітки, довжина 1,5 – 2,0 см. Квітки з ягодами вміщують у марлеві мішечки. Як правило, ягоди в полі не досягають, тому їх збирають за 2 – 3 доби до збирання врожаю, і вони досягають у прохолодному приміщенні. Із достиглих ягід відмивають насіння і висушують до повітряно-сухого стану.

Пилок картоплі за природних умов зберігає життєздатність до 8 діб, але для запилення потрібно використовувати пилок упродовж 1 – 3 діб після збирання. Над хлоридом кальцію в ексикаторі, вміщеному в холодильник при мінус 20 °С, життєздатність пилку зберігається протягом кількох місяців.

### **6.3. Принципи підбору батьківських пар для схрещування**

Підбір батьківських форм для схрещування значною мірою визначає успіх гібридизації. В процесі формування гібридів спадковість батьків є основою для створення нової форми. Роль батьківських пар для виведення гібридної рослини полягає в тому, що вони несуть у собі певні можливості для створення нової форми рослин, яка поєднує ознаки обох батьків. Складність добору батьківських форм для схрещування полягає в тому, що кожна ознака чи властивість батьківських організмів не передається безпосередньо їхньому потомству. У гібридному організмі по-різному поєднуються ознаки і властивості батьківських форм. Вони можуть перекомбінуватися в кожному поколінні заново.

Поставивши завдання виведення гібридів з тими чи іншими ознаками і властивостями, для схрещування добирають батьківські форми, в яких такі ознаки і властивості виражені максимально. Якщо, наприклад, ставиться завдання створити сорт високоврожайний і стійкий до хвороб, то з усієї різноманітності вихідного матеріалу відбирають одного батька з максимальною продуктивністю, а другого – найстійкішого до хвороб, розраховуючи на те, що в гібридному потомстві можуть поєднуватися ці властивості.

Для успішного добору пар потрібно глибоко вивчити всі цінні господарські ознаки й біологічні властивості намічених для схрещування компонентів, їх історію, а також умови, за яких у них краще розвиваються ознаки і властивості, що цікавлять селекціонера. Тільки після цього можна зупинити свій вибір на певній батьківській парі. Таке повне і всебічне вивчення вихідного матеріалу часто непосильне для одного селекціонера і здійснюється за участю інших спеціалістів: фізіологів, генетиків, фітопатологів, ентомологів, біохіміків, технологів та ін. До добору пар для схрещування селекціонер повинен підходити творчо, але існують і певні принципи, якими слід керуватися.

#### **Еколого-географічний принцип добору батьківських пар.**

Добір пар для гібридизації за принципом еколого-географічної віддаленості має ті переваги, що виведені гібридні форми є продуктивнішими і життєздатнішими. Ще Ч. Дарвін зазначав, що схрещування організмів, вирощених за різних умов середовища, дає більш життєздатне потомство. Еколого-географічний принцип добору батьківських пар І.В. Мічурін сформулював так: «Чим далі відстоять між собою пари схрещуваних рослин-батьків за місцем їх батьківщини і умовами їх середовища, тим легше пристосовуються до умов середовища в новій місцевості гібридні сіянці»<sup>1</sup>. Використовуючи такий принцип добору батьківських пар, він вивів сорт груші Бере зимова Мічуріна схрещуванням уссурійської груші і Бере рояль, яблуні Бельфлер-китайка (гібрид між Бельфлером жовтим американським і китайською яблунею) та інші сорти плодових культур. За різних еколого-географічних умов під дією ґрунтово-кліматичних чинників створюються відповідні екотиби рослин. Так, західноєвропейська група озимих пшениць відрізняється хорошим розвитком, великою кущистістю, крупними колосом і зерном, високою продуктивністю. Всі сорти цієї групи тепло- і вологолюбні. Пшениці центральноєвропейської групи менш вибагливі до умов життя. Вони порівняно зимо- і посухостійкі. Екотиби Східної Азії (Японія, Східний Китай, Корея) є скоростиглими, низькорослими, теплолюбними. Пшениці степового типу є скоростиглими, мають тонку соломинку, середнє кушіння, більш зимостійкі, ніж екотипівологого клімату.

Суть методу добору батьківських форм за еколого-географічним принципом полягає в тому, щоб ознаки і властивості, які зосереджені між географічно й екологічно віддаленими сортами і формами, поєднувалися в одному сорті у потрібному співвідношенні. Схрещування географічно віддалених форм озимої пшениці широко проводили в Краснодарському НДІ сільського господарства під керівництвом академіка П.П. Лук'яненка. Як материнські форми використовували переважно вітчизняні сорти, пристосовані до місцевих умов. Чоловічими формами були закордонні сорти пшениці, які відрізняються цінними господарськими ознаками і біологічними властивостями. Наприклад, сорт Маркіз (Канада) має коротке стебло, не вилягає, не осипається, стійкий до бурої іржі, зерно з добрими борошномельними і хлібопекарськими властивостями. Сорт Клейн (Аргентина) скоростиглий, має коротке стебло, не вилягає, стійкий до іржі.

У родовідній сорту Безоста 1 використовувались екологічні типи пшениць з країн різних континентів: Англії, Аргентини, Угорщини, Нідерландів, Іспанії, Італії, Китаю, колишнього СРСР, США, Уругваю, Японії. Цим методом добору батьківських пар та індивідуальним добором в Краснодарському НДІ сільського господарства виведено багато сортів озимої пшениці, з них найбільшу посівну площу займав сорт Безоста 1. У цьому сорті вдало поєднані висока врожайність з відмінними властивостями зерна і стійкістю до вилягання та іржі, що, безумовно, пояснюються її походженням. Із сучасних сортів озимої пшениці інтенсивного типу, виведених схрещуванням географічно й екологічно віддалених форм, можна назвати: Південну зорю (ступінчаста гібридизація Безостої 1 і Прибій х французький сорт Копеллі) та Обрій [Ред Рівер 68 (США) ЧЧ Одеська 51], Струмок {[Ред Рівер 68 × Одеська 51)<sup>2</sup> × Прибій] × Ч Південна зоря}. У Миронівському інституті пшениці ім. В.М. Ремесла для створення сортів з підвищеною зимостійкістю та імунітетом і хорошими властивостями зерна до гібридизації залучають широкий сортимент світових ресурсів. На його основі створено зимостійкі напівкарликові лінії, а також сорти

з потенційною врожайністю 90 – 100 ц/га: Миронівська 61 [Іллічівка × Лінія 6508/75 (Німеччина)] тощо.

При доборі батьківських пар на основі еколого-географічного принципу часто спостерігаються трансгресії та новоутворення, що пов'язано з відмінностями їхніх генотипів, з можливістю комбінування у новостворених гібридних форм і сортів властивостей та ознак батьків. Еколого-географічний принцип добору батьківських пар при гібридизації – основний у сучасній селекції у нас і за кордоном.

#### **Добір батьківських пар за елементами продуктивності.**

Для створення нового сорту, який мав би сукупність цінних госпо дарських ознак і властивостей, потрібно добирати вихідні компоненти з відповідними ознаками й властивостями. Головною ознакою, за якою слід добирати батьківські пари й оцінювати гібридний матеріал, є урожайність, що виражається в кількості одержаної продукції з однієї рослини або з одиниці площі.

Вивчення вихідного матеріалу за елементами структури врожаю дає змогу селекціонеру визначити, чим зумовлений відносно однаковий рівень урожайності: в одного сорту – більшою кількістю продуктивних стебел, в іншого – більшою озерненістю колоса або масою 1000 насінин.

Добираючи батьківські пари за принципом, щоб один з батьків доповнював іншого за максимальним виявленням різних елементів структури врожаю, створюються передумови для виведення більш високоврожайних гібридів. Проте добір батьків для схрещування за таким принципом має обов'язково супроводжуватися селекцією за іншими ознаками і властивостями, які зумовлюють урожайність (імунітет, зимо- і посухостійкість, короткостебловість тощо).

**Добір батьківських пар за тривалістю окремих фаз вегетації.** Створення скоростиглих сортів – одна з важливих проблем селекції. Поєднання в одному сорті короткого вегетаційного періоду з високою продуктивністю допоможе розв'язати важливі проблеми сільського господарства, особливо стосовно ярих культур. Скоростиглі сорти в північних районах «відходять» від грибних хвороб, надмірного зволоження в період досягання зерна й осінніх приморозків. Однак це завдання надзвичайно важке, оскільки рослини з коротким вегетаційним періодом менше нагромаджують органічних речовин. Розв'язати його можна, виходячи з того, що тривалість вегетаційного періоду – генетично складна властивість, зумовлена полігенністю, і складається з тривалості окремих фаз вегетації: проростання насіння, сходи, кушіння, вихід у трубку, колосіння (викидання волотей), цвітіння, формування зерна, молочна, воскова і повна стиглість.

У сортів з однаковим вегетаційним періодом тривалість окремих фаз може бути різною. Тому, добираючи для схрещування сорти з різною тривалістю окремих фаз, можна досягти поєднання найкоротших з них, а отже, створити скоростиглий сорт. Однак при цьому потрібно, щоб вихідні батьківські форми відрізнялися між собою тривалістю фаз: у одного сорту короткими мають бути одні фази, в другого – інші. Для виявлення таких сортів проводять фенологічні спостереження, відмічаючи початок кожної фенофази. Важлива роль у розв'язанні проблеми скоростиглості належить видовому і сортовому розмаїттю, зосередженому в національних колекціях.

Вивчення видів пшениці показало (В.Ф. Дорофєєв), що серед них є такі, які зберігають короткий вегетаційний період сходи – колосіння за різних температурних умов. М.І. Вавилов зазначав, що вегетаційний період можна розглядати як суму відрізків часу, необхідних для проходження окремих стадій розвитку. Пшениці розрізняють за способом життя залежно від строків колосіння: ультраскоростиглі ярі (викидають колос через 30 – 40 діб), пізньостиглі озимі (викидають колос більш ніж через 250 діб).

При просуванні пшениці із заходу на схід та з півночі на південь простежується скорочення вегетаційного періоду. Географічна мінливість періоду сходи – колосіння залежить від освітлення, а періоду колосіння – дозрівання – від температури. За чутливістю до довжини дня виокремлені такі групи рослин: короткого дня, довгого дня,

нейтральні й проміжні, а співвідношення світла й темряви має важливе значення для фотоперіодизму. Найменш варіабельний міжфазовий період сходи – колосіння, він є сортовою ознакою.

Наступна фаза розвитку – колосіння – дозрівання залежить від умов вирощування (А.І. Носатовський). Триваліший період формування зернівки відповідає X – XI етапам органогенезу і характерний для сортів інтенсивного типу. Строки дозрівання сортів озимої пшениці залежать від періоду колосіння – чим раніше він настає, тим швидше відбувається дозрівання (С.Ф. Лифенко). На ранніх етапах онтогенезу у скоростиглих форм рослин виявлено особливості, які можна використовувати для ранньої діагностики скоростиглості: більша швидкість проростання насіння у скоростиглих сортів пшениці порівняно із середньостиглими; прискорений розвиток кореневої системи й першого листка у скоростиглих сортів пшениці. Для рослин з коротким вегетаційним періодом характерна також висока швидкість росту тканин вегетативних органів. Це стимулюється підвищеною активністю гідролітичних процесів – найраніших біологічних процесів, які визначають ріст зародка.

Природа генетичного контролю скоростиглості складна. Успадкуванню тривалості вегетаційного періоду властивий доміантний характер. При діалельних схрещуваннях виявлено високий ступінь домінування скоростиглої батьківської форми. Період сходи – колосіння контролюється генами алельних і неалельних взаємодій. Серед ярих пшениць виявлено зразки з генами *Vrn*, які реагують на яровизуючі температури. Успадкуванню періоду сходи – колосіння властивий трансгресивний характер. Результати багатьох досліджень показують, що тривалість періоду від колосіння до дозрівання фенотипово мінлива. В озимої пшениці цей період становить 36 – 46 діб залежно від температури, інтенсивності інсоляції, наявності елементів живлення, а також від вологості ґрунту і повітря. Для селекції озимої пшениці найціннішими є форми з відносно раннім колосінням і тривалішим періодом наливання зерна.

**Добір батьківських пар за стійкістю сортів до хвороб.** При селекції на стійкість до хвороб недостатньо добирати для схрещування сорти, стійкіші до тієї або іншої хвороби. Потрібне попереднє вивчення характеру стійкості, врахування расового складу паразитів, установлення причин стійкості, умов, що підвищують або знижують цю стійкість, тощо. Керуючись цими даними, добирають пари для схрещування.

Незважаючи на успіхи, досягнуті в галузі хімічного захисту рослин від хвороб, використання стійких сортів є єдиним економічно вигідним способом боротьби до деяких найпоширеніших і шкідливих патогенів. Увага до стійкості сортів особливо посилилась останнім часом завдяки турботам про охорону біосфери від забруднення пестицидами.

Витрати на створення стійких сортів при середньому використанні їх упродовж 10 років окуповуються в десятки, а в деяких випадках і в сотні разів. Підраховано, що повне забезпечення країни стійкими до шкідливих організмів сортами може дати приріст урожаю, який дорівнює приблизно ефекту від розширення посівних площ на 20 – 25 %. Крім того, перехід на масове висівання стійких сортів автоматично зумовить перегляд технології захисту рослин з метою вилучення з неї громіздких та дорогих заходів.

**Імунітет і патологія рослин.** Імунітет – це три різних за природою явища непошкоджуваності рослин.

1. Імунними називають усі види, роди й родини, які не уражені завдяки тому, що вони і паразит у філогенезі не вступали у взаємозв'язок (абсолютний імунітет, недоторканість).

2. Імунними називають також види, роди й родини рослин, які в минулому пошкоджувалися певним видом паразита, але завдяки вузькій його спеціалізації стали вже непошкоджуваними (родовий, видовий і відносний імунітет).

3. Імунними називають сорти, види й роди рослин, до яких паразит пристосувався, тобто інфекція сприймається, але оскільки у рослин виникли захисні властивості, вони слабо пошкоджуються або зовсім не пошкоджуються за умов зараження (відносний

імунітет типу надчутливого або захист рослин системою властивостей, які можна виявити анатомічним, гістологічним, фізіологічним або біохімічним дослідженнями).

**Взаємовідносини між рослиною і паразитом.** Взаємовідносини рослин і грибного паразита в інфекційному процесі складаються з трьох етапів: заспорення, зараження і власне паразитизму. На всіх етапах інфекційного процесу рослина захищається від паразита. Перший етап – *заспорення*. Це нанесення інфекційного навантаження на рослину повітряними течіями, комахами, іншими чинниками. Під інфекційним навантаженням розуміють кількість одиниць паразита: вірусів, бактерій, грибів. На цій основі всі особливості рослин, які сприяють зменшенню інфекційного навантаження, можна вважати їх першою захисною особливістю. Наприклад, відкритоквітучі рослини пшениці мають на приймочках квіток більше спор збудників сажки, ніж закритоквітучі, тобто закрите цвітіння – це захист, оскільки воно зменшує інфекційне навантаження.

Другий етап – *зараження*. Воно починається з моменту переходу паразита в активний етап і триває доти, доки між паразитом і рослиною-живителем не встановляться взаємовідносини, які називають паразитизмом. Процес зараження складається з проростання спор і проникнення росткової трубки (первинної гіфи) в тканини рослини-живителя. Цей процес відбувається по-різному в різних сортів, оскільки стимуловальні і пригнічувальні речовини виділяються рослинами в різних кількісних відношеннях. Це також можна розглядати як захисну особливість сорту. Деякі грибні збудники проникають у рослини через кутикулу. Тому товщина кутикули є ознакою захисної сили рослин. Третій етап – власне *паразитизм*. Це живлення патогена за рахунок рослини-живителя. Спочатку процес має прихований характер (інкубаційний період), а закінчується видимим виявленням – пошкодженням.

Специфічність інфекційного процесу починається з моменту позбавлення живої рослини продуктів живлення. Рослини-живителі мають різні захисні особливості, які обмежують активність паразита: некрозоутворення; фунгіцидність (бактерицидність) тканини – утворення речовин, які отруюють або обмежують розвиток паразита; харчова несумісність – коли паразит не знаходить у рослині потрібних для живлення речовин. Некрозоутворення призводить до відмирання окремих клітин, і паразити не можуть розвиватися в мертвій тканині, а тому гинуть. Найкраще цю захисну реакцію вивчено у хлібних злаків до іржастих грибів. За появою певних крапок і плям (мертвих клітин) на листках злаків визначають ступінь імунності сортів.

**Типи стійкості.** На основі своїх досліджень Я. ван дер Планк розробив концепцію про два основних типи стійкості:

1) расоспецифічна – дуже ефективна, але діє лише до певних рас паразита і зумовлена основним геном (одним, двома і т. д.), графічно зображується вертикальною лінією;

2) нерасоспецифічна, або польова, – менш ефективна, зумовлена багатьма генами, діє незалежно від расової диференціації паразита, графічно зображується горизонтальною лінією. Расоспецифічна, вертикальна стійкість ґрунтується на реакції надчутливості до певних рас патогена при відмиранні клітин, якщо в них проникає гіф гриба або вірусна частина. Причиною відмирання клітини є пошкодження мембран вакуолі, які містять фенольні сполуки. Вони потрапляють у цитоплазму, де окиснюються. Речовини, що утворилися, не тільки спричиняють загибель клітини, а й отруюють паразита, що проник у них. Стійкість сорту, яку контролюють окремі гени, зменшується з появою нових високоспеціалізованих рас патогена і тому забезпечує лише тимчасовий захист від хвороби. Стійкі сорти, що стикаються з новими, більш вірулентними або такими, які раніше рідко траплялися, расами патогена, втрачають свою стійкість. Налічується понад 200 рас листової іржі, близько 20 рас сажки пшениці, 16 рас фітофтори тощо.

Нерасоспецифічна (польова) стійкість стабільніша, оскільки має полігенну природу і пов'язана з певними захисними властивостями сорту. Польова стійкість формується в процесі природного і штучного добору впродовж тривалого періоду. Вона виявляється

досить рівномірно відносно більшості рас паразита. Сорти з польовою стійкістю можуть протистояти всім расам у полі за найрізноманітніших умов, незважаючи на зміни в расовому складі паразита. Такі сорти становлять велику виробничу і селекційну цінність.

Шедевр селекції – озима пшениця Безоста 1 – характеризувався високим рівнем нерасоспецифічної (горизонтальної) стійкості до іржі і летючої сажки. Високим рівнем горизонтальної стійкості відзначався також такий відомий сорт ярих пшениць, як Саратовська 29. Серед закордонних сортів пшениці до борошністої роси і жовтої іржі стійкі англійські сорти Маріс Віаджен і Маріс Бейкон, французький сорт Капітол комплексно стійкий до бурої, жовтої, стеблової іржі та борошністої роси. Високу цінність за комплексним імунітетом мають ярі болгарські сорти пшениці Дмитрівка 518, Дмитрівка 52, сорти пшениці із Близького Сходу, Японії. Стійкі до трьох видів іржі сорти пшениці із США Пілот, Фронтана, Ньюсез та ін. Висока польова стійкість до фітофтори властива сортам картоплі Аквіла, Аміла, Анціла, Голубоквітка, Корнелія, Фалькс, Еверест, Спартан, Сусана, Грета, Флоріта, Хуаніта, Еленіга. Дослідження Інституту картоплярства УААН свідчать про відносну стійкість вітчизняних сортів, які рекомендуються використовувати як одну з батьківських форм: Гібридна 14, Прикарпатська, Карпатська, Мімоза, Поліська рожева, Багряна, Ясень, Луговська та ін. При створенні нових сортів польову стійкість слід використовувати як основу імунітету. Додатково їм потрібно надавати специфічної стійкості, зумовленої основними генами, яка забезпечує вищий рівень стійкості до існуючих рас паразита. П.П. Лук'яненко розробив метод добору пар, який ґрунтується на різних типах стійкості в різні фази вегетації. Деякі рослини, наприклад гібрид Канред × Фулкастер 266287, стійкі до іржі в період сходи – кушіння, а стійкість інших сортів, наприклад Феругінеум 622, виявляється після виходу в трубку. Схрещуючи такі форми, П.П. Лук'яненко створив нові сорти озимої пшениці (Кубанська 131, Кубанська 133), які відзначалися комплексною стійкістю до бурої і стеблової іржі і слабо уражалися жовтою іржею.

**Біологічні раси паразитів залежно від імунності рослин.** У природі паразити перебувають у вигляді популяції біотипів. Особини одного й того самого біотипу мають однакові спадкові особливості, тобто належать до одного генотипу. Один біотип відрізняється від іншого біотипу паразита того самого виду спадковими ознаками: морфологічними, фізіологічними тощо. З усіх цих ознак різну сприйнятливість сортів рослин до одного біотипу паразита було покладено в основу поділу паразитів на раси. Паразитну расу справжніх паразитів фітопатологи визначили за здатністю до сприймання або імунітетом групи сортів виду рослин при штучному зараженні біотипами паразита, що вивчається. Нові раси патогенів виникають у природі внаслідок мутацій. Темпи еволюції патогенів нині вищі, ніж темпи створення нових імунних сортів рослин. Відповідно до теорії поєднання еволюції рослин-живителів і патогена (М.І. Вавилов) вони мають загальні центри формотворення. Так, на батьківщині картоплі в Мексиці зосереджена вся різноманітність рас збудників однієї з найшкідливіших хвороб картоплі – фітофтори. Батьківщиною пшениці й основним центром її формотворення є Мала Азія і Закавказзя. Тут було виведено також найстійкіші до іржі види й форми цієї культури. Осередками расоутворення патогенів є посіви селекційних центрів. Там, де створюються нові сорти, виникають нові раси збудників.

**Типи стійкості до бактеріальних хвороб.** Більшість хвороботворних бактерій проникає в рослини-живителі лише через природні отвори чи поранення. Кількість, розмір і морфологія продихів і їх розміщення на поверхні рослини-живителя, тобто генетично контрольовані ознаки, можуть впливати на сприйнятливість конкретних генотипів живителя до бактеріального зараження. Відмінності між стійкими і сприйнятливими рослинами не стають очевидними доти, доки бактерії не проникнуть у міжклітинники або судини ксилеми живителя. Тоді стійкість, яка може виявитися, належатиме до одного з двох типів: 1) зумовлена чинниками; що були до інокуляції, 2) індукована, тобто зумовлена реакцією рослини-живителя на інокуляцію. Чинники стійкості можуть



передбачати різні механізми: міжклітинна рідина живителя може бути непридатною для швидкого розмноження конкретного збудника внаслідок незадовільної буферності чи осмотичного потенціалу. Відсутність відповідних поживних речовин у цих рідинах може пригнічувати ріст бактерій. Реакції несумісності між конкретними живителями і генотипами бактерій, як правило, пов'язані з надчутливістю. В реакціях надчутливості бактеріальні клітини пасивно проникають у підпродихову порожнину живителя і починають розмножуватися. Безпосередньою реакцією на зараження є відмирання клітин живителя, сусідніх з клітинами бактерії. Після цього бактеріальні клітини також відмирають. Це обмежує поширення інфекції.

**Успадкування стійкості.** Хоч уже є дані, що головні гени контролюють стійкість до багатьох збудників, генетика стійкості до бактеріальних хвороб часто суперечлива, оскільки успадкування стійкості залежить не тільки від генотипу конкретних живителя і збудника, а й від умов зовнішнього середовища, в якому вирощувалися ці генотипи.

**Типи стійкості до вірусних хвороб.** Застосовують шість типів стійкості, які поділяють на дві головні групи. До першої групи належать: витривалість відносно вірусу; стійкість до накопичення вірусу в зараженій рослині-живителі; стійкість, яку називають імунітетом; стійкість, зумовлену швидким відмиранням заражених тканин. Друга група пов'язана з тенденцією відходу від хвороби і передбачає: стійкість до інокуляції; стійкість до переносників.

**Стійкість до грибних хвороб** поділяють на кілька типів: стійкість до самого збудника; відхід від хвороби або від наслідку хвороби.

Відхід від хвороби може набувати різних форм, частина з яких забезпечує ефективну боротьбу з хворобою в польових умовах. Наприклад, різьки (грибна хвороба суцвіть зернових культур), яку спричинює *Glaviceps purpurea*, не уражує сорти пшениці та ячменю, квітки яких залишаються закритими в період запилення. В таких сортів спори не мають можливості проникнути в квітку і заразити приймочку, поки вона перебуває в сприйнятливій стадії. Цвітіння закритих квіток – яскравий приклад стійкості, зумовлений механізмом відходу від хвороби, при якому перешкодою для зараження є неможливість тісного контакту збудника і його живителя. Інша форма відходу від хвороби (морфологічного характеру) трапляється при септоріозі пшениці (*Septoria nodorum*). Спори *Septoria* зазвичай поширюються бризками дощових крапель з листка на листок, заражаючи послідовно розміщені листки на стеблі. Проте у сортів пшениці з високою соломиною і довгими міжвузлями розсіювання спор бризками менш ефективно, ніж у більш короткостеблових сортів. Верхні листки довгосоломистих сортів залишаються відносно вільними від септоріозу за умов природного поширення хвороби в полі, хоч часто вони дуже сприйнятливі до *Septoria* при штучному зараженні.

Прямостоячий характер росту зернових може сприяти відходу їх від борошнистої роси. Стійкість до грибних збудників має відношення до будь-якої успадкованої ознаки рослини-живителя, яка перешкоджає обживатися або рости певному збуднику хвороби. Це відрізняється від відходу від хвороби. Так, кутикулу, або оболонку, клітин епідермісу, які недоступні для проникнення збудника, можна розглядати як механізм відходу від хвороби. Навпаки, непроникність стінки внутрішньої клітини можна класифікувати як стійкість до збудника, оскільки сама рослина-живитель була б заражена. Поселенню грибного збудника можна запобігти механізмами стійкості, що існують до інокуляції або активуються інокуляцією. Попередньо існуючі перешкоди поселенню можуть бути фізичними або фізіологічними. Деякі збудники не здатні заселяти клітини живителя із сильно лігнованими стінками, що діють як фізичний бар'єр. Проте вони можуть бути й фізіологічним бар'єром, оскільки стінки не так легко руйнуються ферментами збудника, а також можуть містити токсичні для грибів сполуки, наприклад ферулову кислоту. Різниця між осмотичними тисками живителя і збудника також може бути фізіологічним бар'єром для поселення збудника в тканинах живителя. Клітини рослини-живителя, в які вже поселився збудник, часто швидко відмирають унаслідок їх надчутливості. Збудники, які

зумовлюють надчутливість клітин конкретного генотипу живителя, вважають несумісними з цим живителем.

**Успадкування стійкості.** Механізм успадкування стійкості до тієї чи іншої хвороби визначає, які методи селекції мають бути використані. При моногенній стійкості (визначається одним геном) різниця між стійкими і сприйнятливими сортами дуже помітна, розщеплення відбуваються в простих пропорціях. На жаль, моногенно контрольована стійкість до хвороб расоспецифічна і, як правило, не захищає рослину при появі нових рас збудників. Олігогенну стійкість контролює невелика кількість генів, кожний з яких має свою дію. Така стійкість зумовлена комплексом різних механізмів стійкості. Кожний із таких механізмів визначається одним геном або простим механізмом, який контролює кілька генів. Поєднання різних типів стійкості, навіть коли кожний з них контролює поодинокий ген, може бути складнішим для пристосування збудника, ніж один механізм стійкості. Полігенна стійкість може бути пов'язана з одним, але складним механізмом, таким як чинник відходу від хвороби. В інших випадках полігенна стійкість може зумовлюватися кількома незалежними механізмами, частину з яких контролюють головні, а решту – другорядні гени. Іноді на стійкість рослин до грибних хвороб впливають плазмогени (гени цитоплазми). Прикладом є реакція кукурудзи на *Cochliobolus heterostrophus* – грибок, який спричинює гельмінтоспоріоз качанів, стебел і листків. Деякі різновиди цього збудника уражують гібриди кукурудзи з цитоплазмою техаського типу, але не уражують сорти з цитоплазмою іншого типу. Залучення як вихідного матеріалу стійких форм і їх гібридизація з кращими за продуктивністю селекційними лініями при наступному випробуванні на польових інфекційних фонах давно стало практикою селекціонерів. Найпоследовніше всі етапи цієї роботи відображені в програмі селекції озимої пшениці на стійкість до хвороб Краснодарського НДІ сільського господарства ім. П.П. Лук'яненка. Інший проект програми селекції на стійкість до хвороб здійснюється в Міжнародному центрі поліпшення пшениці й кукурудзи (СІММУТ) у Мексиці, де широке екологічне випробування створеного селекційного матеріалу в різних і провокаційних для розвитку хвороб умовах є одним із найважливіших етапів селекційної роботи. Широке використання вертикальної (расоспецифічної) стійкості селекції деяких культур не забезпечило значних успіхів у цьому напрямі, тому було створено кілька проектів: виведення стійких сортів за безперервною програмою (A.L. Hooker), мультилінійних сортів (N. Vorlaug), конвергентних сортів з максимальною кількістю головних генів (R. Rudolf).

Правильне використання вертикальної стійкості (за Я. ван дер Планком, 1979) виявляється в чергуванні сортів з різними генами в часі і просторі та в комбінації з горизонтальною стійкістю. Остаточне рішення автор пропонує приймати залежно від того, які гени стійкості доступні для використання (з селекційного погляду). Правильно розв'язати питання про використання того чи іншого типу стійкості в певній зоні вирощування культури можна лише на основі комплексного генетико-популяційного дослідження взаємодії рослини й паразита. Центральним завданням використання стійкості до хвороб у селекційній роботі є створення такого стану, при якому генетична система живителя домінує над генетичною системою патогена.

**Багатолінійні сорти.** Багатолінійний сорт – це суміш ліній, однакових за морфологічними і цінними господарськими ознаками, але відмінних за біологічними властивостями. Ці лінії створюються методом зворотних насичувальних схрещувань сорту, занесеного до Реєстру з набором форм (донори). Багатолінійний сорт може бути також продуктом змішування кількох сортів, що мало відрізняються за комплексом господарсько-біологічних ознак.

Багатолінійні сорти мають широку норму реакції на різні умови вирощування. Вони займають великі ареали і забезпечують стабільну врожайність за різних погодних умов. Такими сортами були сорти озимої пшениці Одеська 51, ярого ячменю Донецький 4, гібридна популяція кукурудзи Наддніпряньська 50. Створення багатолінійних сортів є

одним із методів селекції наїмунітет. У цьому разі багатолінійний сорт є сумішшю кількох різних стійких генотипів. Швидке поширення рас гриба з первинного джерела інфекції залежить від кількості сприйнятливих рослин-живителів, доступних для зараження на ранніх стадіях розселення гриба. Відсутність великої кількості таких рослин запобігає розвитку високої концентрації інокулюма, тобто знижує швидкість поширення та кінцеву інтенсивність пошкодження.

Якщо засіяти поле сумішшю кількох ліній сорту, кожна з яких відрізняється від інших здатністю протистояти зараженню особливими расами гриба, то можливість проникнення першої інфекційної спори у сприятливу рослину-живителя, де можуть розвиватися вторинні осередки інфекції, значно зменшується. Кількість спор, які не зможуть знайти для себе живителя, залежатиме від кількості ліній суміші і від ознак, які забезпечують стійкість окремих ліній до хвороб.

Основна різниця між поширенням хвороби на стійкому чистолінійному сорті і в змішаній популяції стійких ліній полягає в тому, що в останньому випадку бар'єр на шляху поширення хвороби діє на всіх стадіях розселення збудника, тоді як у першому випадку він діє одноразово. При зараженні стійкого чистолінійного сорту однією спорою нової раси, здатної перебороти стійкість, не може бути ніякого бар'єра до наступного швидкого поширення хвороби.

Проте використання сумішей звичайних районованих сортів не розв'язує цього питання, оскільки сучасні способи переробки продукції потребують її однорідності. Тому слід виводити такі лінії-сорти, які б не відрізнялися один від одного за агрономічними та якісними ознаками, а їх відмінності полягали б лише в здатності протистояти хворобам. Перші багатолінійні сорти, які мали стійкість до стеблової іржі, були впроваджені у виробництво в Мексиці. Тепер за програмами селекційних робіт, пов'язаних зі створенням багатолінійних сортів, працюють у багатьох країнах світу.

#### **6.4. Типи схрещувань. Робота з гібридними поколіннями**

Залежно від біологічних властивостей культури, характеру вихідного матеріалу, вимог до майбутнього сорту при гібридизації застосовують такі види схрещувань.

**Прості схрещування** здійснюють між двома рослинами, з яких одна є материнською, а друга – чоловічою. Запліднення, тобто злиття яйцеклітини із спермієм, відбувається на материнській рослині. Прості схрещування можна проводити між двома сортами одного виду або різних видів і родів, унаслідок чого утворюються міжсортіві, міжвидові та міжродові гібриди. Прості схрещування називають ще *парними*. При парних схрещуваннях ( $A \times B$ ), якщо вдало підібрані батьківські сорти, можна швидко вивести форми, які відповідають певним вимогам. Цим методом виведено багато сортів сільськогосподарських культур. Так, сорти озимої пшениці Миронівська 67 отримано з комбінації (Миронівська 27  $\times$  Миронівська 61, Прима одеська з комбінації Юннат одеський  $\times$  Федорівка, сорт ярого ячменю Чудовий – схрещуванням Зоряний  $\times$  Мішка, сорт картоплі Зов схрещуванням – сортів Поліська 36  $\times$  Поліська рожева. Різновидом парних схрещувань є *реципрокні* (взаємні) схрещування, в яких кожна з двох (сортів, ліній) виступає як материнська в одному схрещуванні і як батьківська – в іншому. Їх можна зобразити як  $A \times B$  і  $B \times A$ . Ці схрещування проводять з рекогносцирувальною метою, щоб виявити, яку з форм краще взяти як батька і як матір. Від цього можуть залежати результати схрещування, якщо розвиток ознаки (будь-якої) контролюють гени не тільки ядра, а й цитоплазми. Генетичний вплив цитоплазми виявляється не самостійно, а як наслідок взаємодії плазмону з генами ядер.

Крім того, від вибору материнської форми часто залежить частка зав'язування гібридного насіння при внутрішньовидових і, особливо, віддалених схрещуваннях. О.В. Сергєєв при вивченні реципрокних схрещувань різних сортів ячменю зазначив, що в більшості випадків у комбінаціях, де як материнські форми взято продуктивні в зоні сорти, гібриди від прямих схрещувань давали вищий урожай, ніж від зворотних. Особливо це було помітно при схрещуванні різних за продуктивним кушінням сортів. Гібриди від

схрещування, де як материнський був узятий сорт з низьким продуктивним куцінням, як правило, мали знижену густоту стояння рослин і меншу врожайність.

До простих схрещувань належать також топкроси і діалельні схрещування. Їх найчастіше використовують для визначення загальної і специфічної комбінаційної здатності ліній та сортів при селекції на гетерозис. У топкросі лінії або сорти, що вивчаються, схрещують з однією спеціально підбраною формою (тестером або аналізатором). Якщо тестер має широку генетичну основу, то за його даними оцінюють загальну комбінаційну здатність. Діалельні схрещування передбачають одержання гібридів між усіма сортами чи лініями, що вивчаються.

**Складні схрещування.** Якщо при гібридизації використовують більше ніж дві батьківські форми або якщо гібрид повторно схрещують з однією з батьківських форм, то такі схрещування називають *складними*. Складні схрещування можуть бути зворотними і східчастими. *Зворотні схрещування* полягають у тому, що виведений від простого парного схрещування гібрид знову схрещується з якимось із батьків (материнським або чоловічим компонентом), наприклад  $(A \text{ Ч } B) \text{ Ч } A$  або  $(A \text{ Ч } B) \text{ Ч } B$ . Цей метод схрещування застосовують тоді, коли потрібно посилити вплив того чи іншого батьківського компонента на гібридне потомство. Багаторазове зворотне схрещування гібридів з однією з вихідних батьківських форм, частку якої у гібриді бажано посилити, називають *насичувальним*. Кожне наступне схрещування гібридного потомства називають *бекросом*. Багаторазове насичувальне схрещування, коли з кожним бекросом частина чоловічого ядерного матеріалу в гібридній зиготі збільшується, називають *поглинальним*. Після шостого бекросу ця частка становить 99,2 %, тобто материнська ядерна спадковість майже повністю витісняється чоловічою. Поглинальні схрещування широко використовують при створенні стерильних аналогів з використанням ЦЧС у селекції на гетерозис.

Схему насичувального схрещування можна записати так:  $A \text{ Ч } B \rightarrow AB \text{ Ч } B \rightarrow ABB \text{ Ч } B \rightarrow ABBB \text{ Ч } B \rightarrow ABBBB$  тощо. Прикладом зворотних схрещувань при виведенні сортів озимої пшениці можуть бути сорти: Краснодарська 46 [(Безоста I Ч Одеська 16) Ч Безоста 1]; Волинська 2 [(Кнірps Ч Місон) Ч Місон]; сорт проса Сонячне [(номер 891/7 Ч Радуга) Ч Радуга].

Зворотні схрещування часто використовують при міжвидовій гібридизації картоплі, де одним з компонентів схрещування є культурний сорт (*S. tuberosum*), а другим – вид з диких родичів культурної картоплі. Так, І.Г. Пушкарьов при схрещуванні дикого виду картоплі *S. demissum* з культурним сортом Гранат (*S. demissum* Ч Ч Гранат) створив гібриди, які майже не відрізнялися від *S. demissum*. Вони мали дрібні бульби, довгі столони, були маловрожайними, але стійкими до фітофтори. Гібриди від зворотного схрещування [(*S. demissum* Ч Гранат) Ч Гранат] мали великі бульби, врожайність на 1 кущ понад 300 г, а також були стійкими до фітофтори. З цих гібридів виведено сорт Фітофторостійкий 8670.

*Східчасті схрещування* дають можливість поєднати в гібридному організмі спадковість кількох батьківських форм. Отже, в східчастих схрещуваннях у комбінації беруть участь більше ніж дві батьківські форми. При східчастих схрещуваннях спочатку проводять звичайні парні схрещування. Такі гібриди або вже виведені з них сорти знову схрещують з третім сортом або з іншим гібридом для створення досконалішого сорту. Отже, до схрещування можна залучити 3 – 5 і більше сортів. Східчаста гібридизація зумовлює виведення гібридних сортів, які об'єднують цінні властивості кількох батьківських сортів. Метод східчастої гібридизації вперше успішно застосував селекціонер О.П. Шехурдін, який працював у НДІ сільського господарства Південного Сходу (Саратов). Методом складної східчастої гібридизації було створено сорти м'якої ярої пшениці Лютесценс 53/12, Альбідум 43, Саратовська 29, Саратовська 4 та ін. Методом східчастої гібридизації виведено сучасні сорти озимої пшениці: Тіра [(Одеська 75 Ч Велютіnum) Ч Прибій] Ч Промінь Ч Юннат одеський; Напівкарлик 3 [(Карлик 1 Ч Миронівська 808) Ч Харківська 631]; Деметра (МІП, J3 – {[NS 26 – 99, Сербія Ч

Московська 60, Росія) F1 Ч Sadovo super, Болгарія]F1 Ч MV-103, Угорщина}F1 Ч Миронівська 27; сорт картоплі Смачний [(гібрид 3109 Ч Октябрюнок) Ч Катюша]; сорт вівса Мирний [(Львовський 1026 Ч Фламандський) Ч складний гібрид (62 Ч 90) Ч (63 Ч 75)]. До складних схрещувань належать конвергентне і міжгібридне.

*Конвергентне схрещування* (від лат. convergere – наближатися) ґрунтується на застосуванні паралельних зворотних схрещувань різних сортів-донорів з тим самим рекурентним батьком для передачі йому одночасно кількох цінних ознак.

У бекросах від схрещування з материнським сортом *A* добір ведуть здебільшого за ознаками батьківського сорту *B*, і навпаки, в інших бекросах добір проводять переважно за ознаками материнського сорту *A*. Метод конвергентної селекції дає змогу передавати поліпшуваному сорту не тільки два, а й більше генів та ознак.

При *міжгібридних схрещуваннях* спадковість батьків об'єднують не послідовно, як при східчастій гібридизації, а паралельно, через попереднє створення простих гібридів і наступне схрещування їх. Наприклад, спадковість чотирьох ліній можна об'єднати в гібридному потомстві протягом 2 років, проводячи схрещування за такою схемою:

Батьківські лінії або сорти *A, B C, D*

Парні схрещування за 1-й рік *A Ч B C Ч D*

Завершальні схрещування за 2-й рік (*A Ч B*) Ч (*C Ч D*)

Гібридне потомство [(*A Ч B*) Ч (*C Ч D*)]

Як видно із схеми, спочатку виводять прості гібриди, а потім схрещують їх між собою. Так створено сорт озимої пшениці Переяславка – (Миронівська 30 Ч Українка одеська) Ч (Миронівська 31 Ч Ч Українка одеська).

**Методика роботи з гібридними поколіннями.** Масштаб схрещування залежить від вивченості батьківських форм. За даними багатьох селекціонерів, потрібно проводити схрещування по 100 і більше комбінаціях. У деяких селекційних установах по кожній комбінації каструють по 100 – 200 колосів (20 квіток у кожному) для того, щоб мати достатню кількість зерен і не менше ніж 200 – 600 рослин у *F1*. При цьому в *F2* по кожній комбінації можна вивчити кілька тисяч родин.

У Краснодарському НДІ сільського господарства при селекції озимої пшениці щороку проводять схрещування кількох сот комбінацій. По кожній комбінації каструють і запилюють 100 – 200 колосів або 2000 – 4000 квіток, щоб в *F1* мати сотні рослин, а в *F2* – десятки і сотні тисяч.

У Міжнародному центрі з поліпшення пшениці й кукурудзи в Мексиці (СІММУТ) щороку проводять 5 – 6 тис. комбінацій схрещування, що дає можливість створити велику кількість різноманітного вихідного матеріалу для селекції.

Основні індивідуальні добори в гібридних популяціях проводять у ранніх поколіннях гібридів (*F2* і *F3*). Елітні рослини відбирають у польових умовах за важливими біологічними властивостями: стійкістю до листової іржі, висотою і міцністю соломи, ранньостиглістю і продуктивністю по колосу. По кожній комбінації висівають 200 ліній і більше. Всього в селекційних розсадниках щороку висівають близько 10 – 25 тис. гібридних ліній, що дає змогу виділити контрастніші, відносно константні й найцінніші в селекційному відношенні лінії, морфологічні ознаки й біологічні властивості яких закріплюються в ранніх поколіннях гібридів.

Виділені в селекційному розсаднику константні за стійкістю до іржі та за іншими ознаками лінії (вони становлять 3 – 5 % від загальної кількості) вивчають без подальших доборів до конкурсногосортотипування. Якщо в останньому виділяються вже перспективні лінії, які перевищують стандарт за продуктивністю та іншими ознаками, то в них можна проводити повторні індивідуальні й групові добори. Для цього закладають розсадники добору, в яких бракують лінії, що відхиляються від основного сорту за біологічними властивостями і морфологічними ознаками. Насіння всіх типових ліній змішують і розмножують для подальшого вивчення у державному сортотипуванні в Українському інституті експертизи сортів рослин. У Миронівському інституті пшениці ім.

В.М. Ремесла в основних комбінаціях каструють і запилюють 10 – 20 колосів, у рекогносцирувальних – обмежуються кастрацією 5 – 10 колосів, а загальна кількість комбінацій становить 200 – 250. Схрещування проводять при обмежено вільному запиленні.

Одержане в рік схрещування гібридне насіння ( $F_0$ ) висівають у розсаднику  $F_1$ , де забезпечується високий агрофон для доброго розвитку гібридів. Перше покоління гібридів одноманітне за морфологічними ознаками при домінуванні ознак одного з батьків. Для порівняння ознак та оцінювання гібридів крім гібридів кожної комбінації висівають батьківські форми. В гібридному розсаднику першого покоління збирають індивідуально кожну рослину з комбінації і висівають її насіння на окремій ділянці в  $F_2$ . Потомство однієї гібридної рослини, відібраної в  $F_1$ , становить родину. Серед родин  $F_2$  незначна їх кількість одноманітна за морфологічними ознаками, більшість – розщеплюється. Тому в  $F_2$  селекціонер має великий вибір форм, що його цікавлять. Залежно від цінності комбінації в кращих родинах відбирають 25 – 80 і більше рослин, а в цілому по комбінації – 100 – 300. Насіння з кожної відібраної рослини в  $F_2$  висівають на окремій ділянці.

У третьому поколінні, коли з'являється велика кількість константних родин (6 – 15 %), відбирають продуктивні, а також цінні за іншими ознаками родини для висіву насіння в контрольному розсаднику. Серед кращих родин, що розщеплюються в  $F_3$ , проводять індивідуальний добір рослин для формування гібридного розсадника  $F_4$ .

**Метод пересіву.** Інколи застосовують метод пересіву, який полягає в тому, що, починаючи з  $F_1$ , у наступних поколіннях ( $F_5$  –  $F_6$ ) усі гібриди кожної комбінації висівають разом, без поділу їх на родини або лінії. Впродовж усього часу добір не проводиться. Лише через 5 – 6 років пересіву із загальної маси починають відбирати господарсько-цінні гібриди, розраховуючи на те, що в перші роки відбувається розщеплення і тільки в наступних поколіннях можна очікувати появи константних форм. Починаючи з  $F_5$  –  $F_6$ , відбирають кращі рослини, які характеризують господарську цінність гібридів.

Відібрані рослини розмножують і випробовують окремо по родинах. Гібридні константні родини з цінними господарськими ознаками відбирають як перспективні і вводять у розсадники випробування. Гібриди продовжують розмножувати, піддають подальшому добору доти, доки не будуть виділені господарсько цінні константні гібриди. Істотним недоліком методу пересіву є те, що селекціонер не може спостерігати за розвитком колишньої гібридної родини. При цьому також можливі зайві витрати на розмноження малоцінних гібридних форм.

**Особливості роботи з гібридними поколіннями перехреснозапильних культур.** Міжсортovu гібридизацію нині широко використовують у селекції перехреснозапильних культур. При цьому треба схрещувати велику кількість рослин (це зумовлено самою природою перехреснозапильників) для виявлення всіх можливостей схрещуваних особин. Обмежена кількість родоначальних форм не забезпечує повного виявлення властивостей популяції.

Щоб отримати у жита 1 кг гібридного насіння, треба каструвати 1000 – 1500 колосів. На відміну від самозапильних культур селекція перехреснозапильних видів не може ґрунтуватися на виділенні гомозиготних генотипів. Це пов'язано, по-перше, з тим, що у перехреснозапильних культур унаслідок аутбридингу рослин утворюються гетерозиготні генотипи, кожний з яких певною мірою відрізняється від усіх інших генотипів цієї популяції. По-друге, примусове самозапилення перехреснозапильних культур, особливо кілька років підряд, призводить до інцухт-депресії потомства. Отже, використовувати тут метод педигрі так, як і під час роботи із самозапильниками, не можна. У зв'язку з цим у роботі з гібридними поколіннями перехреснозапильних культур користуються іншими методами. Зокрема, щоб запобігти інцухт-депресії, яка виникає при багаторазовому індивідуальному доборі, застосовують метод родинно-групового та індивідуально-родинного добору. Використовуючи перший метод, насіння відібраних

рослин висівають окремо родинами, об'єднуючи їх у групи на основі подібності морфологічних і господарських ознак, а також біологічних властивостей. У межах кожної групи відбувається вільне переzapилення. За другим методом насіння з відібраних елітних рослин висівають родинами, ізольовано одну від одної. Рослини переzapилюються між собою в межах родини.

Упродовж кількох років проводять повторні добори за такими самими ознаками, і так триває доти, доки в посіві гібридів не буде досягнуто достатньої морфологічної вирівняності рослин і високих показників господарської цінності. Якщо в процесі розмноження гібридної популяції буде виявлено особливо видатну форму рослин, то її слід виокремити і далі розмножувати ізольовано від інших форм, уникаючи переzapилення.

**Особливості роботи з гібридними поколіннями вегетативно розмножуваних культур.** До групи вегетативно розмножуваних рослин належить значна кількість важливих сільськогосподарських культур: картопля, топінамбур, часник, цукрова тростина, багато квіткових і всі плодови та ягідні. Вегетативне розмноження здійснюється бульбами, цибулинами, кореневою порослю, кореневищами та іншими органами. Статеві гібриди вегетативно розмножуваних рослин відрізняються від статевих гібридів рослин, розмножуваних насінням, тим, що ці гібриди можна розмножувати вегетативно, починаючи з  $F_1$ . Так, у селекції картоплі застосовують такий метод: висівають гібридне насіння  $F_0$ , одержане від схрещування батьківських форм; з них виростають рослини, що утворюють бульби, які далі є органами розмноження. При переведенні картоплі на вегетативне розмноження немає розщеплення. Отже, будь-яка відібрана цінна родоначальна рослина, незалежно від того, гомозиготна вона чи гетерозиготна, може бути широко розмножена вегетативно. Це дає змогу селекціонерів на будь-якому етапі роботи виділяти цінні з селекційного погляду елітні рослини і закріплювати їхні властивості вегетативним розмноженням.

У селекції вегетативно розмножуваних рослин (картопля) роботу з гібридними поколіннями проводять так: гібридне насіння від схрещування висівають і одержують генеративне покоління (сіянці), у наступному році – перше бульбове покоління. Подальшу роботу, пов'язану з розмноженням, формуванням гібридів і їх оцінюванням проводять на вегетативних (бульбових) поколіннях.

### **Контрольні запитання і завдання**

**1.** Значення внутрішньовидової гібридизації у створенні вихідного матеріалу і нових сортів. **2.** Викладіть методіку і техніку схрещувань. **3.** Які ви знаєте типи схрещувань і методи роботи з гібридними поколіннями? **4.** Які досягнення має селекція за використання внутрішньовидової гібридизації?

## **Тема 7. Застосування методу віддаленої гібридизації в селекції рослин**

### **7. 1. Міжвидові і міжродові схрещування**

Схрещування рослин, які належать до різних ботанічних видів і родин, називають *віддаленою гібридизацією* (міжродовою та міжвидовою). Принципова значущість методу віддаленої гібридизації полягає в тому, що він дає змогу не тільки поліпшувати сорти існуючих культурних рослин, а й створювати зовсім нові, невідомі раніше культури, тоді як при внутрішньовидовій гібридизації всі зміни мають характер часткових варіацій ознак певного виду.

Відомо, що віддалена гібридизація відіграла дуже важливу роль в еволюції багатьох рослин. Вона мала вирішальне значення в походженні таких рослин, як пшениця, тютюн, бавовник, соняшник, слива, вишня. Про віддалену гібридизацію людина знала давно і використовувала її в практичних цілях. Проте відсутність теоретичної основи тривалий час залишала гібридизацію на рівні випадкових пошуків і знахідок.

Метою віддаленої гібридизації є: поліпшення виду передачею йому однієї або кількох ознак від іншого виду; одержання нового вираження ознаки, яке не властиве жодному з батьків внаслідок дії комплементарних генів; отримання алоплоїдних видів підсумуванням кількості наборів хромосом двох видів, одержання ефекту гетерозису у віддалених гібридів. Засновником експериментального виведення віддалених гібридів у рослин є німецький ботанік Й.Г. Кельрейтер. У 1759 р. він провів схрещування двох видів тютюну (*Nicotiana paniculata* × *Nicotiana rustica*). У наступні роки здійснив схрещування і дістав гібриди від 50 різних видів. Й.Г. Кельрейтер довів, що безплідність гібридів першого покоління можна подолати методом повторного запилення однією з батьківських форм. Він уперше відмітив також явище гетерозису у гібридів першого покоління.

Після виходу в світ праці Ч. Дарвіна «Походження видів» і наступних досліджень стало очевидним, що вищий етап освоєння природи з метою поповнення асортименту культурних рослин пов'язаний з гібридизацією форм не тільки всередині виду, а й особливо між видами і родами.

Проте без досліджень І.В. Мічуріна і Л. Бербанка віддалена гібридизація ще не була методом селекції. Окремі випадки створення міжвидових гібридів закінчувалися констатацією їх безперспективності внаслідок стерильності гібридів. Своїми дослідженнями І. В. Мічурін довів, що це віддалена гібридизація є одним із ефективних і дійових методів втручання людини в спадкову природу рослинного організму. Створивши на основі цього методу низку цінних сортів плодкових та ягідних культур, І.В. Мічурін показав велике практичне значення віддаленої гібридизації. Не менших успіхів він досягнув і в розвитку теорії віддаленої гібридизації. Йому належить значний внесок у вивчення таких важливих питань, як добір батьківських пар, домінування, подолання несхрещуваності.

Велику увагу вивченню віддаленої гібридизації приділяв видатний американський селекціонер Л. Бербанк. Широко відомі створені ним плумкоти – гібриди сливи (*Prunus*) і абрикоса (*Armeniase*). Вагомий внесок у розвиток віддаленої гібридизації зробив М.І. Вавилов. Зібрані ним і його співробітниками колекції різних культур стали джерелом створення цінних гібридних сортів сільськогосподарських культур. Робота з віддаленою гібридизацією стикається з деякими труднощами, пов'язаними з несхрещуваністю батьківських форм і стерильністю віддалених гібридів. Над розв'язанням цих питань багато і успішно працював Г.Д. Карпеченко, який знайшов шляхи подолання стерильності віддалених гібридів. Йому вдалося вивести плодючі капустино-редькові гібриди. Розгорнуті на початку 30-х років ХХ ст. роботи М.В. Цицина, пов'язані зі схрещуванням пшениці з пирієм та іншими видами, відкрили широкі перспективи для практичного застосування методу віддаленої гібридизації в сучасних умовах. Значний внесок у теорію і практику віддаленої гібридизації зробили Г.К. Мейстер і Н. Г. Мейстер – щодо схрещування пшениці з житом; О.П. Шехурдін, А.О. Сапегін, Л.А. Сапегін – твердої пшениці з м'якою; Ф.Г. Кириченко синтезував цінні сорти озимої твердої пшениці. Цікаві дослідження з гібридизації пшениці з багаторічним житом проводив А.І. Державін, який створив багаторічні форми жита з культурним неламким колосом. Над створенням зимостійких для умов Сибіру форм пшенично-житніх амфідиплоїдів працював В.Є. Писарев. В Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва А.Ф. Шуліндін вивів 42-хромосомні тривидові тритикале від запилення гібридів *F1* (м'яка пшениця × жито) пилом гексаплоїдних тритикале, які створені схрещуванням твердої пшениці з житом. Широко відомі сорти тютюну вивів М.Ф. Терновський у процесі складної гібридизації культурних і диких видів. Особливо широко й успішно метод гібридизації застосовують у селекції картоплі. Значних успіхів у цьому напрямі досягли І.І. Пушкар'єв, С.М. Букасов, О.Я. Камераз, А.А. Осипчук і А.А. Підгаєцький. Від схрещування різних видів соняшнику В.С. Пустовойт і Г.В. Пустовойт одержали урожайні сорти з високою стійкістю до хвороб.

Метод віддаленої гібридизації успішно застосовують у селекційній роботі вчені багатьох країн (США, Канади, Англії, Швеції, Франції, ФРН, Італії та ін.).



Результати, одержані в нашій країні і за кордоном, переконливо доводять високу ефективність цього методу, який дає змогу докорінно змінювати спадковість рослинного організму і створювати нові цінні види, форми і сорти рослин.

## 7.2. Світові рослинні ресурси і віддалена гібридизація

Ботанічна різноманітність видів культурних і диких рослин, їх поліморфізм є багатою основою для робіт з віддаленої гібридизації. Відомо понад 200 тис. видів покритонасінних рослин, а людина використовує в культурі всього близько 250 видів (0,12 %). Проте серед диких родичів культурних рослин є види, що мають такі ознаки й властивості, які слабо виражені або яких не мають сучасні сорти. У ВІР завдяки дослідженням М.І. Вавилова та його колег, а також інших селекціонерів нагромаджено цінний матеріал, який роз криває ботанічний склад родів і видів культурних рослин, їх географію, екологію, історію, філогенію, систематику, генетику, фізіологію, селекційне використання тощо.

Виключне значення для віддаленої гібридизації мають хлібні рослини родини злакових (*Graminea* Juss), за міжнародним кодексом ботанічної номенклатури – родини тонконогових (*Poaceae* Varnhart). Пшениця – порівняно поліморфний рід, який охоплює диплоїдні ( $2n = 14$ ), тетраплоїдні ( $2n = 28$ ) та гексаплоїдні ( $2n = 42$ ) види. З диплоїдних видів для селекції перспективною є дика однозернянка *T. monosocum*, в якій вміст білка в зерні становить 30 % і більше. Культурна однозернянка *T. monosocum* має високий імунітет до грибних хвороб. Тетраплоїдна група найбільша і включає дикі й культурні види. Серед цієї групи видів найціннішим є вид *T. timopheevii*. Це найбільш імунний вид пшениці в світі, він також може бути джерелом цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС). Вид полби *T. dicocum* в Україні і за кордоном використовують у селекції на імунітет до іржі та на якість зерна. Серед твердих пшениць *T. durum* встановлений М.І. Вавиловим підвид *horanicum* є цінним за скоростиглістю і посухостійкістю. За його участю створено сорти твердої пшениці осіннього висівання Шарн, Хоранка, Анбугде 13 та ін. Із гексаплоїдних видів особливої уваги заслуговує кулястозерна пшениця (*T. sphaerosocum*) за круглу форму зерна. Для цього виду характерні також короткостебловість, стійкість до вилягання при зрошенні і в загущених посівах. Інтерес для селекції на імунітет у поєднанні з ЦЧС має вид *T. zhukovskyi*.

Октоплоїдні види ( $2n = 56$ ) людина створила штучно. *T. Timonovum* Heslot et Ferrary, виведений французьким ботаніком Есло з *T. timopheevii*, має високу стійкість до грибних хвороб, може бути джерелом ЦЧС для м'якої пшениці. *T. fungicidum*, створений П.М. Жуковським від схрещування *T. carthlicum* і *T. timopheevii* з наступним обробленням  $F_1$  0,02%-м розчином колхіцину, характеризується високою стійкістю до грибних хвороб. Пшениці октоплоїдних видів малосумісні з гексаплоїдними видами.

Уся різноманітність сортів культурного вівса представлена видами *Avena sativa* і *Avena byzantina*. Візантійський овес широко використовується в селекційній роботі в США і Канаді. Більшість сортів вівса в цих країнах виведено з використанням зазначеного виду.

Значний інтерес має використання методу віддаленої гібридизації в селекції зернобобових культур. У селекційному відношенні перспективу мають види гороху *Pisum elatius* за хорошу виповненість бобів і високу насінневу продуктивність; *P. abyssinicum* – для виведення скоростиглих сортів. У селекції вики доцільно використовувати посухостійкі і високоврожайні на зелену масу види *Vicia atropurpurea* Desf, *V. Monanthos* L. і *V. dosycarpa* Tem. При створенні сортів сої кормового використання проводять схрещування з напівкультурною і дикорослою соєю Далекого Сходу. У ВІР та Інституті картоплярства УААН зібрано дуже багатий генофонд картоплі, який широко використовують при віддаленій гібридизації. Світова колекція картоплі має сотні зразків диких і тисячі культурних видів Південної Америки. Багато диких видів картоплі мають цінні властивості, яких немає у сортів, виведених з використанням внутрішньовидової гібридизації. Так, *S. Commersoniana* стійкий до раку, парші, чорної ніжки, вірусів *A* і *Y*,

стеблової нематою, колорадського жука, приморозків, має підвищений вміст крохмалю і сирого протеїну.

Найцікавіші для селекції види картоплі входять до серії *Tuberosa*, *Andigena*, *Transaeguatorialia*, *Acaula*, *Glabrescentia*, *Commersoniana*, *Demissa*, *Longipedicellata*, *Polyadenia*, *Pinnatisecta*. Усі види, які належать до північноамериканських серій, стійкі до фітофторозу, але в селекції найчастіше використовують вид *S. demissum*, оскільки він добре схрещується з *S. tuberosum*. Форми, імунні до вірусу *X*, знайдені у видів *S. acaule*, *S. rupaе*, *S. schreiteri*, *S. tarijense*, до вірусів *Y* і *A* – у видів *S. stoloniferum*, *S. chacoense*.

До вірулентних рас раку стійкі форми *S. andigenum*, майже всі форми *S. acaule*. Вихідним матеріалом, стійким до бактеріальних хвороб, можуть бути культурні диплоїдні види *S. phureja*, *S. ruginii*, *S. stenotomum* і дикі види *S. acaule*, *S. chacoense* тощо.

Як джерела стійкості до нематою можуть використовуватися тетраплоїд *S. andigenum*, дикі види *S. oplosense*, *S. spagazzinii*. Гірські культурні види Колумбії та Болівії відзначаються цінними властивостями – відсутністю періоду спокою бульб, завдяки чому можна вирощувати два врожаї на рік, використовуючи для літнього висаджування свіжозібрані бульби. У деяких видів спостерігається високий вміст білка, крохмалю, вітаміну С, знижений вміст соланінів. Ці зразки стали вихідним матеріалом для виведення сортів з новими властивостями.

### 7.3. Теоретичні основи віддаленої гібридизації

Г.Д. Карпеченко розрізняє дві основні групи віддалених схрещувань: конгруентні та інконгруентні. *Конгруентні схрещування* – батьківські форми, незважаючи на відмінності в генах, мають «відповідні» хромосоми, які можуть нормально кон'югувати, комбінуватися у гібридів, не зумовлюючи значного зниження життєздатності.

При *інконгруентних схрещуваннях* батьківські форми мають «невідповідні» хромосоми або іншу їх кількість, у результаті чого гібриди *F1* виявляються частково або повністю стерильними, оскільки в цьому разі хромосоми одного батька не можуть бути замінені

хромосомами другого. До конгруентних схрещувань належать схрещування різних географічних рас або різновидів. Подібні схрещування мають для селекціонерів особливе значення. Проте у межах виду або серед видів далеко не відразу і не завжди можна дібрати такі пари, які б при схрещуванні давали плодючі гібриди. А.О. Сапегін (1928), досліджуючи цитологічно гібриди між різновидами пшениці, зазначав, що у деяких з них простежуються порушення в мейозі і частіше тоді, коли батьківські форми походять з віддаленіших (географічно) областей. Усю різноманітність віддалених схрещувань умовно поділяють на три групи (Ю.Л. Гужов).

**До першої** групи належать схрещування між спорідненими видами з однаковою кількістю хромосом гомологічної структури, коли гібридне потомство є плодючим. Фертильність зумовлюється нормальним проходженням мейозу і кон'югацією хромосом. Такий результат спостерігається при схрещуванні м'якої і кулястозерної пшениць, посівного і візантійського вівса, кукурудзи і теосинте, звичайного і перуанського бавовнику, деяких видів арахісу, томатів тощо. **До другої** групи належать схрещування видів одного роду, що відрізняються за геномним складом. Ці гібриди мають високу стерильність через порушення мейозу, і утворювані гамети відрізняються за кількістю і складом хромосом, внаслідок чого стають нежиттєздатними. Щоб міжвидовий гібрид був фертильним, у схрещуванні види повинні мати принаймні деяку кількість цілком або частково гомологічних хромосом.

Якщо гібридизація різних видів здійснюється на диплоїдному рівні, то нестача деяких хромосом у гаметах гібрида або важливих генів практично завжди супроводжується їх загибеллю. Тому гібриди між диплоїдними видами, які істотно відрізняються за структурою хромосом, зазвичай стерильні. Це спостерігається при міжвидовій гібридизації рису, бавовнику, джуту та інших рослин. При схрещуванні

диплоїдних видів з тетраплоїдними зав'язування насіння також низьке (у пшениці менш ніж 10 %). Ще важче схрестити диплоїдну пшеницю з гексаплоїдною.

Гібридизація поліплоїдних видів відбувається легше. Фертильні гібриди виникають навіть тоді, коли батьківські види перебувають на різних рівнях плоїдності, але це можливо за умови, що батьківські види мають спільні геноми. Наприклад, м'яка і тверда пшениці, геномні формули яких відповідно *AABBDD* і *AABB*, схрещуються порівняно легко, оскільки в обох видів є спільні геноми *A* і *B*. При схрещуванні видів, які відрізняються за кількістю і структурою хромосом, розщеплюване гібридне потомство за комплексом ознак здебільшого наближається до батьківських типів. Проміжні форми трапляються значно рідше, ніж можна було б чекати. Вони константні й поступово елімінуються з популяції. **До третьої групи** належать найвіддаленіші міжродові схрещування. Схрещування й передача ознак від одного роду до іншого ускладнюються зі збільшенням у них генетичних, цитологічних і морфологічних відмінностей. Однією з перших класичних праць з міжродової гібридизації було дослідження Г.Д. Карпеченка із схрещуванням редьки ( $2n = 18$ ) з капустою ( $2n = 18$ ). У цих дослідах рослини *F1* були або зовсім стерильні, або давали невелику кількість насіння. Г.Д. Карпеченко вперше показав, що стерильність віддалених гібридів можна усунути підсумовуванням соматичних наборів хромосом схрещуваних видів. Нині до міжродових схрещувань вдаються дуже часто. Останнім часом на зернових культурах найінтенсивніше вивчають пшеничнопирійні, пшенично-житні, пшенично-елімусні, пшенично-егілопсні, пшенично-ячмінні гібриди.

#### **7.4. Ускладнення при віддаленій гібридизації та їх подолання**

Основними труднощами, з якими стикаються при віддаленій гібридизації, є несхрещуваність генетично далеких видів, несхожість гібридного насіння і стерильність гібридів.

##### **Несхрещуваність видів, її причини та методи подолання.**

Головна причина несхрещуваності різних видів і особливо родів зумовлена їх генетичною ізоляцією, несумісністю генотипів. А.Ф. Шуліндін визначив такі типи несумісності. **Програмна несумісність** виявляється до запліднення. Складні фізіолого-біохімічні міжвидові зв'язки починають виявлятися з моменту проростання пилку і пилкових трубок у тканинах приймочки і маточки, внаслідок чого пилкові зерна на приймочках квіток або не проростають (жито х ячмінь), або пилкові трубки деформуються, здуваються на кінцях і гинуть у тканинах маточки (жито х пшениця). Іноді спермії доходять до зародкового мішка, але запліднення не відбувається (пшениця х кукурудза).

**Сингамна несумісність** спостерігається в період подвійного запліднення. В цьому разі можливі такі аномалії: повна відсутність запліднення (спермії затримуються в синергиді або в просторі між яйцеклітиною і центральною клітиною), часткове, або одинарне,

запліднення. Часткове запліднення може відбуватися у формі злиття спермія лише з яйцеклітиною за відсутності злиття його з центральною клітиною або навпаки. Другий спермій при цьому залишається в синергиді або дегенерує.

**Ембріональна несумісність** виявляється після нормального запліднення, в період розвитку проембрію і початкових стадій утворення ендосперму. Спостерігаються сповільнений поділ клітин гібридного насіння, структурні зміни ендосперму, відсутність диференціації зародка на органи. Цей процес закінчується лізисом вмісту насіння, який зумовлюється невідповідністю метаболізму його і материнської рослини. Ці явища іноді можна усунути вирощуванням недорозвиненого гібридного насіння на штучних живильних середовищах за стерильних умов.

**Постембріональна несумісність** виявляється, по-перше, в нездатності гібридного насіння прорости за наявності зародка й ендосперму, по-друге, в загибелі сходів. Останнє найчастіше виявляється в міжвидових гібридах сортів ярої твердої пшениці з озимою

м'якою. Найпопулярнішим серед усіх методів подолання несхрещуваності тривалий час був запропонований І.В. Мічурінін метод попереднього вегетативного зближення. Тепер здебільшого використовують інші мічурінські методи: попереднє щеплення з метою зближення фізіологічного стану тканин; метод посередника; запилення сумішшю пилку.

**Попереднє щеплення** застосовують тоді, коли рослини різних видів звичайним шляхом не схрещуються між собою. Прищеплювання однієї рослини на другу змінює хімічний склад тканин, осмотичний тиск у клітинах тощо. Це збільшує ймовірність проростання чужих пилкових трубок у маточці материнської рослини. Застосовуючи цей метод, І.В. Мічурін схрестив грушу з горобиною, які зазвичай не схрещуються між собою. Пшенично-елімусні рослини було виведено методом попередньої пересадки зародка пшениці на ендосперм елімуса.

**Метод посередника** полягає в подоланні несхрещуваності двох видів за допомогою третього. Якщо види *A* і *B* не схрещуються між собою, то вид *A* схрещують з близьким видом *C*, а гібрид, що утворюється, з видом *B*. У результаті цього в гібриді поєднуються хромосоми й ознаки трьох видів. За цим методом в Інституті рослинництва (Харків) виведено сорт ярої твердої пшениці Харківська 46 за участю трьох видів – тургідум, дикокум та дурум. Метод посередника широко застосовують у віддаленій гібридизації картоплі. Наприклад, види серії *Acaulia*, які важко схрещуються з *S. tuberosum*, попередньо схрещують з видом *S. demissum*, а вже потім з *S. tuberosum*.

**Запилення сумішшю пилку** різних видів також підсилює схрещуваність за рахунок того, що пилок, який має різний генотип, може взаємно стимулювати ріст її складових, створюючи в маточці умови, сприятливі для проростання різного пилку. Для подолання несхрещування застосовують також інші методи.

**Реципрокні схрещування.** Іноді гібридизацію успішно здійснюють в одному напрямі, але не вдається в іншому. Як правило, схрещування здійснюється краще, якщо материнська форма має більшу кількість хромосом. Якщо один із видів, які схрещуються, має систему самонесумісності, то цей вид пригнічуватиме розвиток пилку виду, що не має такої системи. При реципрокному схрещуванні гальмування не спостерігається.

**Укорочування стовпчика.** При цьому зменшується відстань, яку пилкова трубка другого виду має подолати, щоб відбулося запліднення. Коли пилок різних видів *Tripasum* наносили на стовпчики кукурудзи, пилкові трубки не досягали насінного зачатка. Запліднення легко здійснюється при видаленні частини стовпчика.

**Запилення на різних стадіях розвитку стовпчика і приймочки.** Раннє запилення часто виявляється успішнішим, ніж проведене тоді, коли приймочка вже набула нормальної сприйнятливості. Так, у капусти вдалося подолати несхрещуваність, запилюючи квіткову бруньку за 1 – 5 діб до розкриття квітки. Це пояснюється тим, що для росту пилкової трубки залишалось більше часу до того, як насінний зачаток дегенерує. Стимуляція проростання пилку відбувається опроміненням його низькими дозами  $\gamma$ -радіації, ультрафіолетовими і лазерними променями.

**Оброблення маточки материнської форми стимуляторами росту.** Для подолання несхрещуваності зав'язь обробляють гібереловою або індолілоцтовою кислотою, гетероауксином, 2, 4, 5-Т-трихлорфеноксиоцтовою кислотою тощо. Це стимулює ріст пилкових трубок.

**Подвоєння кількості хромосом в одній або в обох батьківських формах.** Попередня поліплоїдія – один із найефективніших методів подолання несхрещуваності. Наприкінці 20-х років ХХ ст. Г.Д. Карпеченко встановив, що подвоєння кількості хромосом у віддалених гібридів позитивно впливає на схрещуваність цих гібридів з рослинами інших видів і форм. Так, рідко-капустяний амфідиплоїд погано схрещувався з батьківськими формами, але відносно добре – з ріпаком і гірчицею. Він запропонував для підвищення схрещуваності між видами проводити подвоєння кількості хромосом.

Несхрещуваність, яка існує між диплоїдними і тетраплоїдними дикими видами вівса, з одного боку, і гексаплоїдним посівним вівсом, з другого, німецькі селекціонери подолали методом поліплоїдизації вихідних гібридів або використанням заздалегідь створених гексаплоїдних, октаплоїдних і декаплоїдних проміжних форм. Такі проміжні форми є результатом поліплоїдизації три-, тетра- і пентаплоїдних гібридів, виведених схрещуванням диплоїдних, тетраплоїдних і гексаплоїдних диких видів. Методом поліплоїдії подолано міжвидову несумісність садової суниці (*Fragaria grandiflora*) з лісовою (*F. vesca*), міжродову несумісність суниці з перстачем. М.В. Цицин, К.А. Петрова показали, що поліплоїди елімуса краще схрещуються з твердою і карталінською пшеницею, ніж його диплоїди. При використанні міжвидової гібридизації у тютюну із застосуванням поліплоїдизації М.Ф. Терновський (1970) вивів сорти, імунні та стійкі до тютюнової мозаїки, бактеріальної рябухи, борошнистої роси і трипсу.

Впровадження методу поліплоїдизації зумовило істотне розширення кола використання в селекції диких і примітивних культурних видів картоплі, які раніше не вдавалося схрестити з *S. tuberosum*. Факти підвищення сумісності *S. tuberosum* з індукованими поліплоїдами диких і примітивних видів картоплі відзначили багато дослідників. Так, уже в 1940 р. Лівормор і Джонстон засвідчили підвищення сумісності *S. tuberosum* з тетраплоїдним *S. chacoense*. У 1951 р. М.С. Свамінатан повідомив про поліпшення схрещуваності культурної картоплі з поліплоїдами *S. kesselbrenneri*, *S. rubini* і *S. polyadenium*. У досліджах Н.О. Лебедевої (1959) експериментальні поліплоїди *S. schreiteri*, *S. punae* і *S. antipovieri* порівняно легко схрещувалися з селекційними сортами картоплі. Більше того, при використанні в селекції поліплоїдної форми *S. Bulbocastanum* Н.О. Лебедевій уперше вдалося вивести гібриди цього виду з *S. tuberosum*. Форми *S. bulbocastanum* мають високий ступінь стійкості до фітофтори, а також стійкі до макроспоріозу і колорадського жука.

**Подолання несхожості гібридного насіння.** Інколи віддалені гібриди зав'язують насіння, але воно буває слабозвиненим і не проростає. Подолати нездатність недорозвиненого насіння до проростання можна методом експлантації зародка, який розвивається на живильному середовищі. Лейбаху (1929) не вдалося звичайним способом дістати схоже насіння віддаленого гібрида між дикорослими видами льону *Linum perense* і *L. austriacata*. Тоді він видалив насіння з недозрілих коробочок через 14 днів після запилення і переніс їх у посудину з 10 – 15%-м розчином тростинного цукру. Через деякий час (15 діб) насіння ставало білим, твердим і потім нормально проростало, але повільніше. Згодом метод експлантації зародків у різних варіантах широко використовували для створення міжвидових гібридів. Як приклад, можна навести схрещування тетраплоїдного виду бавовнику (*Gossypium hirsutum*) з різними диплоїдними видами, виведення гібридів між різними видами картоплі, буркуну, конюшини, рису, ячменю, тютюну, гібридів між пшеницею і елімусом (колосняком).

Щоб визначити ступінь життєздатності гібридного насіння, індійські селекціонери розробили рентгеноскопічний метод аналізу, який дає змогу відокремлювати нормально сформоване насіння від недорозвиненого. Нині відомо багато живильних середовищ для штучного вирощування зародків рослини *in vitro*.

**Безплідність віддалених гібридів, її причини та методи подолання.** Віддалені гібриди першого покоління, як правило, безплідні або мають низьку плодючість. Стерильність віддалених гібридів може мати або хромосомну, або генну основу. *Хромосомна* стерильність зумовлена відмінностями в кількості і структурі хромосом у батьківських форм. При цьому в мейозі у гібрида виявляються також різні аномалії: повна або часткова нездатність хромосом до кон'югації, утворення асоціацій з більше ніж двох хромосом, інверсійні петлі на стадії пахінеми, мости і фрагменти в анафазі, несталу кількість хромосом у мікро- і мегаспорах. Як правило, впорядкованість поведінки хромосом у мейозі прямо пропорційна фертильності гібрида. Спостерігається повна стерильність гібридів *F1*, коли в першій метафазі мейозу всі хромосоми кон'югують, але,

можливо, не дуже тісно. Незважаючи на це, гібрид стерильний. Було висловлено припущення, що це пов'язано з комплементарною дією генів у диплоїдній гібридній формі; після подвоєння кількості хромосом у рослин  $F_1$  фертильність гібрида повністю відновлюється. Незважаючи на видиму схожість хромосом обох видів, існують незначні, але важливі структурні відмінності, через які в гаметах гібрида спостерігається нестача якихось генних матеріалів, потрібних для збереження життєздатності. Дж. Стеббінс (США) назвав це явище прихованою структурною гібридністю.

Прихована структурна гібридність за кількома хромосомами призводить до стерильності більшості гамет, але без помітного порушення кон'югації хромосом. До генної стерильності належать випадки стерильності гібридів, які не пов'язані з будовою хромосом. Генна стерильність може виявлятися в тому, що рослина не утворює квіток, що в пилку чи в насінному зачатку або в обох цих органах не відбувається мейоз, або ж мітоз не завершується нормально внаслідок асинапсису чи десинапсису.

Несумісність ядра й цитоплазми також порушує мітотичний поділ клітин при утворенні генеративних органів, а дія окремих генів перешкоджає розвитку чоловічих і жіночих органів квітки. Щоб подолати стерильність, застосовують різні методи, основні з яких: подвоєння кількості хромосом; зворотні схрещування у гібридів; використання фізіологічно активних речовин, хімічних мутагенів та інших чинників.

Головною причиною порушення мейозу у гібридів є невідповідність хромосом у тих видів, які схрещуються, за генним складом, а іноді й за їх кількістю. Якщо кількість хромосом подвоюється, то кожна хромосома має власного гомолога, в результаті чого кон'югація відбувається нормально, а плодючість гібридів відновлюється. Амфідиплоїди можуть виникати двома шляхами: гібридизацією з наступним подвоєнням кількості хромосом у гібрида; переведенням вихідних видів на тетраплоїдний рівень і гібридизацією автотетра плоїдів, що утворилися.

Подолання стерильності гібрида  $F_1$  методом поліплоїдизації дає змогу створювати нові константні високоплодючі форми, які поєднують ознаки батьківських видів. Такі форми крім високої продуктивності і стійкості мають також хорошу якість продукції. Застосування зворотних схрещувань ґрунтується на тому, що жіночі гамети гібрида життєздатніші, ніж чоловічі. Використання для запилення гібрида нормального пилку одного з батьків дає змогу створити на ньому насіння для наступної роботи. Недолік цього методу – повернення в наступних поколіннях до ознак і властивостей тієї батьківської форми, пилком якої проводиться повторне схрещування. Наприклад, при схрещуванні  $F_1$  пшенично-житніх гібридів з пшеницею відновлюється їх фертильність, але ступінь гібридності з кожним зворотним схрещуванням зменшується. Тому іноді гібриди  $F_1$  запилюють пилком третього виду.

#### **7.5. Особливості процесу формотворення при віддаленій гібридизації**

У віддалених гібридів  $F_2$  і в наступних поколіннях відбувається бурхливий формотворчий процес. При цьому в розщепленні потомств таких гібридів закономірностей немає.

Друга дуже важлива проблема полягає в тому, що видові ознаки і властивості, особливо філогенетичні, віддалених родів здебільшого не комбінуються, тому перенести цінні спадкові властивості одного виду і роду на інший дуже складно. Це зумовлено еволюційногенетичною відокремленістю видів і родів. Несумісність нуклеопротейдних комплексів визначає негомологічність хромосом, ступінь їх кон'югації, порушення мейозу, мікро-, мега-, споро- і гаметогенезу.

У схрещуванні видів, генетично більш близьких, у межах ботанічного роду іноді можна частково посилити ту чи іншу властивість одного з батьків. Наприклад, у схрещуванні ярої твердої пшениці з озимою м'якою вдається створити сорти озимої твердої пшениці із зимостійкістю, яка наближається до зимостійкості озимої м'якої пшениці. На основі багаторічних досліджень різних міжвидових гібридів злаків А.Ф. Шуліндін запропонував класифікацію розщеплення віддалених гібридів.

**Перша група** – тип схрещувань генетично близьких видів пшениць з однаковою кількістю хромосом: *T. durum* × *T. turgidum*; *T. durum* × *T. polonicum*; *T. aestivum* × *T. sphaerococcum* та ін. Для цієї групи характерні нормальне схрещування, відсутність порушень у мейозі, висока фертильність гібридів, невеликий розмах гібридної мінливості, одержання рекомбінацій батьківських ознак. **Друга група** – тип схрещування видів з різною кількістю хромосом, наприклад *T. aestivum* × *T. durum*, коли при розщепленні відбувається швидке повернення гібридного потомства до вихідних батьківських видів за морфогенетичною структурою. Наприклад, у гібридів деяких тетраплоїдних пшениць (*T. durum*, *T. turgidum*, *T. polonicum*) з гексаплоїдними (*T. aestivum*, *T. compactum*, *T. spelta*) вже в *F2* вищеплюються 28- і 42-хромосомні пшениці зі стійкою видовою конституцією батьківських видів, але не вихідних сортів. У подібних схрещуваннях є велика кількість гомологічних хромосом. У гібридів *F1* у процесі мейозу формується багато фертильних гамет батьківських видів з 14 і 24 хромосомами, які при злитті дають початок утворенню 28- і 42-хромосомних вихідних видів пшениці зі стійкою спадковістю. В наступних поколіннях серед основної маси рослин гібридна мінливість спостерігається вже в групі видів типу гексаплоїдної і тетраплоїдної пшениці. Частина рослин у *F2* і *F3* зберігає ознаки *F1*, які в наступних гібридних генераціях різко зменшуються. Навпаки, кількість 42- і 28-хромосомних рослин у гібридній популяції з кожною генерацією зростає.

У цій групі гібридів можливі рекомбінації за генними морфологічними ознаками та фізіолого-біохімічними властивостями, наприклад підвищення зимостійкості рослин твердої пшениці, набуття від м'якої озимої, поліпшення технологічних властивостей зерна м'якої пшениці запозиченням склоподібності ендосперму твердої пшениці.

**Третя група** – міжродові схрещування (пшениця × пирій; пшениця × егілопс; пшениця × елімус; кукурудза × трипсакум тощо), а також схрещування пшениці з житом. Гібриди цієї групи характеризуються повільним, поступовим відновленням у потомстві вихідних батьківських видів. Тут потрібно кілька генерацій (3 – 4 і більше), щоб вивести культурну пшеницю або кукурудзу.

Гібридні рослини містять значно менше гомологічних хромосом, мейоз у рослин *F1* сильно порушується, бівалентів утворюється дуже мало, що зумовлює повну стерильність або низьку фертильність гамет. Нормальний споро- і гаметогенез відновлюється повільніше, ніж у другій групі гібридів, що стримує формування стійких, нормально фертильних генотипів та фенотипів вихідних і нових видів. У подібних схрещуваннях у процесі формотворення стійка рекомбінація видових ознак і властивостей практично неможлива або трапляється дуже рідко.

**Четверта група** – тип пшенично-житніх гібридів – характеризується гібридною мінливістю при розщепленні в межах морфоструктурних властивостей одного батьківського виду за повної відсутності в потомстві рослин другого батьківського виду. Так, у дослідях А.Ф. Шуліндіна в більш ніж 400 комбінаціях сортів м'якої пшениці з сортами жита весь бурхливий формотворчий процес відбувався у групі рослин материнського типу за відсутності у рослин жита. У цих міжродових схрещуваннях *F1* має високу стерильність квіток і проміжну будову колоса. Бекросне схрещування *F1* як з пшеницею, так і з житом не змінює характер розщеплення. Ця закономірність зумовлена фізіолого-генетичною несумісністю цитоплазми з гомогенним ядром жита в гаметах. У гібридних рослинах утворюються здебільшого три групи гамет: цитоплазма і ядерна маса пшеничного типу – гамети з високою фертильністю; цитоплазма в основному пшенична, ядро в різних ступенях пшенично-житнього типу – гамети частково фертильні, цитоплазма в основному пшенична, ядро житне – гамети повністю абортивні. Запилення квіток з яйцеклітинами останнього типу як пилком пшениці, так і пилком жита не утворюють зигот, і тому рослини жита не утворюються.

**П'ята група** гібридної мінливості у віддалених схрещуваннях характеризується різким посиленням мутаційних процесів пристатевому розмноженні рослин. Причини

цього полягають у великих порушеннях мейозу; в появі в цитоплазмі та ядрі нових нетипових для батьківських видів біохімічних процесів і речовин у метаболізмі клітин.

#### **7.6. Міжвидова передача ознак**

Під час роботи з гібридами віддалених схрещувань, особливо з такими, що не мають гомологічних хромосом, часто виникає потреба перенесенні ділянок хромосом від одного виду або роду в хромосому іншого, що брав участь у схрещуванні. Це дає можливість створити форми з бажаним сумісництвом ознак батьків і уникнути повернення до ознак того чи іншого батька, що спостерігається при бекросуванні віддалених гібридів. Найчастіше виникає потреба транслокування ділянки хромосоми ід дикорослого виду, який несе стійкість у хромосоми рослин слабкостійких унаслідок тривалої культури.

Відносно цього цікавим є метод індукування транслокацій за допомогою радіації, розроблений Е. Сірсом (США) на пшенично егілопних гібридах. Опромінюванням насіння 44-хромосомного гібрида *T. aestivum* (Chinese spring) × *Aegilops umbellulata* було здійснено транслокацію сегмента хромосоми егілопса, носія домінантного гена стійкості до листової іржі, на хромосому 6В м'якої пшениці. З цього матеріалу було відібрано лінію Т-47, яку селекціонери широко використовують як донора стійкості до стеблової іржі. Дрискол і Енсен (США) застосували метод індукування транслокації в міжвидових гібридах пшениці з житом і вивели форму ярої м'якої пшениці Трансек з гомозиготною стійкістю до листової іржі та борошністої роси. Ці ознаки транслоковані від жита. Відомі випадки: передачі сегментів хромосом з відповідними блоками генів без опромінювання. У Мічиганському університеті (США) ще в 1956 р. при міжвидовій гібридизації гороху *Pisum sativum* з *Pisum arvense* в F3 було створено рослини, що мають зимостійкість, передану від *P. arvense*.

**Передача ознак за допомогою кросинговеру.** Якщо схрещувані види генетично подібні, то роботу з гібридними поколіннями проводять здебільшого так само, як і при міжсортівій гібридизації, тобто намагаються передати культурному сорту від іншого виду лише окремі ген чи ознаку, наприклад стійкість до певної хвороби. Однак при порушенні кон'югації хромосом у мейозі у гібридів передати окремі гени від одного виду іншому буває досить важко. Найефективнішим методом для досягнення цієї мети є застосування зворотних схрещувань, в результаті чого дістають інтрогресивну форму вихідного виду, що бере від іншого виду лише поодинокі ознаки внаслідок генетичної рекомбінації на основі кросинговеру. Методом віддаленої гібридизації на основі генетичної рекомбінації М.В. Цицин вивів цінні сорти озимої пшениці схрещуванням їх із пирієм: ППГ-186, ППГ-599, ППГ-1, Восток, ППГ-172. Ці сорти характеризуються високою врожайністю, стійкістю до вилягання і хвороб, відмінними борошномельними і хлібопекарськими властивостями зерна. Передачею генів стійкості від видів *N. glutinosa*, *N. glauca*, *N. digluta* тощо М.Ф. Терновський створив комплексноімунні сорти тютюну Дюбек-7, Дюбек-566, Американ 287, Тальський 3036, Трапезонд 3072, Імунний 3000, Імунний 580, стійкі до несправжньої борошністої роси, чорної кореневої гнилі, тютюнової мозаїки і борошністої роси.

**Синтез амфідиплоїдів.** У селекції рослин поліплоїдія широко використовувалася для відновлення фертильності міжвидових гібридів. За допомогою методу поліплоїдії Г.Д. Карпеченку вперше вдалося подвоїти кількість хромосом у стерильних капустино-редькових гібридів. Фертильність амфідиплоїдів була зумовлена відновленням парної гомологічності хромосом, порушеної віддаленим схрещуванням.

А.Р. Жебрак (1944, 1957) створив велику кількість ярих міжвидових амфідиплоїдів у межах роду *Triticum* від схрещування напівкультурної пшениці *T. timopheevii* Zhuc з культурними видами. М.В. Цицин синтезував 56-хромосомні багаторічні зернокарбові пшенично-пирійні амфідиплоїди схрещуванням м'якої пшениці ( $2n = 42$ ) з видами пирію *A. glaucum* ( $2n = 42$ ) і *A. elongatum* ( $2n = 70$ ). Амфідиплоїд з *A. glaucum* М.В. Цицин виділив у новий вид пшениці *T. agropyrotriticum*. У цьому гібриді синтезований цілий геном



пшениці (*AABBDD*, 42 хромосоми) і два первинних геноми пирію (14 хромосом з 42). Поліплоїдія зумовила становлення нового виду зернових культур тритикале та амфідиплоїдного гібрида між пшеницею і житом. Слово *Triticale* (тритикале) складено з першої частини слова *Triticum* (назва роду пшениці) і другої частини слова *Secale* (назва роду жита). Виведені октоплоїдні амфідиплоїди з 56 хромосомами – від хрещування гексаплоїдних видів пшениці з житом (геном *AABBDDRR*), і гексаплоїдні амфідиплоїди з 42 хромосомами – від схрещування тетраплоїдних видів пшениці з житом (геноми *AABRRR* і *AAGRRR*). Дослідники різних країн використовували такі види жита: *Secale cereale* L., *S. montanum* Guss., *S. Vavilovii* Grossh., *S. kuprijanovii* Grossh., *S. africanum* Starf). Проте амфідиплоїдам властиві багато небажаних ознак, менша врожайність та інші властивості порівняно з вихідними формами. Ці вади селекціонери долають різними селекційними методами.

**Додавання й заміщення хромосом.** У випадках, коли через великі відмінності геномів у схрещуваних видів неможлива передача окремих генів методом генетичної рекомбінації на основі кросинговеру, можна вдаватися до додавання в генотип поліпшуваної культури від виду – донора окремої пари хромосом з генами, які цікавлять селекціонера. Суть методу перенесення хромосом полягає в одержанні моносомиків, тобто ліній, у яких немає однієї хромосоми, та схрещуванні їх з дикими видами з нормальним набором хромосом.

Перший етап – визначення локалізації генів, що контролюють ознаки, в певних хромосомах. Так, використання моносомиків пшениці, створених Е. Сірсом, дало змогу визначити розміщення багатьох генів стійкості пшениці до хвороб. При заміщенні хромосоми у сорту м'якої пшениці Чайнз Спрінг, який не стійкий до борошнистої роси, на відповідну хромосому стійкого сорту Хоун виявлено, що ген стійкості локалізований у довгому плечі хромосоми 7В. При використанні заміщених ліній сорту Хоун встановлено, що в хромосомі 4А локалізований ген стійкості до бурої іржі пшениці.

Аналізом ліній, які мають набір хромосом пшениці і по одній парі хромосом жита, Райлі і Мейцер дослідили локалізацію в хромосомах жита генів стійкості до хвороб пшениці. Лінії було виведено з *F1* і від схрещування жита з пшеницею або тритикале з пшеницею. Практичними результатами використання перенесення хромосом є створення імунних форм сільськогосподарських рослин. На дослідній станції Белтевіл (США) схрещуванням сортів Капла (*T. dicoccum*) і Юма (*T. durum*) із сортом м'якої пшениці Чанселор виведено гомозиготні за домінантним геном стійкості до борошнистої роси форми м'якої пшениці. Перенесено хромосоми *Aegilops comosa* в м'яку пшеницю. В результаті цього виведено стійку до жовтої іржі форму. При цьому встановлено можливість заміни будь-якої пшеничної хромосоми лише в другій гомологічній групі. Відомі праці Кнотта, Райлі, Дженкінса про перенесення хромосом пирію в пшеницю. Створено кілька ліній м'якої пшениці з хромосомами пирію. Перенесення хромосом жита в пшеницю прогнозує виведення форм із стійкістю до хвороб, якими не уражується жито. Створено повні набори ліній м'якої пшениці з додатковими парами хромосом пирію і жита. Кимбер розв'язав проблему виведення лінії пшениці з парою додаткових хромосом егілопса так: пшениця ( $21n$ ) × Егілопс ( $7e$ ) →  $F12n = 28 \cdot (21n + 7e)$ ; амфідиплоїд  $(21n + 7e) \times$  Пшениця ( $21n$ ), *B1* ( $21n +$  від  $0e$  до  $7e$ ) добір; лінія з однією додатковою хромосомою  $(2n + 1e) \times$  самозапилення ( $21n + 1e$ ); лінія з парою додаткових хромосом ( $2n = 44$  ( $42n + 2e$ )).

Запропонований метод виведення форм м'якої пшениці становить інтерес у селекції на стійкість до іржі тощо.

#### **Перенесення геномів одного виду в цитоплазму іншого.**

Для виробництва гетерозисних гібридів слід проводити перезапилення між спеціально дібраними лініями. В цьому відношенні велике значення має створення форм з цитоплазматичною чоловічою стерильністю (ЦЧС), яка дає змогу уникнути витрат на штучне запилення або обривання волотей на материнських формах. Здебільшого форми з

ЦЧС створюють методом віддаленої гібридизації. Наприклад, у пшениці такі форми створюють при гібридизації м'якої пшениці з *Aegilops caudata* (Кіхара), твердої пшениці з *T. timopheevi*, *T. zhukovskyi*, *T. timonovum* (Е.Д. Неттевич, Т.Н. Федорова, Н.А. Скуригіна). У томатів форми з ЦЧС також виведено міжвидовою гібридизацією *Lycopersicon esculentum* × *L. resemigerum* (Х. Доскалов, Болгарія). У тютюну форми з ЦЧС створено схрещуванням *N. debneji* × *N. tabacum* (М.Ф. Терновський, О.П. Гребінкін).

#### 7.7. Досягнення і перспективи використання методу віддаленої гібридизації

У своїй праці «Селекція як наука» М.І. Вавилов розглядав теорію гібридизації в межах близьких форм і віддалених видів як один з семи розділів селекційної науки. Він підкреслював значення віддаленої гібридизації як методу поліпшення існуючих сортів і одного з чинників формотворення й еволюції. Формулюючи завдання селекції, він неодноразово підкреслював важливість міжвидової й міжродової гібридизації.

Провідне місце в науці про віддалену гібридизацію належить І.В. Мічуріну (плодові і ягідні культури), В.М. Лебедеву, В.Є. Писарєву, А.Ф. Шулиндіну, Г. К. Мейстеру (схрещування пшениці з житом), М.В. Цицину, С.М. Верушкіну (схрещування пшениць з видами пирію), О.П. Шехурдіну, А.О. Сапегіну (схрещування твердої пшениці з м'якою), С.М. Букасову, О.Н. Камеразу, І.Г. Пушкарьову, А.А. Подгаєцькому (міжвидова гібридизація картоплі), М.Ф. Терновському (міжвидові схрещування тютюну), Г.С. Зайцеву, К.О. Висоцькому (міжвидове схрещування бавовнику), Ф.Г. Кириченку (схрещування твердої ярої пшениці з озимою м'якою і створення твердої озимої пшениці), В.В. Моргуну (схрещування кукурудзи з теосинте).

Перші схрещування твердої пшениці з м'якою провів О.П. Шехурдін у Саратові. Створені тут сорти Саррубра і Сарроза стали донорами цінних ознак при селекції багатьох сортів пшениць, у тому числі такого шедевра, як Саратовська 29, що була світовим стандартом за хлібопекарськими властивостями. Академік Ф.Г. Кириченко у Селекційно-генетичному інституті (Одеса) вивів сорти озимої твердої пшениці Мічурінка і Новомічурінка, Одеська янтарна. Ці сорти мали середню зимостійкість і високу посухостійкість, вміст білка в них був на 2 – 4 % більше, ніж у м'яких пшениць, за врожайністю значно перевищували яру тверду пшеницю, їх зерно є чудовою сировиною для виготовлення високоякісних макаронів, вермішелі, круп. На 2004 р. до Реєстру сортів рослин в Україні занесено вісім сортів твердої озимої пшениці, виведених у цьому самому інституті та в інших установах. Роботу, пов'язану зі створенням пшенично-житніх гібридів, у 30-х роках ХХ ст. розпочали Г.К. Мейстер і Н.Г. Мейстер на Саратовській дослідній станції, В.М. Лебедев на Білоцерківській селекційно-дослідній станції, В.Є. Писарєв у НДІ сільського господарства центральних районів нечорноземної зони. Основним недоліком цих форм була порівняно низька їх фертильність. Перші тритикале за участю твердої пшениці вивів О.І. Державін у 1934 р. Найширші дослідження з тритикале провів А.Ф. Шулиндін в Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (Харків). Він розробив теорію й метод створення тривидових тритикале. Схрещуючи міжродові звичайні дигапloidні гібриди  $F_1$  (*T. aestivum* × *S. cereale*) з гексапloidними первинними тритикале, отримують тривидові тритикале на рівні плоідності  $2n = 42$  геномної структури  $AA_1BB_1RR$ . При цьому відбувається депloidизація методом елімінації 14 хромосом геному  $DD$  і 7 хромосом геному  $B$  (м'якої пшениці), 7 хромосом геному  $R$  та по 7 хромосом геномів  $A_1$  і  $B_1$  твердої пшениці.

У морфоструктурних ознаках нових форм виявляються сумарно властивості твердої, м'якої пшениці та жита. Нижче наведено *генетичну схему створення тривидових тритикале* ( $2n = 42$ ) (за А.Ф. Шулиндіним): М'яка пшениця  $AABBDD$  ( $2n = 42$ ) × Культурне жито  $RR$  ( $2n = 14$ )  $F_1$  пшенично-житніх гібридів  $ABDR$  × тритикале  $A_1A_1B_1B_1RR$  ( $2n = 42$ )  $F_2$  тритикале  $AA_1BB_1RR$  ( $2n = 42$ ) + інші гібридні форми рослин  $F_2$  тритикале не розщеплюються на вихідні види, але змінюються за ознаками колосу, зерна, висоти, зимостійкості рослин, вмісту білка в зерні зумовлюють багатий формотворний процес з вищепленням окремих рослин жита.

Октоплоїдні тритикале (*AABBDDRR*) виявилися неконкурентно спроможними з пшеницею за врожаєм зерна через недостатнє зав'язування зерна за порушення нормального протікання мейозу. Різкому підвищенню врожаю сприяли сорти тривидових тритикале (*AA1BB1RR*). Нині у межах України до Реєстру занесено сорти тритикале АДМ 5, АДМ 11, АДМ 8, Амфідиплоїд 256, Амфідиплоїд 15, Амфідиплоїд 42, Амфідиплоїд Ладне (АД 186), Київське раннє, Поліський 7, Сувенір та ін.

Багаторічна праця М.В. Цицина та його співробітників увінчалася успіхом у створенні ярих і озимих високоврожайних сортів пшениці на основі схрещування її з пирієм. У результаті повторних схрещувань і безперервного добору виведено сорти озимої і ярої пшениці, які мають характерні особливості пшениці, але водночас деякі ознаки вони перейняли від пирію. Це насамперед підвищена морозостійкість і міцність соломини, стійкість до хвороб. Найкращі сорти, які вивів М. В. Цицин разом з іншими селекціонерами, поширювалися в центральній Нечорноземній зоні (ППГ-186, ППГ-599, ППГ-1). З ярих пшенично-пирійних гібридів практичну цінність мали Восток 1, ППГ-172, Грекум 114. Використовуючи поліморфізм диких видів пирію за багатьма ознаками, М. В. Цицин вивів зовсім новий вид *T. agropyrotriticum* з двома підвидами: *ssp. perenne* (багаторічна пшениця) і *ssp. Submittans* (відростаюча або зерно кормова). Велика робота проводиться зі схрещування пшениці з елімусом (*Elymus arenarius* L.). Досить зазначити, що колос пшениці містить 30 – 40 зерен, а колос елімуса – 600 – 800. Елімус має надзвичайну здатність пристосовуватися до умов середовища. Дикі й культурні види картоплі з Центральної і Південної Америки відкрили нові перспективи перед селекціонерами. Міжвидова гібридизація картоплі стала основним методом селекції.

Завдяки міжвидовій гібридизації вдалося створити сорти, що мають відносно високий прояв властивостей, яких немає у *S. tuberosum*, тобто сорти нового типу. Перший фітофторостійкий сорт картоплі за участю виду *S. demissum* одержали в Німеччині (1934) – Sandnudel, а через деякий час у колишньому СРСР (1937) – Фітофторостійка (І.І. Пушкар'єв). В Інституті картоплярства УААН основою для створення нових високоінтенсивних і висококомплексних сортів, які відповідають вимогам сучасного виробництва, став матеріал за участю видів *S. andigenum*, *S. leptostigma*, *S. commersonii*, *S. demissum* (О.І. Терещенко). У результаті використання цього та іншого вихідного селекційного матеріалу виведено сорти Перлина, Смачна, Бородянська та ін. На Поліській дослідній станції ім. Засухіна виведено такі сорти: Покра, Житомирянка, Поліська рожева, Лепта, Пост 86, Веста.

Гібридизацією сорту бавовнику С-4725 з напівдикою мексиканською формою *Mexicanum varopervosum* виведено цінні вілостійкі сорти Ташкент 1, Ташкент 3 та ін. Дикі види соняшнику широко використовують у селекції насамперед як вихідні форми для створення міжвидових гібридів з груповим імунітетом до основних патогенів соняшнику: іржі, несправжньої борошнистої роси, фомозу, склероцинії тощо. Особливий інтерес за імунітетом до найпоширеніших хвороб становить автоплоїдна група видів ( $2n = 102$ ): *H. tuberosus* L., *H. subcanescens* Gray, *H. rigidus* (Goss), *H. macrophyllus*. У Науково-дослідному інституті олійних культур (Краснодар) Г.В. Пустовойт вивела форми міжвидових гібридів, які мають груповий імунітет і за врожайністю, олійністю та виходом олії з одиниці площі переважають районовані сорти. У 1978 р. був районований перший в історії селекції соняшнику міжвидовий гібрид Прогрес, стійкий до несправжньої борошнистої роси, а в 1981 р. – сорт Ювілейний 60, стійкий до нових рас вовчка, вертицильозу та інших патогенів. У наступні роки на основі міжвидових гібридів створено ще кілька сортів соняшнику – Конкурент, Лідер, Бережанський. У селекції вівса використовують схрещування між 42-хромосомними видами: посівним (*A. sativa*) і візантійським (*A. byzantina*). Так було виведено сорт Льговський 1026 (материнська форма сорт Перемога, чоловіча – міжвидовий гібрид візантійського вівса із сортом посівного Гігант). Гібридизація різнохромосомних видів значно складніша. Перспективною виявилася віддалена гібридизація в селекції цукрових буряків. Так, при схрещуванні

цукрових буряків з листковим (*B. vulgaris* var. *ciele*) у третьому і четвертому поколіннях гібридів вищеплюються біотиби, які за цукристістю переважають цукрові буряки. Віддалену гібридизацію застосовують також у селекції кормових трав, плодових, овочевих, лікарських і декоративних рослин.

#### **Контрольні запитання і завдання**

**1.** Які завдання в селекції рослин вирішують віддаленою гібридизацією? **2.** У чому суть міжвидових і міжродових схрещувань? **3.** Які ускладнення виникають за віддаленої гібридизації і як їх долають? **4.** Особливості формотворчого процесу за віддаленої гібридизації. **5.** Досягнення селекції рослин за використання віддаленої гібридизації.

### **Тема 8. Експериментальний мутагенез у селекції рослин**

Упродовж всієї історії розвитку рослинництва мутації є основним матеріалом для природного добору та еволюції видів. Спонтанний мутаційний процес насичує популяції численними змінами, внаслідок чого такі популяції несуть у собі величезні резерви прихованої спадкової мінливості, що й підтримує пластичність виду, пристосованість до несприятливих умов середовища. Здавна садоводам відомі брунькові мутації, які використовувалися для отримання нових сортів у декоративних, плодових і цитрусових рослин. Спонтанні мутації (чистотілу, рису та ін.) вперше описано наприкінці XVI – на початку XVII ст. Вивчення спонтанної та індукованої мутаційної мінливості у рослин почалося наприкінці XIX – на початку XX ст. Після досліджень С.І. Коржинського (1899), Г. де Фріза (1901) та І.І. Герасимова (1901) було описано спонтанні мутації багатьох видів рослин, у тому числі гороху, тютюну, кукурудзи, ячменю, пшениці, вівса.

Проте питання про експериментальне одержання мутацій і використання їх у селекції рослин привернуло увагу лише після відкриття високої мутагенної активності іонізуючого випромінювання. Мутагенні властивості радіації відкрили в 1925 р. у дослідах з дріжджами Г.А. Надсон і Г.С. Філіпов у Ленінградському інституті радіології. В 1927 р. Г. Меллер (США) виявив це явище в своїх дослідах з дрозофілою. В 1927 – 1934 рр. першовідкривачами нових шляхів у селекції пшениці при використанні рентгенівського випромінювання виступили українські генетики-селекціонери Л.М. Делоне, А.О. Сапегін. Пізніше О.Н. Лутков, А.К. Лещенко і М.Ф. Терновський вивели кілька цінних радіаційних мутантів пшениці, гороху, сої, тютюну. Інтенсивні дослідження експериментального одержання мутацій у рослин проводили в цей самий період у Німеччині, Швеції та ін ших країнах. Проте помітних практичних результатів у галузі мутаційної селекції тривалий час не було. Основна причина цього – використання в селекційних роботах обмеженої кількості мутагенних чинників. Це були рентгенівське та ультрафіолетове випромінювання,  $\gamma$ -випромінювання. Із використанням мутагенної дії гамма-променів, нейтронів, протонів, дейтронів,  $\beta$ -частинок та інших фізичних мутагенів робота, пов'язана з отриманням мутантів, у більшості культур поживалась.

Наступним етапом мутаційної селекції було виявлення слабкої мутагенної дії хімічних неорганічних сполук, а потім сильнішої – органічних мутагенів. Дослідження хімічних речовин неорганічної природи в 30-ті роки минулого століття започаткував В.В. Сахаров, який дослідив дію йоду на дрозофілу. М.Е. Лобашов і Ф.О. Смирнов вивчали дію аміаку й оцтової кислоти. Інші дослідники виявили подібний ефект солей міді, ртуті, срібла.

У 40-х роках XX ст. почалося інтенсивне вивчення мутагенної дії органічних сполук. Перші досліди в цій галузі (1939 – 1941) належать Й.А. Рапопорту. Він відкрив більшість відомих нині мутагенів, у тому числі й найефективніших, які використовуються в усьому світі, – формальдегіду, уретану, етиленіміну, оксиду етилену, діетилсульфату, диметилсульфату. В Інституті хімічної фізики (Москва) відкрито надпотужні мутагени (супермутагени), які зумовлюють 100 % спадкових змін у рослин і тварин. До них належать похідні N-нітрозосполуки: N-нітрозозалкілсечовина, N-нітрозозалкілуретани, N-

нітритроалкіламіди; окремі поліфункціональні похідні діазометану і деякі похідні етиленіміну.

Проблема мутаційної селекції рослин стала актуальною в 50-х роках ХХ ст. У багатьох країнах світу широким фронтом розпочалися роботи з експериментального вивчення мутаційних процесів та їх практичного використання. Цими дослідженнями було охоплено більшість культивованих рослин – хлібні злаки, овочеві, олійні, прядивні, баштанні, кормові, зернобобові, плодові, ягідні та декоративні рослини. З кожним роком зростає колекція мутантів багатьох видів рослин, створених методом експериментального мутагенезу. Так, якщо в 1954 р. було відомо лише чотири сорти, то на початку 60-х років їх стало втричі більше, а згодом – уже кілька сотень. Із 37 сільськогосподарських рослин, які розмножуються насінням, у світі районовано 1275 мутантних сортів, у тому числі з використанням мутантів – 525. У Державному реєстрі сортів рослин України нині налічується 57 мутантних сортів.

Особливого розмаху набули дослідження з індукованого мутагенезу в Китаї, починаючи з 1950 р. На сьогодні в цій країні на 20 млн га посівних площ припадає понад 350 мутантних сортів 31 виду рослин. В Україні координаційну роботу з індукованого мутагенезу в селекції рослин здійснює відділ експериментального мутагенезу Інституту фізіології рослин і генетики НАН України під керівництвом академіка НАН України В.В. Моргуна.

### **8.1. Чинники індукованого радіаційного мутагенезу та їх ефективність**

Мутагенна дія іонізуючих випромінювань. Першу успішну спробу застосування радіації для отримання мутацій здійснили Г.А. Надсон і Г.С. Філіпов у 1925 р. у грибів. Проте генетику грибів (дріжджів) на той час було зовсім не вивчено, автори не змогли довести, що здійснений ними добір форм ґрунтується на індукції спадкових мутацій.

Найпереконливішу мутагенну дію рентгенівського випромінювання продемонстрували Г. Меллер (1927) на прикладі дрозофіли, Л. Стадлер (1928) – на ячмені і кукурудзі, Л.М. Делоне (1930) та А.О. Сапегін (1932) – на пшениці. Проте радіаційна селекція стала розвиватися лише після того, як з'явилися доступні джерела випромінювання. Основними видами іонізуючого випромінювання є електромагнітні (рентгенівське,  $\gamma$ -випромінювання) і корпускулярне (електрони, протони, нейтрони, дейтрони,  $\alpha$ -частинки). Високу мутагенну активність мають і радіонукліди  $^{32}\text{P}$  і  $^{35}\text{S}$ . Електромагнітні випромінювання. Іонізація відбувається способом передачі енергії квантом випромінювання електронам атомів речовини, що вириваються з орбіталей. При цьому атом, який втрачає електрон, іонізується.

При корпускулярних випромінюваннях іонізація відбувається за рахунок втрати атомами електронів. Однак завдяки тому, що електромагнітні випромінювання не мають заряду, вони, на відміну від випромінювання електронів ( $\beta$ -частинки), здатні проникати дуже глибоко в об'єкт. Найглибше проникають  $\gamma$ -випромінювання і жорсткі короткохвильові рентгенівські випромінювання, які зумовлюють іонізацію з малою густиною завдяки малій лінійній втраті енергії.

М'яке рентгенівське випромінювання з великою довжиною хвилі і меншою енергією сильніше поглинається речовиною. Рентгенівське випромінювання опромінювальних установок складається з компонентів, які мають різну енергію. Для того щоб дістати більш одноманітне жорстке випромінювання, застосовують поглинальні фільтри з алюмінію, міді, заліза, але при цьому потужність випромінювання значно падає. Найрівномірніше і найстабільніше випромінювання забезпечують  $\gamma$ -кванти, джерелом яких є радіонукліди  $^{60}\text{Co}$  і  $^{137}\text{Cs}$ . Для опромінювання використовують медичні або промислові рентгенівські апарати і  $\gamma$ -гармати, а також спеціальні установки з великою потужністю випромінювання. Крім того, існують спеціальні  $\gamma$ -поля, де рослини можна опромінювати впродовж тривалого періоду на всіх стадіях росту і розвитку.

Промисловість випускає установки для  $\gamma$ -випромінювання – ( $\gamma$ -гармату) ГУП-Соб0.50.1, яка вміщує 25 моль радію (радіоактивного ізотопу кобальту). На ній досить

зручно опромінювати пилок, незрілі генеративні органи (колоси, волоті). Недолік цієї установки – мала потужність потоку  $\gamma$ -квантів, нерівномірність і вузькість пучка точкового джерела. Значно потужнішими є  $\gamma$ -установки ГУБЕ-4000, які використовують для біологічних експериментів з активністю джерела 2000 моль.

Корпускулярні випромінювання поширюються зі швидкістю, меншою за швидкість світла. Вони виникають внаслідок природної або штучної радіоактивності ( $\alpha$ -частинки, електрони,  $\beta$ -частинки, протони, дейтрони, нейтрони). Для індукування мутацій найчастіше використовують нейтрони, опромінювання якими проводять на ядерних реакторах, циклотронах, генераторах нейтронів. Нейтрони – частинки, які вилітають з ядер атомів при ядерних реакціях, наприклад при поділі ядер урану і плутонію. Дія нейтронів відрізняється від дії інших іонізуючих частинок тим, що вони не мають заряду, а тому самі не зумовлюють іонізацію, але можуть без перешкоди проникати в глибину атомів і стикатися з їх ядрами. При зіткненні з ядрами водню (протонами), які майже однакові за масою з нейтронами, енергія нейтрона передається протону, який стає сильноіонізуючою частинкою. Нейтрони класифікують залежно від їх енергії на: теплові – близько 0,025 eV; повільні – до 0,5 eV; проміжні – до 500 keV; швидкі – до 10 MeV; надшвидкі – понад 10 MeV.

Найефективнішими є швидкі нейтрони з енергією близько 1 MeV. Останнім часом приділяють увагу біологічній дії проміжних нейтронів, для яких характерна специфічність: для деяких об'єктів опромінення проміжними нейтронами буває досить ефективним. Дози випромінювання і поглинання. Ефект опромінювання залежить не від загальної енергії випромінювання, яка потрапляє на об'єкт, а від енергії, яку він поглинає. Для всіх іонізуючих випромінювань розрізняють три дози: поглинальну, експозиційну і еквівалентну. Поглинальну дозу визначають за кількістю енергії, яку поглинув об'єкт, і виражають у греях (Гр). Експозиційну визначають за ефектом іонізації повітря за нормальних умов і виражають у кулонах на кілограм (Кл/кг). Еквівалентну дозу визначають за біологічним ефектом і виражають у зівертах (Зв).

Особливу увагу слід звернути на співвідношення одиниць поглинальної, експозиційної та еквівалентної доз для  $\gamma$ - і рентгенівського випромінювання, де 1 Гр = 1 Зв. Опромінювання може бути одноразовим і хронічним, тобто певну дозу радіації організм може діставати відразу, з деякою перервою і впродовж тривалого періоду. Дозу нейтронів вимірюють інтегральним потоком нейтронів, тобто кількістю нейтронів, які пройшли крізь площу 1 см<sup>2</sup>. Проте доза поглинання значною мірою залежить від хімічного складу об'єкта, а для швидких нейтронів – і від вмісту в ньому атомів водню. Дозиметрія нейтронів з малими енергіями складніша. Зокрема, доза поглинання повільних нейтронів залежить від наявності в об'єкті бору, зі збільшенням кількості якого підвищується біологічний ефект нейтронів. Модифікування ефекту опромінювання. Опромінювання можна проводити, даючи всю дозу одночасно. При цьому певне значення має потужність опромінювання. При великій потужності ефект пошкодження більший, ніж при малій, що пояснюється переважно утворенням структурних порушень хромосом. Ефект опромінювання може змінитися, якщо дозу давати не одноразово, а фракційно. Фракційне опромінювання живих об'єктів, крім сухого насіння, знижує ефект пошкодження. Чинниками, дію яких уже добре вивчено, є волога, температура і деякі хімічні речовини. Змінюючи час дії і концентрацію, можна або збільшувати, або зменшувати дію ушкодження радіацією. Великий вплив на ефект опромінювання насіння має вологість.

Дуже сухе насіння (до 4 %) чутливіше до  $\gamma$ -випромінювання і рентгенівського, ніж повітряно-сухе насіння з вологістю до 12 – 14 %. При підвищенні вологості до 20 % і більше радіочутливість до  $\gamma$ -випромінювання сильно зростає. Висока температура до опромінювання зменшує ступінь пошкодження, очевидно, завдяки зменшенню кількості кисню в тканинах. Опромінювання насіння за високої температури або нагрівання його відразу після опромінювання посилює пошкодження. Низькі температури під час

опромінювання гальмують усі радіобіологічні процеси, тому пошкодження від опромінювання не розвиваються, а консервуються впродовж усього часу дії цього чинника. При дії кисню під час опромінювання значно збільшується порушення хромосом. Дію опромінювання можна модифікувати, застосовуючи різні хімічні речовини до, під час і після опромінювання при пророщуванні насіння. Хімічні речовини, які впливають на ефект опромінювання, можуть бути або захисними, що частково змінюють пошкодження, або сенсibiliзуювальними, які збільшують пошкоджувальний ефект радіації.

Особливий інтерес викликає спільна дія випромінювання і хімічних мутагенів. У деяких комбінаціях мутагенів відбувається не лише додавання дії мутагенів, а і їх взаємодія, внаслідок чого маємо ефект, який перевищує сумарний. Радіочутливість і радіорезистентність. Радіочутливість – властивість живих організмів, органів і систем реагувати на дію радіації певними реакціями, які визначаються, як правило, умовами розвитку первинних реакцій, дозою і способом опромінювання та умовами навколишнього середовища. Чим більше в тканинах живого організму, за всіх інших однакових умов, відбувається змін під дією радіації, тим радіочутливіші такі тканини. Якщо ці зміни тривалі і призводять до руйнування клітинних структур, затримки поділу клітин, порушення обміну речовин, тобто до патологічного стану, то, порівнюючи строки настання цих змін і їх глибину, можна диференційовано підходити до радіочутливості окремих тканин.

Здатність організмів, органів і систем живих організмів виявляти мінімум патологічних змін при опромінюванні (за всіх інших однакових умов) характеризує ступінь їх радіорезистентності. Радіаційні ефекти залежать від дози. При опромінюванні однаковими дозами радіації різні організми реагують неоднаково. Критерієм радіочутливості є доза, що спричинює загибель організму. Рослини мають високу радіочутливість порівняно з мікроорганізмами, але досить низьку порівняно з тваринами, які найчутливіші до радіації

У рослинних клітинах захисну роль при опромінюванні відіграють пігменти – хлорофіл, каротин тощо. Фотосинтез листків не порушується навіть при дуже великих дозах радіації. Водночас клітини коренів, які не мають пігментів, дуже чутливі до радіації. Для них доза ЛД50 становить 1,68 Гр (ЛД50 летальна доза, яка зумовлює загибель 50 % опромінених рослин популяції). Установлено, що різні сорти однієї і тієї самої культури мають різну радіочутливість. Гібриди стійкіші до опромінювання, ніж сорти і лінії, а поліплоїди взагалі мало реагують на дію рентгенівських променів і  $\gamma$ -випромінювання.

Радіочутливість залежить також від фізіологічного стану насіння або його віку. Доведено, що старе насіння радіочутливіше, ніж молоде. Різний ступінь радіочутливості має незріле насіння. Наприклад, у пшениці найбільша радіочутливість виявлена у фазі молочної стиглості, вона зменшується у фазі воскової стиглості, а дозріле насіння найменш чутливе. Шведські вчені встановили, що зріле насіння ячменю, яке не пройшло періоду післязбирального дозрівання, чутливіше, ніж насіння, яке завершило цей період. Дуже чутливе насіння, що почало проростати. Мутагенні дози. При використанні методу радіаційної селекції постає питання насамперед про те, в яких дозах потрібно опромінювати рослини, щоб одержати найбільшу кількість мутацій. У радіоселекції застосовують критичні дози, після опромінювання якими виживає і дає потомство близько 30 – 40 % рослин

Неіонізувальні випромінювання. Ультрафіолетові промені належать до електромагнітних, але іонізації вони не спричинюють. УФ-промені в опромінюваних клітинах приводять у збуджений стан пурини і піримідини, які входять у молекулу ДНК. Ці промені дуже слабо проникають у тканини багатоклітинних організмів, затримуючись у поверхневих шарах клітини. Однак УФ-промені – сильний фізичний мутаген для одноклітинних організмів. Вони також ефективні при опромінюванні пилку у рослин. ДНК максимально адсорбує УФ-промені з довжиною хвилі 254 нм. Це значення відповідає максимуму мутагенності УФ-променів, що вказує на прямий зв'язок процесу

індукції передмутаційних пошкоджень ДНК з поглинанням УФ-променів й азотистими основами. Так, під час дослідів з пилком кукурудзи було показано, що опромінювання з довжиною хвилі 254 – 265 нм у 10 разів ефективніше, ніж з довжиною хвилі 297 нм, і в 100 разів, ніж з довжиною хвилі 302 нм.

Об'єкти для опромінювання. Для проведення радіоселекційних досліджень як об'єкт для опромінювання можна використовувати будь-який орган розмноження рослин, з яким найзручніше вести роботу в кожному конкретному випадку. Опромінювання насіння. На радіочутливість насіння, як уже зазначалося, впливають ступінь його стиглості, а також умови вирощування. Чутливішим є насіння, вирощене за менш сприятливих умов життя. Всі умови життя рослин, що впливають на підвищення енергетичного балансу клітини, сприяють збільшенню радіочутливості. Певну роль у стійкості насіння до опромінювання відіграють умови досягання, збирання й зберігання. Опромінювання пилку. Опромінювання пилку рослин має переваги перед опромінюванням насіння. На відміну від насіння, що має багатоклітинну будову, пилки є одним генеративним ядром. Мутація, яка виникає в ядрі пилки, переходить в усі клітини рослин, які утворюються із зиготи після запліднення опроміненим пилком. Отже, вся рослина в першому поколінні стає мутантною. Цей метод у деяких випадках дає змогу скоротити на рік терміни селекційного процесу. Для опромінення пилку застосовують такі види випромінювання, які мають малу проникність, наприклад УФ-випромінювання, випромінювання  $\alpha$ -частинок.

Для опромінювання використовують пилки, зібрані з рослин, або той, що є в пиляках. Для цього за кілька днів до висипання пилку зрізують цілі рослини або лише суцвіття, вміщують їх у воду і опромінюють. Для кожного виду рослин можна встановити найчутливіший для опромінювання період, коли внаслідок опромінювання пилку в потомстві одержують найбільшу кількість мутацій. За літературними джерелами цей період передбачає післямейотичну стадію розвитку пилку приблизно за 4 – 7 днів до висипання з пиляків. Можна також обробляти пилки радіоактивними ізотопами. З цією метою зрізані суцвіття занурюють у розчин ізотопу або вводять його в суцвіття шприцом чи мікропіпеткою. Використовують розчин ортофосфорної кислоти, міченої  $^{32}\text{P}$ , або сірчаноокислого натрію, міченого  $^{35}\text{S}$ .

Опромінювання вегетуючих рослин. Для опромінювання вегетуючих рослин використовують переносні й спеціально обладнані джерела опромінювання – вегетаційні будиночки, або  $\gamma$ -поля, а також спеціально пристосовані приміщення, обладнані джерелами  $\gamma$ -випромінювання. При цьому джерела розміщують навколо об'єкта.

За великого обсягу робіт, пов'язаних з опромінюванням рослин, упродовж усього вегетаційного періоду будують спеціальні  $\gamma$ -поля. З цією метою огорожують ділянку землі з таким розрахунком, щоб за її межами доза опромінювання не перевищувала природного фону радіації. У центрі ділянки встановлюють джерело  $\gamma$ -випромінювання (найчастіше  $^{60}\text{Co}$ ) з механічним підйомом і спуском під землю. Спуск здійснюють на таку глибину, щоб джерело випромінювання було безпечно для працюючих на полях. Рослини висівають по радіусу навколо джерела, а доза опромінювання залежить від відстані до нього.

#### **Опромінювання органів вегетативного розмноження.**

Опромінювати можна бульби, коренеплоди, кореневища, живці. Дози опромінювання для них мають бути меншими, ніж для насіння. Бруньки, що почали розпукуватися, чутливіші, ніж ті, які перебувають у стані спокою. Опромінювання органів вегетативного розмноження має переваги перед опромінюванням насіння, оскільки в першому випадку мутації без розщеплення передаватимуться потомству, тобто мутації, що виникли, відразу закріплюються. При цьому закріплюються мутації будь-якого походження – як точкові, так і аберації хромосом. Життєздатна аберація може передаватися потомству. Це ще одна відмінність в одержанні мутацій у вегетативно розмножуваних рослин.



У рослинах, які розмножуються насінням, перебудови хромосом здебільшого, навіть не дійшовши до мейозу, елімуються в процесі редукційного поділу й утворення гамет. У вегетативно розмножуваних рослин ефективніше застосовувати високі критичні дози опромінювання. Перспективне опромінювання швидкими нейтронами, які завдяки слабкому пошкодженню цитоплазми дають змогу опромінювати високими дозами. Іноді доцільно поєднувати опромінювання органів вегетативного розмноження з опромінюванням насіння.

### **Опромінювання введенням в організм радіоактивних речовин.**

Цей метод застосовують у спеціалізованих ізотопних лабораторіях. Для цього використовують переважно радіонукліди  $^{32}\text{P}$  і  $^{35}\text{S}$ . Радіоактивний фосфор має досить зручний період піврозпаду (14,3 доби), що дає змогу ставити тривалі біологічні досліди. Найчастіше використовують одну з найрухоміших сполук фосфору – ортофосфорну кислоту (мічений  $^{32}\text{P}$ ) або одну з її солей. Ці сполуки легко рухаються в будь-яких напрямках по рослинному об'єкту. Проте оскільки в усіх частинах цих об'єктів завжди велика кількість звичайного фосфору (у тому числі нуклеїнових кислот), можливості для міжйонного обміну його на радіоактивний фосфор  $^{32}\text{P}$  досить великі.

Радіоактивна сірка має значно триваліший період піврозпаду, ніж фосфор (87,1 доби), і порівняно м'яке  $\beta$ -випромінювання з малою максимальною енергією (0,167 MeV). Найчастіше використовують неорганічні сполуки, мічену  $^{35}\text{S}$  або її солі. В рослинних білках є достатня кількість сполук, що містять звичайну сірку, тобто є можливість міжйонного обміну її на радіоактивну сірку. За цього методу дуже зручно проводити передпосівне намочування насіння в розчинах радіоактивних ізотопів безпосередньо перед висіванням, а також при вирощуванні рослин у вегетаційних посудинах.

Частота появи мутацій залежить від дози опромінювання. Існує позитивна лінійна залежність між дозою опромінювання і частотою появи мутацій. Однак ця пропорційність спостерігається переважно в інтервалі 100 % виживання. З переходом в інтервал ЛД<sub>0</sub> – ЛД<sub>100</sub> вихід мутацій вже не зростає пропорційно дозі, оскільки з її підвищенням збільшуватиметься загибель рослин і відносна кількість життєздатних мутантів після досягнення максимуму почне зменшуватися. При високих дозах опромінювання, які зумовлюють сильний пошкоджувальний ефект, частка господарсько цінних мутантів менша, ніж при середніх. Тому для одержання мутацій у селекційних цілях рекомендують дози опромінювання, в 1,5 – 2 рази нижчі за критичні.

За даними багатьох авторів (П.К. Шкварнікова, М.І. Кулика, Е.О. Соломка, І.В. Чорного та ін.), індукованих мутацій в М<sub>2</sub> залежно від виду і дози опромінювання, сорту та інших чинників у ярої та озимої пшениці буває від 4 до 37 %, у картоплі – понад 40 % родин. Це в кілька десятків разів більше за частоту мутацій, що виникають спонтанно. Проте загальна частота мутацій ще не дає повної відповіді на питання про ефективність експериментального мутагенезу в селекційній роботі. З цього погляду інтерес мають лише мутації, пов'язані з поліпшенням тих чи інших цінних господарських ознак. Такі мутації становлять до 30 % випадків від загальної кількості родин, які дали мутації. Здебільшого потомство зміненої рослини містить кілька різних мутацій.

### **8.2. Мутагенна дія хімічних речовин**

Здатність хімічних сполук індукувати спадкові зміни у рослин вперше показали Е. Баур (1916) і Ф. Олкерс (1943). Цікаві результати на пшениці, горосі та інших культурах дістав Е.М. Вологов (1948) під час випробування етиленіміну. З 1960 р. було розпочато випробування на рослинах найактивніших хімічних мутагенів і супермутагенів в Інституті хімічної фізики АН СРСР під керівництвом Й.А. Рапопорта. Йому належить пріоритет їх синтезу. Нині відомі вже сотні хімічних речовин, які спричиняють мутації.

Е. Фріз та інші автори виділяють такі групи хімічних мутагенів: 1) аналоги азотистих основ, які здатні входити в нуклеїнову кислоту, замінюючи природні основи. Особливо популярні галогенопохідні аналоги урацилу (5-бром, 5-хлор, 5-фторурацил), а також 2-амінопурин та 2,6-діамінопурин. Ці азотисті основи заміщують у ДНК тимін; 2)

інгібітори азотистих основ (кофеїн, етилуретан, теобромін, 5-амінурацил тощо). Вони пригнічують синтез гуаніну і тиміну, внаслідок чого утворюються незвичайні основи, які потім входять до ДНК і, отже, зумовлюють мутації; 3) окисники, відновники і вільні радикали (азотиста кислота, пероксиди, альдегіди, солі важких металів тощо). Азотиста кислота  $\text{HNO}_3$  – сильний мутаген, який діє окиснювальним дезамінуванням основ, які містять аміногрупи (гуанін, аденін, цитозин). Заміщення аміногрупи кетонгрупою перетворює аденін на гіпоксантин, який з'єднується переважно не з тиміном, а з цитозином. Дезамінування цитозину перетворює його на урацил. Азотиста кислота індукує також делеції; 4) акридинові барвники (акридин оранжевий, акрифлавін, профлавін) мають сильну мутагенну дію, індукуючи зсування рамки зчитування інформації. Реагуючи з ДНК, вони утворюють комплекс, який заважає нормальній реплікації її молекули. В результаті у новій синтезованій молекулі ДНК випадають або стають зайвими одна чи кілька азотистих основ; 5) алкілувальні сполуки (більшість усіх відомих нині мутагенів).

Найпоширенішими з них є диметилсульфат (ДМС), діетилсульфат (ДЕС), етиленімін (ЕІ), нітрозодиметилсечовина (НДМС), нітрозометилсечовина (НМС), нітрозоетилсечовина (НЕС), 1,4-біс-діазаацетилбутан (ДАБ), N-нітрозоалкілсечовина, гірчичний газ (ісприт) тощо. Алкілувальні сполуки мають алкільні групи, тобто різні радикали  $\text{CH}_3$ ,  $\text{C}_2\text{H}_5$ ,  $\text{NH}$  тощо, в яких водень заміщується через азот, кисень, сірку негативно зарядженими частинками ДНК, РНК, білків та деяких інших компонентів клітини.

У ДНК найактивніше алкілюються фосфатні групи і азотисті основи, особливо гуанін. В результаті реакції алкілування відбувається гідроліз цукрофосфатного зв'язку і нитка ДНК розривається. При алкілуванні основ ДНК виникають мутації, пов'язані з порушенням точності авторепродукції молекул ДНК. При цьому замість пари Г – Ц може утворюватися пара Г – Т.

Більшість алкілувальних сполук (етилметансульфонат, нітрозо-сполуки, 1,4-біс-діазаацетилбутан та ін.) здатні зумовлювати мутації в 100 % родин. Такі сполуки називають *супермутагенами*.

Мутагенну дію ДНК ще в 1939 р. виявив академік НАН України С.М. Гершензон. У широкомасштабних дослідженнях, які проводяться в Інституті фізіології рослин і генетики НАНУ під керівництвом В.В. Моргуна, виявлено високу мутагенну специфічність при-родних та синтетичних нуклеїнових кислот, а також ДНК- та РНК-вмісні віруси. Так, дія ДНК дикорослих родичів кукурудзи теосінте і коїкса підвищувала частоту появи мутантних сімей у 5 – 7 разів. Цими дослідженнями встановлено здатність екзогенної ДНК зумовлювати зміни геному реципієнта не тільки як мутагенного чинника, а й по типу генетичної трансформації (К.А. Ларченко та ін., 2001).

**Оброблення матеріалу хімічними мутагенами.** Якщо на перших етапах роботи з хімічними мутагенами більшість дослідників обмежувалась використанням методики намочування насіння в розчинах мутагенів, то тепер з не меншим успіхом застосовують й інші методики:

1. Намочування частин вегетативно розмножуваних рослин.
2. Настоювання недозрілих генеративних органів (наприклад, волотей кукурудзи за 4 – 5 діб до висипання пилку).
3. Пастерівські мікропіпетки. Пастерівські мікропіпетки у вигляді відрізків скляних трубок невеликого діаметра з одним сильно відтягнутим кінцем заповнюються розчином мутагену за допомогою шприца або поступовим заповненням у посудині під ковпаком, де штучно створюють занижений тиск. Потім мікропіпетку встромляють у основу волоті, гроно винограду чи інші суцвіття до їх цвітіння.
4. Оброблення насіння, живців та інших частин рослин у газовому середовищі мутагену. Цей метод розробив Й.А. Рапопорт разом з послідовниками його школи. Перевага цього методу полягає в тому, що витрати мутагенних речовин, особливо для

великогабаритних вегетативних частин рослин (наприклад, чубуків винограду), набагато менші, ніж при розчиненні їх у воді.

У Кишинівському сільськогосподарському інституті (О.В. Бляндур) запропоновано методику оброблення волотей кукурудзи на рослині в період вегетації, яка ґрунтується на властивості деяких мутагенів випаровуватися за високих літніх температур. Для цього під пергаментні ізолятори, одягнуті на волоті, в яких тільки почалося формування пилку, поміщають на вату кілька крупинок або крапель мутагенної речовини, щільно зав'язуючи ізолятор.

**Залежність мутаційного ефекту від дози мутагену.** Дозування хімічних мутагенів визначається двома параметрами: концентрацією і тривалістю дії. У рослин критерій чутливості визначається за схожістю, виживанням, пошкоджувальною дією в  $M_1$  і використовується як орієнтир при підборі оптимальних концентрацій. Й.А. Рапопорт та його співробітники запропонували такий діапазон ефективних концентрацій для основних хімічних мутагенів. Тривалість дії – не менш важливий чинник визначення ефективності мутагенів. Частота мутацій у злаків зростає з тривалістю експозиції оброблення до певної межі, характерної для кожного мутагена. Так, при дії ЕІ і НЕС частота мутацій зростає зі збільшенням експозиції від 2 до 12 год, а при дії НМС – від 2 до 16 – 20 год. Збільшення тривалості оброблення призводить до зниження мутагенного ефекту за рахунок збільшення пошкоджувальної дії хімічних мутагенів, а також іноді за рахунок розкладу речовини з виділенням токсичних продуктів.

Дослідження останніх років показали, що хімічні мутагени на кілька порядків перевищують активність радіації, часто мають більшу специфічність і більш тонко діють на клітину. Якщо за допомогою опромінювання у сільськогосподарських рослин виникає 10 – 15 % життєздатних спадкових змін, то деякі хімічні мутагени індукують до 30 – 60 % таких змін, а супермутагени – до 100 %.

Ефективність хімічного мутагенезу значною мірою визначається умовами мутагенного оброблення, чинниками, які модифікують генетичний ефект, а також клітинними процесами, від яких залежить виникнення і становлення мутацій.

**Специфіка дії мутагенів і роль генотипу в хімічному мутагенезі.** Специфічність дії мутагенів довели багато дослідників на різних об'єктах. Вона полягає насамперед у тому, що один мутаген за високої генетичної активності відносно морфологічних та інших мутацій індукує перебудову хромосом, інший не зумовлює структурних порушень зовсім. Специфічність дії мутагенів виявляється також у здатності зумовлювати з тією чи іншою частотою мутації певних локусів хромосом.

При порівнянні дії хімічних мутагенів на рослини озимої пшениці в  $M_1$  на кафедрі селекції та насінництва Білоцерківського ДАУ (С.П. Васильківський, В.І. Князюк) було встановлено, що найменший негативний вплив (зниження польової схожості, зимостійкості, затримка фаз розвитку тощо) виявила НМС, дещо більший – НЕС, особливо ДМС. За негативним впливом ЕІ перевершив усі інші мутагени. З семи вивчених мутагенів у сортів озимої пшениці найбільшу частоту мутацій спричинили НЕС і НМС (14,9 – 9,1 %), меншу – ДМС і ДЕС (4,2 – 4,3%).

Частота і спектр мутацій, індукованих хімічними мутагенами, визначаються також генотиповими особливостями виду рослин і сорту. Сорти озимої пшениці, виведені шляхом складної гібридизації, мали більшу частоту і широкий спектр мутацій, ніж чистолінійні сорти (С.П. Васильківський, 1999). Ці самі сорти мають неоднакову спонтанну мінливість і за природних умов. Так, 30-річні дослідження Білоцерківської дослідно-селекційної станції (А.А. Горлач) показують, що в нетипові роки у сортів гібридного походження з різною частотою виявляються спонтанні мутації, водночас чистолінійний сорт Українка не показав будь-яких морфологічних і біологічних змін ознак і властивостей.

Інституті фізіології рослин і генетики НАН України (В.В. Моргун) кращі практичні результати одержували при дії хімічними мутагенами на гібриди  $F_1$  і  $F_2$ , ніж при

обробленні лінійного матеріалу або сортів негібридного походження. На частоту і спектр мутацій впливають рівні плоідності. У досліджах Білоцерківського ДАУ (В.І. Князюк, І.Д. Лищенко, О.І. Кононенко ) морфологічних мутацій майже не було при обробленні мутагенами диплоїдних і тетраплоїдних груп пшениці і були у гексаплоїдній групі від 0,17 до 1,68 %. Отже, частота і спектр мутацій значною мірою визначаються як мутагеном, так і генотипом. З метою розширення спектра індукованих мутацій, особливо на маломутаційному матеріалі, часто застосовують комбіновану дію фізичних мутагенів або різних хімічних реагентів між собою.

**Методи роботи з мутантними поколіннями.** Впливу іонізуючих випромінювань і хімічних мутагенів найчастіше зазнає повітряно-сухе насіння вологістю 10 – 12 %. Обсяг матеріалу для оброблення мутагенними чинниками залежить від цілей селекції і становить близько 2 – 4 тис. насінин. З обробленого насіння вирощують рослини  $M_1$ , урожай яких використовують для сівби у  $M_2$ . У рослин покоління  $M_1$  мутацій здебільшого не спостерігається, але іноді можуть відбуватися домінантні мутації. Виявити рецесивні мутації у рослин  $M_1$  неможливо, оскільки з двох алелів одного гена майже завжди мутує лише один, крім зміненого рецесивного алеля завжди є незмінний домінантний алель ( $AA \rightarrow Aa$ ).

Рослини покоління  $M_1$  збирають окремо, обмолочують і знову висівають окремо кожен родину. Іноді висівання проводять необмолоченими колосами, по одному (головному) від кожної рослини  $M_1$ . Усі родини  $M_2$ , взяті від рослин  $M_1$ , будуть представлені однотиповими рослинами. Однак у тих родин  $M_2$ , які походять від рослин  $M_1$ , що є носіями мутацій, крім рослин вихідного сорту будуть також мутантні форми, їх можна виявити завдяки переходу гена, що став унаслідок мутації рецесивним, у гомозиготний стан.

Далеко не всі змінені рослини, відібрані в  $M_2$ , будуть спадковими. Вони можуть бути зумовлені дією різних чинників середовища.

Тому потрібно перевіряти успадкованість ознак, виявлених у  $M_2$ .

Для цього відібрані в  $M_2$  змінені форми висіваються за родинами в  $M_3$ . Аналіз  $M_3$  дає можливість визначити крім успадкованості також характер успадкування мутацій. Якщо мутація рецесивна, то вона не даватиме розщеплення в  $M_3$  і в наступних поколіннях. З таким мутантом, якщо він має цінні господарські ознаки, можна вже проводити подальшу селекційну роботу. Якщо мутація домінантна, то в  $M_3$  вищеплятиметься вихідна форма. Отже, завдання полягатиме в тому, щоб виділити мутацію в гомозиготному стані. Для цього насіння з якомога більшої кількості рослин родини  $M_3$  висівають у  $M_4$  за родинами. Серед цих родин відбирають такі, з яких не вищеплюються рослини з ознаками вихідної форми.

Для надійного виявлення мутацій одночасно крім обробленого матеріалу в потрібній кількості вирощують необроблений (контрольний) для порівняння. При цьому враховують природну генотипову мінливість вихідного матеріалу, тобто частоту спонтанних мутацій. Це важливо для виявлення малих мутацій (мікромутацій), серед яких значний інтерес становлять окремі фізіологічні зміни, наприклад ранньостиглість, і зміни кількісних ознак – збільшення розміру зерна, вмісту білка в ньому, зменшення довжини соломи тощо. У селекційній практиці за кордоном і в нашій країні мутації використовують за такими основними напрямками:

1) метод прямого добору мутантів і як нових сортів. Для поліпшення окремих ознак сортів пшениці, інбредних ліній кукурудзи та інших культур він є незамінним. За даними В.В. Моргуна (2001), серед районованих у світі сортів понад 80 % отримано саме цим методом. Наприклад, сорти озимої пшениці Киянка, Київська 7, Ятрань 60, Подолянка, тритикале Київське раннє та ін.;

2) використання мутантів у схрещуваннях з вихідною або іншими формами для поліпшення як окремих, так і комплексу ознак, а також для створення гетерозисних гібридів. За участю мутантних ліній Інститутом фізіології рослин і генетики НАНУ і

Черкаською державною сільськогосподарською станцією та іншими науковими установами вперше у світі було створено гібриди кукурудзи Ювілейний 60, Колективний 100 СВ, ЧКЗ 18 МВ, Колективний 95 МВ та багато інших.

Видатних успіхів у всьому світі досягнуто завдяки використанню в гібридизації спонтанних та індукованих карликових мутантів у селекції пшениці;

3) посилення мінливості кількісних ознак у популяціях сільськогосподарських культур для поліпшення їх методом добору. Добором зі складних мутантних популяцій, створених дією фізичних і хімічних мутагенних чинників, виведено сорти гречки Аеліта, Лада, Галея, Селена, Енеїда, Зеленоквіткова 90, Подолянка, Мрія та ін. (О.С. Алексеева, 2001);

4) одержання мутацій у рослин, що розмножуються вегетативно, і наступне використання їх у селекції. У світі районовано 555 мутантних сортів, що розмножуються вегетативним шляхом, зокрема хризантема-209, жоржина-34, черешня-8, троянда-30, картопля-4 (В.В. Моргун, 2001);

5) подолання несхрещуваності віддалених форм, пригнічення реакції самонесумісності;

6) підвищення частоти транслокацій у віддалених гібридів.

### **8.3. Застосування експериментального мутагенезу в селекції**

Серед методів практичного використання мутацій ефективними є прямий добір мутантів як сортів та залучення їх до гібридизації.

Серед районованих у світі мутантних сортів понад 80 % виведено методом прямого добору з мутантних популяцій. Цим методом в Україні виведено сорти люпину Київський мутант, гречки Аеліта, Лада, Галея, мутантні лінії кукурудзи ЧК-218, ЧК-208, ЧК-209, ЧК-3, які стали компонентами перших мутантних гібридів Колективний 101 ТВ, Колективний 210 тощо.

Дедалі ширше індуковані мутації застосовують у гібридизації. З використанням спонтанних та індукованих карликових мутантів (Краснодарський карлик 1) створено новий тип напівкарликової пшениці з урожайністю 90 – 100 ц/га. Напівкарликові сорти озимої пшениці (Одеська напівкарликова, Напівкарлик 3 тощо) значною мірою технологічні. Всього на основі Краснодарського карлика (КК 1) створено понад 20 мутантних сортів озимої пшениці, з яких % районовано.

Для створення імунних сортів найперспективнішою є гібридизація високостійких мутантів між собою, а також з існуючими сортами. Індуковані мутанти використовують при селекції пшениці, ячменю, кукурудзи як донорів генів високого вмісту білка і деяких не замінних амінокислот (лізину, метіоніну, треоніну). Схрещуванням сортів люпину з індукованими мутантами з низьким вмістом шкідливих алкалоїдів виведено сорти білого люпину Дружба, Синій па-рус, Борки, Володимир, Олежка; жовтого – Мотив 369, Промінь, Копилівський.

Унаслідок застосування мутагенних чинників виникають різно-манітні типи корисних змін, які використовуються в селекції. Серед мутантів можна виокремити рослини з підвищеною міцністю стебла. Таку мутацію виявлено в ячменю, пшениці, вівса, рису. В Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва створено цінні сорти ярого ячменю Екзотик, Джерело, Бадьорий, Гама, Фенікс та ін.

Однією з важливих ознак, які визначають урожайність більшості сільськогосподарських культур, є короткостебловість. З подальшою інтенсифікацією землеробства створення короткостеблових сортів стало першочерговим завданням.

Краснодарським НДІСГ спільно з Інститутом хімічної фізики (Москва) з сорту озимої пшениці Безоста 1 виведено мутантну лінію, яку під назвою Карлик 1 П.П. Лук'яненко рекомендував як джерело для схрещування при селекції короткостеблових сортів озимої пшениці. У цьому самому інституті на основі Карлика 1 створено сорти озимої пшениці Напівкарликова 49, Естафета, Криниця, Спартанка тощо. На основі цього

мутанта в Україні виведено також сорти Одеська 75, Лан, Прогрес, Напівкарлик 3, Мрія Херсону.

Селекціонер А.П. Орлюк із сорту Безоста 1 шляхом дії мутагена НМС також створив напівкарлик КМБ-1, за участю якого виведено мутантно-гібридні сорти Херсонська ювілейна, Остиста 3, Херсонська 94.

Іншою важливою ознакою для визначення врожаю є ранньостиглість. За допомогою хімічних мутагенів селекціонери створили ранньостиглі мутантні сорти і мутанти у різних культур, але як донорів їх використовують ще недостатньо.

Важливе значення в селекції рослин має створення сортів, стійких до хвороб. Основною метою при індукуванні мутацій стійкості до хвороб є зміна взаємовідносин між рослиною-живителем і пато-геном. Це стосується змін біохімічних процесів у рослині, тривалості певних фаз розвитку, морфологічних ознак, які перешкоджають проникненню патогенів.

У пшениці, ячменю та інших культур виведено форми, стійкі до хвороб. Особливо успішно використав радіаційні методи Е. Сірс (США), який створив форму пшениці, абсолютно стійку до бурої іржі. В США з використанням мутантів створено також стійкий до іржі сорт вівса Флорад.

Підвищення якості продукції є однією з важливих проблем селекції. Висока поживна цінність рослинних білків, олії, крохмалю, цукру тощо дає змогу знизити кількість рослинної їжі, яку вживає людина. Для розв'язання проблеми поліпшення якості продукції важливим є експериментальний мутагенез. Так, Краснодарський селекціонер К.І. Солдатов за допомогою хімічного мутагенезу створив незвичайний сорт соняшнику Первенець, олія якого містить понад 75 % олеїнової кислоти, що наближає її до оливкової.

В.І. Січкач методом хімічного мутагенезу створив високопродуктивний сорт сої Аркадія одеська, а радіаційного – сорти Одеська 24 і Перемога (Селекційно-генетичний інститут УААН). Перспективним є використання індукованих мутантів для одержання гетерозису. Високий ефект гетерозису виявлено в схрещуваннях мутантів з вихідними сортами і лініями, а також мутантів між собою. Такі дані накопичені по кукурудзі, пшениці, ячменю, гороху, томату, буркуну, арахісу.

Використання мутантів у схрещуваннях завдяки вищій загальній та специфічній комбінаційній їх здатності дає змогу підвищувати врожайність від 10 до 100 – 200 %.

У розв'язанні загальної проблеми підвищення врожайності сільськогосподарських культур значна роль належить використанню чоловічих стерильних форм, які часто виникають під дією мутагенів.

Повідомлення в спеціальній літературі про індукування цитоплазматичної чоловічої стерильності мутантних форм пшениці, рису, ячменю, гороху, томатів, бавовнику, тютюну, огірків та інших культур свідчать про великі можливості експериментального мутагенезу і необхідність розроблення програми ширшого використання їх у схрещуваннях.

Виведення мутантних сортів, створення великої кількості мутантів з корисними змінами поставили питання про збереження і раціональне використання багатого генофонду, створеного селекціонерами. З цією метою в Інституті селекції й акліматизації рослин у Радзикові (Польща) створено центральний банк інформації про всі мутанти, здобуті в селекційних закладах світу.

Мутаційний процес, як і рекомбіногенез при гібридизації, має ймовірнісний характер. Так, на початкових етапах селекційного процесу дослідник працює з тисячами і навіть сотнями тисяч зразків, а до випробування доходить лише кілька. Запорукою успішного використання індукованих мутацій є копійке генетичне вивчення їх, оскільки індуковані мутанти – нові форми зі зміненими генетичними системами, сформованими у вихідних сортів природним і штучним добром у процесі селекції. Проте виявляють мутації переважно за фенотипом, і у незначній кількості виявлені мутанти досліджують сучасними методами біохімічного аналізу. Адже нині за-лишаються невідомими ключові

події процесу становлення ознаки, якому взаємодіють системи генів. Повну інформацію про генетичну природу мутації і можливий напрям її використання може дати застосування методів секвенування генів та полімеразної ланцюгової реакції (RAPD) за умови їх масової доступності для всіх наукових установ і дослідників .

#### **Контрольні запитання і завдання**

**1.** Викладіть класифікацію мутацій та їх селекційну цінність. **2.** Які ви знаєте чинники індукованого мутагенезу та їх ефективність? **3.** Назвіть мутагенні дози і концентрації. **4.** Що дала мутаційна селекція для створення нових сортів польових культур?

### **Тема 9. Поліплоїдія, анеуплоїдія, гаплоїдія в селекції рослин**

*Поліплоїдами* називають форми з кратно збільшеною кількістю хромосом одного виду. Поліплоїдія зумовлюється спонтанною або експериментальною геномною мутацією, є дуже цінним джерелом для селекції . Народна селекція, не знаючи самого явища поліплоїдії, давно використовувала її як джерело мінливості у створенні культурних рослин.

Пізнання поліплоїдії як важливої біологічної закономірності стимулювало пошук ефективних шляхів штучного створення полі-плоїдних , анеуплоїдних і гаплоїдних форм, відкрило нові можливості для подальшого прогресу селекції рослин на генетичній основі.

#### **9.1. Поліплоїдія в природі**

Поліплоїдія відіграє значну роль у процесах філогенезу і визначає один із шляхів еволюції рослин . Поліплоїдні рослини трапляються в усіх районах земної кулі. Більшість поліплоїдних рослин сконцентровано в районах з несприятливими кліматичними умовами . Із 70 вивчених видів і різновидів флори архіпелагу Шпіцбергену (76 – 80° пн.ш.) 80 % були поліплоїдами , а серед злакових трав – 22 з 23 видів. Досить багато поліплоїдних видів у гірських районах Паміру , які характеризуються різкими температурними контрастами, коротким вегетаційним періодом, сухістю повітря й ґрунту. Тут із 150 вивчених видів 86 – поліплоїдні. За більш м'яких кліматичних умов природні поліплоїди трапляються рідше.

Частка поліплоїдних видів серед покритонасінних становить не менше ніж 50% (в односім'ядольних – 70 – 80% і більше). Особливо часто поліплоїдні роди і види трапляються в ботанічних родинях Polygonaceae, Malvaceae, Rosaceae, Poaceae.

У різних родах рослин виявлено існування поліплоїдних рядів. Види роду *Triticum* L. мають хромосомні числа 14, 28, 42, 56. Цей ряд показує, що в еволюції пшениці було поліплоїдно кратне збільшення основного числа хромосом  $x = 7$ .

Природні поліплоїди відібрані і використані людиною за цінні практичні властивості. Так, найважливіша зернова культура – пшениця представлена тетраплоїдними (*T. durum* L.) і гексаплоїдними (*T. aestivum* L.) формами. Найпростіші види пшениці однозернянки ( $2n = 14$ , *T. monococcum* L.) у культурі не використовують. Понад 60 % світового виробництва цукру забезпечує поліплоїдна цукрова тростина. Широко культивуються тетраплоїдні форми бавовнику з 52 хромосомами. Диплоїдні види мають коротше волокно. Поліплоїдний ряд картоплі (*Solanum* L.) містить диплоїди ( $2n = 24$ ), триплоїди ( $2n = 36$ ), тетраплоїди ( $3n = 48$ ), пентаплоїди ( $5n = 60$ ), гексаплоїди ( $6n = 72$ ). Серед них близько 70 % диплоїди, 15– тетраплоїди, 8 – гексаплоїди, 7 % – інші види. Проте кращі й найпоширеніші сорти картоплі належать до тетраплоїдного виду *Solanum tuberosum* L. ( $2n = 48$ ). Поліплоїдні ряди характерні для видів вівса ( $2n = 14, 28, 42$ ). У культурі поширений гексаплоїд *Avena sativa* L. ( $2n = 42$ ).

У виробництво впроваджено штучні поліплоїди жита, гречки, червоної і рожевої конюшини, райграсу багатоукісного, брукви, ріпи, кормової капусти, вівсяниці лучної, турнепсу, кавунів, огірків, смородини, агрусу, тютюну, бавовнику, ефіроолійних, лікарських і декоративних рослин. Зростають площі під триплоїдами цукрових буряків, яблуні, груші.

Швидкі темпи росту і високі продуктивність, стійкість до несприятливих умов і серцевинної гнилі мають триплоїдні форми осики й тополі. Триплоїдні форми берези перевищують диплоїди за виходом ділової деревини на 30 %.

**Виникнення поліплоїдії в природі.** Поліплоїди в природі виникають двома шляхами: подвоєнням кількості хромосом у клітинах соматичних тканин і завдяки формуванню гамет з нередукованою кількістю хромосом.

У природі розвиток поліплоїдних соматичних клітин і тканин, а з них поліплоїдних пагонів може зумовлюватися різкими перепадами температур, дією різних хімічних сполук ґрунту і корневих виділень рослин, а також механічними пошкодженнями стебел, коренів, бульб, що зумовлюють утворення калюсу.

Проте частіше поліплоїдні рослини виникають не соматичним подвоєнням хромосом, а в результаті порушення правильного перебігу мейозу в батьківських формах. При цьому нередуковані (поліплоїдні) гамети формуються здебільшого внаслідок незавершення першого або другого поділу мейозу, повторного подвоєння кількості негомологічних хромосом при міжвидовому перезапиленні, утворення двоядерних клітин пилку або зародкового мішка чи повного пригнічення першого поділу мейозу.

Відомо понад 30 родин, в яких відмічено функціонування нередукованих гамет. Збільшення кількості нередукованих гамет сприяють наближені до екстремальних умов середовища. Можливо тому в районах із стабільним кліматом нові поліплоїди виникають рідко і займають обмежені ареали. Поліплоїдні рослини, як правило, займають відмінні від батьківських форм ніші, тобто є піонерами на неосвоєних предковими формами землях. Звідси простежується поширення поліплоїдів до арктичної області, високогір'їв, піщаних дюн, засоленних обмілин і боліт.

В усіх кліматичних поясах найвища частка поліплоїдів серед трав'янистих багаторічників, найнижча – в однорічників.

### **9.2. Класифікація поліплоїдів**

Кількість хромосом може змінюватися в результаті збільшення або зменшення кількості цілих гаплоїдних наборів або окремих хромосом. Організми, в яких відбувалося кратне збільшення цілих гаплоїдних наборів, називають *поліплоїдами*, а при кратному зменшенні – *гаплоїдами*. Організми, в яких кількість хромосом не кратна гаплоїдній, називають *анеуплоїдами*, або *гетероплоїдами*.

Поліплоїди, що виникають на основі кратного збільшення геномів одного виду, називають *автоплоїдами*. Якщо позначити основну кількість хромосом (геном) літерою *A*, то *A* відповідатиме гаплоїду, *AA* – автоплоїду, *AAA* – автотриплоїду, *AAAA* – автотетраплоїду. Поліплоїди, що утворюються на основі кратного збільшення геномів різних видів, називають *алополіплоїдами*, або *амфідиплоїдами*.

Алополіплоїди утворюються на основі схрещувань різних видів. Так, якщо в міжвидового гібрида сполучаються геноми *A* і *B*, то утворений від нього алотетраплоїд буде *AABB*. Алоплоїдію називають *гібридною поліплоїдією*.

*Анеуплоїди*, або *гетероплоїди*, – це геномна мутація, що полягає в зміні кількості хромосом, некратній гаплоїдній.

### **9.3. Експериментальне одержання поліплоїдів**

Дослідження природних поліплоїдів дали змогу виявити основні чинники, які зумовлюють поліплоїдизацію клітин, – коливання температури, хімічну дію, віддалену гібридизацію тощо. Подібність відповідних реакцій організмів на дію цих чинників спостерігається і при експериментальній поліплоїдії. Проте при штучному виведенні поліплоїдів можна застосовувати додаткові чинники, яких не буває за природних умов, а також їх різнобічно поєднувати, що дає змогу значно розширити ефективність створення індукованих аутоплоїдів.

Упродовж тривалого часу найпоширенішим методом подвоєння кількості хромосом було використання температурних впливів на клітинний поділ. І.І. Герасимов у 1890 р., діючи на водорість спірогіри низькими температурами (до  $-4^{\circ}\text{C}$ ) протягом 5 – 10



хв., вперше одержав клітини з удвічі збільшеним ядром, а також клітини з двома ядрами. Поліплоїдні клітини спірогири функціонували так само, як і диплоїдні.

3. А. Кожухов (1927) спостерігав виникнення тетраплоїдних клітин у корінцях і стеблових бруньках огірків і кукурудзи під впливом високих і низьких температур. Л. Рандольф (США) в 1932 р., діючи високою температурою на клітини зародка, вивів тетраплоїдну фор-му *Zea mays*. А. Мюнтцінг (Швеція) у 1936 р., витримуючи колосся ячменю за температури 40 – 47 °С протягом 18 год після запилення, індукував рослину тетраплоїдного типу.

Дією високої і низької температур на зиготу Г.Д. Карпеченко в 1938 р. створив тетраплоїди двох сортів ячменю, а Дорет в 1936 р. – жита і пшениці.

Для отримання поліплоїдів використовували також метод декапітації, який полягає у зрізуванні верхівки і видаленні бруньок у молодих добре розвинених рослин. На поверхні зрізу утворюється калюс, з якого іноді виникають тетраплоїдні пагони.

Вперше за явищем подвоєння хромосом при регенерації рослин спостерігав Г. Вінклер у 1916 р. Він вивів поліплоїди з деяких видів *Solanum*.

С. Іогансен (1928) у молодих рослин пасльону з 4 – 5 листками зрізав верхівки і видалив бічні бруньки. З калюсу, що утворився на поверхні зрізу, диференціювалися пагони, які зрізали при досягненні ними довжини 4 – 6 см. Висаджені й укорінені пагони давали 4 – 10 % тетраплоїдних форм.

Метод поліплоїдизації Вінклера – Іогансена до відкриття колхіцинування був поширений у селекційній практиці.

У 1937 р. А. Блекслі, О. Ейвері запропонували колхіциновий метод поліплоїдизації і відкрили нову сторінку в селекції культурних рослин. Алкалоїд колхіцин виділяється з рослини *Colchicum autumnale* (пізноцвіт осінній). Широке використання колхіцину для створення поліплоїдів пояснюється тим, що він розчиняється у воді і малотоксичний для рослин. Колхіцин ( $C_{22}H_{25}O_6$ ) добувають естрагуванням спиртом. Найчастіше колхіцин випускають у вигляді білого порошку, який добре розчиняється у воді, хлороформі і спирті. Під дією колхіцину в клітині під час поділу не утворюється фігура веретена, сестринські хроматиди не розходяться до протилежних полюсів, а залишаються в одному ядрі. У телофазі навколо подвійного набору хромосом утворюється ядерна мембрана.

**Методи одержання поліплоїдів.** Матеріалом для оброблення колхіцином можуть бути насіння, проростки, стебла, листя, бульби, бруньки, корені.

При використанні водних розчинів колхіцину попередньо готують 1%-й маточний розчин, з якого далі послідовним розбавленням готують розчин потрібної концентрації. Зберігають розчини колхіцину у темряві, оскільки на сонці колхіцин розкладається з утворенням люмінолхіцину.

Оптимальні умови оброблення колхіцином установлюють для кожного об'єкта дослідним шляхом. Для оброблення насіння найчастіше застосовують водні розчини колхіцину в концентраціях від 0,01 до 0,5 %, а при дії на точку росту – 0,3 – 1,0 %. Експозиція оброблення становить від кількох годин до кількох діб (залежно від об'єкта).

Найпростішим способом оброблення є колхіцинування сухого або попередньо замоченого насіння. Для цього насіння розкладають на фільтрувальному папері, зволоженому розчином колхіцину, і витримують у чашках Петрі доти, доки воно не наклонеться. Потім насіння переносять в іншу чашку Петрі на фільтрувальний папір, зволожений звичайною водою або живильним розчином. Тут насіння витримують до появи нових корінців замість відмерлих у результаті колхіцинування.

При обробленні дрібного насіння після колхіцинування для зволоження фільтрувального паперу важливо застосовувати живильні розчини типу розчину Кнопа.

Для двосім'ядольних рослин зручним є крапельний метод для оброблення точки росту. При цьому застосовують водні розчини колхіцину або колхіцину з агаром, гліцерином чи трагакантином (камеддю).

Краплю розчину наносять на точку росту між сім'ядолями відразу після їх розгортання. Оброблення проводять упродовж 2 – 5 діб у ранкові години.

Крапельний метод запобігає відмиранню кореневої системи і не стримує росту оброблених проростків на тривалі строки .

Добрі наслідки на різних культурах спостерігаються при обробленні точок росту колхіцинланоліновою пастою (1 %) і при використанні ватних тампонів, зволжених розчином колхіцину.

У злаків тампони вставляють у розріз, зроблений в основі 2 – 5-сантиметрового паростка. У кукурудзи успішно застосовують ін'єкцію 0,1 – 0,2%-го розчину, який вводять за допомогою шприца в центральну частину стебла на рівні кореневої шийки.

При використанні бульб для колхіцинування застосовують покриття вічок триміліметровим шаром ланолінової пасти. Іноді на проростки бульби накладають ватні тампони, які раз на добу протягом 5 діб змочують 0,2%-м розчином колхіцину.

Обробляючи пагони, їх верхівку занурюють у посудину з розчином колхіцину. При цьому попередньо на пагоні на 1 – 2 см нижче від верхівкової точки росту роблять невеликий надріз. Іноді верхівка гине, але бруньки, які формуються на пагоні нижче від місця оброблення, дають початок поліплоїдним пагонам. При колхіцинуванні пагонів і бруньок часто застосовують колхіцин у суміші з гліцерином, агаром, рициновою олією, трагакантином або ланоліном.

При повільному клітинному поділі вдаються до попереднього етіювання рослин у темряві і застосування суміші колхіцину з гібереліновою кислотою .

У деяких випадках успішно обробляють колхіцином корені злаків. Для цього корені промивають у воді і впродовж 3 – 5 діб занурюють по чергово то в слабкий (0,05%-й) розчин колхіцину, то в проточну воду.

З інших хімічних речовин для поліплоїдизації використовують аценафтен. З похідних аценафтену для створення поліплоїдів у злаків ефективні 3-хлораценафтен, 5-хлораценафтен, 3-фторацена-фтен, 5-фтораценафтен.

Іноді для поліплоїдизації успішно застосовують гаммагексахлор-циклогексан, добрі результати дає амінофенольний ефір-алкалоїд, який добувають з ефірної олії петрушки (*Petroselinum Hoffm.*).

#### **9.4. Анатоμο- морфологічні, фізіологічні і біохімічні особливості поліплоїдів**

Поліплоїдні рослини характеризуються комплексом анатоμο-морфологічних ознак, фізіологічними і біохімічними властивостями, які зумовлені природою їх генотипу. Ці ознаки й властивості дають змогу досить легко відрізнити їх від вихідних диплоїдних форм. Кожній стадії розвитку відповідають свої, більш-менш виражені відмінності. Тому поліплоїдні форми добирають неодноразово, беручи до уваги весь комплекс особливостей, що виникають у рослин в зв'язку переходом на поліплоїдний рівень. Поліплоїди розпізнають за морфологічними ознаками різних органів рослин, їх фізіологічними та біохімічними властивостями.

**Насіння.** Як правило, насіння тетраплоїдних форм відрізняється від насіння диплоїдних рослин за розмірами і масою. Тетраплоїдне насіння за масою іноді перевищує насіння диплоїдних рослин на 50 – 70 %. Маса 1000 насінин становить: диплоїдного жита – 29,5 г; тетраплоїдного – 46,2; проса – 5,1 і 8,5; конюшини – 1,8 – 3,3; гречки – в середньому 25 – 26 і 30 – 40 г. Маса 1000 клубочків диплоїдних цукрових буряків сорту Верхняцький 038 – 23,0 г, а тетраплоїдної форми цього самого сорту – 40,9 г.

Більші розміри насіння тетраплоїдів у багатьох культур дають змогу відокремлювати його від насіння диплоїдів фракціонуванням на решетах. **Проростки.** Як і насіння, проростки тетраплоїдних рослин відрізняються більшими розмірами. У двосім'ядольних рослин це особливо помітно у фазі сім'ядольних листків, які у тетраплоїдів значно кругліші, товщі, інтенсивніше забарвлені. Гіпокотилі товсті, іноді вкорочені .

**Габітус рослин.** Здебільшого тетраплоїдні рослини характеризуються сильнішим розвитком. Іноді спостерігається збільшення висоти рослин. Стебла у поліплоїдів, як правило, товщі, але кількість гілок менша. Листя, квітки і плоди крупніші, але менш численні, ніж у диплоїдних рослин. Тетраплоїдні кормові злаки і жито часто характеризуються зниженим кушінням.

Поліплоїди ідентифікують також за розмірами клітини, їх збільшення безпосередньо пов'язане з подвоєнням кількості хромосом і майже завжди спостерігається у поліплоїдних форм. З цією метою найчастіше використовують клітини продихового апарата і пилкові зерна, розміри та інші особливості яких вважаються універсальними критеріями для попереднього визначення поліплоїдної природи рослин.

**Продиховий апарат.** Для виявлення поліплоїдних форм найбільший інтерес становлять розміри замикальних клітин продихів, кількість продихів на одиницю площі і кількість хлоропластів у них.

При переході на тетраплоїдний рівень довжина замикальних клітин збільшується приблизно в 1,3 – 1,6 рази.

Між поліплоїдами і диплоїдами простежується різниця у кількості продихів на одиницю площі листової поверхні. У міру збільшення розмірів продихових клітин їх кількість на одиницю площі зменшується.

Різним рослинним видам і расам властива повна, характерна тільки для них кількість хлоропластів і замикальних клітин продихів епідермісу листка. Ця кількість залежить від зміни рівня плоїдності. Так, у гаплоїдних цукрових буряків у середньому 8 хлоропластів, диплоїдних – 14, триплоїдних – 20, тетраплоїдних – 26, пентаплоїдних – 30, гексаплоїдних – 37, октоплоїдних – 51. Встановлено, що кількість хлоропластів – досить надійна ознака, і нею широко користуються для ідентифікації поліплоїдів.

**Пилкові зерна.** У тетраплоїдних рослин збільшуються розміри пилкових зерен і кількість пор на екзині. Це характерно для буряків, капусти, люпину, конюшини, огірка та інших рослин. Як правило, розмір пилкових зерен збільшується на 25 – 30 %.

Тоді як розміри пилку сильно варіюють залежно від умов вирощування, кількість пор на екзині залишається незмінною і є надійнішим критерієм для виявлення тетраплоїдів. Перевагою цієї ознаки є можливість проведення добору ще до цвітіння, оскільки кількість пор не залежить від ступеня дозрівання пилку. Добір тетраплоїдних форм за цією ознакою широко використовують у цукрових буряків, конюшини, капусти.

У поліплоїдних форм рослин знижується насіннева продуктивність. Головною причиною цього є різні порушення в кон'югації і розходженні хромосом, а також поява унівалентів. Це інколи зводить до нуля перевагу поліплоїдизації. Тому підвищення фертильності поліплоїдів є дуже актуальним. Розв'язати цю проблему можна такими шляхами:

- 1) добором безпосередньо за зав'язуваністю насіння;
- 2) на основі генетичних чинників, які контролюють бівалентну кон'югацію хромосом;
- 3) стимулюванням бівалентної кон'югації за допомогою опромінення або оброблення хімічними мутагенами гібридів і наступним їх переведенням інбридингом у гомозиготний стан;
- 4) внутрішньовидовою гібридизацією генетично віддалених форм диплоїдів або тетраплоїдів.

У деяких самонесумісних рослин при поліплоїдизації може з'явитися самосумісництво. Це виявлено в диких видів картоплі, конюшини повзучої, груші тощо.

Для поліплоїдів характерні фізіологічні і біохімічні відмінності. Збільшення об'єму клітини часто супроводжується підвищенням вмісту в ній води, особливо в результаті властивого поліплоїдам зниження інтенсивності транспірації. При зміні речовин у поліплоїдів простежується зниження осмотичного тиску. Зміна обміну речовин у поліплоїдів впливає також на хімічний склад тканини, вміст азоту, вуглеводів, вітамінів,

алкалоїдів тощо. Негативною особливістю поліплоїдів є деякі порушення фізіологічно важливих процесів у рослинах. У деяких випадках тетраплоїди мають знижену інтенсивність фотосинтезу.

#### **9.5. Добір поліплоїдних рослин у $C_0$ і $C_1$ поколіннях**

Дуже відповідальною і складною справою є добір і стабілізація індукованих тетраплоїдів. У зв'язку з химерною будовою рослин після колхіцинування добір поліплоїдів у  $C_0$  поколінні має свої особливості залежно від способу оброблення.

При обробленні насіння і проростків виділяти поліплоїдні форми в  $C_0$  на ранніх стадіях розвитку недоцільно ні на основі морфологічних ознак, ні за кількістю хромосом, оскільки характер химерності з віком може значно змінитися, а тому початкове визначення рівня плоідності може виявитися недійсним.

Для попереднього виділення поліплоїдів молоді колхіциновані рослини поділяють на дві групи. До однієї входять незмінні або мало змінні рослини, подібні до контрольних рослин, а до другої – змінні рослини з ознаками, характерними для химер поліплоїдно-го типу. У змінених рослин спостерігаються круглі потовщення, тверді листки з інтенсивним забарвленням. Сюди ж належать рослини з різко вираженою потворністю і більш сильними змінами, типовими для химер з високим ступенем плоідності.

Незмінні рослини диплоїдного типу бракують, рослини другої групи, серед яких можуть бути як повністю тетраплоїдні форми, такі химери тетраплоїдного типу, зберігають для подальшої роботи. Рослини з дуже сильними змінами здебільшого гинуть, а такі, що вижили, часто виявляються тетраплоїдними. Перед початком цвітіння, коли у химерних рослин  $C_0$  пройшла стабілізація рівня плоідності, добирають форми, що утворюють диплоїдні гамети. Рівень плоідності гамет визначається за особливостями пилкових зерен або за кількістю хромосом у материнських клітинах пилку. Добір за пилком є високоефективним і значно скорочує роботу з контролю кількості хромосом  $C_1$  покоління.

Проте оскільки добір відбувається в дуже скорочені строки перед самим початком цвітіння і рослини можуть перезапилитися, перш ніж їх ізольовують, бажано провести аналіз на плоідність. Так, стабілізація рівня плоідності у рослин цукрових буряків у  $C_0$  встановлюється до часу досягнення ними стадії 20 листків розетки. Тому рекомендується виділяти тетраплоїдні форми на основі підрахунку кількості хромосом у двадцятому листку розетки. Виділені таким чином рослини утворюють лише тетраплоїдне насіння, що дає можливість уже в  $C_0$  бракувати всі непотрібні рослини.

При колхіцинуванні квітконосних пагонів, наприклад у цукрових буряків, завжди спостерігається різко виражена химерність. Якщо не втручатися в розвиток таких міксоплоїдних рослин, то вони можуть повернутися до диплоїдного стану. Щоб уникнути цього, всі диплоїдні пагони видаляють, залишаючи на рослині лише гілки тетраплоїдного типу. Якщо немає бар'єра несхрещуваності між диплоїдними і тетраплоїдними формами, то при їх сумісному цвітінні на тетраплоїдних гілках утворюється переважно триплоїдне насіння, оскільки на приймочках тетраплоїдних квіток гаплоїдний пилко проростає швидше, ніж диплоїдний. Наявність у пилку химерної рослини лише 10 % гаплоїдного пилку призводить до виникнення в потомстві химерних рослин до 60 % небажаних диплоїдних і триплоїдних форм. Тому важливо перед цвітінням видаляти всі диплоїдні пагони.

Основна мета добору в  $C_0$  поколінні полягає в отриманні тетраплоїдного насіння. Що складніша химерна будова колхіцинованих рослин, то більше уваги потребує ця робота.

Добір у  $C_1$  поколінні полягає насамперед у виявленні і видаленні всіх диплоїдних і триплоїдних рослин. При цьому добір тетраплоїдних рослин доцільно проводити спочатку за морфологічними ознаками, а потім підрахунком кількості хромосом.

#### **9.6. Використання автоплоїдів у селекції**

З відкриттям явища поліплоїдії селекціонерів зацікавила можливість використання поліплоїдів у практичній селекції. Поліплоїди були індуковані майже в усіх родах рослин, які використовуються в сільському господарстві.

Методи експериментальної поліплоїдії набули великого значення в роботах з виведення нових сортів рослин і за досить короткий період у цьому напрямі було досягнуто значних успіхів.

М. С. Навашин та К. М. Герасимова-Навашина ще в 1940 р. вивели перший тетраплоїдний сорт кок-сагізу, який мав крупне коріння зі значно збільшеними молочниками, що було позитивним для технології добування каучуку, вміст якого був вищим порівняно з вихідною формою і кращої якості.

У Скандинавських країнах уперше були виведені і широко вирощувалися комерційні сорти тетраплоїдного жита Тойво, Пекка, Онні, Енеї (Фінляндія), Сейет (Данія), Стел, Васа II, Бьорн (Швеція). Сорти Енеї і Васа II стійкі до борошнистої роси, а Кунга II – до вилягання.

Створення тетраплоїдного Петкуського жита в колишній НДР у 1953 р. дало змогу виділити форми, які перевищували вихідні сорти за врожайністю більш ніж на 60 – 75 %. Петкус тетраплоїдний виправдав себе також у Франції, Нідерландах, Данії та в Україні.

Створення тетраплоїдного сорту Петкус зумовило зниження довжини соломини на 20 – 25 см порівняно з місцевими сортами, зміцнення основи стебла і верхньої його частини безпосередньо під колосом, що підвищувало стійкість до вилягання, вирівняність стебел за висотою, сприяло одночасному дозріванню, більшій масі 1000 зерен. За його участю виведено і районовано в Польщі сорти Борковські, Тетра і Гожув, в Україні – Дніпровське крупнозерне і Київське тетраплоїдне, в Росії – Холмогорське, в Білорусі – Белта.

В Інституті рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (Харків) В.М. Чередниченко і А.Ф. Шуліндін створили тетраплоїдні форми жита – Харківське 194 тетраплоїдне і Гібридне тетраплоїдне, які мали високу урожайність (від 41,5 до 45,7 ц/га), скоростиглість, підвищену стійкість до вилягання і фузаріозу, зимостійкість. Значні площі жита засівали тетраплоїдними сортами Белта, Житомирське тетраплоїдне, Українське тетра. Тепер у Реєстрі сортів є жито озиме тетраплоїдне Верасень, Древлянське, Поліське тетра, Пуховчанка, Утро і жито яре кормове Тетянка.

Високу продуктивність мають сорти тетраплоїдної конюшини лучної. Урожай зеленої маси досягає 1000 ц/га при 800 ц/га у диплоїдних сортів.

У багатьох країнах світу створені і використовуються тетраплоїдні сорти конюшини. В Україні у 1992 р. районовано тетраплоїдний сорт конюшини червоної Кумач селекції Інституту землеробства УААН. На 2004 р. до Реєстру сортів занесено тетраплоїди конюшини Кумач, Кварта, Маркус і Поліс.

Основна вада тетраплоїдних сортів конюшини – недостатній урожай насіння. Це зумовлено не тільки зниженою фертильністю автополіплоїдів взагалі, а й труднощами запилення. У тетраплоїдної конюшини надто великі квітки, це ускладнює запилення її комахами з короткими хоботками. Фертильність можна підвищувати селекційним шляхом.

Тетраплоїдні сорти конюшини мають підвищену врожайність зеленої маси на 15 – 20 % на першому році життя і на 29 – 47 % – на другому, порівняно з вихідними сортами вони стійкі до нематод і кореневих гнилей. За вмістом сирого білка і клітковини істотних відмінностей між тетраплоїдами та диплоїдами не виявлено.

Значний економічний ефект мало впровадження у виробництво тетраплоїдної гречки у колишньому СРСР. Перші тетраплоїди гречки вивів О. Н. Лутков. Цілеспрямовану селекцію гречки на тетраплоїдному рівні розпочав у 1941 р. В.В. Сахаров. Створена ним на основі сорту Більшовик перша перспективна форма тетраплоїдної гречки відрізнялася гігантизмом, підвищеною стійкістю до вилягання й осипання, підвищеним

вмістом білка, більшою масою 1000 насінин (32 – 48 г порівняно з 18 – 25 г) і більш пізнім дозріванням. Під назвою Більшовик 4 сорт було районовано у 1980 р.

У 1979 р. у Білорусі районований тетраплоїдний сорт Іскра, який перевищував існуючі сорти за врожайністю на 2,1 – 3,5 ц/га (О.С. Алексєєва).

Значне поширення в Польщі дістав тетраплоїдний сорт гречки Емка, в Канаді – сорт Пенкард. Обидва ці сорти виведено на основі матеріалу вітчизняної селекції.

Поліплоїдні сорти гречки мають переваги і недоліки. Вони здебільшого пізньостиглі за рахунок подовження періоду цвітіння – дозрівання.

У рослинах тетраплоїдної гречки вміст рутину набагато більший, ніж у диплоїдної (в квітках – на 3,22 – 3,78 %, у стеблах і листках – на 0,23 – 0,35 %).

Тетраплоїдна гречка має крупне вирівняне зерно. Маса 1000 насінин дорівнює 30 – 40 г, пливчастість висока – 25 – 28 %. Характерним недоліком поліплоїдів є зниження плодючості порівняно з їх диплоїдами. Це явище О.С. Алексєєва пояснює звуженням гетерогенності популяції, яка пов'язана з колхіцинуванням одиноких рослин.

Позитивні властивості мають також тетраплоїдні форми люцерни, еспарцету, гороху, вики, сої, люпину та інших культур.

Проте найбільших успіхів при застосуванні методу автополіплоїдії досягнуто в селекції цукрових буряків на триплоїдному рівні. Перші експериментальні тетраплоїдні форми цукрових буряків було одержано в 30-х роках минулого століття в Україні, Німеччині, Данії, Швеції, Угорщині. Однак продуктивність перших тетраплоїдів виявилася нижчою, ніж у диплоїдних форм. Канадські вчені (Ф. Пето, С. Боїз, 1940) встановили перевагу триплоїдів над диплоїдними сортами і тетраплоїдними формами. Тому селекція цукрових буряків у країнах Європи та Японії розгорталася на триплоїдному рівні.

Роботу, пов'язану зі створенням триплоїдних цукрових буряків, у колишньому СРСР розпочав О.М. Лутков в Інституті цитології та генетики Сибірського відділення АН СРСР. У 1974 р. районовано два перших поліплоїдних гібриди цукрових буряків – Кубанський полігібрид 9 і створений на основі одноросткових цукрових буряків Білоцерківський полігібрид 1 (автор С.Т. Бережко). Потім було районовано багато полігібридів, які займали близько 850 тис. га і порівняно з диплоїдними сортами забезпечували збільшення врожаю коренеплодів від 18 до 65 ц/га, а збір цукру – від 2 до 12,5 ц /га. У триплоїдних цукрових буряків значно зменшується від'ємний коре-лятивний зв'язок між масою коренеплодів і їх цукристістю. Триплоїди стійкіші до хвороб і шкідників, вимогливіші до вологості ґрунту. У триплоїдних гібридах поєднуються ефекти поліплоїдії та гетерозису. Районовані поліплоїдні гібриди вирощують при співвідношенні в насінниках компонентів 3 : 1 або 4 : 1. Тетраплоїдні насінинки дозрівають на 3 – 8 діб пізніше від диплоїдних. Оскільки пилкові трубки диплоїдних форм ростуть швидше, ніж тетраплоїдних, спостерігається явна тенденція до запилення пилком диплоїдних рослин. Вирощені за такою схемою рослини дають приблизно 80 % триплоїдних гібридів.

Отже, товарне насінництво давало господарствам триплоїдне насіння з домішками диплоїдного. Ця домішка знижувала ефект впровадження триплоїдних цукрових буряків. Нині як материнський компонент використовують рослини з цитоплазматичною чоловічою стерильністю, намагаючись довести вихід триплоїдного насіння до 100 %.

Уперше рослини цукрових буряків з чоловічою цитоплазматичною стерильністю виявив й описав Ф.В. Овен у 1942 р.

Стерильна цитоплазма у буряків позначається літерою *S*, цитоплазма нормальних рослин – літерою *N*.

На прояв ознаки стерильності впливають ще два ядерних чинники – *X* і *Z*. Взаємодія генів *X* і *Z* із стерильною цитоплазмою *S* зумовлює стерильність, яка передається по материнській лінії

За ступенем виявлення ознак чоловічої стерильності Ф.В. Овен поділив рослини на кілька типів.

Повна чоловіча стерильність визначається цитоплазмою  $S$  і рецесивами за генами  $x$  і  $z$  у гомозиготному стані, тобто позначається як  $Sxxzz$ . Неповна стерильність може бути двох типів: 1-й тип – цитоплазма  $S$  і гомозиготність або гетерозиготність за одним доміантним геном ( $SXxzz$ ;  $SXXzz$ ;  $SxxZz$ ;  $SxxZZ$ ), 2-й тип – цитоплазма  $S$  і гомозиготність або гетерозиготність за обома доміантними генами ( $SXxZz$ ;  $SXXZz$ ;  $SXxZZ$ ).

Фертильні рослини буряків з нормальним пилком (цитоплазма  $N$ ) можуть давати при запиленні ними повністю стерильних рослин різне за фертильністю потомство. Як правило, стерильність знімається внаслідок дії доміантних чинників запилювача. Проте іноді можна спостерігати закріплення стерильності у потомстві. У цих випадках ми маємо справу із запилювачем конструкції  $Nxxzz$ , який Ф. В. Овен назвав «О»-типом.

Для виробництва триплоїдного насіння цукрових буряків на стерильній основі слід мати такі компоненти:

диплоїдний сорт з ЦЧС –  $2n$  ( $2x$ ), ( $S$ )  $XXZZ$ ;

закріплювач чоловічої стерильності – «О»-тип  $2n$  ( $2x$ ) ( $N$ )  $xxzz$ ,

тетраплоїдний запилювач –  $2n$  ( $4x$ )  $XXZZ$ .

Виділені та інцухтовані впродовж 2 – 3 поколінь лінії «О»-типу схрещують потім із загальним джерелом стерильності, і виведені при цьому гібриди оцінюються за продуктивністю. Так визначається загальна комбінаційна здатність ліній «О»-типу. Одночасно багаторазовими бекросами таких ліній на стерильні форми створюються їх стерильні аналоги. Гібридне триплоїдне насіння для виробничого використання є наслідком схрещування диплоїдних стерильних ліній (частіше простих гібридів між стерильними лініями і закріплювачів стерильності «О»-типу з тетраплоїдними запилювачами). Останнім часом у схрещуванні з тетраплоїдами використовують стерильний матеріал, створений лише на однонасінних формах, завдяки чому триплоїдні гібриди характеризуються, як правило, однонасінністю. У Реєстрі сортів рослин на 2004 р. зазначено 24 триплоїдних гібриди. Серед них Білоцерківський ЧС 90, Білоцерківський ЧС 56, Б-Ц ЧС 51, КВ- Десна, КВ-Дніпро, КВ-бор, Уладівський ЧС 35 та ін.

Великий практичний інтерес становлять гетерозисні триплоїдні гібриди від схрещування тетраплоїдних кормових буряків з диплоїдними цукровими або тетраплоїдними цукровими з диплоїдними кормовими.

Як і цукрові буряки тетраплоїди кормових буряків мають нижчі продуктивність і вміст сухих речовин. Знижена продуктивність тетраплоїдів кормових буряків зумовлена високою частотою анеуплоїдії (до 30 – 40 %), яка призводить до порушення в мейозі, низьких зав'язуваності насіння та його польової схожості.

Перші триплоїдні цукрово-кормові гібриди вивели К. Франдсен і Л. Шлессер у Німеччині. В Угорщині при гібридизації тетраплоїдних кормових буряків Бета рожева з цукровими буряками сорту Бета 436 створено триплоїдну форму К-331, яка за виходом сухих речовин з 1 га перевищувала диплоїдні кормові буряки Бета рожева на 12,8 %.

У колишньому СРСР перші триплоїди кормових буряків створив М.О. Майсур'ян. В Україні у виробництві використовують триплоїдні кормові сорти буряків Авангард, Аміго, Барбара, Кірас, Казіма, Крокус, Львівський жовтий, Магnum, Тамара, Трипільський, Троя. Ці гібриди й сорти перевищують раніше районовані сорти диплоїдних кормових буряків за урожаєм коренеплодів на 15 – 40 % і за виходом сухих речовин – на 25 – 40 %.

У 1951 р. японський генетик Х. Кіхара за таким самим принципом, як і виведення гібридних триплоїдних буряків, розробив метод створення триплоїдних кавунів. Виводять триплоїди запиленням тетраплоїдів пилком диплоїдів (співвідношення 2 : 1 або 3 : 1). Ці гібриди безнасінні, мають дуже великі плоди і підвищену стійкість до хвороб.

### **9.7. Використання алополіплоїдів у селекції**

Алополіплоїди виникають у результаті комбінації двох або більше геномів, що походять від різних видів. Справжні алополіплоїди можуть виникати лише при гібридизації видів, хромосоми яких через істотні відмінності не здатні до кон'югації.

Алотетраплоїди, які виникають при з'єднанні і наступному подвоєнні хромосомних наборів двох різних видів або родів, називають *ам-фідиплоїдами* (від грец. amphі – обоє). Цей термін увів М.С. Навашин. Полуторний набір геномів різних видів (*ABB* чи *AAB*) називають *сесквіполіплоїдом*. Алополіплоїди, які містять геноми різних видів з гомологічними сегментами хромосом або навіть цілими хромосомами, називають *сегментними поліплоїдами*.

Класичним прикладом алополіплоїдії є гібрид редьки і капусти, що його вивів Г.Д. Карпеченко в 1924 р. Обидва види *Raphanus sativus* і *Brassica oleraceae* мають у диплоїдному наборі кількість хромосом  $2n = 18$  і формують гамети з 9 хромосомами. Гібриди між видами, які мають 18 хромосом, повністю стерильні. Серед безплідних гібридів Г.Д. Карпеченко знайшов окремі нормально фертильні рослини. Цитологічні дослідження показали, що ці рослини мають 36 хромосом: 18 від редьки і 18 від капусти. Мейоз у них від-бувається нормально, оскільки хромосоми редьки ( $9R + 9R$ ) і хромосоми капусти ( $9K + 9K$ ) кон'югують між собою. Такий гібрид *Raphanobrassica* виявив кілька ознак редьки та капусти і зберігав їх постійно у наступних поколіннях.

Алоплоїди виникають при гібридизації між генетично диференційованими видами, тому первинний диплоїдний гібрид, з якого виводять алополіплоїди, має високу стерильність. Фертильність відновлюється при подвоєнні кількості хромосом, при якій можлива нормальна кон'югація гомологічних хромосом у профазі I мейозу.

У високостерильного гібрида редьки і капусти подвоєння хромосом відбулося в результаті злиття нередукованих 18-хромосомних гамет, які утворюються у вихідному гібриді.

Подвоєнням хромосом у стерильного гібрида тютюну палильного (*N. subvestris* Speg. et Comes) і тютюну клейкого (*N. tomentosiformis* Goodsp), які мали по 24 хромосоми, М.Ф. Терновський вивів фертильний амфідиплоїд культурного тютюну (*N. tabacum*,  $2n = 48$ ), на основі якого створено сорти, стійкі до тютюнової мозаїки і борошністої роси.

Методом експериментальної поліплоїдії відновлено фертильність міжродових гібридів м'якої пшениці і жита в дослідах В.Є. Писарєва, А.Ф. Шулиндіна, М.В. Цицина, Л.М. Наумової. У Швеції цей метод використовували для виведення ріпаку (*Brassica napus* L.,  $2n = 38$ ) як олійної культури, особливо з метою підвищення його зи-мостійкості. Як донорів підвищення стійкості до холоду було використано дібрані за цією ознакою форми кормової капусти (*Brassica oleraceae* L.,  $2n = 18$ ) і свиріпи (*Brassica campestris* L.,  $2n = 20$ ). Цю культуру використовують також як кормову.

Алополіплоїдією виведено новий штучний рід тритикале (пшенично-житній гібрид). Це перша зернова культура, створена людиною. До роду тритикале належить уся різноманітність штучно синтезованих пшенично-житніх алополіплоїдів. Першими авторами стабільних пшенично-житніх гібридів були Г.К. Мейстер, Г.А. Левитський, Н.О. Тюм'якова, В.М. Лебедев (1930 – 1932).

На першому етапі роботи з тритикале, основну увагу приділяли створенню 56-хромосомних амфідиплоїдів з геномною формулою *AABBDDRR*. Стабільні тетраплоїдні тритикале ( $2n = 28$ ) вперше одержав В.М. Лебедев у 1932 р. на Білоцерківській дослідній станції і в Білоцерківському сільськогосподарському інституті. Тритикале на октаплоїдному рівні вивели В.Е. Писарєв і А.Ф. Шулиндін.

Для тритикале, так само, як і для пшениці, оптимальним є гексаплоїдний рівень ( $7 \times 6 = 42$ ). Подальше збільшення кількості наборів хромосом менш сприятливе. У 1945 р. 42-хромосомні тритикале створив І.М. Садиков в Азербайджані. У 1943 р. в Угорщині схрестили пшеницю тургідум (28 хромосом) і культурне жито (14 хромосом), а після оброблення колхцином було виведено 42-хромосомне тритикале.

Найбільших успіхів в Україні з селекції 42-хромосомного тритикале добився харківський селекціонер професор А.Ф. Шулиндін, який використав як батьківські форми озимі тверді пшениці і жито. Перший гексаплоїдний гібрид виник спонтанно. Зима 1959 –



1960 рр. була дуже суворою, і всі посіви озимої пшениці загинули. Проте серед гібридів озимої твердої пшениці і жита збереглася одна рослина, яка була алополіплоїдом. Очевидно, під дією низьких температур частина квіток сформувала гамети з нередукованою кількістю хромосом, у результаті чого два колоси виявилися плодючими. Потомство цієї рослини за урожайністю перевищувало батьківську форму. Після цього А.Ф. Шуліндін широко розгорнув роботу, пов'язану зі створенням гексаплоїдних тритикале гібридизацією озимих твердих пшениць і жита з наступним колхіцинуванням.

Комерційні сорти гексаплоїдного тритикале виведено в Угорщині, Канаді, Іспанії. Нова культура дає зерно вищої якості, ніж пшениця. Білок тритикале за поживними властивостями перевищує білок пшениці. Так, Амфідиплоїд 1 (АД-1) широко використовують на зелений корм, Амфідиплоїд 206 (АД-206) районовано у багатьох областях України як зернову культуру.

Крім тритикале практичну цінність мають й інші алополіплоїди. Зокрема, виробничого значення набули алоплоїдні сорти перцевої м'яти Прилуцька 6, Краснодарка 2, Медичка, Москвичка, Сімферопольська 200, Лубенчанка, вміст ментолу в яких на 20 – 25 % більший, ніж у звичайних сортів. У Швеції Г. Олсон вивів синтетичну форму ріпаку (*B. napus*  $2n = 38$ ) схрещуванням листової капусти (*B. oleraceae* L.,  $2n = 18$ ) з польовою капустою (свиріпою) (*B. campestris* L.,  $2n = 30$ ), подвоюючи у гібрида кількість хромосом. Ця форма ріпаку давала на 7 % більше олії з одиниці площі, ніж кращі сорти природного ріпаку. Штучно виведені алополіплоїди гібридів капусти з ріпаком і турнепсом дали цінні кормові культури, невідомі в природі. У Шотландії створено гібрид турнепсу і китайської капусти, що дістав назву «тіфон», урожайність зеленої маси якого з 1 га становить 500 – 700 ц. Десятки років у Болгарії вирощують алоплоїдний гібрид озимого ріпаку з китайською капустою. У світовій селекції ця культура стала відома під назвою «перко». За своїми біологічними і господарськими властивостями це унікальна білково-олійна культура. Високий вміст (9 – 21 %) сирого протеїну, а також цукрів і каротину свідчить про те, що перко є дуже цінною культурою, яка за два укоси дає урожай зеленої маси 400 – 450 ц/га.

На дослідному полі «Куузіку» Естонського інституту землеробства виявлено природний гібрид, який утворився від схрещування брукви і кормової капусти при злитті гаплоїдної гамети з нередукованою гаметою капусти. Нова кормова культура куузіку має 36 хромосом, дуже урожайна (урожайність коренеплодів – 1000 – 1200 ц/га, гички – до 200 ц/га).

Значна частина поширених у природі поліплоїдних рослин, що розмножуються за природних умов насінням, є алополіплоїдами. До них належать більшість видів пшениці, вівса, тетраплоїдні види бавовнику, тютюну, бруква, ріпак, гірчиця, суниця звичайна, слива та інші культури.

1918 р. японський учений Сакамура встановив, що пшениця утворює поліплоїдний ряд, який охоплює ди-, тетра- і гексаплоїди з кількістю хромосом відповідно 14, 28, 42 (базове число  $x = 7$ ). Кожний рівень плоїдності має певні таксономічні відмінності, на основі яких систематики з'ясовують належність форми пшениці до того чи іншого виду або підвиду. Порівняння гібридів пшениці і взаємозв'язок їхніх геномів у мейозі показує, що диплоїди мають  $2n = 2x = 14$  хромосом і геном *AA*; тетраплоїди –  $2n = 4x = 28$  хромосом і геном *AABB*; гексаплоїди –  $2n = 6x = 42$  хромосоми і геном *AABBDD*, тобто тетраплоїди є результатом гібридизації між диплоїдами *AA* і *BB* з наступним подвоєнням хромосом ( $AA \square BB = AB \rightarrow ABB$ ). Гексаплоїди виникли від схрещування тетраплоїдів з третім диплоїдним видом – донором геному *D* і нового подвоєння хромосом ( $AABB \times DD = ABD \rightarrow AABBDD$ ).

Гіпотеза походження гексаплоїдних пшениць, що ґрунтується на каріологічних дослідженнях, була підтверджена експериментально. У 1944 р. Х. Кіхара, а також Мак-Фадден і Е. Сірс незалежно один від одного вивели амфідиплоїд схрещуванням *T. dicoccoides* ( $2n = 28$ ) і егілопса *Ae. squarrosa* ( $2n = 14$ ). Морфологічно гібрид був схожий на

вид *T. spelta*. Було показано, що геном *DD* від *Ae. squarrosa* передає ламкість колосового стрижня, тому колос *T. spelta* ламкий. При повторному синтезі, коли використовувався вид *T. diccosum* (культурна полба), гібриди також були схожі на *T. spelta*.

Отже, було доведено, що первинною гексаплоїдною пшеницею була спельта. Домашня слива (*Prunus domestica*) невідома в дикому стані. Вона виникла як алогексаплоїд від спонтанного схрещування аличі (*P. cerasifolia*) і терену (*P. spinosa*) з наступним подвоєнням хромосом. У 1935 р. В. Рибін класично відтворив цей процес, синтезуючи домашню сливу.

Культурний тютюн (*Nicotianum tabacum*) виник від схрещування *N. sylvestris* з одним із видів секції *Tomantosae* (*N. tomentosiformis*). Ресинтез його провів М.Ф. Терновський у 1935 р.

Ці дослідження дали змогу не лише з'ясувати походження деяких культурних рослин, а й визначили шляхи синтезу нових міжвидових, а іноді й міжродових форм, яких немає в природі.

### **9.8. Гаплоїдія і селекція**

В еволюції рослин крім процесу збільшення кількості хромосом у результаті поліплоїдизації спостерігається і зворотний процес, при якому знижується рівень плоїдності, тобто відбувається їх деплоїдизація. Одним із шляхів деплоїдизації є кратне зменшення кількості хромосом у клітині, або гаплоїдизація.

Явище гаплоїдії було відкрито в 1920 р. Перші гаплоїди у рослин експериментально одержав у *Datura stramonium* у 1921 р. Бергнер. Кількома роками пізніше було виявлено гаплоїди у багатьох видів сільськогосподарських культур – пшениці, рису, жита, ячменю, кукурудзи, сорго, картоплі, цукрових буряків, льону, бавовнику, тютюну, перцю тощо. Підвищену здатність до утворення гаплоїдів відмічено у родинях злакових, пасльонових, лілійних і капустяних.

Після відкриття явища гаплоїдії було встановлено, що гаплоїди різних видів рослин, значно відрізняючись за морфологічними ознаками, мають деякі загальні цитогенетичні особливості, на основі чого їх можна об'єднати в кілька однотипних груп.

Усі гаплоїди залежно від рівня плоїдності вихідної форми поділяють на дві основні групи:

- 1) моногаплоїди – гаплоїди від особин з диплоїдною кількістю хромосом;
- 2) полігаплоїди – гаплоїди, одержані від особин з поліплоїдною кількістю хромосом.

**Методи одержання гаплоїдів.** Для експериментального одержання гаплоїдних рослин використовують різні методи: міжвидове схрещування, внутрішньовидове запилення, затримку запилення, використання недорозвиненого пилку, дії високих і низьких температур, іонізуючого випромінювання та хімічних речовин, заміщення цитоплазми і трансплантацію зародків, близнюковий метод, метод культури пилку.

**Міжвидове схрещування.** При заплідненні материнської рослини пилком генетично віддаленого виду рух чоловічих гамет утруднений у чужорідному середовищі зародкового мішка і один із спермій може загинути, не досягнувши яйцеклітини. Проте яйцеклітина може розвиватися без запліднення під впливом тільки хімічних речовин пилкової трубки. Якщо другий спермій нормально з'єднається з центральним ядром зародкового мішка і забезпечить розвиток життєздатного ендосперму, то з незаплідненої яйцеклітини розвинеться гаплоїдний зародок.

Цим методом створюють гаплоїди картоплі, тютюну, ячменю та інших культур. У цілому міжвидовим запиленням виведено близько половини всіх відомих гаплоїдів сільськогосподарських культур.

**Внутрішньовидове запилення.** Поява гаплоїдів у комбінаціях від внутрішньовидового запилення спостерігається в деяких генотипів. Внутрішньовидове запилення є поки що одним із ефективних методів створення гаплоїдів кукурудзи і ріпаку. Вихід гаплоїдів при відповідному доборі материнської форми і запилювача кукурудзи

підвищується в 10 – 20 разів і більше, тобто здатність до утворення моногаплоїдів перебуває під генетичним контролем, зумовленим генотипами як материнської рослини, так і запилювача.

**Затримка запилення.** Материнські рослини запилюються не відразу після кастрації, а через кілька днів. Японський учений Х. Кіхара найкращі результати мав у *T. monosocum* при запиленні через 9 днів після видалення пиляків. Він створив 3 гаплоїди від 8 запилених рослин. Є дані про збільшення частоти появи гаплоїдів кукурудзи методом затримки запилення до 20 днів після дозрівання яйцеклітини.

**Температурні умови** можуть зумовити появу гаплоїдів або прямим стимулюванням яйцеклітини до партеногенетичного розвитку, або за рахунок сповільненого росту пилкової трубки при вході її у зав'язь, оскільки подовжується тривалість запліднення, і яйцеклітина починає поділ до злиття з чоловічою гаметою. Відомі випадки створення гаплоїдів під впливом високої температури у кукурудзи, рису, тютюну, льону. Проте у цілому цей метод малоефективний.

**Іонізуювальне випромінювання** ефективно застосовують для одержання гаплоїдів пшениці, меншою мірою кукурудзи, томатів, картоплі. Найчастіше пилок опромінюють рентгенівськими променями в дозах 4 – 6 Гр. Вплив опромінювання здебільшого полягає у частковій інактивації чоловічих гамет і загибелі однієї з них. В інших випадках опромінювання порушує поділ генеративного ядра і гамети функціонують як одне ціле.

При опромінюванні материнської зародкової тканини іноді вдається вивести андрогенні гаплоїди.

Гаплоїдні пагони і рослини можна виявити після опромінювання соматичних тканин. Здійснюють це опромінюванням зовні або внесенням радіоактивних нуклідів  $^{30}\text{P}$  і  $^{35}\text{S}$  у ґрунт до початку макроспорогенезу. У м'якої пшениці зафіксовано появу гаплоїдів з частотою 1 : 800. Внутрішнє джерело радіації інактивує чоловічі гамети в пилкових трубках.

**Хімічна стимуляція зародкових мішків.** Оброблення різними стимуляторами материнських клітин – апробований метод виведення партенокарпічних плодів. Проте використання його для одержання гаплоїдів успіху не мало. У кукурудзи було отримано гаплоїди при обробленні приймочки у період цвітіння 0,005%-м розчином гідразиду малеїнової кислоти і колхцином. Відомі окремі випадки появи гаплоїдів після оброблення колхцином соматичних клітин.

**Використання ядерно-цитоплазматичної різноякісності.** У 1962 р. японські генетики Х. Кіхара і К. Цуневакі повідомили про наявність 1,7 % гаплоїдів у потомстві м'якої пшениці з цитоплазмою *Aegilops caudata*, а в потомстві штучного роду *Triticale* з цитоплазмою того самого егілопсу – 52,9 %. Використання материнської лінії кукурудзи з цитоплазмою теосінте підвищувало вихід моноплоїдів порівняно зі звичайною лінією в 1,3 рази.

**Близнюковий метод** у гаплоїдії пов'язаний з пошуками і аналізом близнюкових рослин. Можливість методу визначається тим, що члени близнюкових пар, які виростили з однієї насінини, мають інший рівень плоїдності, ніж основна маса рослин цього виду чи сорту. Різні співвідношення плоїдності у близнюків пояснюються можливістю розвитку крім яйцеклітини й інших клітин зародкового мішка, насамперед синергид.

**Метод культури пилку.** Створення андроклітинних гаплоїдів з культури пилкових клітин і пиляків почали практикувати порівняно недавно. Гаплоїдні рослини вдалося виростити на основі чоловічого гаметофіта з пилкових зерен, вирощених на штучному середовищі. Цим методом одержано гаплоїди тютюну, рису, дурману. З культури пиляків нині створено гаплоїди тютюну, капусти, ріпаку, свиріпи, петунії, спаржі, лікарських рослин (наперстянка, блекота біла). У більшості сільськогосподарських культур гаплоїди пиляків практичного значення поки що не мають.

**Виявлення гаплоїдів.** Гаплоїдні рослини відрізняються від вихідних форм зменшеними розмірами клітин, ядер і всіх органів. Моногаплоїди, а часто і полігаплоїди стерильні.

Морфологічно гаплоїди подібні до вихідних форм, але мають менший габітус, дрібніше листя. Вони характеризуються більш раннім цвітінням і коротшим вегетаційним періодом.

Моногаплоїди кукурудзи швидше розвиваються, зацвітають на 1 – 2 доби раніше за відповідних їм диплоїдів.

Дигаплоїди картоплі мають менш розвинену наземну масу, пізніше зацвітають. Морфологічно відрізняються від вихідних форм більш розсіченим, вкороченим листям, компактним суцвіттям з меншою кількістю квіток.

У моногаплоїдів у мейозі немає кон'югації хромосом і спостерігається утворення унівалентів. Унаслідок випадкового розходження унівалентів формуються мікроспори з анеугаплоїдними неправильними наборами хромосом, тому розміри мікроспор значно варіюють. В автополігаплоїдів через наявність гомологічних геномів редукційний поділ може бути порушений незначною мірою, у цьому разі рослини зберігають фертильність. Соматичні тканини гаплоїдних рослин в окремих випадках спонтанно повертаються до диплоїдного або поліплоїдного стану, даючи початок кореням, пагонам і квіткам високого рівня плоідності.

Для виділення гаплоїдів у вищих рослин використовують методи, які можна поділити на чотири групи: застосування генетичних маркерів; використання побічних цитоморфологічних і анатомічних показників плоідності; використання реакції надчутливості до інфекційних хвороб; підрахунок кількості хромосом.

**Застосовування генетичних маркерів.** Оскільки здебільшого гаплоїди походять від материнської рослини, то кожна макроклітинна гаплоїдна рослина, яка з'явилася в потомстві від схрещування двох форм, що відрізняються за морфологічними ознаками, буде подібна до материнської рослини. Для посилення відмінностей схрещуваних форм як запилювач добирають рослини з добре вираженими домінантними маркерними ознаками, що виявляються на стадії проростків, а як материнські – рослини з алейними рецесивними ознаками.

Усі проростки гібридного походження з домінантними ознаками бракують. Решту піддають цитологічному аналізу для виявлення гаплоїдів.

У запилювачів кукурудзи як маркерні гени використовують: ген пурпурного забарвлення ( $A_1A_2BPLR$ ); гени коричневого забарвлення рослин ( $a_1A_2BPLR$ ), яке зумовлене рецесивним геном  $a$ ; гени пурпурної плями (пляма на кінчику колеоптиля проростка ( $APu_1Pu_2$ ), пігментація також буває у зародків зерна; гени пурпурного забарвлення алейрона ендосперму ( $A_1A_2CRPr$  або  $pr$ ); ген пігментації щитка ( $AcRS_1S_6$ ); ген пігментації колеоризи ( $Pc_1Pc_2Pc_3Pc_4$ ); гени крохмального ендосперму  $Su$  використовують як маркери для цукрової кукурудзи ( $su$ ); ген у жовтого ендосперму застосовують, якщо материнські лінії мають світліший ендосперм.

Для виявлення дигаплоїдів *S. tuberosum* використовують ознаку забарвленого гіпокотилу у запилювачів, детермінованих геном  $P$ , а також наявність червоної або синьої плями на сім'ядольному вузлі зародка запилювача – індуктора гаплоїдії.

У бавовнику маркерними можуть бути ознаки – кремові пелюстки і оранжевий пилок.

**Використання побічних цитоморфологічних і анатомічних показників плоідності.** Гаплоїди можна розпізнавати серед рослин з більшим рівнем плоідності за деякими побічними ознаками.

За даними багатьох авторів, кількість хлоропластів – відмінний критерій плоідності, який з успіхом використовують як побічний показник при попередній ідентифікації гаплоїдів картоплі (їх приблизно вдвоє менше в замикальних клітинах продихів).

У кукурудзи увагу звертають на довжину першого листка (у гаплоїдів він удвічі коротший, ніж у вихідної форми), довжину коренів і пагонів у фазі трьох листків і довжину продихових клітин першого листка.

Гаплоїди тютюну (*N. tabacum*) за розмірами значно поступаються диплоїдам. Листки у гаплоїдів, як правило, щільніші й твердіші, квітки та їхні елементи зменшені, рослини повністю стерильні.

**Використання реакції надчутливості до інфекційних хвороб.** Для виявлення гаплоїдів у деяких видів використовують надчутливість до хвороб. Надчутливість – це тип реакції, при якій інфекція локалізується у певних ділянках рослини. При змішаній реакції надчутливості інфекція повністю уражає всю рослину, зумовлюючи її відмирання.

Для виділення гаплоїдів у тютюну надчутливість до вірусу тютюнової мозаїки (ВТМ) успішно застосовував Р. Флауерс, використовуючи як запилювач сорти, гомозиготні за домінантними ознаками надчутливості (*NN*), а як материнські форми – зразки, гомозиготні за рецесивною ознакою (*nn*). Сіянци були інокульовані ВТМ у фазі першого справжнього листка. Справжні гібриди (*Nn*) гинули. Рослини, що вижили, були гаплоїдними (*n*).

**Підрахунок кількості хромосом.** Заключну ідентифікацію гаплоїдів проводять прямим підрахунком хромосом у меристемі корінців, стolonів, листків, бутонів, у материнських клітинах – мікроспор.

Найшвидший спосіб підрахунку хромосом – приготування тимчасових давлених препаратів.

**Використання гаплоїдів у селекції.** Думка про використання гаплоїдів у селекції та насінництві була вперше висловлена ще в першій половині ХХ ст. (Г.Д. Карпеченко, 1929; М.І. Вавилов, 1932; М.С. Навашин, 1933; М.І. Хаджинов і В.А. Паншин, 1935). Однак практична реалізація її здійснювалась дуже повільно.

Стримувальними чинниками у використанні гаплоїдів були труднощі їх виведення в потрібній для селекції кількості і переведення гаплоїдів на диплоїдний рівень.

Тепер для деяких культур ці чинники значною мірою усунені (кукурудза, ячмінь, картопля, бавовник, тютюн та ін.). Основними напрямками використання гаплоїдів у практичній селекції є: прискорення створення сортів; створення гомозиготних ліній у селекції на гетерозис; подолання міжвидової несумісності.

**Прискорене створення сортів.** Найперспективнішими є використання гаплоїдів ячменю. Індукування гаплоїдів від міжсорткових гібридів і доведення їх до нормального рівня плоідності не потребує тривалих пересівів для досягнення константності.

Уже є перші результати. Парк із співробітниками (Канада) провів польове оцінювання продуктивності подвоєних ліній гаплоїдного ячменю, виведених при схрещуванні сортів Парагон х Зефір і ОВ 73 х Чемплейн, за 2 роки. З 61 гаплоїдної лінії ячменю 15 були продуктивнішими, ніж виробничі сорти, 16 мали крупніше зерно, 14 виявилися більш ранньостиглими. Райнбергс та інші вчені вивчали близько 100 гаплоїдних ліній чотирьох різних гібридів ячменю, і всі вони були гомозиготними. Це свідчить про придатність гаплоїдного методу для ранньої ідентифікації кращих гібридів ячменю, який може бути одним з альтернативних методів селекції цієї культури, що зумовить швидке й економніше створення нових сортів.

Китайські дослідники методом культури пиляків рису вивели лінії, стійкі до бактеріальної плямистості, які за врожайністю перевищують стандартні сорти на 4 – 20 %.

**Створення гомозиготних ліній у селекції на гетерозис.** Однією з вимог при селекції на гетерозис є використання гомозиготних ліній як батьківських компонентів. Для їх створення селекціонеру потрібно не менше ніж 6 – 8 років, а при індукуванні моноплоїда він виконує цю роботу за 1 – 3 роки. За комбінаційною здатністю виведені від моноплоїдів автодиплоїди не поступаються інбредним лініям.

У США на основі трьох моноплоїдних і однієї стандартної лінії кукурудзи створено подвійний міжлінійний гібрид Де Калб 640.

Особливого значення надають вивченню можливості підвищення виходу андрогенних моноплоїдних рослин кукурудзи на основі материнських маркованих ліній з цитоплазматичною чоловічою стерильністю. Це дасть змогу істотно прискорити роботи, пов'язані зі створенням подвійних міжлінійних гібридів.

Високий ступінь гетерозису спостерігають при схрещуванні подвоєних гаплоїдів цукрових і кормових буряків. Гаплоїдію можна ефективно застосовувати в селекції на гетерозис у таких культур, як сорго, соняшник, томати, баклажани, диня, кавун, цибуля, перець, тютюн, морква, редиска.

Використання у виробництві гібридного насіння кукурудзи стерильних аналогів гомозиготних ліній значно спрощує проведення схрещувань, оскільки усуває потребу проводити ручну роботу з видалення чоловічих суцвіть. Водночас виведення стерильних аналогів ліній потребує додаткової роботи із заміщення хромосом методом насичувальних схрещувань у 5 – 6 поколіннях.

Останнім часом висунуто ідею використання для створення стерильних аналогів явища андрогенезу, при якому ядро яйцеклітини, яке не функціонує з певних причин, можна замінити ядром спермія. Виведена при цьому гаплоїдна рослина матиме цитоплазму материнської рослини, а ядро – батьківської. Коли як материнську рослину було використано лінію ЦЧС, гаплоїд, що утворився, при подвоєнні у нього кількості хромосом дає початок стерильній лінії, яка аналогічна фертильній лінії, використаній як чоловічий компонент. Отже, цей метод дає можливість за 2 роки, а не за 5 – 6, вивести нові стерильні лінії – аналоги відповідних фертильних ліній. Незважаючи на те, що явище гаплоїдного андрогенезу, як правило, трапляється рідко, деяким дослідникам – С. Чейзу (США), Т.Є. Чалику (Молдова) – ще у 1963 – 1965 рр. вдалося вивести стерильні аналоги ліній методом андрогенезу. Дослідження цих ліній показало, що вони мають ті самі властивості, що й стерильні аналоги ліній, які створені методом насичувальних схрещувань. Однак цей метод має переваги порівняно з методом заміщення ядра при бекросі в тому, що хромосомна система донора ядра зберігається недоторканою.

**Подолання міжвидової несумісності** за допомогою гаплоїдів найширше застосовується в селекції картоплі. Це зумовлено тим, що більшість диких і примітивних культурних видів картоплі (60 – 70 %), які несуть корисні гени стійкості до хвороб і шкідників, а також ма-ють підвищений вміст крохмалю і білка, є диплоїдами, а *S. tuberosum* за своєю природою тетраплоїд.

У США створені дигаплоїди столової картоплі були успішно схрещені з 24 диплоїдними видами картоплі 5 таксономічних серій.

У колишньому СРСР перші вдалі досліди подолання міжвидової несумісності за допомогою дигаплоїдів культурної тетраплоїдної картоплі *S. tuberosum* провів у 1967 – 1968 рр. Ю.П. Лаптев. Завдяки використанню дигаплоїдів вдалося подолати несхрещуваність *S. tuberosum* з видами *S. chacoense*, *S. vernei*, *S. commersonii*.

### **9.9. Анеуплоїдія та її використання в селекції**

Явище анеуплоїдії поширене в природі. Воно зумовлене як екстремальними умовами, так і природною міжвидовою гібридизацією. Анеуплоїдні форми ярої твердої пшениці виникають, наприклад, при висіванні її восени. В гірських районах Азербайджану часто виникають анеуплоїди внаслідок міжвидової та міжродової спонтанної гібридизації між м'якою і твердою пшеницею та між видами пшениць і егілопсами. Анеуплоїдія – це зменшення або збільшення кількості хромосом, некратне основному генотипу.

**Генетичні принципи використання анеуплоїдів у селекції.** Анеуплоїдні форми раніше не мали практичного застосування, останнім часом становище докорінно змінилося. Створення серій моносомних, трисомних і нулісомних ліній відкрило нові можливості для генетичного аналізу й використання його результатів у селекції. Наприклад, у м'якої пшениці внаслідок її плоїдності звичайним гібридологічним методом не вдалося визначити жодної групи зчеплень, а тепер після створення моносомних і

нулісомних ліній можна порівняно легко визначити генний склад її хромосом, локалізацію будь-якого гена у певній хромосомі і заміщувати одні хромосоми іншими. Це стало можливим завдяки класичним і все ще унікальним роботам американського професора Е. Сірса, який вперше створив повну серію з 21-хромосомної лінії та серії інших анеуплоїдів ярої пшениці сорту Чайнз спрінг. Від цього сорту пізніше він вивів серії нулісомиків, трисомиків. Е. Сірс виявив такі факти: ген червоного забарвлення зерна перебував у хромосомі 3D (у нулі-сомика біле зерно), гени безостості – в хромосомах 4В і 6В, гени-супресори, які скорочують довжину остюків, – у хромосомах 2А і 2В. Були локалізовані гени опушення вузлів стебла, скверхедності колосу, пригнічення спельтоїдності.

В Австралії стійкий до бурої іржі сорт пшениці Уругвай був послідовно схрещений як батько з 21-хромосомним моносомиком сорту Чайнз спрінг, що сильно уражується бурою іржею на ранніх фазах свого розвитку. Гібриди виявилися високостійкими до іржі, що вказувало на домінантність стійкості. В  $F_2$  відбулося розщеплення у відношенні 3 : 1. Відхилення від цього співвідношення було відмічено лише в гібридній комбінації з моносомиками по хромосомі 5D, де розщеплення спостерігалось у відношенні 8 : 1. Результати цього експерименту показали, що стійкість до бурої іржі у сорту Уругвай контролюється однією парою алелів, локалізованих у хромосомі 5 геному D.

Цікавий дослід з визначення розміщення генів відновлення фертильності пшениці в трьох лініях, відновників фертильності пшениці проведено в Канаді у 1969 р. Методом моносомного аналізу було досліджено три гексаплоїдні лінії м'якої пшениці – відновники фертильності: Кентетч, Дерк і Керн з цитоплазмою *T. timopheevii*.

У результаті експерименту встановлено, що кожна з ліній має два домінантних гени – відновника фертильності, які перебувають у гомозиготному стані. Ідентифіковані гени-відновники привнесені у м'яку пшеницю від типу *T. timopheevii*.

Значне відкриття зробив Д. Меттін у Німеччині. В геномі сорту озимої пшениці Кавказ селекції П.П. Лук'яненка виявлено сегмент хромосоми жита 1R(V), який замістив коротке супутникове плече хромосоми 1В пшениці. Після цього дослідження цитологи почали перевіряти сорти пшениці на наявність у них хромосом жита і виявили такі у сортів Аврора, Віннетоу, Корморан та ін. Це стимулювало роботи, пов'язані з внесенням хромосом жита в геном пшениці

багатьох країнах світу, що дало змогу добитися стійкості пшениці до борошністої роси, бурої, смугастої та листкової іржі. Нині до Реєстру сортів рослин України занесено понад 10 сортів озимої пшениці з пшенично-житньою трансплантацією 1В/1R, в тому числі – Миронівська 61, Миронівська 65, Крижинка. Додавання хромосом від пирію *Agropyron intermedium* посилює стійкість м'якої пшениці до бурої та листкової іржі, від *Agropyron elongatum* до стеблової та жовтої іржі.

Використовуючи нулісомики і моносомики по хромосомі 5В, селекціонери добиваються внесення в геном пшениці необхідних груп генів інших родів злаків, а досягнувши бажаного результату, припиняють транслокації, повертаючи пшениці хромосому 5В.

Розширення можливостей використання анеуплоїдів у селекції пшениці потребує об'єднання зусиль цитогенетиків і селекціонерів не лише в межах однієї країни, а й різних країн. З такою метою створено Європейське об'єднання по анеуплоїдії пшениці з координаційним центром у Кембриджі. За даними Ю.Л. Гужова, у 12 європейських країнах створено серії моносомних ліній по 26 сортах, у тому числі в колишньому СРСР – по дев'яти. Ця робота з кожним роком розширюється.

Крім пшениці створено повний ряд моносомиків ( $2n - 1$ ) вівса *Avena sativa* L., тютюну *N. tabacum*; повний ряд трисомиків ( $2n + 1$ ) вівса *A. sativa* L., жита *S. cereale* L., рису *O. sativa* L., сорго *S. vul-gare*, томату *L. esculentum* Mill., перцю *C. annum* L., шпинату *S. oleraceae* L. У селекції томатів на гетерозис селекціонери покладають надії на третинні трисомики, які можна використовувати як відновники фертильності при виробництві гібридного насіння на основі рослин з чоловічою стерильністю.

### **Контрольні запитання і завдання**

1. Значення поліплоїдії у селекції рослин. 2. Назвіть типи поліплоїдів та їх селекційну цінність. 3. Які ви знаєте способи індукування геномних мутацій? 4. Як використовують поліплоїдію в селекції рослин?

## **Тема 10. Використання явищ інцухту та гетерозису в селекції рослин**

### **10. 1. Суть і значення гетерозису**

Серед біологічних явищ, використання яких у сільськогосподарських рослин дає можливість значною мірою за найкоротші строки підвищувати їх продуктивність, на перше місце слід поставити явище гетерозису.

Підвищення сили розвитку, життєздатності і продуктивності гібридів першого покоління порівняно з батьківськими формами називають *гетерозисом*.

Гетерозис у природі безпосередньо пов'язаний з виникненням і вдосконаленням у процесі еволюції способу перехресного запилення.

Практичне використання гібридної сили, особливо у домашніх тварин, відоме дуже давно. Ще Аристотель описував перевагу коней гібридного походження. Здавна людина використовувала мулів (гібрид між конем та віслюком).

Гібридизацію рослин у практичних цілях почали проводити після відкриття статі у рослин. Першим зробив спробу описати явище гібридної сили у гібридів першого покоління ад'юнкт Санкт-Петербурзької академії наук Й.Г. Кельрейтер ще у 1760 р. Він пропонував створювати спеціалізовані господарства з вирощування гібридного насіння. Проте розкрити явище гібридної сили на той час Й.Г. Кельрейтеру не вдалося.

Явище гібридної сили Ч. Дарвін (1876) пов'язував з перехресним запиленням. Такого висновку вчений дійшов у результаті розроблення теорії еволюції. Ч. Дарвін зробив загальний висновок про сприятливу дію перехресного запилення і шкідливу – самозапилення. Підвищену життєздатність гібридів він пояснював об'єднанням у зиготі різноякісних гамет. Ідеї Ч. Дарвіна сприяли розвитку експериментальних досліджень з гібридизації та вивченню гібридної сили рослин. Під впливом праць Ч. Дарвіна американський селекціонер Д. Біл у 1880 р. створив міжсортові гібриди кукурудзи, які за продуктивністю переважали найкращі батьківські форми на 10 – 15 %.

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

Особливий внесок у генетичні дослідження і розроблення сучасних методів використання явища гібридної сили зробили американські вчені Дж. Шелл, Е. Іст, Д. Джонсон. У 1914 р. Дж. Шелл запропонував називати підвищену силу гібридів терміном «гетерозигозис», а потім «гетерозис». Цей термін з 1917 р. став загальновизнаним.

З 1910 р. виведенням гетерозисних гібридів почали займатися селекціонери країн Європи. В нашій країні перші роботи, пов'язані зі створенням чистих ліній кукурудзи та міжсортових її гібридів, розпочав у 1910 р. на Дніпропетровській (тоді Катеринославській) сільськогосподарській селекційній станції В.В. Таланов. Він вивів два гетерозисних гібриди між сортами Грушевська × Лімінг та Стерлінг × Король Філіпп. Ці гібриди за урожайністю перевищували батьківські форми на 2 – 5 ц/га, але поширення у виробництві не набули. Організація вирощування гібридного насіння мала певні недоліки.

М.І. Вавилов неодноразово звертав увагу на практичну цінність гетерозису і необхідність розвитку досліджень у цьому напрямі. При його підтримці почали свої дослідження з генетики кукурудзи М.І. Хаджінов та інші дослідники.

Роботу В.В. Таланова продовжив Б.П. Соколов. У 1932 р. на державне сортовипробування він передав міжсортовий гібрид Первенець, а пізніше (1933 – 1938) – міжлінійні гібриди Дніпровський 1, Прогрес, Степняк. На жаль, у 40-х роках ХХ ст. роботи з гетерозису і впровадження гібридної кукурудзи у виробництво гальмувалися



через позицію Т.Д. Лисенка, який очолював ВАСГНІЛ. Нині явище гетерозису широко використовують для підвищення врожайності сільськогосподарських культур у всіх країнах світу.

Серед польових культур найбільше використовують гетерозисні гібриди кукурудзи. Це дає можливість одержувати урожай зерна понад 200 ц/га. Проте, на жаль, далеко не всі можливості гетерозисних гібридів кукурудзи використовуються виробництвом.

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

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

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

**Репродуктивний гетерозис** характеризується кращим розвитком репродуктивних органів, підвищеною фертильністю і вищою врожайністю плодів і насіння **Адаптивний гетерозис** виявляється в підвищеній життєздатності гібридів, їх кращій пристосованості і стійкості до несприятливих умов середовища.

За ступенем виявлення гетерозисної сили розрізняють *трансге-терозис*, коли гібриди перевищують не тільки батьківські форми, арайоновані сорти, і *цисгетерозис*, коли гібриди перевищують лише батьківські форми. Виробничий досвід показує, що використання кращих гетерозисних гібридів сільськогосподарських культур підвищує їх урожайність на 20 – 30, а в окремих випадках до 50 %.

## 10.2. Інцухт. Його використання в селекції на гетерозис

У перехреснозапильних рослин структурний і регуляторний механізми високої життєздатності створюються на рівні популяції. Перехресне запилення у цих рослин найкраще забезпечує утворення збалансованої гетерозиготності. Завдяки цьому в процесі еволюції (або добору в селекції) можуть закріплюватися вдалі гетерозиготні комбінації, які задовольняють вимоги виробництва до сорту.

Примусове запилення перехреснозапильної рослини власним пилом називають *інцухтом*, або *інбридингом*. Ще наприкінці XIX ст. було виявлено пригнічувальну дію самозапилення у кукурудзи. В 1905 р. Дж. Шелл та Е. Іст незалежно один від одного почали досліджувати примусове самозапилення у кукурудзи.

Під впливом класичних експериментів В. Іогансена про успадкування в популяціях і чистих лініях, Е. Іст у США в 1905 р. прагнув вивести чисті лінії для вивчення генетики урожайності. Примусовим самозапиленням кукурудзи він одержав кілька самозапиленних ліній сорту Лімінг зубовидна. Інцухт у кукурудзи зумовив погіршення якості рослин у всіх лініях. З першого до десятого покоління життєздатність, стійкість до хвороб, висота, продуктивність рослин різко знижувалися. В наступних поколіннях після десятого зниження продуктивності помітно уповільнювалося, а висота рослин далі не зменшувалася. Самозапилені лінії значно відрізнялися між собою за деякими ознаками. Проте у межах однієї лінії, особливо в старших поколіннях, усі рослини були одноманітними.

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

Інцухт-депресія особливо сильно виявляється в перших поколіннях після інцухту. Після *n*-інцухт-поколінь настає так званий інцухт-мінімум, тобто стан інбредного потомства, коли інцухт-депресія досягає свого найбільшого виявлення і подальшого

зниження життєздатності рослин при інцухтуванні не відбувається. Аналогічне пояснення інцухт-мінімуму стосується окремих ознак: розмірів рослин, їхніх органів, стійкості до хвороб, кількості зерен тощо. Кількість поколінь самозапилення для досягнення інцухт-мінімуму за різними полігенними ознаками може значно відрізнятись.

Сильне виявлення депресії в перших поколіннях Е. Іст пояснював переходом напівлетальних рецесивних генів у гомозиготний стан. Подальше зниження інцухт-депресії в наступних поколіннях зумовлене тим, що більшість рецесивних напівлетальних генів уже перейшла в гомозиготний стан. Отже, інбридинг сприяє підвищенню гомозиготності Головним для виробництва у відкритті Дж. Шелла та Е. Іста було не вивчення явища інцухту, а те, що схрещування інцухт-ліній дає високопродуктивне потомство (рис). Гібриди, виведені від схрещування низкопродуктивних інцухт-ліній, перевищують не тільки батьківські лінії, а й вихідні сорти.

У 1906 – 1909 рр. Дж. Шелл створив перші міжлінійні гібриди кукурудзи і запропонував використовувати їх як комерційні сорти для селекційної практики. Однак прості міжлінійні гібриди значного поширення не набули. Продуктивність самозапиєних ліній була майже втричі нижчою, ніж звичайних сортів. На ділянках гібридизації насіння збирали тільки з материнських ліній, тобто на половині площі. Все це зумовлювало дорожочінність гетерозисного насіння гібридів першого покоління, що стримувало його практичне використання у виробництві (рис.1.).

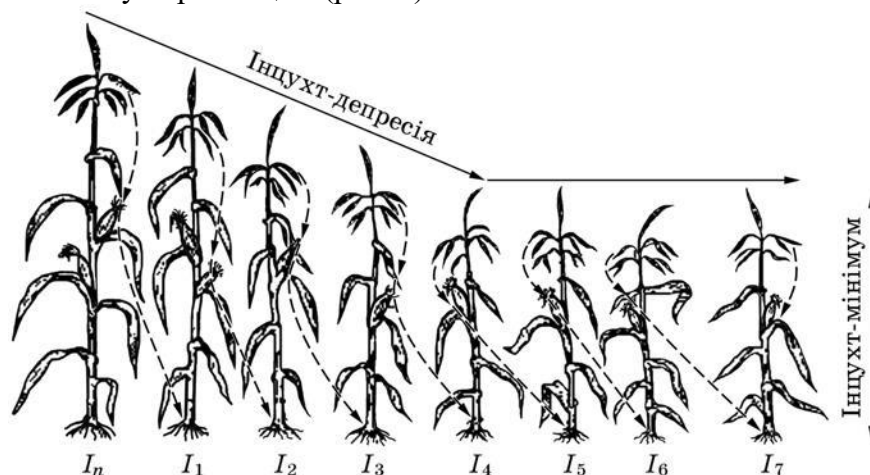


Рис.1. Схема одержання інцухт-ліній кукурудзи

У 1917 р. Д. Джонс запропонував створювати гетерозисне насіння подвійних міжлінійних гібридів, які сприяли підвищенню урожайності на 25 – 30 %, тому насіння виявилось значно дешевшим. Зниження вартості одержання гібридного насіння внаслідок створення подвійних міжлінійних гібридів, а надалі – використання явища цитоплазматичної чоловічої стерильності, дали змогу впровадити гібридну кукурудзу в сільськогосподарське виробництво.

Генетичні дослідження з інцухту, що проводилися, розкрили низку положень цього явища. Перелічимо основні положення, які мають важливе значення для практичної селекції на гетерозис:

- а) інцухт – важливий метод, який розкриває величезну різноманітність спадковості виду, сорту;
- б) інцухт у перших поколіннях зумовлює депресію і складне розщеплення, появу різноманітних за ознаками особин, які при подальшому самозапиленні стають константними і відрізняються між собою за спадковими ознаками;
- в) у кукурудзи примусовим самозапиленням протягом 6 – 7 поколінь можна вивести чисті лінії;
- г) чисті лінії протягом багатьох поколінь відносно стійко зберігають свої властивості, що важливо для практичної селекції.

Створення потрібних вихідних для гібридизації інцухт-ліній – складний і відповідальний етап роботи. Тому робота з інцухту має починатися з добору кращих сортів рослин.

У намічених для штучного самозапилення рослин за допомогою пергаментних (або целофанових) ізоляторів до цвітіння ізолюють чоловічі й жіночі суцвіття. Після дозрівання пилку волоть зрізують і вміщують під ізолятор на качані тієї самої рослини. Цю операцію виконують акуратно, щоб запобігти потраплянню пилку з іншої рослини.

Сформоване в результаті примусового самозапилення насіння з кожної рослини висівають наступного року окремо. Рослини, що вирости з цього насіння, знову піддають самозапиленню, повторюючи цю операцію впродовж кількох років. Часто самозапилення, проведене в 3 – 5 поколіннях, дає однорідні з а більшістю господарських ознак лінії.

У першому поколінні  $I_1$  (див. рис. 9.1) качани окремих номерів відрізняються за типом, хоча трапляються родини з досить однорідними качанами.

У другому поколінні  $I_2$  спостерігається посилена диференціація качанів і рослин за морфологічними ознаками. Крім того, виявляється різниця за стійкістю до ураження хворобами, довжиною вегетаційного періоду, життєздатністю, продуктивністю та іншими ознаками.

У 3 – 5 поколіннях збільшується кількість ліній, які відрізняються між собою за морфологічними ознаками і біологічними властивостями, проте однорідність потомства в межах лінії посилюється. Продовження подальшого самозапилення стає зайвим, хоча повної гомозиготності цих ліній ще не досягнуто. Виділені лінії розмножують на ізольованих ділянках при відкритому запиленні рослин у межах лінії.

Інбридинг повинен супроводжуватися жорсткою селекцією. Він дає можливість виявити приховані рецесивні гени. Чисті лінії піддаються штучному добору за цінними господарськими ознаками. Відбирають лінії з вирівняними корисними ознаками, чисті від небажаних ознак. Гомозиготність ліній дає змогу зберігати в них ці ознаки протягом поколінь.

**Методи створення самозапиленних ліній.** Створюючи самозапилені лінії, виходять з вимог до нових гібридів. Самозапилені лінії повинні мати високу насіннєву продуктивність, комбінаційну здатність, стійкість до вилягання, знижених температур, хвороб і шкідників та інші ознаки, визначені селекційною програмою.

У селекційній роботі, пов'язаній зі створенням нових ліній, застосовують такі методи: стандартний, гніздовий, кумулятивної селекції, педігрі, гаплоїдії, індукованого мутагенезу та ін.

**Стандартний метод.** Більшість наявних нині гібридів створено за участю ліній, які виведено стандартним методом. Цей метод найпоширеніший. Він полягає в регулярному (до  $I_4$  –  $I_6$ ) самозапиленні вихідного матеріалу і доборі рослин та качанів з бажаними ознаками. За перший рік проводять самозапилення кількох сотень кращих рослин, відібраних у колекції вільнозапилюваних сортів або гібридів, вибраковування качанів (при їх збиранні) з рослин, які мають з погляду селекціонера незадовільні ознаки.

На другий рік вирощують 25 – 30 рослин на ділянці з насіння з кожного самозапиленого качана. На кожній ділянці відбирають 5 – 8 кращих рослин і проводять їх самозапилення. Добирають і вибраковують рослини у межах потомства з кожного качана. На третій рік висівають насіння з 3 – 5 качанів, відібраних із кращих рослин з кожної ділянки. Повторюють самозапилення рослин з бажаними ознаками на кожній ділянці. Вибирають кращі ділянки. На кожній з них відбирають 3 – 5 кращих качанів.

Самозапилення і добір за цією схемою повторюють доти, доки потомство не стане вирівняним за морфологічними ознаками. Здебільшого цього досягають у трьох-чотирьох наступних генераціях (Б.П. Соколов та ін.).

Наведена схема виведення самозапиленних ліній стандартним методом може мати модифікації щодо номера покоління, з якого починається оцінювання ліній.

Попереднє оцінювання інцухт-поколінь на комбінаційну здатність іноді починають з 1 – 2-го або 4 – 5-го року самозапилення. Для цього насіння з рослин, відібраних для наступного самозапилення, розділяють на дві частини. Одну частину висівають для проведення добору рослин з бажаними ознаками і подальшого їх самозапилення, другу – для оцінювання цих ліній на комбінаційну здатність.

Попереднє оцінювання ранніх інцухт-поколінь на комбінаційну здатність дає можливість прискорити добір кращих ліній за цією ознакою. Остаточне оцінювання ліній проводять при їх повній гомозиготності.

**Гніздовий метод**, запропонований Д. Джонсом і В. Сінглетоном у 1934 р., полягає в тому, що вже на другий рік насіння з качанів, одержаних у результаті самозапилення, висівають по 3 – 4 штуки в одне гніздо. В гнізді самозапилюються тільки найкращі рослини. Метод особливо ефективний при випробуванні ліній уже з першого інцухт-покоління ( $I_1$ ). При цьому рослини  $I_1$  схрещують з іншими відповідними компонентами, які вирощують по сусідству в кожному гнізді. У цьому разі частину пилку інцухт потомства використовують для самозапилення власного качана, а частину – для запилення рослини-аналізатора. У наступному році гібрид (аналізатор  $\times$  інцухт-потомство) вивчають у попередньому випробуванні. Від кожної комбінації висівають по одному гнізду в 8 – 10-кратній повторності. Селекція самозапилених ліній продовжується і в наступних поколіннях з одночасним їх випробуванням до повної гомозиготності.

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

Метод кумулятивної селекції, деталізований у колишньому Інституті кукурудзи (Дніпропетровськ), складається з чотирьох етапів:

1. Самозапилення до 100 рослин у кращих потомствах із застосуванням стандартного методу.

2. Вивчення комбінаційної цінності. Для визначення загальної комбінаційної здатності (ЗКЗ) ліній як тестер використовують вільнозапилюваний сорт або складний гібрид, а специфічної комбінаційної здатності (СКЗ) – два-три простих гібриди або лінії. Попереднє випробування можна провести в третьому, а наступне – в п'ятому інцухт-поколінні.

3. Схрещування між відібраними потомствами з високою комбінаційною здатністю.

4. Другий цикл селекції самозапилених ліній. Вихідним матеріалом для самозапилення і добору в новому циклі є рослини поліпшеної гібридної популяції від кращих ліній, відібраних у попередньому циклі.

Кумулятивний добір тривалий, тому більшість селекціонерів замінює його іншими методами **Метод педігрі**, або **добір за родоводом**, подібний до кумулятивного добору. Цей метод виведення самозапилених ліній відрізняється від стандартного тільки спрямованим відбором вихідного матеріалу. При цьому вихідним матеріалом буде  $F_2$  гібрида між раніше відібраними лініями. В цього гібрида може бути створена лінія кращими ознаками (стійкість до вилягання, висока комбінаційна здатність тощо), ніж обидві попередні лінії.

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

Вихідним матеріалом для виявлення гаплоїдних рослин можуть бути сорти, гібриди різних типів, лінії. Найчастіше для цього рекомендується брати самозапилені лінії і міжлінійні гібриди. В середньому один гаплоїдний зародок утворюється на тисячу диплоїдних. Утворення гаплоїдів стимулюють дією деяких хімічних речовин, наприклад 0,5%-м розчином гідрозиду малеїнової кислоти.

Попередній добір гаплоїдних рослин проводять на початкових фазах росту за забарвленням зародкових корінчиків і листків молодих рослин. Остаточний добір здійснюють методом цитологічного контролю кількості хромосом.

Гаплоїди стерильні, але інколи у них може формуватися незначна кількість життєздатних статевих клітин. Примусове самозапилення гаплоїдних рослин дає можливість виявити утворення диплоїдних зародків і вивести нормальне диплоїдне потомство. Для подвоєння кількості хромосом гаплоїдів їх обробляють розчином колхіцину. Створені гомозиготні диплоїдні лінії можна з успіхом використовувати у виведенні міжлінійних гібридів. Методи створення гаплоїдів і наступного подвоєння кількості хромосом розроблено для багатьох культур.

**Метод індукованого мутагенезу** в поєднанні з інбридингом у створенні ліній набув широкого визнання. В Україні практичних результатів досягнуто в Інституті молекулярної біології і генетики НАНУ, на Черкаській державній дослідній станції (В.В. Моргун, І.П. Чучмій, В.С. Борейко та ін.). Тут створено колекцію мутантних ліній – понад 300 зразків, серед яких є доміантні, системні, підвидові і геномні мутації. Отримані мутантні лінії відрізняються від вихідних форм за однією або кількома цінними господарськими ознаками. Вихідним матеріалом для одержання мутантних ліній кукурудзи можуть бути сорти, існуючі самозапилені лінії, гібриди.

### **10.3. Визначення загальної і специфічної комбінаційної здатності ліній**

У селекції на гетерозис добір батьківських пар для схрещування має вирішальне значення. Максимального ефекту гетерозису досягають тільки при гібридизації спеціально підібраних сортів або ліній. Селекційне вивчення ліній починають з випробування їхніх біологічних властивостей, які забезпечували найвищий ефект гетерозису при схрещуванні, тобто виявлення їх комбінаційної здатності.

**Комбінаційну** здатність ліній не можна оцінити візуально, за допомогою приладів або хімічних реакцій. Для вивчення комбінаційної цінності ліній існує поки що єдиний шлях – схрещування з наступним оцінюванням гібридного потомства. Варіювання величини гетерозису у гібридів, створених від схрещування однієї і тієї самої батьківської лінії з різними іншими, привело до потреби розділити поняття комбінаційної здатності на дві категорії – загальну специфічну *Загальна комбінаційна здатність* ліній відображає середню величину ефекту гетерозису, що спостерігається при схрещуванні лінії, яка випробовується, з іншими. *Специфічна комбінаційна здатність* виражається величиною ефекту гетерозису в тому чи іншому конкретному схрещуванні.

Комбінаційну здатність ліній і сортів у селекції сільськогосподарських культур на гетерозис вивчають методами діалельних схрещувань, топкросу, полікросу (з модифікаціями залежно від біології культури) та вільного запилення

**Метод діалельних схрещувань** передбачає попарні схрещування кожної випробовуваної на комбінаційну здатність лінії або сорту між собою. Цей метод дає найповнішу інформацію про загальну і специфічну комбінаційну здатність селекційного матеріалу. Проте кількість можливих комбінацій у цьому аналізі зростає дуже швидко при збільшенні кількості ліній. При вивченні трьох ліній буде шість можливих комбінацій ( $A \times B$ ,  $A \times C$ ,  $B \times C$ ,  $B \times A$ ,  $C \times A$ ,  $C \times B$ ), а без реципрокних схрещувань – три комбінації. На початку роботи, пов'язаної із селекцією самозапиленних ліній, селекціонер працює зі значною їх кількістю. Наприклад, за наявності 100 ліній потрібно проаналізувати 9900 гібридних комбінацій і навіть при вилученні реципрокних схрещувань – 4950 комбінацій. Можливу кількість діалельних реципрокних схрещувань розраховують за формулою

$$F_1 = n(n - 1), \text{ а при виключенні реципрокних схрещувань}$$

$F_1 = n(n_2 - 1)$ , де  $F_1$  – кількість створюваних гібридів;  $n$  – кількість форм, що вивчаються.

За наявності у селекціонера великої кількості ліній або сортів для вивчення обсяг роботи буде надто великий. Тому діалельні схрещування доцільно проводити на більш

пізньому етапі селекції з невеликою кількістю ліній для визначення їх специфічної комбінаційної здатності.

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

**Метод топкросу** полягає в оцінюванні загальної комбінаційної здатності ліній, у схрещуванні всіх оцінюваних ліній з однією формою, яку називають *аналізатором*, або *тестером*.

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

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

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

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

Метод полікросу є ефективним способом селекції на гетерозис у тих видів перехреснозапильних культур, у яких важко щороку виводити гібридне насіння  $F_1$  для виробничих посівів (буряки, жито, гречка, люцерна тощо). Найчастіше кращі лінії, виділені методом полікросу, використовують для створення синтетичних гібридів (складних синтетичних популяцій).

#### **10.4. Типи гібридів кукурудзи**

Залежно від компонентів схрещування розрізняють такі типи гібридів: міжсортіві, сортолінійні (або лінійносортіві), міжлінійні, синтетичні популяції (табл. 1).

**Міжсортіві гібриди** створюють схрещуванням двох сортів, наприклад гетерозисний гібрид кукурудзи Буковинський 1 (Воронезька 76 × Зубовидна 3135). Підвищення урожайності простих гібридів порівняно зі звичайними сортами незначне (5 – 10 %), і тільки деякі гібриди перевищували за врожайністю кращі батьківські форми на 15 %. У кукурудзи міжсортіві гібриди втратили виробниче значення і до 1970 р. були витіснені іншими типами гібридів.

## Типи гібридів залежно від компонентів, що беруть участь у їх створенні

Таблиця

Типи гібридів	Компонентний склад
Міжсортіві: Сортолінійні:	Сорт × сорт
сорт × лінія	Сорт × $A_1$
сорт × простий гібрид сорт × трилінійний гібрид	Сорт × $(A \times B)$ Сорт × $[(A \times B) \times B]$
сорт × подвійний міжлінійний гібрид простий гібрид × сорт (лінійносортовий)	Сорт × $[(A \times B) \times (B \times \Gamma)] (A \times B) \times$ сорт
Міжлінійні:	$A \times B$
простий міжлінійний модифікований простий гібрид сестринських ліній	$(A \times A) \times B$ $(A \times A_1) \times (B \times B_1)$
трилінійний	$(A \times B) \times B$
модифікований трилінійний	$(A \times B) \times (B \times B_1)$
подвійний міжлінійний (чотирилінійний)	$(A \times B) \times (B \times \Gamma)$
подвійний міжлінійний бекросовий подвійний міжлінійний з одним бекросом	$[A \times B) \times A] \times [(B \times \Gamma) \times B] (A \times B) \times$ $[(B \times \Gamma) \times B]$
Багатолінійні:	$[(A \times B) \times B] \times (\Gamma \times D)$
п'ятилінійний	$[(A \times B) \times B] \times [(\Gamma \times D) \times E]$
шестилінійний	$[(A \times B) \times (B \times \Gamma)] \times [(D \times E) \times \text{Ж}]$
семилінійний	$[(A \times B) \times (B \times \Gamma)] \times [(D \times E) \times (\text{Ж} \times$
восьмилінійний	$3)]$
Синтетики (гібридні популяції)	Суміш багатьох перезапилених ліній між собою

**Сортолінійні гібриди** у 1960 – 1970 рр. в Україні були найпоширенішим типом. Їх створювали схрещуванням сорту з лінією або сорту з простим міжлінійним гібридом, наприклад Буковинський ЗТВ (Глорія Янецького Т Ч Лінія ВІР 44ТВ) або Колективний 244МВ [Піонер 3978М (Лінія П346 Ч лінія П502) Ч сорт Шіндельмайзер МВ]. За врожайністю сортолінійні гібриди на 15 – 25 % перевищують сорти. Нині сортолінійний гібрид практично втратив значення як комерційна форма. В Україні з 258 занесених до Реєстру сортів на 2002 р. гібридів кукурудзи тільки один був сортолінійним.

**Міжлінійні гібриди** створюють схрещуванням самоzapилених ліній між собою. Залежно від кількості схрещуваних ліній, що створюють гібрид, розрізняють такі їх типи: прості, трилінійні, подвійні й складні. **Прості гібриди** виводять схрещуванням двох самоzapилених ліній за схемою  $A \times B$ , наприклад Одеський 480МВ (лінія Одеська 329М Ч Одеська 386МВ), Кадр 397 (лінія С751 Ч лінія ДК417), Кадр 427МВ (лінія ДК2/17-3 Ч ДК473МВ). Прості міжлінійні гібриди характеризуються високою однорідністю і вирівняністю як рослин, так і качанів. Перевагою цього типу гібридів є також простота насінництва. Перші прості міжлінійні гібриди кукурудзи у нашій країні на Дніпропетровській селекційно-дослідній станції інституту кукурудзи створив Б.П. Соколов у 1933 – 1939 рр. Це були гібриди Дніпровський 1 (Г28 Ч С84), Прогрес (Г22 Ч

С84), Степняк (Б907 Ч Г380), які давали високий урожай порівняно з кращими сортами і міжсортowymi гібридами. Серед міжлінійних гібридів найурожайнішими є прості гібриди, але через низьку продуктивність батьківських ліній, тобто дороге насіння, через знижену екологічну пластичність їх не вирощували в нашій країні до 1972 р. Проте у деяких країнах (США, Канаді, Франції, Угорщині та ін.) уже на початку 60-х років ХХ ст. широко використовували у виробництві. Для підвищення продуктивності батьківських форм товарних простих гібридів особливої уваги заслуговує метод сестринських ліній за схемою  $(A \text{ Ч } A1) \text{ Ч } (B \text{ Ч } B1)$ . Продуктом такого подвійного схрещування за участю сестринських ліній буде так званий простий **модифікований гібрид**.

Сестринська лінія  $A1$  (або  $B1$ ) має таку саму комбінаційну здатність, як і лінія  $A$  (або  $B$ ). У такому подвійному схрещуванні  $(A \text{ Ч } A1) \text{ Ч } (B \text{ Ч } B1)$  підвищується продуктивність батьківських форм, що сприяє зниженню собівартості їх насіння при промислового вирощуванні простих гібридів. Це пояснюється тим, що врожайність батьківських форм  $A \text{ Ч } A1$  і  $B \text{ Ч } B1$ , виведених від схрещування сестринських ліній, вища, ніж самих  $A$  і  $B$ . Якщо сестринських ліній немає, їх створюють штучно, користуючись при цьому методами бекросу і добору. За таким самим принципом виводять модифіковані гібриди й інших типів.

У результаті інтенсивної селекційної роботи, пов'язаної зі створенням інцухт-ліній з високою врожайністю і комбінаційною здатністю, створено низку високоврожайних простих гібридів. На 2002 р. в Україні до Реєстру сортів було занесено 81 простий гібрид кукурудзи. У майбутньому значення простих міжлінійних гібридів підвищуватиметься.

**Трилінійні гібриди** є продуктом від схрещування простого гібрида з лінією, тобто у його створенні беруть участь три лінії за схемою  $(A \text{ Ч } B \text{ Ч } C)$ . Ці гібриди виводять за два етапи: в перший рік виводять простий гібрид, а наступного року його схрещують з лінією. Наприклад, Титан 220СВ [Росава С (250С Ч 2403С) Ч 389СВ], Харківський 315МВ (простий гібрид Харківський 40М Ч лінія Т22МВ). Вирівняність рослин і качанів у трилінійних гібридів дещо менша, ніж у простих гібридів, проте їх урожайність висока і наближається до урожайності простих гібридів. Трилінійні гібриди поширені у виробництві. В Реєстрі сортів рослин їх налічується близько 118.

**Подвійні міжлінійні гібриди** виводять схрещуванням двох простих гібридів, кожен з яких, у свою чергу, є продуктом схрещування двох ліній за схемою  $(A \text{ Ч } B) \text{ Ч } (C \text{ Ч } D)$ , наприклад, подвійний міжлінійний гібрид Харківський 295МВ [простий гібрид Харківський 23МС Ч простий гібрид Харківський 40МВ]. Цей тип гібридів має відносно невисоку собівартість насіння, а за урожайністю перевищує звичайні сорти на 25 – 35 %. Він був найпоширеніший у виробництві в середині 70-х років ХХ ст., однак останнім часом витісняється іншими типами гібридів. На 2002 р. У Реєстрі сортів налічується 50 подвійних міжлінійних гібридів. **Складні п'ятилінійні**  $[(A \text{ Ч } B) \text{ Ч } C] \text{ Ч } (D \text{ Ч } E)$ , **шестилінійні**  $[(A \text{ Ч } B) \text{ Ч } C] \text{ Ч } [(D \text{ Ч } E) \text{ Ч } F]$ , **семилінійні**, **восьмилінійні** гібриди створюють схрещуванням трилінійних гібридів з простими або між собою. У таких гібридів батьківські форми характеризуються високою продуктивністю й адаптивністю, що знижує собівартість не тільки товарного насіння, а й батьківських форм. Тепер у виробництві використовують п'ятилінійний гібрид Кулон МВ, Лебідь МВ (трилінійний гібрид Грань М Ч простий гібрид Гребінь МВ) і шестилінійні гібриди ВГІ 9МВ та Одеський 80МВ, створені у Селекційно-генетичному інституті. Всього в Реєстрі сортів налічується 7 багатолінійних гібридів.

**Синтетичні популяції** створюють Perezapiлeннeм великої кількості кращих за комбінаційною здатністю ліній з наступним добором. У таких популяціях упродовж кількох років підтримується гетерозис внаслідок перекомбінування генів у розщеплюваного потомства в наступних поколіннях. Такі популяції перевищують за врожайністю звичайні сорти, хоча поступаються міжлінійним гібридам. У виробництві з 1982 р. використовують синтетичну популяцію Наддніпрянську 50, створену з 13 ліній.

### 10.5. Методи виробництва гетерозисного насіння



Успішне використання гетерозисних гібридів сільськогосподарських рослин залежить від таких чинників: економічно значимого рівня гетерозису; високого ступеня перехресного запилення, що робить виробництво гібридного насіння конкурентоспроможним; надійної системи створення жіночої форми для гібридизації. Крім зазначених чинників слід додати біологічні властивості культури і спосіб її розмноження. Виробництво високоврожайного гетерозисного насіння  $F_1$  у достатній кількості для товарного висівання пов'язане із забезпеченням контрольованого запилення материнських рослин пилком чоловічих на ділянках гібридизації. Цього можна домогтися тільки спеціальними способами кастрації або використанням деяких генетичних властивостей культур: цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС), ядерної (ЯЧС) або генної чоловічої стерильності (ГЧС), біологічної самонесумісності та ін.

**Виробництво гібридного насіння із застосуванням ручної кастрації.** При вирощуванні гібридного насіння для виробничого висівання батьківські форми, які забезпечують при схрещуванні ефект гетерозису, висівають рядами, чергуючи материнські й чоловічі форми. Гетерозисне насіння  $F_1$  збирають тільки з материнської форми. Для забезпечення запилення материнських форм пилком чоловічих рослин на материнських потрібно видалити з квіток пиляки або чоловічі квітки, або їх суцвіття. У рослин з дрібними двостатевими квітками, особливо самозапильних, виконати цю операцію в такому масштабі, щоб мати промислове насіння, практично неможливо.

На перших етапах практичного використання гетерозисного насіння, наприклад кукурудзи, чоловічі суцвіття на материнських рослинах видаляли вручну. Цю операцію в США раніше виконувало до 125 тис. чол.

У колишньому СРСР витрачали щороку 2,5 - 3,0 млн. робочих днів на ручну кастрацію материнських форм на ділянках гібридизації кукурудзи. Тому потреба в розробленні способів виведення гібридного насіння сільськогосподарських рослин без ручної кастрації постала перед генетиками і селекціонерами як важливе економічне завдання. Можливість підвищити врожайність на 15 %, а деяких культур навіть до 70 % за рахунок ефекту гетерозису зумовила напрями пошуку фізичних і хімічних методів кастрації. Можливість кастрації рослин за допомогою **фізичних чинників** широко вивчалася у культур з численними дрібними квітками (просо, сорго, рис тощо). Найчастіше для цього застосовували високі температури (45 – 52 °С з експозицією 4 – 8 хв.). Практичний інтерес викликає пошук хімічних препаратів, здатних спричиняти чоловічу стерильність рослин. Використання **хімічних** гаметоцидів для кастрації рослин ґрунтується на підвищеній чутливості пилкових зерен до дії хімічних і фізіологічно активних речовин порівняно з яйцеклітинами на ранніх етапах формування.

Речовини, здатні вибірково стерилізувати пиляки без порушення нормального функціонування інших органів рослин, можна використовувати для кастрації материнських форм при створенні гібридного насіння. Материнські й чоловічі форми висівають рядами. Оброблені хімічними препаратами материнські рослини запилюються пилком чоловічих форм, унаслідок чого утворюється гетерозисне насіння з материнської форми. Основні труднощі, пов'язані з використанням хімічних гаметоцидів, полягають у створенні хімічних препаратів, які зумовлюють потрібну стерильність без негативної дії на інші частини рослини і безпечні у використанні для людини та навколишнього природного середовища.

У багатьох країнах ведуться пошуки чоловічих гаметоцидів для створення стерильних жіночих форм гетерозисної пшениці, ячменюта інших культур. Випробувано багато хімічних препаратів, проте жоден із них не дістав широкого застосування у виробництві гібридного насіння сільськогосподарських рослин. Нині як гаметоцид найбільше використовують етрел. Якісно новий етап у селекції на гетерозис у деяких культур з двостатевими квітками пов'язаний з відкриттям цитоплазматичної і ядерної (генної) чоловічої стерильності. Використання ЦЧС для виробництва гетерозисного

насіння унеможлиблює використання ручної праці, а чистота гібридного насіння наближається до 100 %.

**Використання ЦЧС у селекції на гетерозис.** У селекційно-насінницькій практиці ЦЧС використовують понад 50 років. У результаті цього в селекції деяких культур (кукурудза, сорго, соняшник, цукрові буряки тощо) досягнуто значних успіхів. Роботи в цьому напрямі інтенсивно продовжуються. ЦЧС у 1904 р. відкрив К. Корренс у чабру садового. Він установив, що стерильність пилку передавалася через материнські рослини. У 1921 р. У. Бетсон і Г. Гайднер виявили чоловічу стерильність у льону олійного. Д. Джонс у 1924 р. знайшов рослини цибулі із стерильним пилком і запропонував використовувати це явище для створення гібридного насіння. До цього часу ЦЧС виявлено у понад 100 видів культурних і диких рослин, які належать до різних родин, що вказує на загальнобіологічний характер цього явища. Причини, що зумовлюють стерильність рослин, можуть бути різними. Найповніше вивчена природа ЦЧС, яка виявляється при взаємодії стерильної цитоплазми (цит<sup>s</sup>) і рецесивних (*rfrf*) генів ядра (рис.2).

Стерильна цитоплазма (цит<sup>s</sup>) зумовлює стерильність пилку тільки за наявності в генотипі рослини рецесивних генів *rf* у гомозиготному стані цит<sup>s</sup> *rfrf*. Якщо ген – відновник фертильності – представлений хоча б одним доміантним алелем *Rf*, то рослини цит<sup>s</sup> *RfRf* і цит<sup>s</sup> *Rfrf* будуть фертильними. Фертильними також будуть рослини з рецесивними генами *rfrf*, але нормальною цитоплазмою цит<sup>n</sup> *rfrf*.

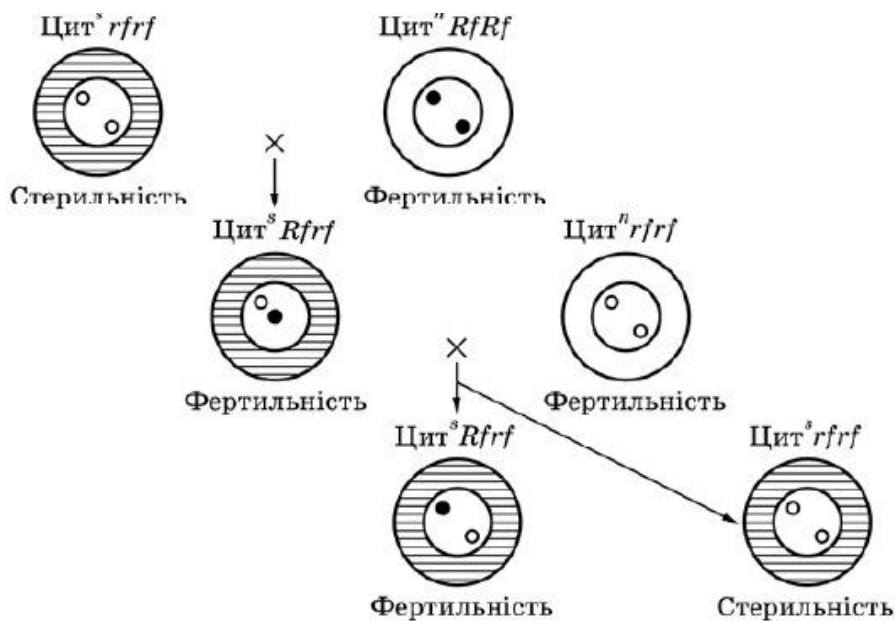


Рис. 2. Схема успадкування цитоплазматичної чоловічої стерильності

Відомий інший тип чоловічої стерильності, зумовлений дією рецесивних генів ядра у рослин з нормальною цитоплазмою, – *ядерний тип чоловічої стерильності*. Цей тип стерильності поки що широко не використовують у сільськогосподарській практиці вирощування гібридного насіння на його основі. Останнім часом у виробництві гетерозисного насіння деяких важливих сільськогосподарських рослин у багатьох країнах успішно використовують цитоплазматичну чоловічу стерильність. Джерела виникнення ЦЧС можуть бути різними. М.І. Хаджінов і Е.І. Вахрушева виокремлюють чотири типи її походження: інбридну, популяційну, мутаційну, прищеплювальну, або інфекційну (введення пластичних речовин життєдіяльності стерильних рослин методом прищеплювання). Стерильні рослини трапляються безпосередньо в сортах-популяціях, а

також внаслідок схрещувань рослин у межах виду і при віддаленій гібридизації (*Aegilops caudata* Ч *Triticum aestivum*).

Виведення стерильних рослин, відновлення фертильності розглянемо на прикладі кукурудзи як найбільш вивченої у цьому відношенні культури.

**ЦЧС у кукурудзи** виявив М.І. Хаджінов у 1929 р. в зразку кременистої кукурудзи з Азербайджану. В 1931 р. він запропонував використовувати це явище для створення гібридного насіння без обривання волотей. Проте тоді ця пропозиція не була широко впроваджена. У 1931 р. М. Родс виявив і описав ознаки чоловічої стерильності кукурудзи незалежно від М.І. Хаджінова.

Детальним вивченням і розкриттям явища ЦЧС кукурудзи в різні роки займалося багато вчених (М. Родс, Д. Роджерс і Д. Едвардсон, М.І. Хаджінов, Г.С. Галєєв, М.М. Соколов та ін.).

У результаті вивчення ЦЧС у форм різного сортового і географічного походження встановлено, що вони в одній і тій самій лінії можуть бути закріплювачами стерильності одного походження і відновниками фертильності для стерильних форм іншого. Отже, структурні зміни цитоплазми у цих форм різні, тому вони мають і різний тип стерильності. У 1945 р. Д. Джонс описав тип ЦЧС у рослин, виділених з техаського сорту кукурудзи. Цей тип стерильності названо техаським (Т). У результаті селекційної роботи на цей тип стерильності було переведено велику кількість ліній, які в усіх кукурудзосійних країнах широко використовують для створення гетерозисних гібридів.

США такий тип стерильності називають *S*-типом. У наступні роки було виявлено понад 100 джерел ЦЧС. Нині в кукурудзи вивчено і використовується чотири типи ЦЧС: *техаський* – Т, *молдавський* – М, *парагвайський* – С (у нашій країні прийнято позначення П), *болівійський* – Б. Комплементарні гени *Rf1 Rf2* є відновниками фертильності Т-типу, ген *Rf3* – М-типу, *Rf4, Rf5, Rf6* – П-типу, ген *Rfvar* – Б-типу ЦЧС. Останнім часом особливий інтерес викликає практичне використання парагвайського типу стерильності. Сильна епіфітотія гельмінтоспоріозу кукурудзи в 70-х роках ХХ ст. у США, зумовлена однорідністю посівів за цитоплазмою техаського типу, зосередила увагу селекціонерів на важливості цитоплазматичної генетичної різноманітності вирощуваних гібридів.

Селекціонер не може використати виявлену ним форму з ЦЧС безпосередньо для створення гетерозисних гібридів. Такий гібрид не задовольнятиме вимог виробництва. Ознаки ЦЧС слід передати материнським формам високоврожайних або перспективних гібридів, тобто створити стерильний аналог материнської форми. **Стерильні аналоги** материнських форм гібридів створюють методом повторних насичувальних схрещувань (бекросів).

Для переведення фертильної материнської форми гібрида (це може бути лінія, сорт або простий гібрид) на стерильну основу потрібно стерильну форму (назвемо її умовно *As*), знайдену селекціонером, запилити пилком тієї форми, яку потрібно перевести на стерильну основу. Наприклад, простий міжлінійний гібрид кукурудзи Дніпровський 758ТВ створено схрещуванням ліній ДС-103Т Ч А619ТВ. Материнською формою цього гібрида є лінія ДС-103. Щоб мати стерильний аналог цієї лінії, потрібно стерильну форму *As* запилувати пилком лінії ДС-103. Цей процес можна показати схематично:

Рік схрещування

Схема схрещування

1-й *As* x ДС-103

2-й (*As* x ДС-103)5 x ДС-103

3-й [(*As* x ДС-103) x ДС-103] x ДС-103

4-й [(*As* x ДС-103) x ДС-103] x ДС-103) x ДС-103

5-й |{[(*As* x ДС-103) x ДС-103] x ДС-103} ДС-103| x ДС-103

6-й ДС-103 x ДС-103 (розмноження)

Серед потомства від першого схрещування відбирають тільки стерильні рослини для подальшого їх запилення. Починаючи з другого бекросу, для подальшого запилення відбирають не тільки стерильні рослини, а й найближчі за фенотипом до запилювача. У результаті 5 – 6-кратного бекросу лінія ДС-103 має майже весь свій ядерний матеріал, а цитоплазму – з чинниками чоловічої стерильності. Залежно від типу стерильності до назви виведеного стерильного аналога додають літеру, яка позначає тип стерильності. Наприклад, лінія ДС-103Т стерильна за техаським типом, лінія ВІР-44М – за молдавським. Рослини з ознаками ЦЧС відрізняються від фертильних тим, що не цвітуть зовсім або їх цвітіння є ненормальним (рис. 3). У таких рослин квітки мають дегенеровані пиляки, а пилок у пиляках – недорозвинений. Чоловічі суцвіття рослин Т- і М типу стерильності відрізняються морфологічно. У стерильних волотей Т-типу пиляки сильно деформовані і не виходять назовні з квіткових лусок.

У стерильних волотей М типу пиляки іноді виходять з квіткових лусок, але ці пиляки недорозвинені і не розкриваються. Залежно від погодних умов інколи такі пиляки можуть частково розкриватися і давати життєздатний пилок. Тому при вирощуванні гібридного насіння на ділянках гібридизації слід проводити обстеження на повноту стерильності.



Рис. 3. Квітучі волоті кукурудзи:  
а – фертильної; б – стерильної

На ділянках гібридизації стерильна материнська форма вільно запилюється пилом чоловічої форми і гетерозисне насіння для товарних посівів збирають з материнської форми. На материнській формі не потрібно обривати волоті. Це насіння, висіяне на товарних посівах, проросте, дасть нормально розвинені рослини, проте у качанах цих рослин не утвориться насіння, оскільки вони стерильні і запилення не відбулося. Якщо материнська форма у гібрида стерильна, а батьківська не відновлює фертильності, то такий гібрид вирощують за схемою *змішування* (рис. 4).

Обривають волоті (ручна кастрація) тільки на фертильних материнських рослинах, що зменшує витрати на 50 %. Щоб виростити гібридне насіння без затрат ручної праці на кастрацію, потрібно ділянки гібридизації закладати за схемою *відновлення* (рис. 5). Це можливо тоді, коли батьківська форма гібрида здатна відновлювати фертильність у потомства від стерильної форми. Якщо батьківська форма такої властивості не має, то її слід їй надати.

Створенню аналогів відновників фертильності в програмі селекції з використанням ЦЧС належить центральне місце. Це пояснюється тим, що серед самозапилених ліній, які використовують селекціонери в практичній роботі, такі, що відновлюють фертильність, трапляються рідко, до 10 % з колекції ВІР (В.О. Гонтаровський). Д. Едвардсон і М.І. Хаджінов у багатьох сортів кукурудзи з Центральної і Південної Америки виявили

здатність відновлювати фертильність у форм з Т-типом стерильності. Таку здатність у деяких рослин виявили також А.Ю. Коварський і Т.С. Чалик. Залежно від того, в схрещуваннях з яким типом ЦЧС лінії або сорти відновлюють чоловічу фертильність, розрізняють відновники Т-типу, М-типу, П-типу і універсальні – відновники двох або більше типів.

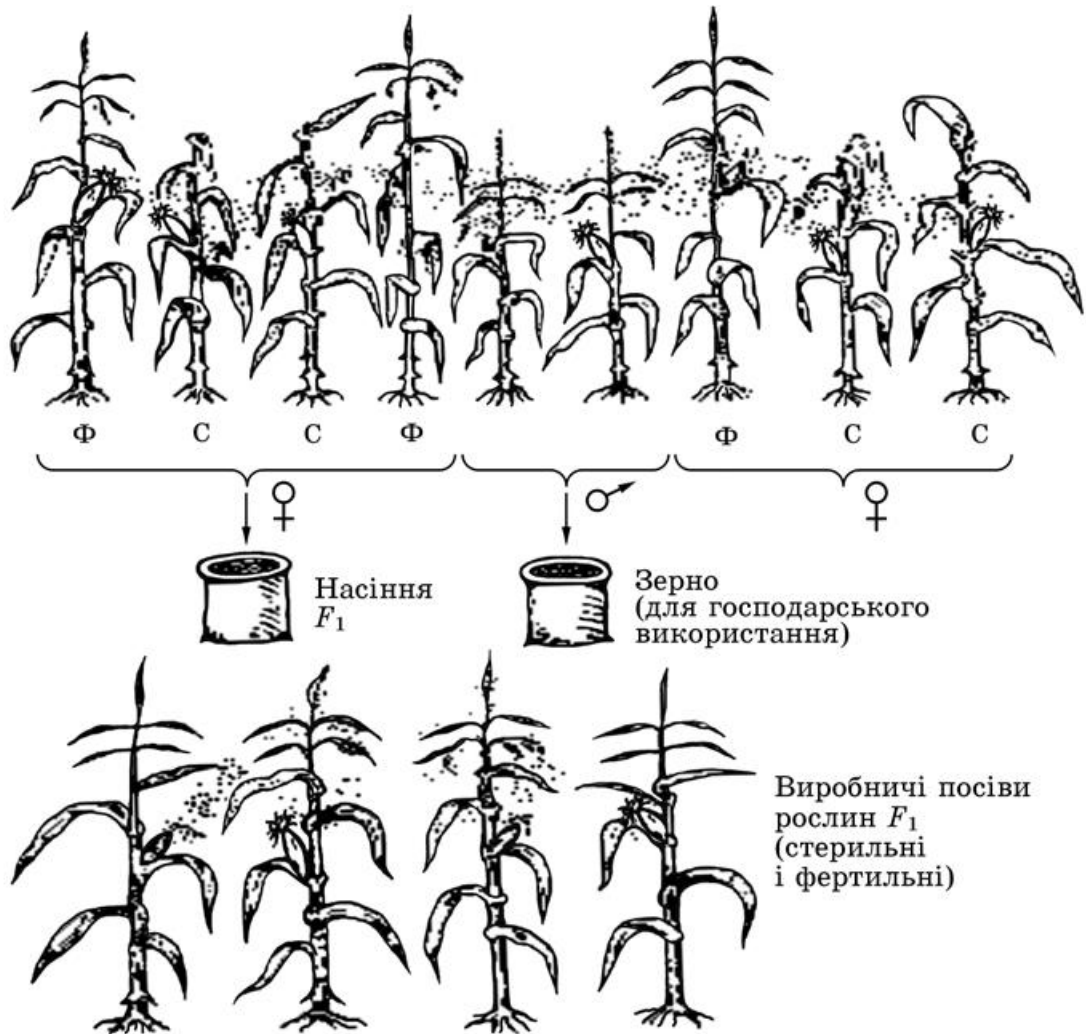


Рис. 4. Одержання гетерозисного насіння  $F_1$  за схемою змішування:  
С і Ф – материнська форма відповідно стерильна і фертильна

Відновники фертильності, що існують у природі, не можна використати безпосередньо для виробництва гетерозисного насіння. Здатність відновлювати фертильність селекціонери надають батьківським формам гетерозисних гібридів, тобто створюють аналоги відновників фертильності. Застосовують кілька методів їх створення: на фертильній основі, на стерильній основі, комбінований метод.

**Створення відновників на фертильній основі** ґрунтується на методі насичувальних схрещувань (бекросу). Знайдений відновник фертильності (назвемо його *Вф*) запилюють пилом потрібної селекціонеру лінії або сорту (назвемо її *А*) за такою схемою:

Рік схрещування      Схема насичувального схрещування

1-й  $Вф \times A$

2-й  $(Вф \times A) \times A$

3-й  $[(Вф \times A) \times A] \times A$

4-й  $[(Вф \times A) \times A] \times A \times A$

5-й [(Вф x A) x A] x A] x A

6-й ВААААА – розмноження аналога

Насичувальні схрещування проводяться доти, доки не буде досягнуто потрібної морфологічної подібності між продуктом насичувальних схрещувань і оригінальною лінією А. Здебільшого цього досягають в 5 – 6-му поколінні. Одночасно з другого бекросу кожену рослину перевіряють на відновлювальну здатність, запилюючи її пилом стерильну форму, для якої створюється відновник. Для подальшого насичування використовують рослини, які забезпечують в аналізуючому схрещуванні найбільший вихід фертильних рослин. Потреба ведення одночасно з насичувальними схрещуваннями схрещувань з перевірки відновлювальної здатності ускладнює цей метод.

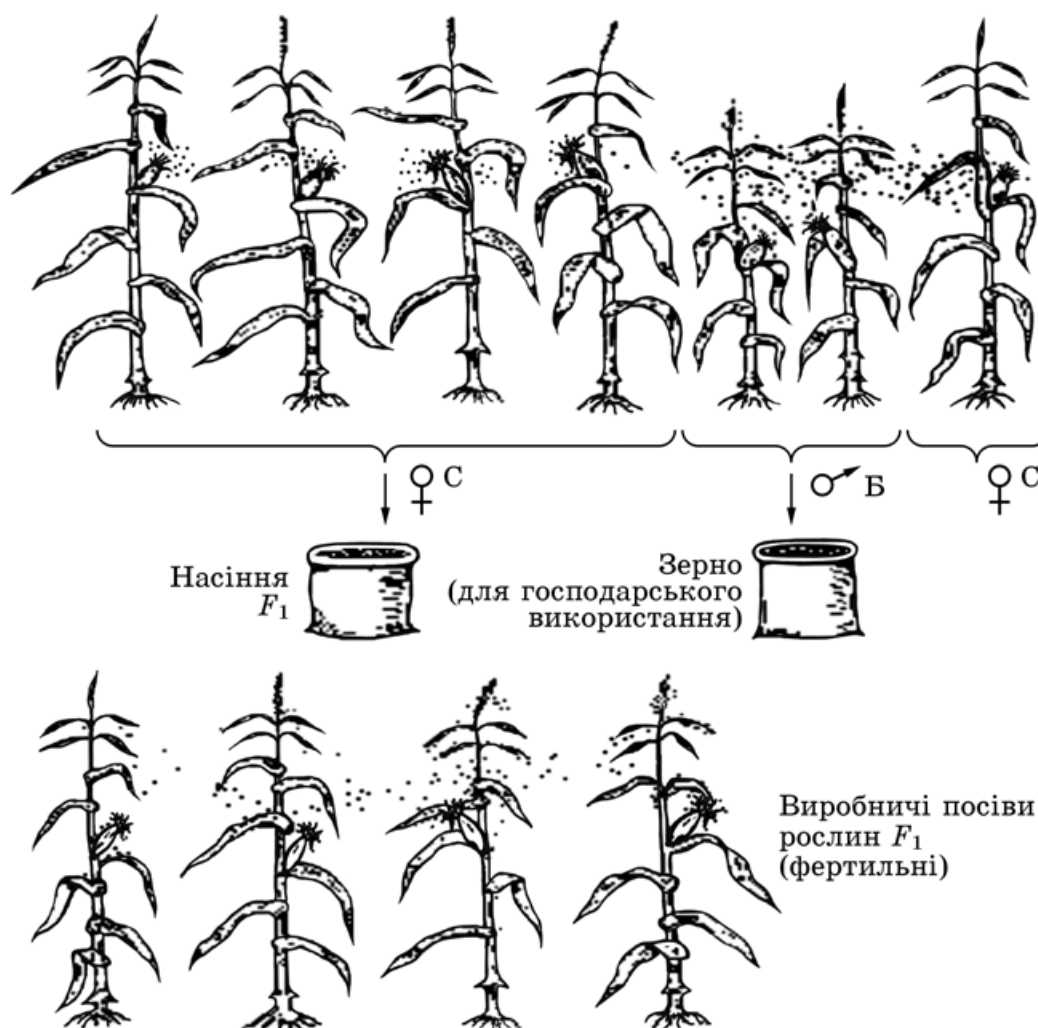


Рис. 5. Одержання гетерозисного насіння  $F_1$  за схемою відновлення фертильності: С – материнська форма стерильна; Б – чоловіча форма відновлює фертильність потомства

**Створення відновників на стерильній основі.** Цей метод, запропонований М.І. Хаджіновим, ґрунтується, як і попередній, на насичувальних схрещуваннях, але здійснюють їх на стерильній цитоплазмі, тобто немає потреби в аналізуючих схрещуваннях на відновлювальну здатність.

Роботу за цим методом починають із схрещування стерильної форми С з відновником стерильності Вф. Далі фертильні рослини, одержані від схрещування С Ч Вф, запилюють упродовж 5 – 6-го років пилом лінії (або сорту) А, якій потрібно надати здатність відновлювати фертильність за такою схемою:

Рік схрещування	Схема схрещування
1-й	$C \times B\phi$
2-й	$(C \times B) \times A$
3-й	$[\{C \times B\} \times A] \times A$
4-й	$\{\{C \times B\} \times A\} \times A$
5-й	$[\{[\{C \times B\} \times A] \times A\} \times A] \times A$
6-й	$(C \times B) \times A^4$ – самозапилення, добір, розмноження аналога відновника фертильності
7-й	$(C \times B) \times A^4$

Установлено, що відновлювальна здатність аналогів фертильності, створених на основі «стерильної» цитоплазми, може знижуватися і часто вони самі стають стерильними.

**Комбінований метод створення аналогів – відновників фертильності** розроблено у Краснодарському НДІСГ і на Кубанській дослідній станції ВІР (Г.С. Галєєв). За цим методом першу частину роботи, пов'язаної зі створенням відновників фертильності, проводять до 5 – 6-го бекросу за останньою схемою. Створений аналог – відновник фертильності на стерильній цитоплазмі переводять на нормальну цитоплазму. Для цього вихідну лінію  $A$  використовують як материнську форму, а чоловічою формою буде відновник фертильності із стерильною цитоплазмою  $(C \times B) \times A^5$ , виведений за останньою схемою. У результаті такого схрещування здатність відновлювати фертильність передається вихідній лінії  $A$ , яка має нормальну цитоплазму:

$A \times [(C \times B) \times A^5]$

цитп *rfrf*    цитп *Rfrf*

Створена форма за зовнішніми ознаками подібна до вихідної лінії  $A$ , але набуває відновлювальної здатності (на 25 %), включаючи половину рослин з генотипом цитп *rfrf* і половину з генотипом –цитп *Rfrf*. Підвищити відновлювальну здатність аналога до 100 % можна дворазовим самозапиленням (В.О. Гонтаровський). До назви батьківської форми (відновника фертильності) додають назву типу стерильності, в якій він відновлює фертильність: ТВ – відновник у Т-типу стерильності; МВ – відновник у М-типу стерильності; ПВ – відновник у П-типу стерильності. Використання материнських форм з ЦЧС, а чоловічих, здатних відновлювати фертильність, дає змогу вирощувати гетерозисне насіння за схемою відновлення, тобто без затрат ручної праці на кастрацію материнських форм.

#### **Використання явища несумісності в селекції на гетерозис**

розкриває можливості створення гібридного насіння без кастрації материнських форм у гібридів. *Несумісність* – це явище, коли рослини не зав'язують насіння при самозапиленні (самонесумісність), а також при перехресному запиленні (перехресна несумісність) певними рослинами того самого виду. При цьому чоловічі й жіночі гамети таких рослин функціонують нормально і здатні давати потомство при схрещуванні з іншими рослинами. Явище несумісності поширене в рослинному світі. Цим створюються умови для перехресного запилення й підтримання гетерозиготності у перехреснозапильних культур. Несумісність у більшості видів контролюється геном  $S$  і його численними алелями  $S_1, S_2, S_3, \dots, S_n$ . Наприклад, рослини з генами  $S_1, S_2$  не запилюються своїм пилком, а також пилком інших рослин, який має алель ний ген  $S_1$  або  $S_2$ , проте вони можуть запліднюватися гаметами, що несуть інші алелі серії  $S$  (рис.6).

А. Лундквіст установив, що у жита несумісність контролюється комплементарною взаємодією генів  $S$  і  $Z$ . Кожен із цих генів поданий серією алелів. Виявлено шість типів несумісності у майже 80 родин покритонасінних рослин. Для виробництва гібридного насіння на основі генетичних систем несумісності потрібно мати самозапилені лінії, гомозиготні за різними  $S$  і  $Z$  алелями несумісності. Такі лінії виділяють примусовим самозапиленням, яке супроводжуватиметься інбредною депресією, але з третього

покоління інбридингу можна виділити рецесивні рослини з цінними господарськими ознаками і гомозиготні за  $S$  або  $Z$  алелями.

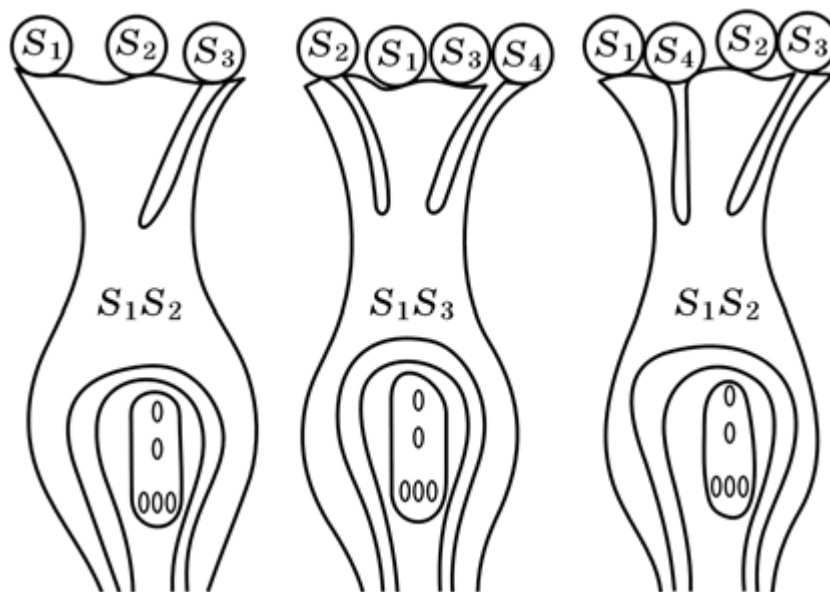


Рис. 6. Явище несумісності у квіткових рослин

Висіваючи такі лінії по чергово рядами, можна отримувати гібридне насіння. Проте у практиці використання несумісності для виробництва гібридного насіння виявилися певні труднощі. Вони пов'язані переважно з невивченістю генетики самонесумісності у цукрових буряків, соняшнику, люцерни та інших культур. Це також труднощі розмноження ліній з високою самонесумісністю. Для рослин, які легко розмножувати вегетативно, Р. Раймон Філіпп і Інґленд описують методи клонового розмноження материнських ліній з високою самонесумісністю і комбінаційною здатністю. Використання явища несумісності у виробництві гетерозисного насіння потребує подальшого вивчення генетики цього явища і вдосконалення методів його використання.

#### **Використання явища гетерозису на основі полікросів.**

Особливий інтерес у селекції на гетерозис становить створення складних гетерозисних гібридів, які є збалансованими синтетичними популяціями. Синтетичні сорти формуються на основі вільного перезапилення ліній, клонів, біотипів, популяцій, відібраних за комбінаційною здатністю методом полікросу. Термін «*полікрос*» застосовують для визначення потомства перехреснозапильних рослин, вирощеного з насіння сорту (лінії, клону) і створеного в результаті вільного перезапилення іншими сортами при сумісному вирощуванні їх в одному розсаднику (М.В. Турбін). Метод полікросу є початковим етапом у селекції генетично збалансованих генетичних популяцій рослин. Суть його полягає в сумісному вирощуванні рослин у розсаднику, де вони вільно перезапильються, і в наступному випробуванні цих потомств. Останніми роками в селекції жита поширюється метод створення синтетичних сортів на основі полікросу в різних модифікаціях. Виділені родини з високою загальною комбінаційною здатністю (ЗКЗ) за методом полікросу в жита і об'єднані в популяцію виявляють ефект популяційного гетерозису за врожаєм зерна 6,5 – 33,4 % (А.О. Гончаренко).

У ФРН розроблено метод створення синтетичних сортів жита на основі *полікрос-тесту*. При використанні цього методу компонентами для створення синтетиків беруть не кращі родини з високою ЗКЗ, а їхні потомства із розсадника полікросу (використовуючи резерв насіння). Цим методом у популяції накопичуються позитивні генотипи, які виникають унаслідок нових генетичних рекомбінацій, що сприяє підвищенню рівня врожайності сорту-синтетика. На основі цього методу в ФРН створено високоврожайні



синтетичні сорти жита. Методом синтетичної селекції створено занесений до Реєстру сортів для двох зон України сорт жита Харківське 88.

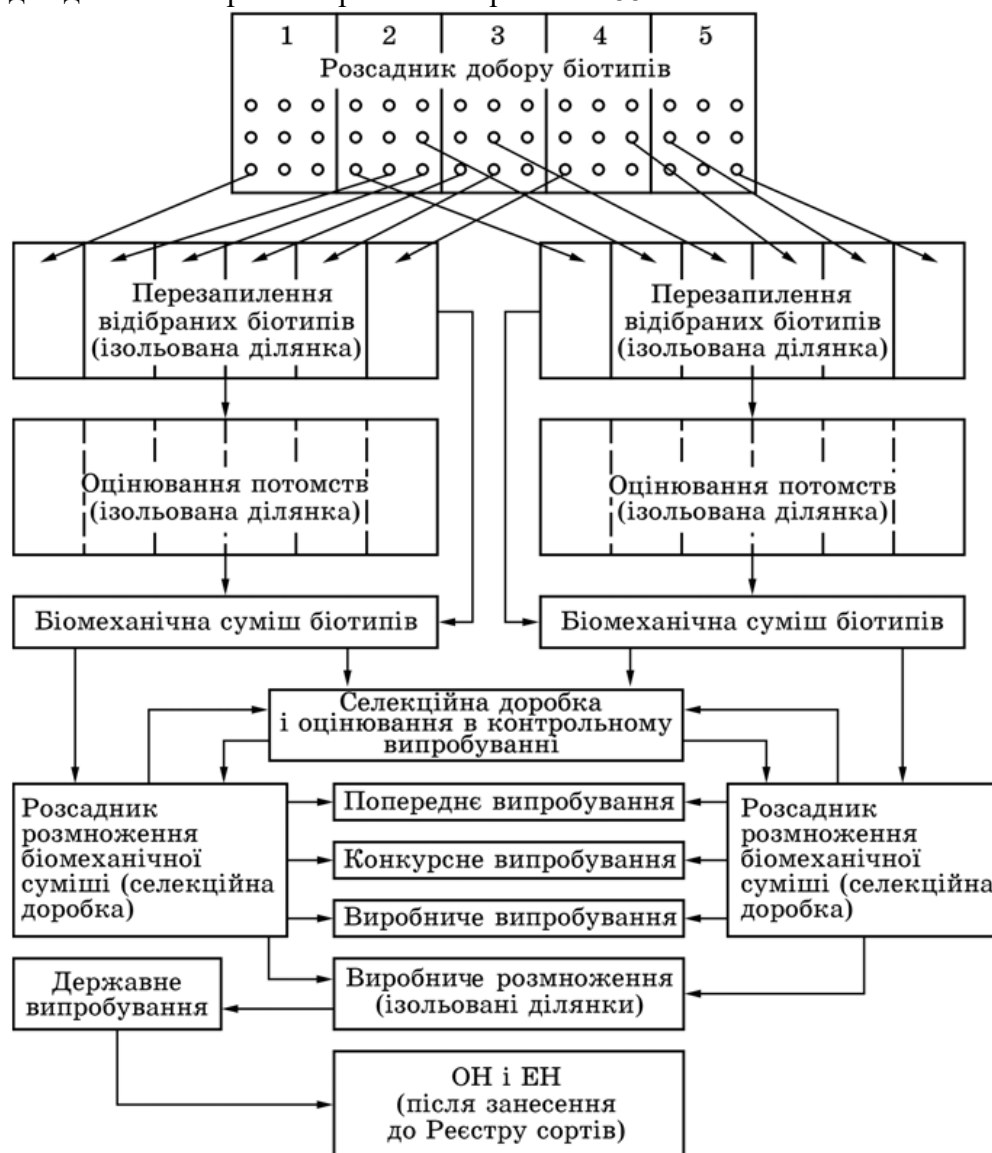


Рис. 7. Схема роботи за методом полікросів

Метод полікросу останніми роками застосовують також у селекції цукрових буряків. Селекціонери різних країн уживають цей метод у різних модифікаціях. Особливо широко використовують метод полікросу в селекції багаторічних трав при створенні складно гібридних популяцій. Аналіз величини гетерозису показав високу ефективність його використання для створення складногібридних популяцій при внесенні в розсадник полікросу груп біотипів для вільного перехресного запилення. Добір вихідних сортів або рослин, створення насіння від схрещування їх у всіх можливих комбінаціях і випробування комбінаційної здатності для добору компонентів синтетичного сорту – основна і найбільш трудомістка частина роботи з виведення сортів-синтетиків.

Вихідні рослини виділяють у розсаднику відбору при квадратно-гніздовому посіві з оцінюванням їх за цінними господарськими ознаками (продуктивністю, стійкістю до хвороб тощо).

Відібрані біотиби клонують або пересаджують цілими рослинами в розсадник вільного перезапилення при суворій ізоляції від загальних посівів. Половину насіння від кожної рослини висівають у розсадник оцінювання потомств перезапилених біотипів. Після їх оцінювання половину насіння, що залишилося від кращих за комбінаційною здатністю рослин, об'єднують у складногібридну популяцію. При створенні

складногібридних популяцій високий гетерозис за врожайністю відмічено у рожевої та білої конюшини, люцерни та деяких видів злакових багаторічних трав.

#### **10.6. Перспективи використання гетерозису в селекції основних польових культур**

**Пшениця.** Явище гетерозису у пшениці описав Фріман ще в 1919 р. Інтерес до нього посилювався після відкриття Х. Кіхарою в 1959 р. ЦЧС. З'явилися реальні передумови для практичного використання ефекту гетерозису у пшениці. Важливим чинником практичного використання гетерозисного насіння пшениці є насамперед величина гетерозису. В різні роки дослідники (Харрінгтон, 1944; Е.Т. Варениця, 1946; П.П. Лук'яненко, 1968 та ін.) спостерігали підвищення врожайності гетерозисних гібридів пшениці на 15 – 85 % порівняно з вихідними батьківськими формами. У 60-х роках ХХ ст. було розпочато роботи, пов'язані з гетерозисом пшениці як в Україні, так і в інших країнах. Методи виведення гетерозисних гібридів потребують створення материнської форми з чоловічою стерильністю, запилення її чоловічою формою і в результаті створення фертильного гібрида. У зв'язку з цим основні зусилля генетиків і селекціонерів було спрямовано на пошуки ефективних шляхів практичного використання гетерозису у пшениці. Головну увагу привертала можливість використання явища ЦЧС з ефективним відновленням фертильності як найперспективніший шлях. Деякі дослідники (Х. Кіхара, Х. Фукасава, У. Рос, М.І. Савченко, В.Д. Кобилянський, С.П. Лифенко та ін.) встановили, що джерелами ЦЧС можуть бути такі види: *T. timopheevii*, *T. timonovum*, *T. araraticum*, *T. monosocum*, *T. zhukovskyi*, *Aegilops* – *Ae. ovata*, *Ae. caudata*, *Ae. speltoides*, *Secale* – *S. cereale*.

Виявлено, що майже всі поширені у світі сорти пшениці є закріплювачами стерильності. Значно важче розв'язати проблему створення високоефективних відновників фертильності. Домінантні гени *Rf* (відновники фертильності) трапляються у незначній кількості сортів (Примепі, Пальмарес, Професор Маршал, Пшенично-пирійний гібрид 172 та ін.), видів пшениці (*T. timopheevii*, *T. timonovum*), деяких зразків видів (*T. spelta*, *T. polonicum*, *T. vavilovii*).

Проте досі не знайдено відновників, які б забезпечували повне відновлення фертильності. Це є стримувальним чинником успішного насінництва гібридів пшениці. Оригінальну методику виведення інбредних ліній і гібридів пшениці розробив Ю.П. Мірюта (1972). Згідно з його гіпотезою інбридинг, переводячи в гомозиготний стан відповідні генетичні системи, відкриває квітки пшениці, зумовлює вибірковість чужого пилку при заплідненні, однорідність за комбінаційною здатністю та стійкість до хвороб і несприятливих умов середовища. Цим методом можна одержати гібридне насіння з усіх рослин на ділянках гібридизації, де в прямому розумінні немає материнських і чоловічих форм. Однак практична перевірка цього методу озимої пшениці і ячменю показала, що створення вихідних ліній – процес досить складний і методично ще недосконалий для практичного використання. В Австралії і США в середині 70-х років ХХ ст. було передано у виробництво перші гібриди пшениці, проте досі вони не поширені.

Наприкінці 70-х років ХХ ст. роботи, пов'язані зі створенням гетерозисних гібридів пшениці, в нашій країні практично припинилися. Нині вчені працюють над створенням багатолінійних сортів (гетерозисних популяцій). У самозапилюючих зернових культур ячменю, вівса, проса принадлива перспектива виробництва високоврожайного гетерозисного насіння ще не знайшла практичного використання. Отже, для зазначених культур можна виокремити основні труднощі: пошук джерел ЦЧС і високоефективних відновників фертильності; вдосконалення методів насінництва гетерозисних гібридів. Одним із теоретично можливих шляхів використання гетерозису, зокрема у проса, є виявлення форм з генетично стійким апоміксисом.

**Проблема закріплення гетерозису.** Потенційні можливості використання явища гетерозису для підвищення продуктивності сільськогосподарських рослин далеко не вичерпані. Проте для деяких культур (пшениця, ячмінь, овес тощо) гетерозисні гібриди не

впроваджуються у виробництво через труднощі їх насінництва. Безумовно, розв'язання проблеми закріплення гетерозису в поколіннях має важливе значення для практики.

Оскільки гетерозис виявляється тільки у гібридів першого покоління, гетерозисне насіння потрібно виробляти щороку. Для багатьох культур ведення насінництва досить складне, що робить дуже дорогим гетерозисне насіння. Генетики і селекціонери працюють над вирішенням проблеми закріплення гетерозису, хоча їхні успіхи ще досить скромні. Розв'язати її можна вегетативним розмноженням і використанням явища апоміксису.

У вегетативно розмножуваних рослин явище гетерозису може використовуватися впродовж багатьох років при розмноженні їх за допомогою вегетативних органів (бульбами, цибулинами, живцями). Багато сортів картоплі, плодово-ягідних культур, виведених з гібридних сіянців, стійко зберігають гетерозис. Збереження гетерозису у цьому разі зумовлюється відсутністю редукційного поділу (мейозу) і пов'язаного з ним статевого розмноження, яке є причиною розщеплення взагалі і нівелювання гібридної сили зокрема. При вегетативному розмноженні кількість клітин збільшується в результаті мітозу. При цьому дочірні клітини повністю зберігають набір материнських хромосом і всю спадкову інформацію, «записану» на них.

У рослин, розмножуваних насінням, ефективним способом закріплення гетерозису могло б бути використання явища апоміксису. У деяких видів рослин зародок насіння може утворюватися без запліднення (безстатеве насіннєве розмноження). У цьому разі немає редукційного поділу і злиття гамет, а клітини, з яких розвивається зародок, виникають після еквацийного поділу ядер материнських клітин. Тому при безстатевому насіннєвому розмноженні клітини апоміктичних зародків мають спадкову інформацію материнських рослин і зберігають гетерозис, якщо він був у материнської рослини. Таке закріплення гетерозису і пов'язаних з ним цінних господарських ознак вдалося здійснити у культур, здатних до апоміктичного розмноження (цитрусові, банани, мангове дерево, тонконіг тощо).

У більшості культурних рослин, у яких закріплення гетерозису особливо бажане (кукурудза, жито, гречка, цукрові буряки, пшениця тощо), здатності до апоміктичного розмноження або зовсім немає, або вона виражена слабо. Тому, щоб розв'язати проблему закріплення гетерозису методом апоміксису, потрібно надати або різко підсилити здатність цих культур до апоміктичного розмноження. Це досить складно. Так, серед питань, що розробляються при гібридизації кукурудзи з трипсакумом, вивчається можливість надання кукурудзі здатності до регулярного апоміктичного розмноження. Установлено, що здебільшого у кукурудзи здатність до апоміктичного розмноження контролюється рецесивними генами. На жаль, навіть у кукурудзи, не кажучи про інші менш вивчені культури, закріплення гетерозису використанням апоміксису досі ще залишається принадливою перспективою. Підтримати ефект гетерозису в кількох поколіннях можна використанням поліплоїдії. У автополіплоїдів у другому і наступних поколіннях розщеплення відбувається повільніше, ніж у вихідних диплоїдних форм. Гомозиготних форм у них виділяється менше, тому й підтримується вищий рівень гетерозиготності в більшій кількості поколінь, ніж у диплоїдів. Проте зазначені шляхи закріплення гетерозису ще потребують глибокого вивчення генетики цього явища і детальних методичних розробок.

#### ***Контрольні запитання і завдання***

**1.** У чому полягає суть і значення гетерозису? **2.** Як використовують інцухт у селекції на гетерозис? **3.** Назвіть методи створення самозапилених ліній. **4.** Методи визначення загальної та специфічної комбінаційної здатності ліній. **5.** Як застосовують ЦЧС у гетерозисній селекції? **6.** Перелічіть типи гетерозисних гібридів. **7.** Схеми вирощування гетерозисного насіння. **8.** Що досягнуто завдяки гетерозисній селекції і які її подальші перспективи?

## Тема 11. Роль добору в селекції рослин

Селекція рослин завжди пов'язана з добором. Однією з умов успішного здійснення цього процесу незалежно від методу, який використовує селекціонер, є вміння розпізнавати кращі типи серед усієї різноманітності форм. Проте слід зазначити, що роль добору і межі його можливостей залишаються такими самими і тоді, коли різноманітність форм зумовлена гібридизацією або мутагенними чинниками. При використанні чистого штучного добору як методу селекції із природних популяцій добирається і накопичується лише те, що вже є і виникло природним шляхом.

### 11.1. Розвиток теорії добору і його творча роль

Вперше вчення про добір виклав Ч. Дарвін у книзі «Походження видів шляхом природного добору» (1855). Ще докладніше вчення про штучний добір він подав у монографії «Мінливість тварин і рослин на етапі одомашнювання» (1868). Ч. Дарвін виокремив три типи добору: природний; несвідомий, штучний; методичний (цілеспрямований) штучний.

**Природний добір** – основний чинник, що спрямовує еволюцію. На його фоні розвивається штучний добір, який може посилювати або послаблювати природний добір. Природний добір елімінує з популяції відносно невеликий відсоток її компонентів. Проте тривалий і постійний вплив природного добору, що діє на величезних територіях, часто надає йому переваги перед сильним штучним. До того ж, людина часто не помічає повільної і неухильної мінливості популяції під дією природного добору і констатує це лише тоді, коли вже є помітні результати.

Добір завжди спирається на генотипову мінливість. Чим вона сильніша, тим більше змінюються відповідні популяції під дією природного добору. Дія природного добору особливо сильна, коли він розвивається на фоні інтродукції екотипів з інших умов. Це можна спостерігати на прикладах початкових стадій окультурення, коли дика рослина за відносно жорстких умов існування потрапляє на високородючі землі. Хоча у природі чисельність індивідів більшості видів і має окремі коливання, однак віками залишається в межах більш-менш певної амплітуди. Отже, практично коефіцієнт розмноження видів за природних умов наближається до одиниці. На початку ж вирощування диких рослин їх кількість у культурі швидко зростає. У видів, які добре піддаються натуралізації (жито Купріянова), коефіцієнт розмноження при хорошому догляді становить 20 – 50 і вище. У цьому разі мутанти, які зберігалися в популяції у рецесивному стані, і нові мутанти дістають достатню можливість виявитися в окремих представників популяції без ризику пригнічення їх суво рим природним добором. Цим пояснюється постійна поява в культурі білоквіткових форм у синюхи, пурпурної наперстянки, олеандру, які, безумовно, є ослабленими в боротьбі за існування в природних умовах. Певне послаблення природного добору, яке сприяє посиленню поліморфізму в популяціях диких видів, відбувається не лише при введенні їх у культуру, а й при повному впливі людини на незаймані асоціації, що сприяє послабленню тиску природного добору на окремі види (рослинність випасів, райони збирання в природі квіток і плодів). Білоквіткові форми цикорію часто трапляються на територіях поблизу оброблених полів, а в незайманих лучних асоціаціях вони дуже різні. Відносно загальне послаблення природного добору в культурі пов'язане з тим, що на більш родючих оброблених ґрунтах при ретельнішому догляді більшість сіянців, які в природі приречені на загибель, виживають. Цьому сприяє відносно розріджене висівання і регулярна боротьба з бур'янами. У процесі мінливості рослинних популяцій при перенесенні їх у нові умови існування природний добір особливо діє на ознаки, які більше, ніж інші, дисгармонують з новим середовищем.

**Несвідомий штучний добір** проводиться і виявляється в збереженні для розмноження кращих екземплярів та знищенні гірших без свідомої мети виведення нової породи або сорту. Цим методом добору, який повторювався з покоління в покоління, створено всі культурні рослини, а також місцеві сорти.

**Методичний добір** відрізняється від несвідомого насамперед тим, що людина свідомо і систематично намагається змінити породу чи сорт у бік відомого й заздалегідь установленого ідеалу. У вченні про штучний добір Ч. Дарвін показав, що головною рушійною силою селекції є добір кращих форм. Він виявив умови, які забезпечують максимальну ефективність штучного добору. Першою умовою Ч. Дарвін вважав правильний вибір вихідного матеріалу для селекції, який забезпечує досить високу пластичність і мінливість для ефективності добору. Друга умова – це правильне і чітке визначення мети селекції, того ідеалу, до якого прагне селекціонер. Третя – проведення селекції в досить широких масштабах і жорстке бракування матеріалу на всіх етапах селекційного процесу. Четверта – добір форм за однією основною ознакою чи властивістю, оскільки намагання домогтися поліпшення відразу багатьох ознак унеможлиблює поліпшення будь-якої з них. Ч. Дарвін зазначав, що селекція зумовлює зміни лише тих ознак, які є предметом безпосереднього добору, і не впливає на всі інші ознаки сорту чи породи.

У сучасній селекційній роботі дуже рідко проводять добір за однією ознакою. Як правило, паралельно поліпшують кілька ознак популяції. Можливий одночасний добір за скоростиглістю, високою врожайністю і стійкістю до одного або кількох збудників хвороб. За такого добору позитивні зрушення за цими ознаками, як правило, зменшуються. При цьому слід урахувати, є чи ні кореляція між ознаками, за якими ведуть добір. Вчення про штучний добір є головною теоретичною основою для практичної діяльності цілого покоління селекціонерів і підвищує ефективність їх роботи.

Класичним прикладом систематичної успішної селекції методом добору є робота з цукровими буряками. У 1747 р. вміст цукру в коренеплодах цукрових буряків становив 6 %. Наприкінці XVIII ст. розпочалися пошуки цукристих сортів, і в Сілезії було виділено форми з високим вмістом цукру. З того часу внаслідок систематичного добору почалося поступове збільшення цукристості, яка досягала 19 % у середньому, а в кращих коренеплодах – 22 %. Проте у XIX ст. ще не було чіткої концепції про генотип як комплексну реакцію потенційних можливостей організму на умови його розвитку і про фенотип як функцію генотипу і середовища, в якому відбувається розвиток. Перед практичними селекціонерами ці проблеми постали раніше, ніж перед генетиками. Давньою формою штучного добору був масовий, коли для створення поліпшеного покоління відбирали кращі рослини або навіть їхні органи (насіння, плоди, корені, бульби), і потомство з відібраного матеріалу не розділялося на потомки окремих рослин. За масового добору насіння відібраних рослин змішували і висівали. Якщо в групу відібраних кращих рослин потрапляла якась кількість малоцінних у спадковому відношенні, це знижувало ефективність добору. Видатні селекціонери XIX ст. П. Ширеф, Л. Вільморен і Я. Нільсон на основі свого селекційного досвіду переконалися, що орієнтовний добір кращих рослин з наступним порівняльним оцінюванням їхніх потомств (метод педігрі) та добором кращих з них значно швидше забезпечує поліпшення матеріалу, ніж постійний добір кращих рослин серед нерозділених за батьками потомств. Тому було висунуто ідею індивідуального добору з оцінювання за потомством.

Міцну наукову основу для застосування індивідуального добору створив датський біолог В. Іогансен, який експериментально довів, що добір може мати ефект лише тоді, коли проводиться в змішаному гетерогенному матеріалі, в популяції. В. Іогансен вів добір на масу насіння у квасолі – типового самозапильника. Для цього було використано дуже поширений сорт Принцеса, в якого розмір насіння дуже варіює. Відібравши з 5494 насінин цього сорту, що мають середню масу однієї насінини 496 мг, кілька найбільших і найдрібніших насінин, посіяв їх. В. Іогансен виростив 19 рослин. Виявилося, що середня маса їхнього насіння варіювала від 350 до 640 мг. Насіння, висіяне з великонасінних рослин, дало великонасінне потомство, з найдрібніших – дрібнонасінне. Отже, добір ліній у межах сорту, що є популяцією, дав позитивний ефект. Значна мінливість маси насіння простежується всередині виділених чистих ліній, проте в цьому разі подальший добір

великих і дрібних насінин не дав жодних результатів, хоча його проводили безперервно впродовж кількох років. Великі і дрібні насінини з однієї рослини з будь-якої лінії зі сталою мінливістю давали рослини з однаковою середньою масою насінин, тобто мінливість у лініях, що підлягали добору за розміром насіння, була модифікаційною, зумовленою впливом зовнішнього середовища. Тому добір у межах лінії виявився неефективним. Вихідний сорт квасолі, вибраний для цих дослідів, був сумішшю високогомозиготних ліній, які В. Йогансен назвав чистими лініями. Він визначив чисту лінію як потомство однієї самозапильної гомозиготної особини. Вчений показав, що самозапильні рослини поліпшуються добором лише тоді, коли вихідний сорт є сумішшю кількох ліній. Отже, таке поліпшення можливе лише до певної межі.

Після відкриттів В. Йогансена у 1903 р., які ґрунтувалися на експериментальному доведенні не успадкування модифікацій, настав новий етап розвитку теорії добору. Вчення Йогансена про чисті лінії дало можливість уточнити як теоретичне розуміння, так і практичне використання індивідуального добору і зумовило створення методу лінійної селекції, який незабаром став основним методом аналітичної селекції.

Метод чистих ліній у селекції самозапильних рослин дістав завершення і практичну перевірку на Свальофській селекційній станції (Швеція) в дослідженнях Н.Г. Нільсона-Еле (1903). Ці дослідження показали, що використання чистих ліній має особливо велике значення у процесі роботи з гібридним матеріалом, оскільки він дає змогу правильно визначити час початку вибору рослин –родоначальників чистих ліній, який здійснюється після досягнення гібридами досить високої гомозиготності. Дослідження Н.Г. Нільсона-Еле сприяли створенню дуже цінних лінійних сортів ячменю, вівса, пшениці.

Дещо пізніше (1905 – 1915) лінійна селекція набула значного поширення в Німеччині, Франції, Англії, США та інших країнах. Після практичного опанування вченням Йогансена експериментальна розробка теорії добору вступила в новий етап, використавши відкрите на той час вчення про мутації. При ретельному вивченні чистолінійних сортів інколи можна знайти спадково змінені форми, які стійко передають свої характерні особливості потомству. Ці відхилення є здебільшого результатом появи мутацій або розщеплення. У деяких випадках такі спадкові відхилення можна використати для виведення нових сортів, що зберігають основні особливості вихідного сорту, хоча перевищують його за тими чи іншими цінними господарськими властивостями.

Можливість поліпшення чистолінійних сортів повторним добором не знижує, а навпаки, збільшує значення вчення про чисті лінії, оскільки дає змогу правильно зрозуміти основні особливості повторного добору в чистих лініях і розробити найдоцільніші форми такого добору. Добір по-різному діє в популяціях самозапильних і перехреснозапильних культур. У популяції самозапильних культур добір усуває організми з ознаками, які на цьому етапі мають негативне значення в боротьбі за існування, і сприяє організмам з позитивними ознаками. Природний добір впливає лише на ознаки, які вже виявилися, тобто фенотипові. Рецесивні гени, які визначають негативні ознаки доти, доки перебувають у гетерозиготному стані, уникають дії природного добору і усуваються ним після переходу в гомозиготний стан.

У популяції перехреснозапильних культур безперервне схрещування зумовлює широкий обмін спадковою інформацією між організмами, які входять до її складу. Це затримує перехід у гомозиготний стан і фенотипове виявлення рецесивних генів, а також сприяє накопиченню в генофонді популяції рецесивних летальних і напівлетальних генів.

Отже, якщо в популяції зберігається гетерозиготність за якоюсь ознакою, то виявляється дія добору. Якщо гетерозиготність вичерпана, дія добору припиняється. Тому чим більшою кількістю генів визначається ознака або властивість, тим довшим є добір.

Такі ознаки, як остистість, біле забарвлення колоса, неопушеність колосових лусок визначаються однією парою генів, тому вони закріплюються в процесі одноразового добору. Формування ознак стійкості до хвороб, високого вмісту білка, скоростиглості та

багатьох інших досягають методом тривалого природного добору, оскільки ці ознаки і властивості успадковуються полігенно.

### 11.2. Поняття про родину, лінію, клон

У селекційно-генетичній термінології вживають такі поняття, як родина, лінія, клон.

*Родина рослин* – це гетерозиготне потомство однієї рослини. *Лінія рослин (чиста лінія)* є потомством однієї генетично однорідної (гомозиготної) рослини, яка розмножується статевим шляхом. Термін «лінія» стосується самозапильних культур.

Природна або штучно створена популяція облігатно самозапильного виду є сумішшю груп індивідів з різними генотипами, тобто сумішшю чистих ліній (аутогамна популяція: від нім. Autogamie, англ. Autogamy – самоzapліднення). Популяції перехреснозапильних культур називають алогамними (від нім. Allogamie, англ. Allogamy – перехресне запилення).

*Самозапилена лінія* – лінія однієї перехреснозапильної рослини, виведеної в результаті примусового самозапилення (інцухту) в ряді поколінь. Інцухт (від нім. Inzucht – самоzapилення) дає змогу розкласти сорт-популяцію на складові біотики (лінії). *Клон* (від нім. Klon, англ. Clone) – це генетично однорідне вегетативне потомство однієї рослини, яка розмножується бульбами, живцями, коренями, цибулинами. Клони відрізняються від чистих ліній тим, що при однаковій в обох випадках фенотиповій одноманітності у чистих ліній усі особини гомозиготні, тоді як у клонах вони здебільшого гетерозиготні.

### 11.3. Класифікація методів добору

Теоретичні дослідження і селекційно-насінницька практика сприяли розробленню кількох методів добору. Основними є масовий (одноразовий, багаторазовий і безперервний), індивідуальний (одноразовий, багаторазовий і безперервний), клоновий (одноразовий і багаторазовий) добір.

**Масовий добір.** Це найдавніший метод добору, за якого з популяції відбирають кращі особини за їх індивідуальним фенотипом без урахування родинних зв'язків. Наприклад, зібравши врожай пшениці чи жита, можна пропустити зерно через решета і використовувати для висівання лише кращу фракцію з найкрупнішого і повновагового насіння. Позитивним у цьому методі є простота і можливість широкого масштабу селекції.

Масовий добір відіграв важливе значення як в окультуренні рослин взагалі, так і в підвищенні продуктивності і якості врожаю сільськогосподарських рослин. Усі місцеві сорти народної селекції були створені за допомогою масового добору, а надалі вони стали основним вихідним матеріалом для селекції. Розрізняють негативний і позитивний масовий добір.

*Негативний масовий добір* – найпримітивніший, його найменше застосовують у селекції. Він полягає в тому, що з певної популяції, продуктивність якої селекціонер хоче спадково поліпшити, видаляють менш продуктивні рослини. Краща частина популяції розмножується у міру потреби. Нині лише у виняткових випадках цим методом можна досягти успіхів у селекції. Навіть у підтримувальній селекції (насінництві) цей метод недостатньо дійовий для збереження високого рівня продуктивності існуючого сорту. Проте це не означає, що за його допомогою не можна поліпшити спадковий склад генетично неоднорідного рослинного матеріалу відповідного сорту.

*Позитивний масовий добір* передбачає виділення в кожній генерації найкращих за своїми властивостями особин, насіння яких об'єднують, це і є основою для наступного добору. Масовий добір можна застосовувати як для перехреснозапильних, так і для самозапильних культур, щоб поліпшити насіннєвий матеріал існуючих сортів і створити нові. Для виведення нових сортів методом масового добору якісним вихідним матеріалом є місцеві сорти-популяції з різноманітними формами. Виокремлення найцінніших форм з таких популяцій є основним завданням масового добору.

Масовий добір дає позитивні результати, якщо напрям добору підсилює адаптивні можливості, тобто пристосованість рослин до зовнішнього середовища. Наприклад,

масовий добір на підвищення урожайності, стійкості до несприятливих умов, життєздатності рослин тощо за умов, до яких пристосована культура, може за короткий період дати високі результати. Складніше цим методом посилити ті ознаки, які не сприяють біологічній пристосованості рослин, наприклад підвищення цукристості у коренеплодах цукрових буряків, крохмалистості бульб картоплі. Подібні властивості перебувають у протиріччі з біологічною пристосовуваністю рослин, їх штучно сформував людина в процесі селекції. У сучасній селекції рослин масовий добір використовують для збереження ознак існуючих сортів. Масовий добір поділяють на одноразовий і багаторазовий (безперервний).

*Масовий одноразовий добір* полягає в тому, що із загальної маси рослин за певними ознаками відбирають найкращі. Відібрані рослини після їх оцінювання складають у загальний сніп, який обмолочують, і насіння висівають наступного року на ділянці розмноження (рис. 8, а).

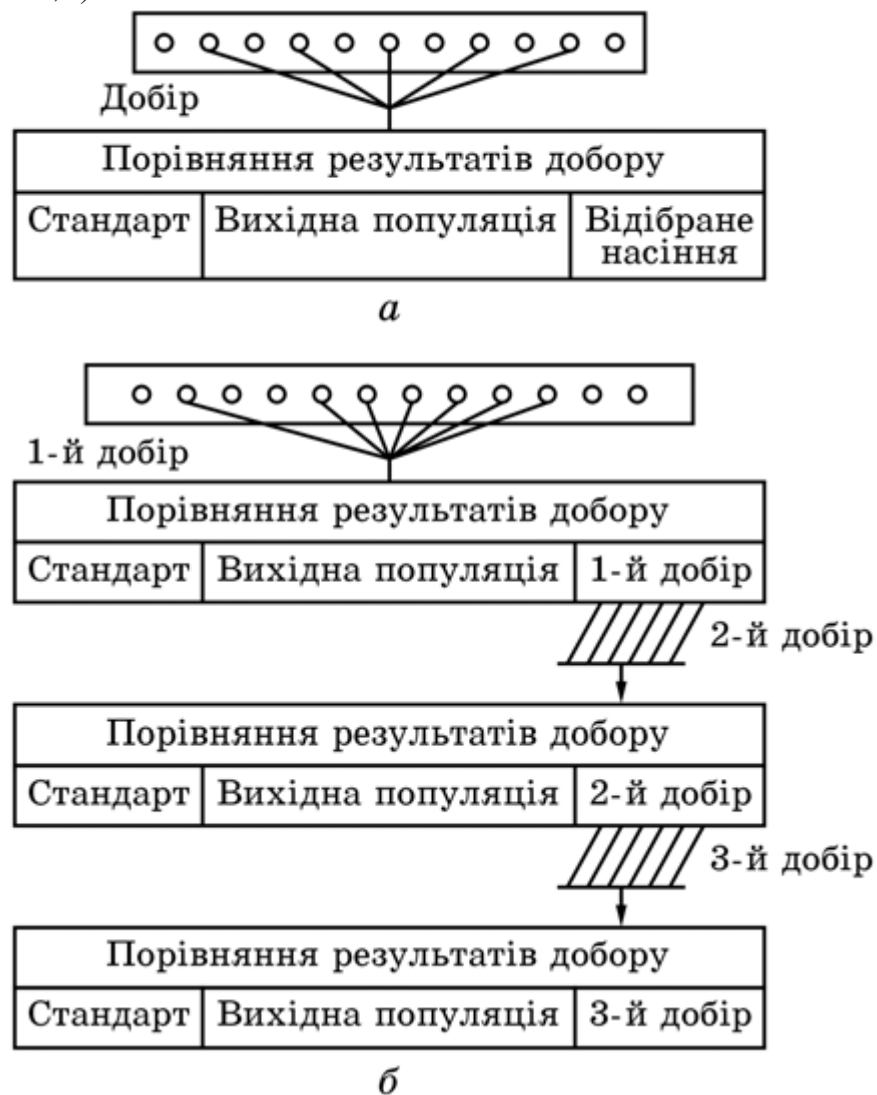


Рис. 8 Схеми масового добору самозайпельних культур: а – одноразового; б – багаторазового

Цей метод добору називають ще *сортополішувальним*, оскільки його найчастіше застосовують для поліпшення сорту. Потреба в такому доборі виникає, наприклад, при масовому засміченні насіння, коли відсоток сортової домішки настільки високий, що виділити її за допомогою сортового прополювання неможливо. Метод одноразового масового добору застосовують також з метою оздоровлення сорту. Відбирають здорові, добре розвинені рослини з ознаками високої врожайності; їх насіння висівають на окремій



ділянці. Таким способом можна порівняно легко позбавитися багатьох захворювань, які поширюються через посівний матеріал. Масовий одноразовий добір широко використовують у насінницькій практиці.

*Масовий багаторазовий (безперервний) добір* застосовують з метою виведення нових сортів. Особливо важливе значення він має при поліпшенні існуючих. Цей добір здійснюють так: у 1-й рік висівають матеріал, з якого проведуть добір (сорт-популяція, селекційний сорт тощо). На цій ділянці відбирають потрібні рослини.

Масштаб добору залежно від мети може бути від кількох сотень до кількох тисяч рослин (рис. 8, б). Відбирають елітні рослини за оковимірним оцінюванням: попередньо відбирають рослини у фазі колосіння і позначають їх етикетками, потім ці рослини оглядають на початку дозрівання, бракуючи невдало відібрані; збирають рослини у фазі повної стиглості; кінцевий добір здійснюють за результатами лабораторного аналізу.

Добираючи елітні рослини зернових культур, звертають увагу на такі ознаки:

- 1) нормальний ріст для певних умов вирощування;
- 2) наявність кількох добре розвинених продуктивних колосів, які знаходяться приблизно в одному ярусі і одночасно дозрівають;
- 3) невелика кількість (або повна відсутність) недогонів;
- 4) стійкість до вилягання;
- 5) непоникнення колоса;
- 6) відсутність череззерниці;
- 7) відсутність ураження хворобами і шкідниками.

Відібрані рослини детальніше аналізують у лабораторії, де визначають продуктивну куцистість, щільність колоса, кількість зерен у колосі і рослині, масу 1000 зернин, виповненість, вирівняність, забарвлення, форму зерна, ураження його хворобами і шкідниками. Після закінчення аналізу всіх рослин слід зробити остаточний висновок щодо кожної рослини, тобто з'ясувати, насіння яких рослин залишити для висівання, а яких – забракувати. Потім насіння відібраних рослин змішують і висівають у наступному році на одній ділянці. На цій ділянці так само проводять повторний добір. Зібране насіння після оцінювання висівають на загальній площі, де добір повторюється ще раз, і так доти, доки не одержать рослини, які за комплексом ознак і властивостей перевищуватимуть вихідні зразки, або поки не створять новий сорт з високими господарськими властивостями. Останнє стосується переважно перехреснозапильних культур, коли вихідне насіння є гібридним, а також місцевих сортів-популяцій.

Методом багаторазового масового добору було виведено відомі сорти озимого жита (Деснянка 2, Харківське 55, Харківське 60), гречки (Вікторія, Глорія, Чернігівська 185, Богатир), люцерни (Зайкевича, Зарниця, Райдуга) та інших культур.

Масовий безперервний добір (рис. 10.2) відрізняється від багаторазового тим, що його проводять з року в рік як постійно діючий чинник. Цей метод використовують багато селекційних установ з метою поліпшення сортів перехреснозапильних культур. Про ефективність такого добору можна судити за збільшенням вмісту олії в сортах соняшнику в результаті поліпшеного насінництва. Наприклад, у сорту Зеленка 368 вміст олії в ядрах сім'янок з 39,3 % у 1947 р. зріс до 53,0 % у 1970 р.

Результати спрямованого безперервного поліпшення сортів реалізуються в сільськогосподарському виробництві щорічним сортооновленням. За даними конкурсного сортовипробування колишнього ВНДІОК і його станцій, у процесі насінництва при використанні безперервного масового добору у сортів соняшнику ВНДІОК 1646 за 20 років олійність підвищилася на 10,7 %, вихід олії – на 3,9 ц/га, у сорту ВНДІОК 6540 – відповідно на 9,9 % і 4,1 ц/га. Сорт Передовик був районований у 1960 р. За 8 років роботи з ним олійність підвищилася на 3 %, вихід олії – на 2,6 ц/га (В.С. Пустовойт, Т.Г. Плитнікова).

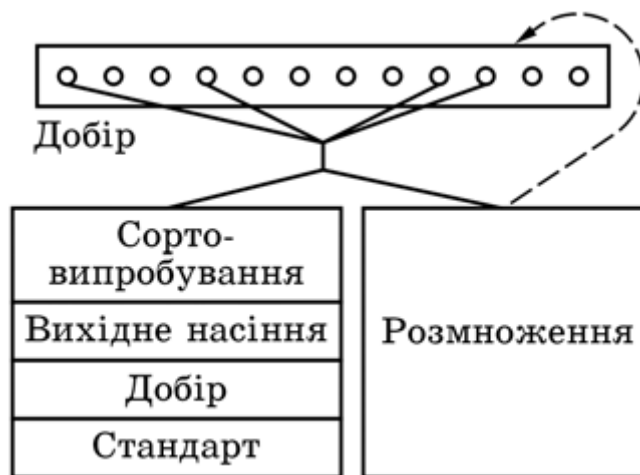


Рис. 9. Схема безперервного добору

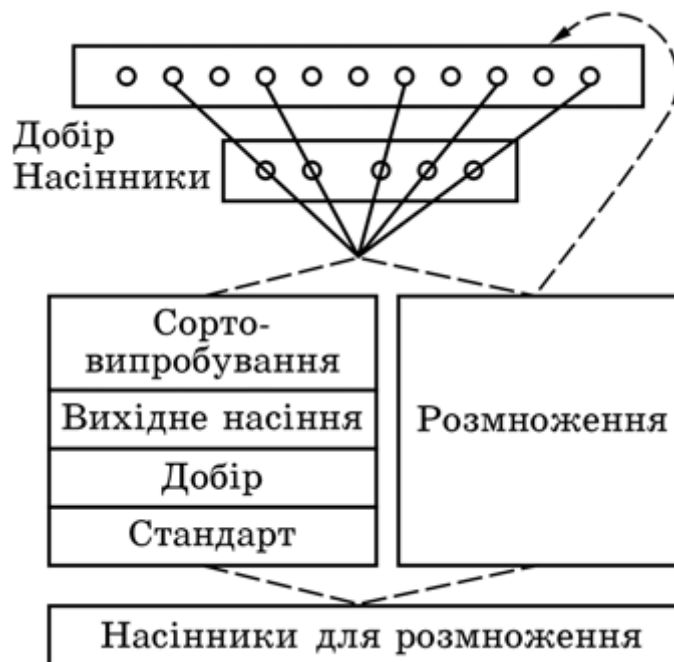


Рис. 10. Схема безперервного масового добору цукрових буряків

Безперервний масовий добір (рис. 9) застосовують для підтримування цукристості цукрових буряків, розмноження яких без безперервного масового поліпшувального добору призводить до регресії корисних властивостей сорту, зниження врожайності. Деякі сорти цукрових буряків уже після II – III репродукції знімали з виробництва. Враховуючи біологічні особливості, регресію корисних властивостей сортів, ВНІЦ разом з Верхняцькою і Рамонською дослідними станціями ще в 60-х роках ХХ ст. розробили схему насінницького процесу з підтримувальним і поліпшувальним безперервним масовим добром (М.І. Орловський).

При масовому доборі важливо правильно організувати систему оцінювання відібраних рослин. Таке оцінювання слід проводити паралельно з добром, тобто зразки від кожного відібраного покоління потрібно порівнювати з вихідним матеріалом і кращим, найпоширенішим сортом (стандартом). Це порівняння здійснюють на окремій ділянці, де вихідне насіння, зразок добору і стандартний сорт висівають поряд, за однакових умов. Порівняння їх показує, як поліпшився сорт унаслідок добору. Розглянемо позитивні властивості масового добору: масовий добір підтримує високу гетерозиготність, у результаті чого небажані рецесивні гени прикриваються своїми домінантними алелями; масовий добір дає змогу швидко поліпшити велику кількість матеріалу. Це можливо, якщо

масовий добір спирається на популяції, в яких окремі генотипи підвищеної господарської оцінки легко виділяються за морфологічними ознаками, а також при вегетативному або апоміктичному насінневому розмноженні.

Недоліком цього методу є те, що при доборі на домінуючу ознаку із гетерозигот відібраного матеріалу знову вищеплюватимуться небажані рослини з рецесивними ознаками, оскільки гомозиготні і гетерозиготні рослини за цією ознакою не відрізняються за зовнішнім виглядом. Якщо масовий добір проводять за рецесивною ознакою, цей недолік не виявляється, а коли така рецесивна ознака ще й слабо модифікує, то у цьому разі позитивний масовий добір дає значні результати.

При масовому доборі більше, ніж при застосуванні інших методів, потрібні простота селекційних оцінювань і обмежена кількість оцінюваних ознак. У такому обмеженні доводиться поступатися тими ознаками, для оцінювання яких немає простих методів. Отже, масовий добір порівняно з індивідуальним відносно однобічний. Тому при його застосуванні потрібен прогноз можливої зміни комплексу інших ознак за неухильної мінливості тієї, яка особливо контролюється масовим добором, тобто слід знати основні кореляції вихідного матеріалу.

Масовий добір спрощується іноді до відбору не окремих рослин, а лише окремих органів (бульб, плодів, коренів). Це значно послаблює його генетичну ефективність, проте дає змогу охопити значну кількість матеріалу і одержати багато поліпшених добором нових поколінь. У перехреснозапилених видів доцільно поєднувати масовий добір з методами контролюючого запилення, для чого розроблено два основних методи: масовий добір при контролюючому запиленні і повторний (рекурентний) добір за фенотипом.

**Масовий добір при контролюючому запиленні.** Цей метод контролю запилення здійснюють перезапиленням виділених елітних рослин між собою. При контролюючому запиленні до початку цвітіння з вихідного матеріалу видаляють усі особини, які не відповідають цілям селекції чи насінництва, і перехресне запилення відбувається тільки між елітними рослинами. Цей метод використовував В.С. Пустовойт при розробленні схеми вирощування еліти соняшнику.

У насінневому розсаднику при вирощуванні еліти соняшнику висівали насіння (з резерву) кращих, за даними розсадника оцінювання потомств, номерів. У цьому розсаднику проводять 3 – 4 прочищення (масовий негативний добір) і взаємне перезапилення між кращими номерами. Урожай з насінневого розсадника становив фонд насіння супереліти. Багаторічний досвід насінництва за цією схемою показав її ефективність.

Крім щорічного підвищення олійності і виходу олії з гектара було поліпшено також інші сортові ознаки: скорочено вегетаційний період, зменшено висоту стебла, підвищено стійкість до вовчка і молі. Метод контролюючого запилення В.С. Пустовойт ввів і в схему селекції соняшнику, яка передбачає наявність розсадника спрямованого перезапилення «кращих з кращих» і попереднє розмноження. Використання цього методу в селекції і насінництві соняшнику дало можливість підвищити олійність ядра сучасних сортівпопуляцій до 57 – 70 %.

**Повторний (рекурентний) добір за фенотипом.** Цей метод передбачає використання повторних рекомбінацій від схрещування відібраних кращих генотипів з метою підвищення концентрацій бажаних генів у популяції. Він забезпечує найвищий ступінь контролюючого запилення – *аутогамію*. Виділені з популяції рослини піддаються самозапиленню, а наступного року кращі потомства *C1* схрещують між собою з метою створення нових рекомбінацій. Насіння від таких схрещувань змішують на загальній ділянці (*C1*). Популяція *C1* є джерелом для виділення ліній за селективною ознакою. Такі цикли повторюють доти, доки ознака не виявиться максимально, тобто до зникнення ефекту добору. Рекурентний добір за фенотипом застосовують при селекції кукурудзи на стійкість до хвороб і шкідників, до вилягання і ламкості стебла, на висоту прикріплення

качана, підвищення вмісту жиру та інших речовин у зерні. Фенотиповий рекурентний добір ведуть також з метою створення ліній з двома качанами.

**Індивідуальний добір.** Під індивідуальним добором розуміють таку його форму, коли з вихідної популяції добирають найкращі особини і насіння від них не змішують. Потомство кожної елітної рослини вивчають окремо для перевірки генетичної цінності. Індивідуальний добір з оцінюванням за потомством в історії селекції є рішучим кроком уперед. Селекціонери, які застосували його першими, виходили з того, що дійсна спадкова цінність відібраної окремої рослини може бути тією чи іншою мірою завуальована модифікацією. Тому доцільно перевіряти потомство кожної окремої рослини.

Історія виникнення методу індивідуального добору бере початок з трьох незалежних джерел: Л. Вільморен (Франція), П. Ширеф (Англія) і Я. Нільсон (Швеція). Французький селекціонер Л. Вільморен (1856), який досяг значних успіхів у селекції цукрових буряків, дійшов висновку, що для підвищення результативності селекції слід вивчати потомство кожної окремої особини і сформулював свій «принцип ізоляції». В. Югансен назвав свій принцип «принципом індивідуального оцінювання за потомством». Ще раніше П. Ширеф дійшов аналогічного висновку, працюючи з пшеницею. Його увагу привернула одна особлива рослина (1819). Він розмножив її і вивів новий сорт. У своїй насінницькій роботі він керувався цим принципом і створив багато сортів, кожний з яких походив від одного колоса. Найбільшого розвитку і наукового обґрунтування метод індивідуального добору досяг завдяки працям співробітників Свальофської селекційної станції, які найбільше удосконалили цей метод. Його назвали свальофським методом. У сучасному понятті основним завданням методу є розпізнавання спадкових властивостей відібраних особин від неспадкових, генотипових від фенотипових. Нині більшість селекціонерів вважають, що індивідуальний добір є одним із найінтенсивніших методів селекції. Цим методом можна виділити рослини як за кількісними, полігенно зумовленими ознаками з низькою чи середньою успадкованістю, так і за домінантними генотипами. Індивідуальний добір може бути одноразовий і багаторазовий.

**Індивідуальний одноразовий добір** полягає у тому, що з маси рослин на селекційній ділянці відбирають за певними ознаками кращі рослини. Після їх оцінювання та аналізу відібране насіння до висівання зберігається роздільно. На 2-й рік насіння від кожної відібраної рослини висівають роздільно (родинами) на окремих ділянках за однакових умов і врожай кожної родини порівнюють між собою та вихідною формою. З усіх родин для наступної роботи залишають ті, які найбільше задовольняють поставлені вимоги. Ці родини в межах сорту об'єднуються. Далі робота із залишеними родинами полягає в оцінюванні їх порівняльним випробуванням, розмножуванням і випуском у виробництво, якщо вони на всіх етапах селекційного процесу дають позитивні результати. Метод індивідуального добору найчастіше застосовують у селекційній роботі із самозапильними культурами, коли ставиться завдання поліпшення сорту за певними ознаками чи властивостями. З вихідної популяції відбирають елітні рослини. Насіння кожної рослини збирають окремо, висівають у селекційному розсаднику, де добирають кращі й бракують гірші, порівнюючи родини із сортом-стандартом. Наступного року в контрольному розсаднику висівають кращі родини і проводять повторний їх добір. У такому самому порядку кращі номери передають у попереднє, конкурсне, а потім у державне сортовипробування. Одночасно з випробуванням проводять попереднє розмноження кращих номерів. З вихідної популяції відбирають елітні рослини (чисті лінії) для закладання селекційного розсадника. Селекційний розсадник містить, як правило, кілька сотень і навіть тисяч індивідуальних потомств. Імовірність виявлення крайніх варіантів за будь-якою ознакою збільшується при зростанні кількості досліджуваних номерів. Тому зрозуміле намагання селекціонерів ввести у селекційний розсадник найбільшу кількість чистих ліній. У середньому в селекційному розсаднику висівають 1000 – 5000 ліній. За такої кількості ліній виникають труднощі в оцінюванні. Тому в селекційних розсадниках дещо спрощене оцінювання без застосування таких складних

методів, як точний хімічний аналіз, оцінювання технологічних властивостей. Тут добір не триває до виділення однієї або кількох кращих чистих ліній, а обмежується виділенням кількох десятків кращих ліній. Насіння, зібраного з рослин окремих кращих ліній, уже досить для висівання в кількох повтореннях у контрольному розсаднику.

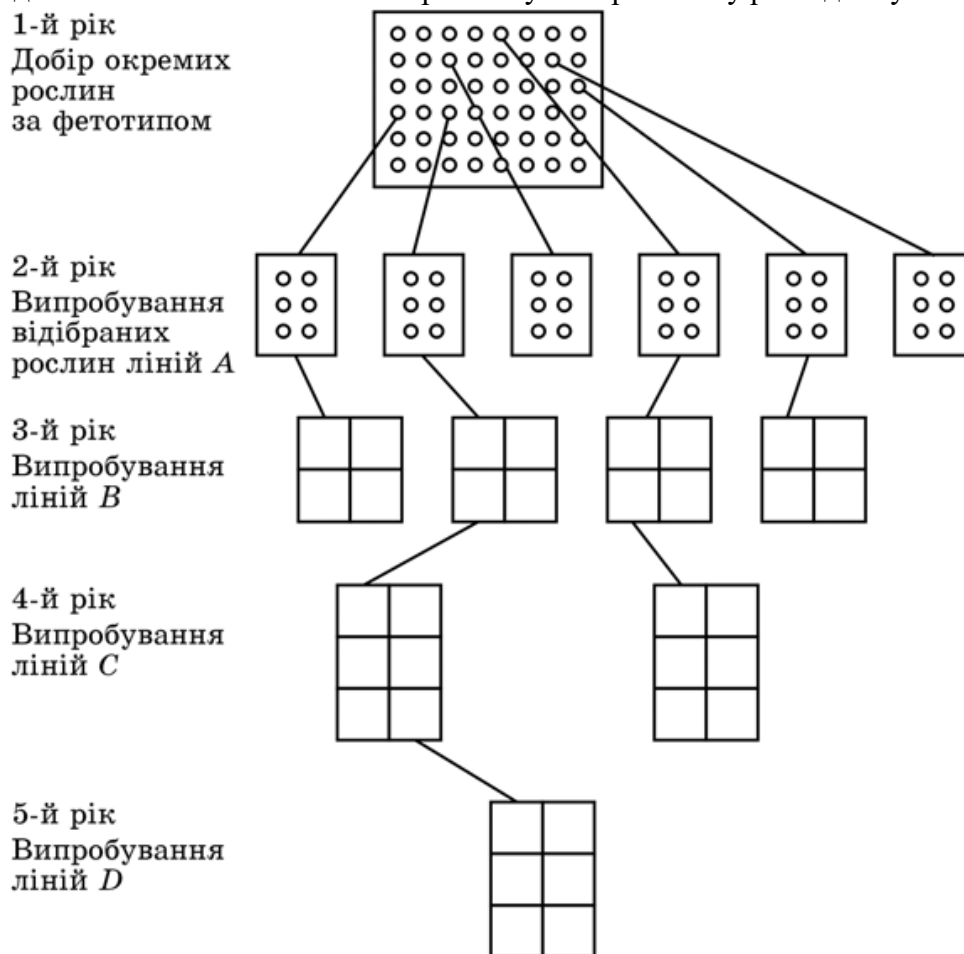


Рис. 11. Схема одноразового індивідуального добору самоzapильних культур: на ділянках, позначених кружечками, рослини вирощують індивідуально; прямокутники, поділені на 4 і 6 частин, відповідають випробуванню за продуктивністю в 4- чи 6-кратному повторенні (Х. Шмальц)

У контрольному розсаднику проводять нове, ретельніше оцінювання потомства окремих чистих ліній. Серед них виокремлюють кілька кращих, які потім передають у сортовипробування. Якщо певні чисті лінії одержують позитивні оцінки в сортовипробуванні за ретельного оцінювання їх за всіма певними ознаками, наприклад такими, як борошномельні і хлібопекарські властивості пшениці йжита, технологічні властивості волокна у прядивних, то ці лінії передають для розмноження, а далі для виробничого і державногсортовипробування. Метод одноразового індивідуального добору в селекції самоzapильних культур зводиться до проведення через усі ланки селекційного процесу відібраних один раз елітних рослин.

**Індивідуальний багаторазовий добір.** Цей метод відрізняється від одноразового тим, що добір елітних рослин за родинами проводиться не один раз, а продовжується в поколіннях упродовж кількох років. Кінцевою метою такого методу є створення в результаті 3- 4-річного добору такої форми рослин, яка б задовольняла селекціонера. Індивідуальний багаторазовий добір проводять так: у розсаднику вихідного матеріалу, в якому висіяні форми, добирають кращі рослини за уявленнями про майбутній сорт. Після ретельного оцінювання насіння з кожної відібраної рослини зберігають окремо під своїм номером. У наступному році це насіння висівають роздільно (родинами), але на одній

ділянці. З кращих родин знову відбирають елітні рослини (гірші родини бракують). Зібране насіння зберігають роздільно і в наступному році знову висівають родинами.

З цих родин здійснюють черговий добір елітних рослин за ознаками, за якими його проводили попереднього року. Цю роботу виконують упродовж кількох років доти, доки на якомусь етапі не виведуть родину з поліпшеними показниками. Така родина виділяється, розмножується і передається для всебічного оцінювання і вивчення в наступних розсадниках випробування. Отже, основним в індивідуальному доборі є те, що від кращих родин відбирають найкращі рослини. Добираючи елітні рослини і висіваючи їх насіння роздільно (родинами), можна спостерігати за поведінкою окремої родини, багаторазово оцінювати позитивні властивості й недоліки материнської рослини, тобто контролювати виділений матеріал за потомством. Це дуже важливо, оскільки ті ознаки, за якими добирали елітні рослини, або зовсім не успадковуються, або успадковуються в поєднанні з якимись негативними властивостями, що знижують господарську цінність родини.

Багаторазовий індивідуальний добір, який проводять упродовж багатьох років, може переходити в *безперервний*. При безперервному доборі робота, пов'язана з виділенням кращих рослин з певної родини, продовжується з покоління в покоління доти, доки ця родина не буде замінена іншою, продуктивнішою рослиною. Зазначена різниця між багаторазовим і безперервним індивідуальним добром достатньою мірою умовна. Безперервний індивідуальний добір використовують у насінницькій роботі для підтримання позитивних сортових властивостей.

Методом індивідуального добору з природних популяцій виведено багато сортів самозапильних культур. У 1911 р. О.П. Шехурдін організував вивчення місцевих та закордонних сортів ярої пшениці і виявив серед них кращі: Полтавку і Селіванівський русак. За допомогою індивідуального добору з Полтавки він вивів сорти Лютесценс 62, Альбідум 604 та Альбідум 721. З початку селекційної роботи в Україні застосовували метод прямого індивідуального добору з природних місцевих популяцій. Унаслідок цієї роботи такі найстаріші селекційні установи, як Харківська, Одеська, Миронівська дослідно-селекційні станції, вивели перші селекційні сорти озимої пшениці. На Миронівській селекційній станції в 1924 р. з Банатки виведено сорт Українка (М.І. Єремєєв, В.С. Желтевич, Л.І. Ковалевський), на Одеській селекційній станції з місцевого сорту Кримка – сорт Кооператорка, а з Банатки – сорт Земка (А.О. Сапегін). В.Я. Юр'єв на Харківській селекційній станції з місцевих сортів вивів сорт озимої пшениці Мільтурум 120, Еритроспермум 917, Феругінеум 1239. Методом індивідуального добору з місцевих популяцій було виведено сорти ячменю, вівса, гороху та інших культур.

На зміну сортам, створеним добром з місцевих форм, прийшли сорти, виведені в результаті сортополіпшувального добору серед селекційних сортів – спочатку лінійних, а потім і гібридних. Прикладом найвдалішого творчого використання цього методу є створення академіком П.П. Лук'яненком сорту озимої пшениці Безоста 1. Аналогічним методом було виведено сорт озимої пшениці Одеська 16.

Сучасні сорти часто створюють методом складної гібридизації з використанням найкращих сортів, тому метод внутрішньо сортового індивідуального добору застосовують досить широко. Цим методом виведено сорт озимої пшениці Миронівська поліпшена (добір з Миронівської 808), індивідуальним добром із сорту Білоцерківська 198 створено сорти Львівська 1, Білоцерківська 20, Білоцерківська 198 поліпшена, Еритроспермум 520, Лютесценс 519, а з Безостої 1 – Іванівська 13, Луганська, Краснодонка. Методом гібридизації виведено також сорти вівса Кубанський, проса – Миронівське 51 тощо. Нині у виробництві використовують сорти, створені індивідуальним добром із селекційних сортів: озимої пшениці (Дніпровська 846, Донецька 5); вівса (Кубанський); проса (Київське 87).

**Клоновий добір.** Індивідуальний добір у культур, які розмножуються вегетативно, називають клоновим. Розглянемо його наприкладі картоплі. Елітні рослини картоплі

відбирають за три прийоми, оскільки негативні ознаки можна спостерігати в різні фази росту.

Перший добір проводять у фазі початку цвітіння за розвитком куща, відсутністю бактеріальних і грибних хвороб, ураженням вірусами з використанням таких методів, як серодіагностика рослин та імуноферментний аналіз.

Відібрані здорові, добре розвинені кущі відмічають і оглядають повторно наприкінці цвітіння, до відмирання бадилля. При цьому головну увагу звертають на виявлення кущів, уражених кільцевою гниллю, чорною ніжкою та іншими хворобами. У цей самий період можуть з'являтися ознаки ураження вірусними хворобами. Хворі кущі вилучають із добору. У період збирання проводять заключний добір з кущів, що залишилися. Кущі викопують і бульби викладають у ямки. Потім оглядають кожну ямку і відбирають гнізда з найбільшою кількістю бульб товарної крупності (масою 50 г і більше) без ознак захворювання. Відібрані від кожної рослини бульби зберігають у поліетиленових перфорованих пакетах і висаджують наступного року окремо, тобто бульби від кожного куща висаджують рядками під своїми номерами. Цей метод застосовують для одержання елітного садивного матеріалу і в селекційній практиці, коли завданням є виведення нового сорту.

Навесні перед садінням відібрані клони оглядають. Ті, що мають ознаки хвороби, бракують. Бульби першого і наступних поколінь кожного клону садять під своїм номером в один рядок по 12 – 20 шт. Через кожні 5 – 10 рядків клонів для порівняння висаджують стандарт. Упродовж вегетаційного періоду проводять фенологічні спостереження і бракування клонів, уражених вірусними та іншими хворобами.

На 2-й рік залежно від кількості відібраних бульб садіння проводять у 2 – 4 рядки по 30 бульб. Повторюють відбір кращих у межах клону кущів, бульб та бракують хворі й слаборозвинені. Урожай обліковують по всіх кущах, а на зберігання залишають бульби лише від кращих відібраних кущів.

Бульби з кращих кущів у межах клону змішують. На 3-й рік повторюють цю саму роботу, проте на більших ділянках: 35 кущів у кратному повторенні із стандартом через кожні 10 – 15 рядків. Бракують хворі і слаборозвинені кущі. Для наступної роботи залишають тільки такі клони, які мають високі показники впродовж усіх років випробування і не уражені вірусними та іншими хворобами.

#### **Індивідуальний добір у перехреснозапилених культур.**

Популяція перехреснозапилених культур характеризується тим, що безперервне схрещування між біотипами, які входять до її складу, зумовлює широкий обмін спадковою інформацією між ними, затримує перехід у гомозиготний стан і фенотипове виявлення рецесивних генів, сприяє накопиченню в генофонді популяції рецесивних летальних і напівлетальних генів. У батьківської рослини ці гени в гетерозиготному стані не виявляють шкідливої дії, а у чверті потомства переходять у гомозиготний стан, що виявляється фенотипово через послаблення їх життєздатності або загибель.

У популяціях перехреснозапилених культур постійно підтримується гетерозиготність, тому одноразовим індивідуальним добром виділити елітні рослини практично неможливо. Селекційною практикою розроблені й застосовуються в роботі з перехреснозапиленими культурами такі варіанти індивідуального багаторазового добору: індивідуально-родинний і родинно-груповий.

**Індивідуально-родинний добір** (рис. 12) проводять за такою схемою: насіння кожної елітної рослини висівають родинами ізольовано одну від одної. За таких умов перезапилення відбувається лише в межах родини. Щоб запобігти погіршенню потомства від перезапилення з гіршими рослинами, їх видаляють з родини до цвітіння. У кожній родині проводять повторний добір елітних рослин, за винятком родин, вибракуваних через хвороби, недостатній розвиток тощо. Насіння відібраних рослин знову висівають ізольовано родинами і знову в межах родини здійснюють добір. Так повторюють упродовж багатьох років. Досвід показує, що такий спосіб добору досить швидко посилює

й закріплює ті ознаки, за якими його проводять. Негативною ознакою цього методу є те, що за тривалого його застосування виявляється депресія ознаки інбридного виродження, тобто зниження продуктивності рослин. Проте завдяки простоті виконання цей метод дуже поширений і дає позитивні результати. Цим методом виведено сорти озимого жита Харківське 55, Вересань, Нива; гречки – Крупинка, Майська, Глорія.

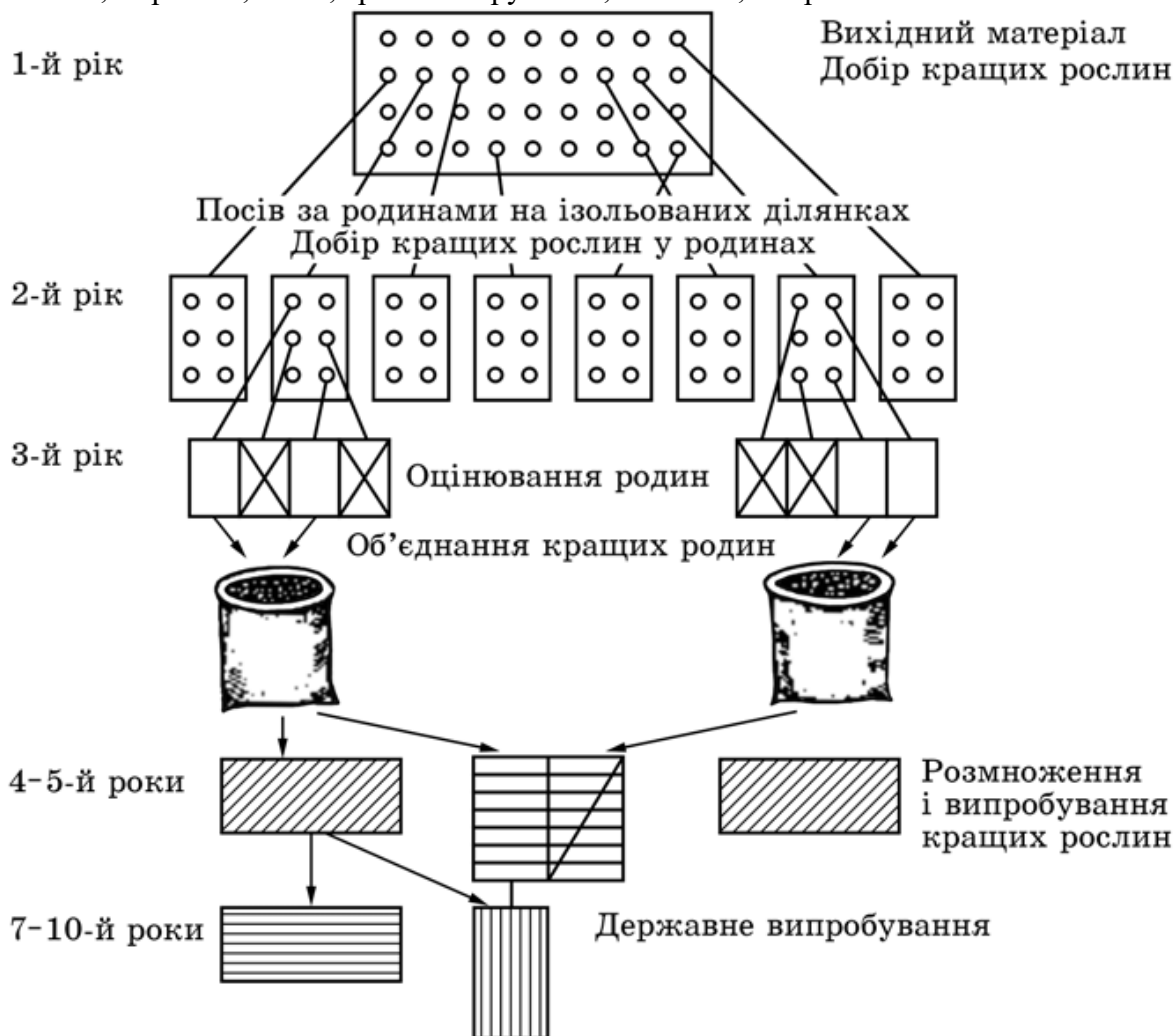


Рис. 12. Схема індивідуально-родинного добору

**Родинно-груповий добір** полягає в тому, що насіння з відібраних кращих рослин висівають не ізолювано, а групами, які формують за схожими морфологічними ознаками по кілька родин у кожній групі (рис. 13). У межах кожної групи родини висівають окремо на одній ізолюваній ділянці, а групу від групи висівають на певній відстані, щоб не відбулося переzapилення між ними. Оскільки до кожної групи добирають родини, подібні за господарськими і морфологічними ознаками, вони є досить багатими в спадковому відношенні популяціями. Тому навіть тривале переzapилення рослин у межах таких груп не призводить до депресії внаслідок спорідненого переzapилення. Посилення і накопичення ознак, за якими проводять добір, а також формування вирівняного потомства за господарськими і морфологічними ознаками, залежать від вирівняності родин, які входять до складу тієї чи іншої групи. Проте воно відбувається значно повільніше, ніж за індивідуально-родинним методом добору. З використанням багаторазового родинно-групового добору створено сорти жита (Харківське 60), гречки (Астра, Лілея), цукрових буряків (Ялтушківський однонасінний 30) та інших культур.

**Метод половинок, або залишків**, характеризується тим, що при його застосуванні контролюють властивості не лише материнських, а й чоловічих рослин. У найпоширенішому варіанті метод половинок застосовують з висіванням їх у різні роки.



При цьому добір проводять інтенсивніше, оскільки після проведення у 1-й рік оцінювання висівають кращі родини, а решта в перезапиленні участі не бере. Технічно цей метод здійснюють так: одну частину насіння від кожної відібраної рослини висівають у селекційному розсаднику, а другу зберігають у резерві. Насіння кращих потомств, що виділилися в селекційному розсаднику, наступного року для сівби не використовують унаслідок перезапилення їх з невідомими чоловічими формами. Селекційний розсадник у наступному році засівають насінням резервних половинок.

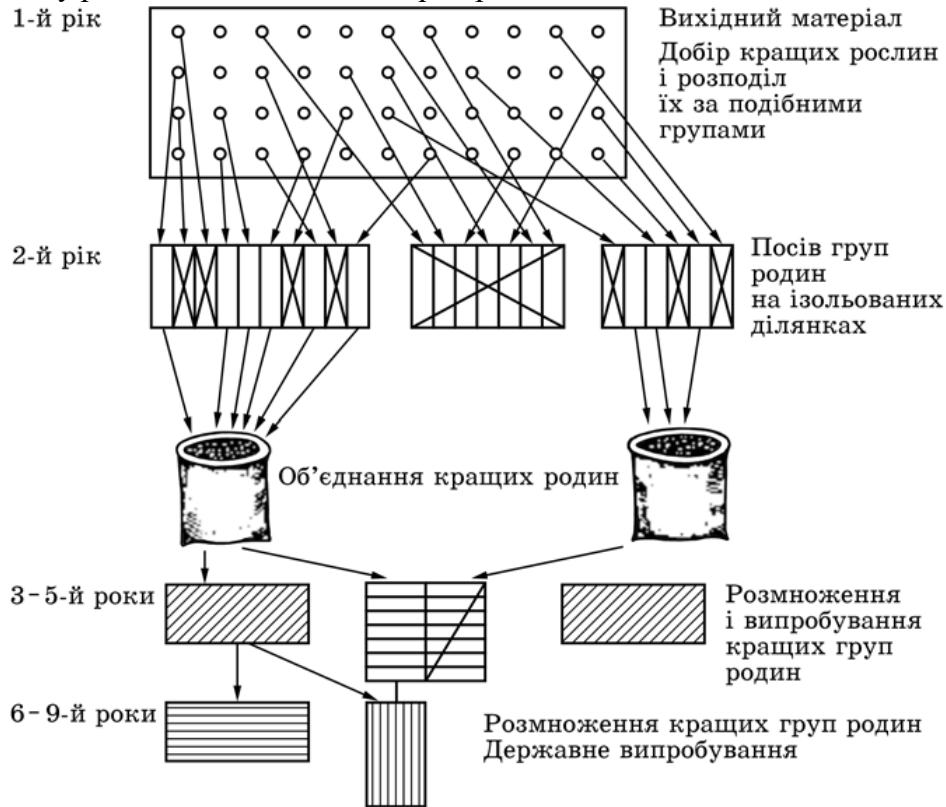


Рис. 13. Схема родинно-групового добору

На 3-й рік у селекційному розсаднику висівають насіння половинок урожаю тих рослин, потомство яких у попередньому році було кращим. З кращих зібраних рослин знову збирають насіння, розділяючи його на дві частини, і т.д. (рис. 14). Цим методом виведено сучасні районовані сорти соняшнику Одеський 83, Харківський 50, Лідер тощо.



Рис. 14. Схема індивідуально-родинного добору соняшнику методом половинок

### Контрольні запитання і завдання

1. Яку роль відіграв добір у створенні сортів культурних рослин? 2. Викладіть класифікацію методів добору. 3. У чому полягає суть масового добору? 4. Які позитивні ознаки має індивідуальний добір? 5. Які особливості в схемах індивідуального добору у самозапильних, вегетативно розмножуваних і перехреснозапильних культур?

## Тема 12. Методи оцінювання селекційного матеріалу

### 12.1. Основні принципи оцінювання селекційного матеріалу

Під оцінюванням селекційного матеріалу розуміють урахування господарських ознак і біологічних властивостей, які характеризують цінність певного сорту. Результати оцінювання селекційного матеріалу порівнюють із стандартом – кращим із реєстрованих сортів. Оцінювання сортів – досить складний і тривалий процес. Селекційний матеріал доводиться оцінювати одночасно за багатьма ознаками. Різноманітність ознак, які потрібно оцінити, потребує застосування різних методів, які можна поділити на три групи.

**Методи польового оцінювання**, за допомогою яких оцінюють особливості сорту та розвитку рослин у польових умовах, їх вимоги до технології тощо. Цими методами оцінюють також продуктивність рослин, їх відношення до несприятливих умов вирощування, шкідників, хвороб та стресових чинників.

**Лабораторно-польові методи оцінювання**, при застосуванні яких дані польового оцінювання доповнюють лабораторними дослідженнями, що передбачають крім кількісних установити також якісні характеристики селекційного матеріалу, який вивчається. Наприклад, урожайність визначається польовим методом, а якість урожаю (вміст білка, крохмалю тощо) – лабораторними.

*Лабораторні методи оцінювання* полягають у з'ясуванні біохімічних і фізіологічних особливостей рослин, пов'язаних зі стійкістю до хвороб і шкідників, несприятливих умов тощо. Наприклад, за вмістом цукрів у вузлі кушіння озимої пшениці можна ще восени робити висновки про її зимостійкість.

*Технологічне оцінювання*, яке здійснюють також лабораторними методами, передбачає виявлення технологічних особливостей культури при виготовленні кінцевого продукту (борошномельні та хлібопекарські властивості пшениці, смак бульб картоплі тощо). Польові і лабораторно-польові методи оцінювання поділяють на прямі, побічні та провокаційні.

*Прямі методи* полягають у тому, що рослини за тими чи іншими ознаками і властивостями оцінюють безпосереднім оглядом їх, вимірюванням, підрахунком, зважуванням. Наприклад, щоб оцінити сорти за продуктивністю, їх потрібно виростити до повної стиглості, зібрати врожай і зважити його. За прямим методом оцінювання зимостійкості підраховують кількість рослин озимих культур на ділянці пізно восени і рано навесні, коли рослини відновлюють ріст. Різниця між осіннім і весняним підрахунками, тобто кількість рослин, які вижили, виражена у відсотках, характеризуватиме певний сорт за зимостійкістю.

*Побічні методи* передбачають оцінювання рослин за певною ознакою або властивістю за допомогою іншої ознаки чи властивості, між якими існує залежність.

*Провокаційні методи* оцінювання полягають у тому, що для визначення окремих властивостей (зимостійкість, стійкість до хвороб чи шкідників, посухостійкість тощо) штучно створюються несприятливі умови, за яких проводять порівняльне оцінювання сортів за певною властивістю.

## **12.2. Оцінювання рослин за тривалістю вегетаційного періоду**

Оцінювання рослин здійснюють за допомогою фенологічних спостережень. При цьому у зернових відмічають фази сходів, кушіння, виходу в трубку, колосіння, цвітіння і дозрівання. Під час проведення фенологічних спостережень відмічають дату настання відпо відної фази. За початок беруть день, коли 10 % рослин вступають у цю фазу, за повну фазу, коли вступають 75 % рослин. Сходи зернових культур і злакових трав відмічають за появою першого листка, сходи гречки, соняшнику, льону, конюшини і люцерни – сім'ядольних листочків, сходи інших культур – перших поодиноких листків.

Кушіння зернових хлібів і злакових трав відмічають, коли із піхви листка головного стебла з'являються верхівки скручених у трубочку листочків бічних пагонів. Під виходом у трубку розуміють відособлення стебла, яке супроводжується подовженням нижнього міжвузля. Початок виходу в трубку в зернових культур встановлюють прощупуванням нижнього вузла стебла на висоті 1,5 – 3,0 см над поверхнею ґрунту.

Колосіння жита, пшениці, ячменю відмічають, коли колос наполовину вийшов з піхви верхнього листка. Цвітіння жита встановлюють при викиданні назовні пиляків у 75 % колосків. Початок цвітіння кукурудзи відмічають, коли розпочинають пилити пиляки. Цвітіння решти хлібів не відмічають, оскільки воно закритого типу.

У злакових хлібів при дозріванні відмічають молочну, воскову і повну стиглість. Молочна стиглість настає, коли зерна повністю сформовані, але колір їх зелений і вони заповнені густим молочно-білим соком, воскова – коли зерно при надавлюванні нігтем м'яко ріжеться, повна – коли зерно стає твердим.

## **12.3. Оцінювання за продуктивністю**

Продуктивність – це основна ознака, яка характеризує господарську цінність сортів. Урожай з одиниці площі визначається добутком продуктивності на середню кількість рослин. На початку селекційного процесу оцінюють елітні рослини та їхні потомства тільки за продуктивністю рослин, тобто за елементами врожаю. Крім оцінювання селекційного матеріалу за елементами структури врожаю, в контрольному розсаднику, в попередньому, конкурсному і виробничому сортовипробуванні його оцінюють за врожайністю з одиниці площі. Розглянемо методи оцінювання врожаю.

За *методом суцільного обліку* з усієї облікової ділянки збирають рослини, обмолочують їх. Урожай зважують, роблять відповідний запис у відомості. Цей метод можна застосовувати на ділянках будь-якого розміру. Метод суцільного обліку застосовують при збиранні врожаю селекційними малогабаритними комбайнами. Дані з кожної ділянки потребують уточнення у зв'язку з підвищеною вологістю і засміченістю. Для цього від кожного сорту беруть зразок зерна (1 кг), визначають вологість, роблять перерахунок на 14%-ву вологість, а також визначають масу 1000 зернин, натуру, чистоту тощо.

*Метод пробних ділянок* можна застосовувати на різних культурах, коли сортовипробування проводять на порівняно великих ділянках. Площа пробної ділянки становить від 1 до 5 м<sup>2</sup>. Кількість їх на ділянці залежить від її розміру та вирівняності посіву. На ділянках площею 500 – 1000 м<sup>2</sup> беруть, як правило, 20 пробних ділянок розміром 1 м<sup>2</sup>. Рослини з пробних ділянок скошують і зв'язують у снопи, які зважують, а потім просушують до сталої маси, обмолочують, зерно очищають і зважують.

Знаючи загальну площу пробних ділянок, масу снопів і очищеного зерна, легко обчислити урожай соломи і чистого зерна з усієї площі ділянки. Урожайність з 1 га є головним показником, який при порівнянні з іншими сортами та стандартним сортом дає змогу дійти висновку про господарську цінність сортів, що вивчаються за продуктивністю. Проте визначення загального врожаю ще не досить для повної характеристики сортів. Тому проводять аналіз структури врожаю за пробними снопами. Для цього беруть зразки рослин: з малих ділянок по 10 – 25, з великих (50 – 100 м<sup>2</sup>) не менше ніж 100 рослин з корінням без вибору, рівномірно з усієї площі. Крім прямих методів оцінювання селекційного матеріалу за продуктивністю використовують також побічні. Ф.Г. Кириченко розробив спеціальний метод вивчення, оцінювання і добору селекційного матеріалу на врожайність за *розвитком кореневої системи*. Насіння висівають у спеціальні скляні циліндри з розчином Кюпа на спеціальні металеві підвіски. Кращі рослини з найбільш розвинутою кореневою системою пересаджують у ґрунт для подальшої селекційної роботи.

При виведенні сортів зернових культур інтенсивного типу значну увагу приділяють такому фізіологічному показнику, як фотосинтетична продуктивність. Продуктивність фотосинтезу залежить від площі фотосинтезувальних органів, здебільшого листя, а також від тривалості їх функціонування. Має значення форма листків та їх розміщення в просторі. Установлено також, що вища інтенсивність фотосинтезу (Я. Леллі, 1980) спостерігається в остистих колосах. До сучасних сортів зернових культур ставиться ще одна важлива вимога, пов'язана з розподілом продуктів фотосинтезу між зерною і незерною частинами врожаю. Відомо, що у високорослих форм пшениці частка зерна в загальному врожаї становить близько 40 %, а відношення зерна до соломи 1 : 1,5. Короткостеблові сорти інтенсивного типу мають підвищену частку зерна в урожаї, а відношення зерна до соломи приблизно 1:1.

#### **12.4. Оцінювання зимостійкості**

Зимостійкість є однією з найважливіших біологічних властивостей озимих культур. Незважаючи на значні успіхи в селекції, більшість сортів озимих культур все ще недостатньо стійкі до несприятливих умов зимівлі. Ознака зимостійкості дуже складна. Вона передбачає стійкість до тих чинників, які призводять до загибелі озимих під час зимівлі: низькі критичні температури, відлиги, льодяна кірка, випирання, випрівання, вимокання, фізіологічна посуха. Залежно від географічної зони і погодних умов року ці чинники можуть бути комбінованими. Під зимостійкістю в широкому значенні розуміють здатність рослин переносити несприятливі умови зимового і ранньовесняного періоду. Зимостійкість оцінюється прямими і побічними методами.

**Прямі методи оцінювання. Оковимірне оцінювання перезимівлі.** Навесні, коли живі рослини можна відрізнити від загиблих, послідовно оглядають один за одним усі селекційні номери і сорти по всіх повтореннях, оцінюючи на око перезимівлю їх за

дев'ятибальною шкалою. Якщо посіви після виходу з-під снігу мають строкатий вигляд через нерівномірність випадання рослин (плямами, лисинами), то слід використовувати роздільне оковимірне оцінювання для весняного підрахунку стану посіву. Для цього ділянку розбивають уздовж на квадратні майданчики. Кожний майданчик оцінюють за дев'ятибальною шкалою, а потім суму балів ділять на кількість майданчиків. Добуте число є середнім балом оцінювання стану рослин на всій ділянці.

**Метод прямого підрахунку рослин** широко застосовують у сортовипробуванні. Рано навесні підраховують живі й мертві рослини на пробних ділянках (ширина пробної ділянки 2 рядки, довжина 0,5 – 1,0 м). Живі рослини мають зелене забарвлення і вторинні корінці білого кольору. За результатами обліку виводять відсоткове відношення живих і загіблених рослин.

**Метод відрощування зразків рослин.** Для визначення стану озимих посівів у зимовий період з поля періодично беруть проби і поміщають їх у тепле приміщення для відрощування. Зразки для відрощування беруть у розширеному та конкурсному випробуваннях і посівах розмноження. У розширеному та конкурсному випробуваннях зразки беруть з кінцевих захисних смуг з двох несуміжних повторень. Зразки відбирають 25 січня і 23 лютого. За несприятливих метеорологічних умов, які можуть спричинити пошкодження посівів, слід додатково взяти проби через 10 діб після виявлення несприятливого чинника. Зразки для відрощування беруть у вигляді монолітів завдовжки (вздовж рядка посіву) 25 – 30 см, завширшки 2 суміжних рядки і завглибшки не менше ніж 20 см. Зразки вміщують у пронумеровані дерев'яні ящики відповідних розмірів. Ящики з монолітами потрібно тримати перші 2 – 3 доби в приміщенні за температури 5 – 10 °С. Після відтавання моноліти переносять на 12 діб у світле приміщення з температурою 18 – 20 °С. Підрахунок результатів проводять на 15-ту добу після взяття зразків у полі. Описуючи моноліт, відмічають фазу розвитку рослин, їхній зовнішній вигляд, пошкодження сніговою пліснявою чи якимось шкідником. Установлюють і записують основні причини загибелі рослин (вимерзання, вимокання, випрівання тощо). Для швидкого визначення стану посіву озимих культур застосовують прискорені методи відрощування.

*Із застосуванням тетразолу* в установлені терміни беруть зразки рослин на захисних смугах. Кількість рослин у зразку має наблизитися до їх кількості в моноліті. Зразки рослин розморожують у холодній воді або в приміщенні за температури 8 – 10 °С, потім рослини відмивають, відрізають у них корені і листя на відстані 3 – 5 мм від основи вузла куцїння. Відрізані вузли куцїння переносять у чашку Петрі, заливають 0,5%-м розчином тетразолу і вміщують на годину в термостат при 40 °С. Якщо термостата немає, то чашки Петрі з вузлами куцїння закривають темним матеріалом і залишають у кімнаті на 4 год. Після цього підраховують кількість живих і загіблених рослин та їх відсоткове відношення. У живих рослин конус наростання забарвлюється у вишневочервоний або червоний колір, у загіблених – не забарвлюється.

*Без застосування тетразолу* (метод Донського НДІСГ) моноліти переносять у тепле приміщення, розморожують, відмивають рослини від ґрунту і на відстані 1 см від вузла куцїння зрізують листя і корені. Вузли куцїння переносять у скляну банку на змочену у воді вату, марлю або фільтрувальний папір. Банку закривають для створення вологості і ставлять на 12 – 24 год у тепле місце з температурою 24 – 26 °С. Після цього у живих рослин спостерігається ріст стебел і коренів. За цією ознакою визначають живі й загіблі рослини і обчислюють відсоток загіблених рослин від загальної кількості рослин у зразку.

**Метод оцінювання морозостійкості при штучному проморожуванні.** Ящики розміром (40 × 30 × 10 см) набивають просіяною землею і встановлюють на вегетаційному майданчику. Висівання проводять на 2 – 3 доби пізніше від оптимальних строків. Уящик висівають 5 або 6 сортів (по 2 рядки), в тому числі стандарт (контрольний) відповідно до рендомізованого розміщення. Для кожного строку проморожування визначають критичну

температуру проморожуванням рослин сортів-класифікаторів за трьох температур, що наближаються до критичної, з інтервалом 2 – 3 °С. Наприклад, у період максимального розвитку морозостійкості рослини озимої пшениці проморожують при –18, –20, –22 °С, озимого жита – при –19, –22, –25 °С, озимого ячменю – при –14, –16, –18 °С. Три ящики з сортами-класифікаторами поміщають у камери одночасно. Проморожування починають з температури на глибині вузла кушіння. Швидкість зниження температури –2 °С/год до досягнення температури проморожування. За заданої температури ящики витримують упродовж доби. Після закінчення проморожування температуру в камерах підвищують приблизно на 2 °С/год, а потім ящики переносять у теплицю на відрощування за температури 18 і 20 °С та при 16-годинному освітленні. Через добу рослини зрізують на висоті 3 – 4 см від поверхні ґрунту так, щоб залишилися листові пластинки 1 – 2 см завдовжки, і підраховують загальну кількість рослин кожного зразка. Через 8 – 10 діб оцінюють стан рослин і на підставі цього вибирають критичну температуру.

**Провокаційні методи.** Якщо вивчають небагато сортів, то їхню зимостійкість оцінюють, штучно створюючи безсніжність або снігонагромадження. Для цього на половині площі ділянок усіх сортів після кожного снігопаду зчищають сніг або, навпаки, покривають її ділянки для оцінювання стійкості рослин до випрівання. Половина ділянок кожного сорту з природним снігонагромадженням є контрольними. Так само створюють штучну льодяну кірку, поливаючи водою частину площі під досліджуваними сортами.

**Сівба на схилах.** Схили полів у напрямку вітрів, що панують у певній місцевості, можна використати як природний провокаційний фон для оцінювання морозостійкості сортів. Сніг на таких місцях постійно здувається, глибина його шару невелика, тому висіяні тут сорти зазнають впливу низьких температур.

#### **Провокаційні методи оцінювання стійкості до випрівання.**

**Польовий метод.** Сорти, що вивчаються, висівають у полі в оптимальні строки. Через 10 – 15 зразків висівають сорт-диференціатор. З настанням стійкого переходу середньодобової температури повітря через 0 °С ділянки з рослинами накривають плитами пінопласту 5 або 10 см завтовшки, які закріплюють металевими гачками. Навесні, з настанням стійкого переходу середньодобової температури повітря через 0 °С, плити пінопласту знімають з ділянок і оцінюють пошкодження рослин сніговою пліснявою за дев'ятибальною шкалою: 0 – плісняви немає; 9 – всі рослини уражені грибом. З відновленням активної вегетації визначають кількість живих рослин та їх відношення до загальної кількості рослин, які ввійшли в зиму. Порівнянням добутих даних із даними по сортах-диференціаторах установлюють ступінь стійкості досліджуваних сортозразків до умов вирощування.

**Вегетаційний метод оцінювання.** Сорти, які випробовують, висівають у вегетаційні посудини або ящики в оптимальні строки. Одночасно висівають 3 – 4 сорти-диференціатори з відомим рівнем стійкості. З моменту висівання до припинення вегетації посудини (ящики) залишають на стелажах у природних умовах.

При припиненні вегетації посудини (ящики) з рослинами (залишають 3 – 4 рослини на 1 кг ґрунту) вміщують у кліматичні або терморегульовані камери з таким режимом: температура повітря в межах 0 – 2 °С, відносна вологість повітря 90 – 100 %, цілковита темрява. Одночасно на стандартних сортах визначають ступінь загартування рослин перед закладанням у камери. Проморожування проводять ступінчасте, з інтервалом 2 – 3 °С у низькотемпературних камерах. Через 90 – 150 діб перебування в камерах рослини переносять у теплицю для відрощування. Перед цим оцінюють ураження рослин сніговою пліснявою за дев'ятибальною шкалою. Через 3 – 4 доби відрощування підраховують живі та загиблі рослини. За відсотком рослин, які збереглися, порівняно з сортами-диференціаторами визначають ступінь стійкості до випрівання.

**Методи оцінювання стійкості озимих культур до вимокання. Лабораторний метод.** Затоплення насіння проводять у фарфорових або скляних посудинах. Насіння (100

шт.) кожного сорту занурюють у воду, шар якої не перевищує 3 – 4 см, за температури 22 – 24 °С. Через 3 – 4 доби (залежно від температури) насіння виймають з води і вміщують у ростильні. Через 6 – 7 діб підраховують кількість нормально розвинених проростків. Повторність визначення 4 – 5-кратна.

**Методи оцінювання стійкості озимих культур до льодяної кірки.** При оцінюванні вегетаційним і вегетаційно-лабораторним методами, які застосовуються в Інституті фізіології рослин і генетики АН України, рослини вирощують у посудинах Вагнера.

**Веgetаційний метод.** Цей метод дає змогу отримати дані про вплив льодяної кірки на життєздатність і продуктивність досліджуваних сортів. Проте він має істотні недоліки: неможливість регулювання температурного режиму, а отже, й тривалості дії льодяної кірки. Ці недоліки усувають поєднанням вегетаційного досліду з використанням холодильних камер, в яких рослини зазнають дії льодяної кірки за заданих температур і тривалості, після чого їх переносять на відрощування в умови вегетаційного будиночка або теплиці.

**Веgetаційно-лабораторний метод.** У зимовий період посудини з рослинами переносять у холодильну камеру з температурою –3 °С. Частина їх заповнюють водою для утворення на поверхні ґрунту льодяної кірки. Друга частина посудин є контрольною. За цього температурного режиму рослини залишають на 20 – 30 діб. Потім температуру підвищують до 5 – 8 °С і підтримують її на такому рівні до повного танення льодяної кірки. Ґрунт у контрольних посудинах поливають такою кількістю води, яка була використана при створенні льодяної кірки в дослідному варіанті. Рослини відрощують за температури 18 – 20 °С упродовж 20 – 35 діб, потім обліковують ступінь їх пошкодження.

**Польовий метод.** Цей метод визначення дії льодяної кірки на посівах озимих культур уперше ще у 30-ті роки ХХ ст. розробив М.І. Салтиков. Льодяну кірку створювали поливом невеликих ділянок водою в зимовий період. Польовий метод визначення стійкості рослин до льодяної кірки істотно вдосконалив Ю.П. Шалін із співробітниками у Миронівському інституті пшениці. Вони застосували обмежувачі розтікання води по поверхні ґрунту – дерев'яні рами 100 × 100 × 12 см, які встановлювали на дослідній ділянці перед початком зими. Нижні частини рами на 3 – 4 см заглиблюють у ґрунт. Льодяну кірку завтовшки до 2 см створюють у середині січня – на початку лютого. Систематично реєструють температуру ґрунту на глибині 2 – 3 см, обліковують тривалість залягання льоду, стан посіву після його танення і до формування врожаю.

**Побічні методи оцінювання зимостійкості.** Не всі селекційні заклади мають холодильні установки. Тому для попереднього визначення морозостійкості можна оцінювати її непрямими методами: за анатомо-морфологічними ознаками, біохімічними і фізіологічними показниками.

**Розмір клітин.** Морозостійкі сорти характеризуються меншими розмірами клітин і більшою щільністю тканин у вузлах кущіння. Зазначимо, що чим менше відношення поверхні клітин до об'єму, тим вищий і стабільніший її енергетичний рівень. Морозостійкість таких сортів вища.

**Диференціація конуса наростання.** Морозостійкість відповідає певним етапам органогенезу рослин. На перших етапах органогенезу відбувається адаптування до зовнішніх умов, і в рослин формується висока морозостійкість. Тому за диференціацією конуса наростання на початку зимового періоду можна орієнтовно дійти висновку про морозостійкість сорту. Морозостійкі форми озимої пшениці перебуватимуть на першому етапі, менш морозостійкі – на другому, а маломорозостійкі – в кінці другого – на початку третього етапу органогенезу.

**Метод оцінювання морозостійкості за забарвленням живих та мертвих тканин.** Після відтавання рослини ставлять на добу у воду. З кожного вузла кущіння роблять 2 – 3 поздовжніх зрізи, потім рослини забарвлюють у слабкому 0,025%-му

розчині нейтральноту 15 хв і переносять на 30 хв у 2 N розчин сахарози. Живі клітини мають чітко виражений плазмоліз, мертві його не мають.

**Біохімічні методи.** Морозостійкість рослин можна визначити за такими фізіологічними та біохімічними показниками, як вміст зв'язаної води, інтенсивність дихання у зимовий період, вміст різних фракцій білка і високоенергетичних сполук, активність ферментів.

**Вміст цукрів.** Між зимостійкістю та інтенсивністю накопичення цукрів існує пряма залежність, тобто за однакових умов найбільш морозостійкими будуть ті сорти, в рослинах яких більше накопичилося цукрів у вузлах кущіння перед входженням у зиму. Щоправда, при різкому похолоданні та короткому періоді осінньої вегетації між морозостійкістю і вмістом цукрів у вузлах кущіння відповідності може й не бути. Вміст цукрів у вузлах кущіння визна чають за методом Х.М. Починка або Г. Бертрана. **Концентрація клітинного соку** у вузлах кущіння на початку зимового періоду у морозостійких сортів вища. Визначають її за допомогою рефрактометра після настання від'ємних температур. Застосовують також інші методи, зокрема активність ферменту  $\beta$ -фруктофуранозидаз, структуру і функції мітохондрій.

### 12.5. Оцінювання посухостійкості

В Україні посухи часто зазнають південні області, хоча частково вона поширюється й на Лісостепову зону, а іноді й на Полісся. Посуха буває трьох видів: ґрунтова, атмосферна та комбінована. Для оцінювання стійкості селекційного матеріалу до посухи застосовують прямі, провокаційні та побічні методи. До прямих методів належить польовий, коли посухостійкість визначають за ступенем зниження врожаю сортів у посушливі роки. При цьому не ставлять спеціальних дослідів. Оцінювання проводять у тих самих розсадниках, де випробовують сорти. При настанні посухи у рослин відмічають швидкість і ступінь втрати тургору, ступінь відмирання листя. При настанні вологої погоди прискорюється відновлення тургору, з'являються нові листки. Ці спостереження пов'язують з урожайністю. Порівнюючи врожайність сортів за різні роки, можна дати ймовірну оцінку їх посухостійкості.

**Метод обліку приросту сухої речовини** є побічним, що характеризує посухостійкість сортів. На посівах кожного сорту беруть зразки (по 50 – 100 рослин злакових, по 5 – 10 кущів картоплі) і визначають приріст сухої речовини через кожні 5 – 10 діб. Приріст сухої речовини впродовж тривалого часу за зміни температури, відносної вологості повітря і вологості ґрунту може досить точно характеризувати відносну посухостійкість порівнюваних сортів.

**Метод оцінювання розвитку кореневої системи.** Добрий розвиток, глибина проникнення в ґрунт, розгалуження кореневої системи – важливі показники посухостійкості рослин. Кореневу систему вивчають різними методами. Один із них – метод порівняльного оцінювання розвитку кореневої системи безпосередньо в полі, по вертикальній стінці спеціально викопаної каналу. Коріння відмивають водою за допомогою ранцевого обприскувача. Оцінюють у балах або цифрах, підраховують кількість коренів на певній площі вертикальної стінки каналу.

**Метод засушників.** Недоліком польового методу є те, що погодні умови в роки випробування можуть бути несприятливими для оцінювання цієї ознаки. Тому для визначення стійкості до ґрунтової посухи застосовують спеціальні засушники. Для цього вибирають невелику ділянку, обкопують навколо невеликою каналом і роблять дерев'яний або металевий каркас, на якому закріплюють брезент або плівку. В суху погоду покриття знімають, перед дощем знову закріплюють на каркасі. В засушнику сорт і стандарт висівають рядками. Упродовж вегетаційного періоду визначають вологість ґрунту в засушнику та поза ним не менше ніж три рази. Для цього зразки ґрунту беруть з різних місць і глибин. У засушнику поступово виникає ґрунтова посуха. Рослини перебувають у природних умовах, завдяки чому посухостійкість оцінюють досить точно, порівнюючи врожай у засушнику з урожаєм контрольних, незакритих частин ділянок.



**Оцінювання посухостійкості у суховійних камерах.** Для попереднього оцінювання сортів деякі селекційні установи використовують суховійні камери, в які вміщують вегетаційні посудини з рослинами. Через суховійну камеру пропускають сильний потік зневодненого повітря (відносна вологість 18 – 20 %) за температури близько 40 °С, тобто створюють приблизно такі умови, які бувають у природі під час суховію. Стійкість сортів до атмосферної посухи за цього методу оцінюють, порівнюючи врожайність рослин у контрольних посудинах і тих, що зазнали дії суховійної установки.

**Метод в'янення,** який розробив І.І. Туманов, полягає в тому, що рослини висівають у посудині місткістю 6 – 7 кг ґрунту і вирощують їх при штучному зрошенні. Потім у певні фази розвитку зрошення припиняють, запас вологи в посудинах швидко витрачається і рослини в'януть. Коли в'янення досягає такого ступеня, що у найменш стійких сортів починає відмирати листя, полив відновлюють і продовжують до кінця вегетації. В таких самих посудинах і за таких самих умов, але при постійному зрошенні для контролю вирощують ці самі сорти. Порівняння врожайності досліджуваних рослин з контрольними дає змогу визначити ступінь посухостійкості: що менша різниця в урожаї між рослинами, які зазнали в'янення і контрольними, то більш стійкий сорт до посухи. Застосовують ще кілька методів: пророщування насіння в розчинах сахарози; бубнявіння насіння в розчинах з різним осмотичним тиском; облік виділення електролітів за вмістом крохмалю в клітинах кореневого чохла; визначення загальної й активної поглинальної поверхні кореневої системи за допомогою барвника – метиленового синього.

#### **12.6. Оцінювання стійкості сортів до хвороб**

Створення стійких сортів – найефективніший захід боротьби з хворобами рослин. Впровадження їх у виробництво усуває необхідність проведення заходів захисту рослин, на які витрачаються значні кошти, а головне – забезпечує вирощування екологічно чистої продукції та захист навколишнього природного середовища. Паразити в природі існують як популяції біотипів. Біотиповий склад популяції формується під дією екологічних умов, видового і сортового складу рослин, що живлять їх. Між біотипом і расою не можна поставити знак рівності. *Раса* – це систематична одиниця подібних за ознаками або іншими властивостями біотипів. Збудники хвороб мають велику кількість рас. Сорти, стійкі до тієї або іншої хвороби в одному регіоні чи зоні, в інших можуть уражатися нею. Тому для оцінювання сортів за стійкістю до хвороб застосовують сортовий ключ. У зарубіжній літературі його називають тестосортиментом.

Сортовий ключ є набором сортів з різним ступенем стійкості до різноманітних рас: один сорт пошкоджується всіма расами, другий – всіма мінус одна, третій – мінус дві раси тощо. Висіваючи сорт, що апробується, разом із сортами, які входять до сортового ключа, можна визначити, до яких рас він стійкий, до яких відносно стійкий. Відповідно до цього треба визначити ареал його майбутнього поширення, де немає рас паразита, до якого сорт не стійкий. Фітопатологічне оцінювання застосовують на всіх етапах селекційного процесу і на початкових стадіях насінництва. Для цього форми і сорти, що вивчаються, випробовують на природному або штучному фоні. Градацію стійкості та сприйнятливості визначають за інтенсивністю пошкодження рослин і виявленням зовнішніх видимих реакцій. Тому можуть бути два підходи до оцінювання стійкості: облік інтенсивності виявлення хвороби; наявність показників імунності або їх відсутність. Хвороби дифузного характеру (сажку, кореневі гнилі, вірози) обліковують підрахунком пошкоджених рослин, стебел тощо. Локальне пошкодження, яке характеризується появою пустул, плям (іржа, борошниста роса), обчислюють за шкалою-малюнком. Інтенсивність пошкодження підраховують при повному виявленні хвороби. Основним методом оцінювання є випробування селекційного матеріалу і сортів на інфекційному фоні. Слід використовувати також природне зараження як на посівах селекційних установ, так і в місцевості, сприятливій для розвитку хвороби, куди можна направляти сорт для оцінювання. Природне зараження іржею, борошнистою росою та іншими хворобами можна провокувати строками сівби, які сприяють розвитку паразита, підкосами рослин,

що подовжує їх вегетацію, висіванням сортів, що вивчаються серед нестійких для збільшення інфекційного навантаження. Щоб посилити природне зараження рослин, застосовують також сівбу при беззмінній культурі або в короткій сівозміні (3 – 4-річні ротації).

#### **12.7. Оцінювання стійкості рослин до пошкодження шкідливими комахами**

Відомо багато видів комах, що пошкоджують сільськогосподарські рослини. Втрати врожаю від комах дуже великі, тому боротьбу з ними потрібно вести всіма можливими засобами, у тому числі створювати сорти, стійкі до шкідників.

**Польові методи оцінювання стійкості до шкідників.** Для визначення пошкодження гессенською мухою проби рослин на озимій пшениці беруть восени у фазі кущіння і перед збиранням, на ярій – весною на початку виходу в трубку та перед збиранням. Стійкість оцінюють за показниками пошкоджуваності рослин. Усі рослини поділяють на три групи: пошкоджені; пошкоджені, але не загині; пошкоджені та загині, або непродуктивні. Потім підраховують їх кількість. За результатами аналізів у відсотках визначають пошкоджені рослини, загині з пошкоджених, середню кількість личинок на одну пошкоджену рослину, на 1 м<sup>2</sup>, на 100 рослин. Зразки ярої пшениці, ячменю, вівса для визначення пошкоджуваності шведською мухою відбирають у фазі виходу в трубку. Аналізом визначають пошкодження рослин, стебел, загальну і продуктивну кущистість, загині (непродуктивні) рослини з пошкоджених, кількість личинок на 1 м<sup>2</sup> або на 100 рослин. Аналіз рослин на виявлення злакової (пшеничної) мухи проводять за такою самою схемою. Пошкодження рослин стебловими трачами визначають перед збиранням. Рослини виймають з коренями і до них добавляють стебла, що впали. Голкою розрізають стебло. Пошкоджуваність визначають за наявністю личинок або червоточин. Пошкоджуваність вегетуючих рослин шкідливою черепашкою визначають візуально. Характерною ознакою пошкодження рослин у фазі кущіння є пожовтіння і засихання центрального листка, а у фазі кінця трубкування – початку колосіння – часткова або повна білоколосість, гофрована колосоніжка, невиколошування. Пошкоджуваність вегетуючих рослин озимої і ярої пшениці зимуючою черепашкою оцінюють двічі: озимої – у фазі кущіння – початок трубкування і у фазі колосіння; ярої – у фазі кущіння і трубкування – початок колосіння.

Для визначення кількості зерна, пошкодженого клопом-черепашкою, беруть 3 наважки по 10 г і ретельно оглядають кожну зернівку. Зернівки, пошкоджені клопами, зважують і масу виражають у відсотках від маси взятої наважки. Шведська муха, особливо у вологі роки, сильно пошкоджує зернівки вівса і ячменю. Щоб установити пошкодженість нею зернівок у фазі повної стиглості, відбирають зразки (по 10 – 15 волотей або колосів кожного сорту) і визначають наявність у зернівках личинок або пупаріїв мухи. Картопля уражається багатьма шкідниками, але найбільш шкодочинними є колорадський жук і нематоди. Колорадський жук обліковують прямим методом. Оглядають по черзі кожний кущ у двох рядках – справа і зліва, звертаючи увагу на нижній бік листка. Виявляють наявність жуків, личинок і кладок яєць, підраховують їх кількість. Якщо рослини мають симптоми пошкодження, а жуків на рослинах уже немає, то шар ґрунту в радіусі 50 см навколо пошкодженого куща на глибину 20 – 30 см просівають через сито і підраховують кількість комах. Визначають ступінь ураження рослин і заселеність комахами. Обстеження бульб на зараженість стебловими нематодами проводять восени перед закладанням їх на зберігання і навесні – перед садінням. Від середніх проб беруть бульби, які ріжуть навпіл і з однієї половинки на межі між здоровою і гнилою тканиною зрізують шматочок м'якоті, який кладуть у краплю води на склі. За допомогою лупи розглядають дрібні ниткоподібні нематоди, які мають довжину 1,0 – 1,2 мм. Установлюють кількість уражених бульб у відсотках.

**Висівання в місці зосередження шкідника.** Цей метод застосовують для оцінювання вихідного матеріалу на стійкість до гессенської мухи. Місце висівання визначають заздалегідь, користуючись результатами осіннього обстеження озимих.

Розміщення поблизу осередку шкідників сортів, які вивчаються, сприяє появі на рослинах шкідників навіть у роки, коли їх загальна кількість невелика. За великої кількості мух для оцінювання стійкості до них достатньо мати 300 – 400 рослин кожного зразка. Сорти і зразки, що вивчаються, оковимірно оцінюють кілька разів за чотирибальною шкалою: нестійкі, слабо-, середньостійкі та стійкі.

**Створення провокаційного фону.** Навіть у роки зниженої кількості шкідників існує достатній запас їх особин, які зберігаються в резерваціях. Застосовуючи приналежувальні посіви в певні строки, можна сконцентрувати шкідників на ділянках, призначених для висівання, тобто створити високу насиченість їх певним видом шкідників. У великій кількості мухи концентруються в місцях, добре освітлених сонцем і захищених від вітру. Зразки, що вивчаються, висівають парним методом у 3 – 4-х повтореннях. Стійкість рослин визначають оковимірно за наявністю зовнішніх ознак пошкодження за чотирибальною шкалою, а також за допомогою аналізу.

#### **Лабораторні методи оцінювання стійкості до шкідників.**

**Оцінювання стійкості у камері.** Цим методом користуються при визначенні стійкості сортів до гессенської, шведської і злакової мух. У дерев'яному ящику розміром 24 × 26 при висоті 13 см, заповненому землею, висівають 20 зерен при 4-кратному повторенні. З появою у рослин другого листка ящики переносять у камеру під загальний ізолятор. Рослини заселяють комахами з розрахунку 1 – 2 самки на 1 ящик. Експозиція – 4 доби. Облік відкладених яєць на рослинах із зазначенням місця їх відкладання (1-й, 2-й, 3-й листки, верхня або нижня листкова пластинка) починають відразу після винесення ящиків з камери і закінчують його не більш ніж за 2 дні. Через 2 тижні після обліку яєць, коли вже переважають пупарії (70 – 80 %), приступають до аналізу рослин, визначаючи заселеність пупаріями кожної рослини окремо. Для порівняння користуються даними про кількість (у відсотках) відкладених яєць, личинок, що вижили, і заселених рослин (яйцями і личинками).

**Вивчення стійкості за побічними ознаками.** В Інституті захисту рослин розроблено експрес-метод для оцінювання фізіологічної стійкості кукурудзи і пшениці до шведської мухи. Він ґрунтується на взаємодії ферментативного апарату комахи з субстратом – пошкодженими тканинами рослин. Основою експрес-методу визначення стійкості злаків до клопа-черепашки є гідроліз пшеничного в\i1079 зерна екстрактом слинних залоз клопа-черепашки. Ступінь гідролізу оцінюється за інтенсивністю забарвлення його продуктів йодом.

#### **12.8. Оцінювання селекційного матеріалу за якістю продукції**

Якість сільськогосподарської продукції характеризують такі показники: добрий смак; хороший зовнішній вигляд; високий вміст потрібних речовин (крохмалю в картоплі, цукру в цукрових буряках, жиру в сояшнику та рапсі, вітамінів в овочах, каротину в моркві, білка у пшениці та ячмені, лізину в кукурудзі тощо); більш низький вміст небажаних речовин (алкалоїдів у люпині, шкідливого азоту в цукрових буряках, білка у пивоварному ячмені, плівки у вівса та ячменю); придатність до переробки (високі хлібопекарські властивості пшениці, пивоварні властивості ячменю, придатність до консервування плодівих і овочевих, форма бульб картоплі, яка задовольняє машинне очищення); висока товарність продукції (великі бульби у картоплі, велика головка цвітної капусти). Деякі з цих показників можна визначити простим оглядом і проведенням обліку (лежкість, забарвлення плодів), інші – лабораторними методами.

**Оцінювання якості зерна пшениці.** *Натура зерна* – один із критеріїв якості пшениці, важливий показник у системі класифікації зерна. Натурою прийнято називати масу 1 л зерна в грамах. За даними багатьох авторів, кореляція між натурою і виходом борошна становить 0,76 і 0,74. Цей показник дуже коливається і змінюється залежно від вологості, чистоти, форми, характеру поверхні і вирівняності зерен.

**Склоподібність.** Цьому показнику надають особливо великого значення на світовому хлібному ринку. За ним судять про консистенцію ендосперму, твердість

зернівки, її структуру, вихід борошна. Визначають склоподібність двома способами: з використанням діафоноскопу ДСЗ-2; за результатами огляду зрізу зерна. Визначаючи склоподібність візуально, розрізають 100 зернин і підраховують окремо склоподібні, частково склоподібні і борошністі. До цілком склоподібних додають половину кількості частково склоподібних; добута сума і є відсотком склоподібності зерна певного сорту.

**Вміст білка, кількість і якість клейковини.** Це найважливіші показники якості пшеничного зерна. Що більше білка містить зерно, то вища його харчова цінність. Вміст білка значною мірою залежить від умов вирощування, проте існують чіткі, генотипово зумовлені відмінності в його виявленні. Вміст азоту в зерні визначається методом К'ельдаля. Останнім часом розроблено кілька експрес-методів визначення вмісту білка, що ґрунтуються на інших принципах. Створено автоматизовані прилади, які дають змогу проводити масові аналізи селекційного матеріалу. В процесі селекції визначають амінокислотний склад білка спеціальними приладами – амінокислотними аналізаторами. Від кількості білка залежить кількість клейковини, адже клейковина – це насичені водою білкові речовини пшениці (гліадин – 44 % і глютенін – 41 %). Встановлено пряму кореляцію між вмістом білка і клейковиною ( $r = 0,97$ ). Розрізняють клейковину сиру (кількість клейковини разом з поглинутою водою) і суху (після висушування).

**Визначення хлібопекарських властивостей зерна за вмістом і якістю клейковини.** Відомо кілька методів визначення цих показників. Усі вони ґрунтуються на відмиванні клейковини водою з тіста. Відмиту клейковину зважують і визначають її якість за допомогою приладу ВДК-1 (вимірювач деформації клейковини). Якість хліба залежить від технологічних властивостей борошна. Для характеристики технологічних властивостей борошна користуються поняттям його сили. За якістю зерна пшениці поділяють на сильні, середні та слабкі. Ці терміни виникли в Англії. Там за умов вологого і порівняно холоднуватого клімату всі сорти пшениці дають зерно низької якості, з якого хліб виходить з невеликим об'ємом, грубими порами, важкою і вогкою м'якушкою. Борошно сильної пшениці має відмінні хлібопекарські властивості, підвищений вміст білка, хорошої якості, пружності та розтягуваності клейковини, тому випечений з нього хліб має великий об'єм, хорошу форму і пористість м'якушки. Додавання такого борошна до борошна слабких пшениць поліпшує його. Борошно з пшениці середньої сили має добрі хлібопекарські властивості, з нього випікають хліб задовільної якості без додавання борошна сильної пшениці. Якість хліба, випеченого з борошна із слабкої пшениці, низька, об'єм його невеликий, пористість погана. Тісто із слабого борошна слабоеластичне і при замішуванні сильно розріджується. Щоб мати нормальний хліб, до нього додають борошно сильної пшениці. З різних показників якості (маса 1000 зерен, вміст клейковини, седиментація, сила борошна, об'єм хліба) найважливішими є показники седиментації та сили борошна, особливо на ранніх стадіях селекційного процесу. Хлібопекарські властивості та силу борошна різних сортів пшениці оцінюють у технологічних лабораторіях протягом кількох етапів з використанням спеціальних методик.

**Оцінювання якості зерна жита.** Зерно жита використовують для харчових, кормових і технічних потреб. При селекції основну увагу приділяють хлібопекарським властивостям зерна. Основними показниками якості жита є маса 1000 зернин, форма і вирівняність зерен, борошномельні властивості, вміст білка, активність ферментів амілазного комплексу, хлібопекарські властивості борошна. Останнім часом у селекційних програмах здійснюють масове оцінювання матеріалу за числом падінь (ЧП), яке запропонував Хагберг. Цей показник побічно характеризує активність амілази. Головна перевага методу Хагберга – швидкість і чистота. Найточніші результати дістають при визначенні цього показника на автоматизованому приладі Хагберга – Партена. Для більш повної характеристики амілазного комплексу житнього борошна застосовують спеціальний прилад – амілограф. Результати аналізу прилад записує у вигляді кривої, яка

дає повну інформацію про динаміку клейстеризації. Останнім часом почали оцінювати зерно жита на вміст шкідливих речовин – алкілрезорцинолів.

**Оцінювання якості зерна вівса.** При селекції кормового вівса оцінюють масу 1000 зернин, плівчастість, вміст білка. До зерна вівса, яке призначене для переробки, ставляться певні вимоги. Кращим є зерно московського (пробштейнського) типу, воно добре лушиться. Позитивною технологічною властивістю зерна є низька плівчастість. Наявність подвійних зерен знижує якість зерна. Колір крупи може бути світло-кремовим, кремовим з коричневим відтінком, коричневим.

При селекції на харчові і кормові цілі важливим показником є високий вміст білка в зерні (18 – 20 %). До вмісту жиру ставляться різні вимоги залежно від використання зерна. Великий вміст жиру в зерні, яке переробляється на харчові продукти, не бажаний. Жири легко окиснюються, що зумовлює гіркість продуктів. Великі перспективи відкриваються перед селекцією на поліпшення амінокислотного складу вівса. Дослідженнями встановлено, що вміст лізину в білках вівса залежно від генотипу становить 3,8 – 5,2 %.

**Оцінювання якості пивоварного ячменю.** Якість ячменю оцінюють більш ніж за 30 показниками (натура, форма і вирівняність зерна, плівчастість, маса 1000 зернин, властивості солоду тощо), які визначаються органолептично або за допомогою спеціальних аналізів. За якістю зерно поділяють на два класи: вологість зерна не більше ніж 18,5 % для першого і 15 % для другого класу. Маса 1000 зерен становить відповідно не менш як 40 і 38 г; масова частка білка – не більше ніж 11 і 11,5 %.

**Оцінювання якості соняшнику.** Основний продукт, заради якого вирощують соняшник, – олія. Селекція соняшнику на високий вміст жиру (45 – 50 %) не тільки змінила співвідношення між головними компонентами сім'янки, а й зумовила істотні зміни в хімічному складі. В ядрах високоолійних сортів знизився вміст протеїну, безазотистих екстрактивних речовин, золи, дещо збільшився вміст клітковини. В луззі стало менше клітковини, але більше ліпідів, протеїну, безазотистих екстрактивних речовин, золи. Основним методом визначення олійності є екстракційний, яким визначають суму речовин, добутих з наважки за допомогою етилового ефіру (сирого жиру). У селекційній роботі впродовж багатьох років використовують метод визначення вмісту сирого жиру за знежиреним залишком, який дає змогу проводити масові аналізи за порівняно короткий час. Крім оцінювання олійності і лузжистості в селекції соняшнику оцінюють матеріал за такими фізичними показниками, як маса 1000 сім'янок, маса 1000 ядер, колір, форма і виповненість насіння, його натура. Небажане забарвлення насіння типу фуксинок, оскільки олія з нього має темний колір.

**Оцінювання якості картоплі.** Бульби картоплі оцінюють за кількома показниками: формою, глибиною вічок, забарвленням шкірки і м'якоті, смаковими властивостями, вмістом крохмалю, білка, вітамінів. Перші п'ять показників оцінюють візуально. Вміст крохмалю, білка, вітамінів визначають лабораторним методом. Крохмалистість бульб картоплі визначають за питомою масою способом Крокера або за питомою масою на вагах Парова. За потреби вміст крохмалю в кількох бульбах визначають методами сольових розчинів, поляриметричним методом (за Еверсом) або за допомогою хімічного аналізу. Смак картоплі досі оцінюють органолептично. Таке оцінювання досить суб'єктивне, хоча за певних навичок дає правильне уявлення про смак. Останніми роками поширився попит на картоплепродукти, що, в свою чергу, поставило питання перед селекціонерами про необхідність створення принципово нових сортів і методів їх оцінювання. Якість бульб визначають хімічними, біометричними, органолептичними і технологічними методами. Лежкість бульб картоплі визначають, закладаючи на зберігання певну масу бульб кожного сорту. Зменшення маси закладеного на зберігання зразка навесні та кількість загнилих бульб є показниками доброї або поганої лежкості бульб, що випробувалися.

**Оцінювання якості льону-довгунцю.** Якість льону визначають за кількома показниками якості волокна: довжиною (кращі сорти дають довше волокно), міцністю, еластичністю, м'якістю, тониною. Оцінюючи сорти за якістю волокна, враховують його колір – світліше вважають кращим за якістю. У ЦНДІ промисловості прядивних волокон розроблено методику визначення вмісту волокна і його якості в кількох стеблах. Стебло льону намочують, а потім визначають якість волокна за допомогою динамометра й гнучкоміра. Побічними показниками є маса технічної частини стебла, його довжина, висота рослин. Комплексною органолептичною оцінкою є номер волокна (його слід відрізнити від метричного номера, який установлюють за допомогою інструментального оцінювання). Певні номери встановлено окремо для соломи, трести, тіпаного довгого волокна, чесаного волокна та відходів очосу. Так, для тіпаного волокна визначено 19 номерів, для чесаного – 15 і т. д. Чим вищий номер, тим вища якість продукту. Для визначення номера волокна користуються шкалами зразків – еталонів, які встановлюють щороку, оскільки умови року істотно впливають на якість показників. Шкали будують з використанням інструментальних і технологічних оцінок.

### **12.9. Оцінювання придатності сортів до механізованого вирощування і збирання**

Розглянемо основні ознаки придатності сортів для вирощування з максимальним застосуванням механізації:

1. Зернові культури – невилагання рослин, необсипання зерна, непоникнення колосу, волоті.
2. Зернобобові культури – штабове і подібне до нього стебло, дружне дозрівання і нерозтріскування бобів при дозріванні.
3. Просапні культури – прямостояча форма куща, яка не ускладнює механізований обробіток міжрядь.
4. Кукурудза, кормові боби, соя – високе прикріплення качанів бобів.

### **12.10. Оцінювання стійкості до вилягання**

У природі найчастіше спостерігаються два типи вилягання: стеблове і прикореневе. *Стеблове вилягання* характеризується зламами та згинами соломини біля основи стебла внаслідок її низької механічної міцності, яка залежить від анатомічної структури соломини – механічної тканини, кількості, розмірів та розміщення судиноволокнистих пучків. Причиною такого типу вилягання може бути також ураження нижньої частини соломини грибними та бактеріальними хворобами. Особливістю *прикореневого вилягання* є розтягнення коренів, зміщення з попереднього місця в ґрунті, а іноді й повне розривання їхніх частин. Унаслідок цього соломина вилягає, починаючи з вузла кущіння.

Розривання коренів при прикореновому виляганні буває не завжди. Корені пшениці можуть розтягуватися у довжину на 15 – 20 %. Це зумовлено слабким розвитком кореневої системи. Велика кількість добре розвинених, міцних, нерозгалужених коренів, які розміщуються горизонтально в ґрунті, найкраще закріплює рослини. Вилягання призводить до втрат урожаю та погіршення насінних властивостей. Збирання полеглих посівів потребує додаткових затрат праці, технічних засобів і пального. Зерно, зібране з полеглих посівів, має низьку технологічну якість. Оцінювання сортів на стійкість до вилягання здійснюють на підставі спостережень, починаючи з перших виявлень вилягання, в тому числі вилягання під дією сильного вітру, бурі, зливи. Ступінь вилягання відмічають того самого дня або наступного. Оцінювання проводять оковимірно за дев'ятибальною системою: 9 – сорт зовсім не вилягає; 7 – сорт вилягає лише місцями; 5 – сорт із середнім ступенем і тривалістю вилягання; 3 – сорти з сильним і тривалим виляганням, яке негативно впливає на врожай і ускладнює збирання; 1 – сорти, дуже схильні до вилягання, вилягають задовго до збирання. Вилягання сортів кукурудзи, сорго, соняшнику оцінюють за відсотком рослин, що вилягли перед збиранням. Для оцінювання сортів за їх придатністю до механізованого збирання для таких культур, як ячмінь, просо, є важливим визначення *ступеня поникнення колоса*. Спочатку на 1 м<sup>2</sup> обліковують усі

нормально розвинені стебла, після чого підраховують окремо: стебла з прямостоячим колосом; стебла з слабопониклим колосом (відхилення близько 45°); стебла з середньопониклим колосом (до 90°); стебла з сильно пониклим колосом (колос опускається нижче від точки прикріплення до стебла).

**Стійкість сортів до обсіпання** визначають оковимірно на підставі спостережень при збиранні, сушінні, перевезенні та обмолоті за дев'ятибальною шкалою: 9 – висока стійкість; 7 – добра; 5 – середня; 3 – слабка; 1 – низька. За державного сортовипробування проводять спеціальні спостереження щодо обсіпання зерна при перестой сортів на пні – через 15 діб після дозрівання. Ступінь обсіпання зерна можна визначити, якщо після збирання накласти на стерню рамку розміром 50 × 50 см і зібрати зерно, яке обсіпалося на землю. Рамку накладають у 2 – 4-х місцях по діагоналі ділянки. Облік проводять у двох несуміжних повтореннях. Інший спосіб полягає в підрахунку кількості колосів, з яких обсіпалося зерно.

#### **Контрольні запитання і завдання**

**1.** Методи оцінювання селекційного матеріалу. **2.** Як оцінюють селекційний матеріал за продуктивністю? **3.** Методи оцінювання сортів на зимостійкість і посухостійкість. **4.** Як оцінюють селекційний матеріал на стійкість до хвороб і шкідників? **5.** Як оцінюють селекційний матеріал на придатність до механізованого вирощування і за якістю продукції?

### **Тема 13 Технологія селекційного процесу**

#### **13.1. Організація селекційного процесу**

Створення сортів сільськогосподарських культур у процесі селекційної роботи починається з розроблення програми, кінцевою метою якої є виведення сорту, що відповідає вимогам сучасного виробництва. Програма передбачає також весь комплекс питань, пов'язаних з використанням специфічних методів селекції для конкретної культури. Отже, створення нового сорту – це конструювання складної біологічної системи. При виведенні нових сортів селекціонеру постійно доводиться порівнювати матеріал, одержаний ним, з тими формами, для заміни яких виводиться новий сорт. Такі порівняння проводять уже на ранніх етапах селекційної роботи. За результатами цих порівнянь протягом усього селекційного процесу селекціонер вибирає матеріал за врожайністю та її стабільністю по роках, якістю продукції тощо. Всі ці ознаки і властивості є результатом складної взаємодії генотипу і мінливих умов середовища, тому надійним шляхом виявлення цих властивостей є вивчення селекційного матеріалу в польових умовах. У зв'язку з напруженістю біологічних процесів в екологічній системі поля в сучасному землеробстві вирішального значення набуває управління селекційним процесом на основі максимального використання інформації про біологічні й генетичні процеси в екологічній системі поля. Проте академік Б.П. Гур'єв зазначав, що у традиційній технології селекційного процесу вся увага концентрується на пошуку і створенні генетично різноманітного вихідного матеріалу та ідентифікації рослин окремих генотипів. У цьому разі селекційний процес є конвеєром, просування по якому регулюється системою оцінок, доведених, по суті, до вибору альтернативних форм, можливості яких можна реалізувати в простій експериментальній ситуації. Цей процес потребує значних витрат коштів і часу, а останнім часом – високого ступеня технізації і комп'ютеризації. Технічну базу для переходу селекції на рівень роботи зі складними системами вже створено. Комп'ютеризація потребує системного підходу до управління технологією селекційного процесу, цілісного комплексу взаємопов'язаних елементів (підбір пар для схрещування, відбір і оцінювання елітних рослин, конкурсне випробування тощо).

Сорти створюються для вирощування їх за певних ґрунтовокліматичних умов, тому селекційну роботу потрібно вести на типових для зон ґрунтах і при типовій для зони агротехніці. Селекційні посіви слід розміщувати на полях, вирівняних за рельєфом, з

однорідними ґрунтами, вирівняними за родючістю. Тому перед закладанням селекційної сівозміни проводять попереднє (ретроспективне) вивчення і обстеження ґрунтів земельної ділянки, виділеної для цієї мети. Для цього здійснюють порівняльні й рекогносцирувальні (розвідувальні) посіви. Вирівнювальний посів відрізняється від звичайного господарського тільки тим, що обробіток ґрунту, удобрення і взагалі технологію вирощування культури на площі майбутньої селекційної сівозміни ведуть на вищому рівні. Проведення кількох вирівнювальних посівів дає можливість усунути строкатість земельної ділянки за родючістю. У наукових установах на вирівнювальних посівах останнього року врожай обліковують по окремих дрібних ділянках. Такі посіви називають рекогносцирувальними. Вони дають змогу найповніше встановити строкатість ділянки за родючістю ґрунту. Головним критерієм, що визначає господарську цінність випробуваних сортів, є дані, одержані за польових умов. Оскільки умови середовища змінюються в часі і просторі, то польові дослідження з вивчення селекційного матеріалу мають бути типовими і давати максимально точні дані. Типовість дослідження полягає в оцінюванні й випробуванні сорту за умов, максимально наближених до умов його майбутнього використання, тобто типовими мають бути ґрунтово-кліматичні умови, сівозміни, а отже, й попередники, способи сівби, системи добрив, механізація вирощування тощо. Рівень агротехніки в селекційному процесі має випереджати рівень агротехніки у виробництві. Точність дослідження – це ступінь відповідності даних (урожайності, кості продукції тощо), добутих у досліді, тим показникам, які дав би селекційний номер чи сорт при вирощуванні його на всій ділянці, тобто, щоб ці дані гарантували їх порівнянність, правильність і надійність.

Методика польового дослідження ґрунтується на дотриманні вимог принципу єдиної логічної відмінності, тобто створення однакових умов вирощування для всіх вирощуваних сортів. Дотримання цього правила дає можливість визначити різницю в урожаєх, яка й буде результатом генотипової відмінності сортів. Випробовують сорти на малих ділянках у складних природних умовах, для яких характерна мінливість неконтрольованих дослідником чинників росту й розвитку рослин. Спільний вплив на урожай неконтрольованих чинників виявляється у формі випадкових помилок і певною мірою може ввалювати ефекти сортів. Кожний дослід, будь-яке вибіркове спостереження несе в собі деякі елементи випадковості, тобто мінливість одержуваних даних певною мірою зумовлена невідомими досліднику причинами – випадковими помилками. Крім випадкових помилок при проведенні дослідів і спостережень часто стикаються з так званими систематичними помилками, зумовленими однією або кількома причинами, що діють у певному напрямку і за певними законами. Головною їх особливістю є односпрямованість. Розрізняють два види систематичних помилок: суцільні й несучільні. Суцільні систематичні помилки проходять через усі варіанти дослідження. Вони не порушують порівнянність варіантів. Несучільні систематичні помилки стосуються не всіх, а лише деяких з варіантів дослідження, що порушує їх порівнянність. У такому досліді можуть бути грубі помилки в результаті некваліфікованого, невмілого й недбалого виконання робіт. Суворе дотримання принципу єдиної логічної відмінності зменшує вплив випадкових помилок на точність дослідження. Показник точності дослідження дає змогу оцінити дослідну роботу й імовірність висновків, зроблених на підставі добутих результатів, а також імовірність відмінностей між варіантами, що вивчаються. Поняття «точність дослідження» протиставляється поняттю «помилковість». Що менше випадкових помилок, то вища точність дослідження (Б.О. Доспехов).

На перших етапах селекційної роботи основним джерелом випадкових помилок є індивідуальна мінливість рослин. Тому достовірну оцінку ліній (гібридів) за врожайністю можна отримати, якщо на ділянці буде не менше ніж 150 – 200 рослин зернових, 50 – 100 просапних низькостеблових і 30 – 50 просапних високостеблових рослин. Точність дослідження підвищується при збільшенні кількості повторень. Точність дослідження р вважають задовільною за таких значень, %:



	<i>p</i>	НІР
для конкурсного сортовипробування	3	5 – 6
для попереднього сортовипробування	5	7 – 8
для контрольного розсадника	8 – 10	11 – 15
для селекційного розсадника	10 – 12	20 – 25

### 13.2. Селекційні сівозміни

У селекційних установах основні цінні господарські властивості селекційного матеріалу і нових сортів оцінюють за польових умов. Генотип сорту може виявити свої потенційні можливості за оптимальних умов росту і розвитку рослин. Тому для розміщення селекційних посівів важливим є агротехнічний фон, який значною мірою залежить від попередників. Важливість сівозміни в інтенсифікації землеробства доведено наукою і практикою. У зв'язку з цим селекційні посіви розміщують у спеціальних селекційних сівозмінах з найтипівішим чергуванням культур для цієї зони. Для селекційної роботи виділяють загальну земельну площу, яку розбивають на поля сівозміни. Поля повинні бути вирівняні за рельєфом, мати однорідні ґрунти, типові для цієї зони.

Розміри полів сівозміни визначаються масштабом селекційної роботи з основними культурами в цій селекційній установі. Конфігурація полів сівозміни має наближатися до квадрата, що створює можливість чергування напрямів оранки. На полях селекційної сівозміни проводять детальний аналіз ґрунтів і складають ґрунтову карту. В процесі користування сівозміною сталий рівень родючості ґрунту в полях підтримують вирівнювальними посівами.

### 13.3. Селекційні посіви та їх призначення

Для створення, формування і оцінювання селекційного матеріалу в практиці селекційної роботи склалася система селекційних посівів, починаючи від вивчення вихідного матеріалу (окремих потомств індивідуального добору) до конкурсного сортовипробування. Селекційні посіви можна поділити на три групи: розсадники, сортовипробування і розмноження нових сортів. Назви розсадників сортовипробування в різних селекційних установах можуть дещо відрізнятися. Для деяких сільськогосподарських культур (багаторічні трави, цукрові буряки тощо) селекційні посіви закладають відповідно до особливостей цих культур. Розглянемо загальне призначення селекційних посівів.

**Розсадники** поділяють на кілька видів: вихідного матеріалу, селекційні, контрольні, спеціальні. **Розсадники вихідного матеріалу** бувають колекційними і гібридними. Колекційним розсадником називають посіви вихідного (колекційного) матеріалу. У цьому розсаднику висівають зразки кращих сортів вітчизняної та закордонної селекції, зразки колекцій, місцеві сорти, мутанти, поліплоїди для початкового вивчення. З найцінніших зразків проводять масовий або індивідуальний добір, підбирають форми для гібридизації, оброблення мутагенами тощо. Зразки висівають без повторностей. Через 20-30 зразків висівають сорт-стандарт для порівняння цінності зразків, що вивчаються, за біологічними властивостями і цінними господарськими ознаками. Кількість номерів у колекційному розсаднику залежить від масштабів роботи. Вона може коливатися від 200 до 1000 і більше. Розміри ділянок невеликі: для культур суцільного рядкового посіву – 1 – 5 м<sup>2</sup>, для просапних – 5 – 10 м<sup>2</sup>. Висівають по 100 – 200 насінин кожного зразка на ділянках з довжиною рядків 1 – 2 м, тобто на кожній ділянці має бути така кількість рослин, яка максимально характеризує цей зразок. Гібридний

розсадник закладають для вивчення гібридних популяцій і відбору з них кращих елітних рослин та родин. У цьому розсаднику висівають усі генерації гібрида від F1 до F5 – F6 усіх гібридних комбінацій. Ділянки в гібридному розсаднику розміщують без повторностей. Площа ділянки залежить від кількості насіння, однак не перевищує 10 м<sup>2</sup>. Поряд з гібридом висівають його батьківські форми. Сортстандарт висівають через 20 – 30 номерів. По гібридах першого покоління висівають все наявне насіння з площею живлення кожної рослини 5 Ч 20 см (Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва) і навіть 10 Ч 30 см (Селекційно-генетичний інститут УААН, Миронівський інститут пшениці ім. В.М. Ремесла). Довжина ділянки залежить від наявної техніки для збирання таких посівів.

Відбір рослин та родин у гібридному розсаднику проводять упродовж вегетаційного періоду за комплексом господарських ознак і біологічних властивостей. Виявлені кращі рослини позначають етикетками, щоб під час збирання легше було їх знайти. При індивідуальному доборі виривають кожну рослину окремо з коренем.

**Селекційний розсадник** призначений для попереднього порівняльного оцінювання потомств індивідуально відібраних рослин або родин з колекційного розсадника чи інших посівів. Кількість номерів у селекційному розсаднику залежить від масштабів роботи і може коливатися від кількох сотень до кількох тисяч. Стандарт висівають через 10 – 20 номерів. Іноді практикують розміщення ділянок групами потомств гібридних комбінацій. Тоді на початку і в кінці кожної комбінації висівають батьківські форми і сорт-стандарт.

Для однорічних перехреснозапильних культур у цьому розсаднику стандарт не висівають, щоб уникнути запилення ним селекційного матеріалу. В цьому разі селекційні форми порівнюють між собою. Для подальшої роботи відбирають форми з найкращими показниками. З цієї причини, а також через тривале розщеплення відбір у селекційному розсаднику проводять упродовж 3 – 4-х років і навіть більше, тобто поки не буде виведено форму, максимально вирівняну за морфологічними ознаками, з цінними господарськими властивостями. Ділянки в селекційному розсаднику розміщують без повторень (рис.15). Насіння висівають з міжряддями від 15 до 30 см (для культур суцільного висівання) залежно від умов зон і методики, що прийнята в селекційній установі. На 1 м висівають від 10 до 40 насінин. Ділянка в селекційному розсаднику може бути від 1- до 6-рядкової 1 – 6 м завдовжки. Впродовж періоду вегетації проводять фенологічні спостереження за фазами розвитку рослин. Матеріал оцінюють за даними польових спостережень і лабораторних аналізів.

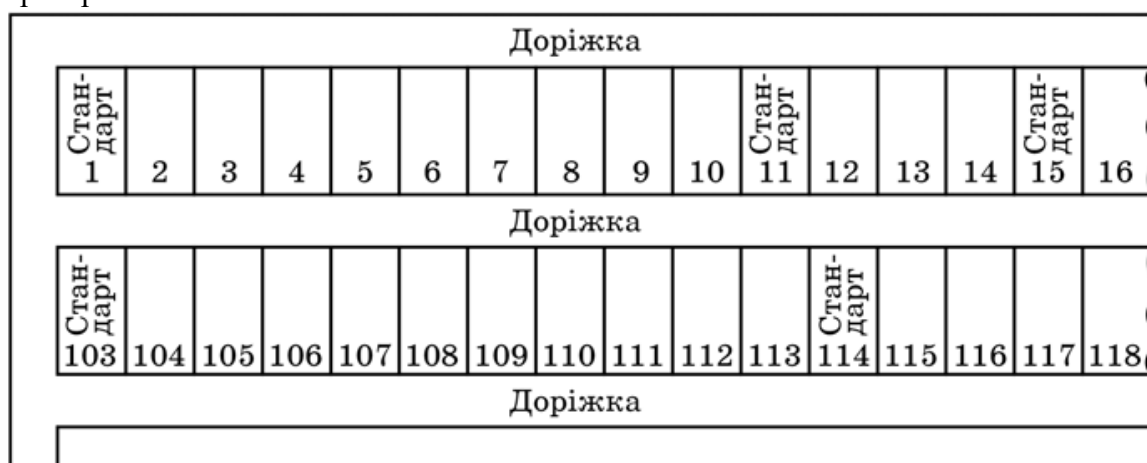


Рис. 15. Схема розміщення ділянок у селекційному розсаднику

У селекційному розсаднику здійснюють жорстке вибраковування матеріалу. Наприклад, у Миронівському інституті пшениці ім. В.М. Ремесла в такому розсаднику вибраковують 65 – 70 % від висіяної кількості номерів. Перше вибраковування матеріалу проводять перед збиранням за результатами польових спостережень, друге – за даними

лабораторного аналізу. Кращі номери, відібрані в селекційному розсаднику, які перевищують сорт-стандарт за господарсько-біологічними показниками, висівають у контрольному розсаднику.

**Контрольний розсадник** використовують для оцінювання біологічних властивостей, а також продуктивності селекційних номерів. Кількість зразків тут значно менша, ніж у селекційному розсаднику, і становить від кількох десятків до 500, іноді більше. Площа ділянки – 5 – 20 м<sup>2</sup> (іноді до 50 м<sup>2</sup>), що залежить від масштабу роботи, технічних і фізичних можливостей і методики, прийнятої в селекційній установі. Ділянки розміщують в 2 – 4-кратному повторенні. Сорт-стандарт висівають через 5 – 10 номерів. Норму висіву встановлюють за масою 1000 насінин, виходячи з оптимальної густоти стояння рослин для культури в цій зоні. Урожай з кожної ділянки зважують і перераховують на 1 га. За результатами польових оцінювань і спостережень, лабораторних аналізів і продуктивності рослин з контрольного розсадника відбирають 20 – 25 % кращих номерів, які передають до попереднього сортовипробування.

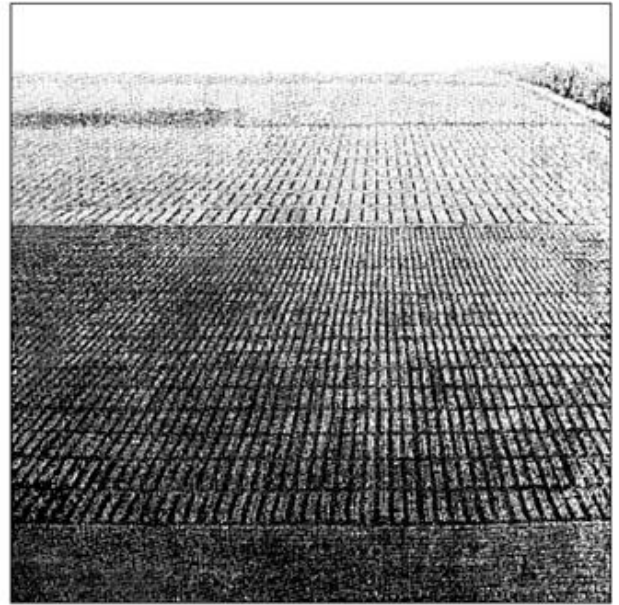
**Спеціальні розсадники.** В селекційних програмах передбачається виведення сортів сільськогосподарських культур, стійких до хвороб. Польові інфекційні фони – основа для селекції на стійкість до хвороб. Паралельно з випробуванням матеріалу в селекційному і контрольному розсадниках, попереднім сортовипробуванням частину насіння висівають на інфекційному фоні (спеціальний розсадник) для оцінювання стійкості його до хвороб.

**Сортовипробування** поділяють на попереднє, конкурсне, міжстанційне і виробниче.

**Попереднє сортовипробування** полягає у правильному оцінюванні селекційного матеріалу за важливими господарськими ознаками і біологічними властивостями в умовах, найбільш наближених до виробничих. Селекційні номери, занесені до цього розсадника, надалі називають сортами. У цей посів зараховують 25 – 30 сортів, а за значних обсягів роботи – 100 і більше. Облікова площа ділянки коливається від 10 до 50 м<sup>2</sup>, повторність – 3 – 4-кратна, розміщення сортів – рендомізоване. Сортстандарт висівають через 5 – 20 номерів. У попередньому випробуванні сорти оцінюють за кількома типовими для зони попередниками і при нормах висіву, прийнятих у виробництві. Фенологічні спостереження, оцінювання, збирання проводяться згідно з методикою державного сортовипробування. Кращі сорти, за даними 2 – 3-річного випробування, передають для конкурсного випробування.

**Конкурсне випробування** є заключним етапом вивчення сортів, створених у селекційній установі. Його завданням є відбір кращих за врожайністю і якістю сортів, ніж реєстровані сорти-стандарти, розроблення агротехніки сортів, з урахуванням їхніх біологічних властивостей і вибір сорту для передачі в державне сортовипробування.

Порівняння ведуть з кращими національними сортами-стандартами і перспективними сортами, виведеними в інших селекційнихустановах (рис. 16, а, б). Площа ділянки 10 – 100 м<sup>2</sup>, повторність 4 – 6-кратна. Вивчають qZ\_Д\_ сорти за кількома попередниками.



**Рис. 16. Селекційні посіви Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла**

У конкурсному випробуванні сорти вивчають 2 – 4 роки за методикою державного сортовипробування. Сорти, які значно перевищили стандарт за врожайністю, а також за однією або кількома іншими важливими ознаками, передають у державне сортовипробування.

**Міжстанційне (екологічне, зональне) сортовипробування** проводять паралельно з конкурсним сортовипробуванням. Його мета – вивчити пластичність сорту, його поведінку за інших екологічних умов та виявити можливий ареал подальшого розповсюдження. Такі досліді проводять в усіх селекційних установах. До досліді залучають кілька сортів, виведених в різних селекційних установах. Екологічне випробування – важливе доповнення до конкурсного для остаточного оцінювання сорту перед передачею його в державне сортовипробування. Досліді закладають і проводять згідно з методикою конкурсного випробування.

**Виробниче сортовипробування.** Кращі сорти одночасно з конкурсним випробуванням вивчають у виробничих умовах. Досліді закладають на ділянках площею 1 – 2 га (зернові культури) в 2 – 3-х повтореннях. Сорт, що вивчається, порівнюють з перспективним і кращим сортом, занесеним до Реєстру. Випробування кожного сорту проводять у кількох господарствах одночасно.

**Розмноження нових сортів.** Для проведення виробничого сортовипробування і розсилання насіння на державні сортодослідні станції потрібно мати достатню кількість насіння. Тому селекційні установи організують попереднє розмноження кращих сортів. До розмноження залучають кращі номери з контрольного розсадника. Проте, як правило, розмноження починають з найперспективніших сортів попереднього і конкурсного сортовипробування. Селекційні установи організують також розмноження перспективних для зони їх діяльності сортів, хоча вони й виведені в інших установах.

**Шляхи прискорення селекційного процесу.** На створення сорту (від відбору елітної рослини до передачі в державне сортовипробування) витрачається 10 – 12, а іноді й більше років. Тому скорочення цього терміну має величезне значення для підвищення продуктивності рослинництва. Селекційна практика показує, що термін створення сорту можна скоротити, тобто прискорити селекційний процес.

Селекційний процес складається з трьох відносно самостійних етапів: пошук вихідного матеріалу і методів його створення; відбір родоначальних генотипів на основі оцінювання їхніх біологічних властивостей; групування і сортовипробування кращих

форм. Прискорення селекційного процесу на кожному з цих етапів досягають різними шляхами. Селекційна практика успішно використовує для цього методи гаплоїдії, мутагенезу, культури тканин. Ефективним добором батьківських пар для гібридизації з наступним індивідуально-груповим добором в Інституті рослинництва ім. В. Я. Юр'єва (В.І. Дідусь) високоврожайний сорт озимої пшениці Харківська 63 було створено за 6 років. Аналогічно за 3 роки (від схрещування до передачі в державне сорто випробування) було створено сорт озимої пшениці Одеська 51, за 6 років – Миронівська 25. Для прискореного розмноження родоначальних рослин у селекції цукрових буряків, жита, конюшини використовують метод клонування. Коренеплід цукрових буряків, рослину жита, яка добре розкущилася, розщеплюють на 4 – 8, а іноді на 16 частин і розмножують. Це дає змогу значно збільшити вихід насіння з однієї рослини. Значні можливості прискорення селекційного процесу відкрило для селекціонерів розроблення методів використання культивацийних споруд і фітотронів.

При розмноженні перспективних номерів контрольного розсадника широко використовують висівання і висаджування рослин при збільшеній площі живлення. Цей метод дає змогу швидко одержати достатню кількість насіння й оцінити матеріал у попередньому і конкурсному сорто випробуванні. Значні резерви для скорочення строків селекційного процесу відкривають біотехнологічні методи.

#### **13.4. Схема селекційної роботи із самозапильними культурами**

Селекційні програми зі створення нових сортів виконують із застосуванням різних методів селекції і значною мірою залежать від творчої ініціативи селекціонерів. Залежно від мети селекційної роботи схема може дещо змінюватися. Проте на різних етапах роботи селекціонери користуються, як правило, загальноприйнятими схемами, які для всіх самозапильних культур є майже однаковими (рис. 12.3). При вивченні колекції гібридів важливе значення має вирощування їх, починаючи з F<sub>1</sub>, на провокаційних фонах, що значно підвищує ефективність відборів. У деяких селекційних установах висівання проводять на провокаційних фонах паралельно з селекційним і контрольним розсадниками. Схема ілюструє послідовність селекційної роботи, яка починається зі збирання, створення і вивчення вихідного матеріалу. Відбір кращих і вибракування гірших номерів і сортів здійснюють на всіх етапах селекційного процесу, починаючи з розсадника вихідного матеріалу і до державного сорто випробування. Для прискорення селекційного процесу особливо цінні номери починають розмножувати паралельно з оцінюванням їх у селекційному і контрольному розсадниках. Одержавши достатню кількість насіння, селекціонер може включати такі номери після контрольного розсадника в конкурсне сорто випробування. Численні дослідження з технології вирощування, методів добору й оцінювання генотипів зернових культур за умов штучного клімату на ранніх етапах селекційної роботи дали можливість селекціонерам перейти безпосередньо до розроблення технології прискореного селекційного процесу. Зокрема, в Селекційно-генетичному інституті УААН розроблено схему селекційного процесу озимої пшениці з використанням фітотрона (рис. 17). У Миронівському інституті пшениці ім. В.М. Ремесла (Л.О. Животков, В.І. Дубовий та ін.) розроблено схему селекційного процесу ярого ячменю з використанням штучного клімату.



Рис. 17. Типова схема селекційного процесу із самоzapильними культурами



Рис. 18. Вивчення гібридів озимої пшениці в умовах штучного добору

Комплексне вивчення селекційного матеріалу в регульованих і природних умовах дає змогу передати відселектовані за комплексом ознак і властивостей сорти до державного сортовипробування по озимій пшениці на 8-й, по ярому ячменю – на 6-й рік. Селекційна робота з використанням штучного клімату вносить певні модифікації в типову (класичну) схему селекційного процесу із самоzapильними культурами.

### 13.5. Схема селекційної роботи з перехресноzapильними культурами



Селекційна робота з перехреснозапильними культурами має, як правило, таку саму послідовність виконання, що й із самозапильними. Загальна схема селекційної роботи, назви розсадників, послідовність їх розміщення практично однакові для самозапильних і перехреснозапильних культур (рис. 19). Проте спосіб розмноження зумовлює істотні відмінності в техніці селекційної роботи з цими групами культур. Само- й перехреснозапильні культури реагують на масовий добір однаково. Відбувається зміщення в бік тиску добору при збереженні значної мінливості. При індивідуальному добірі все потомство самозапильної рослини буде однаковим, а у перехреснозапильної – різнорідним. У цьому разі селекціонер стикається з тривалим розщепленням селектованого матеріалу як гібридного, так і негібридного походження. Тривале розщеплення створюваних форм перехреснозапильних культур зумовлене гетерозиготністю, яка підтримується постійним перехресним запиленням хоча й подібних за походженням рослин.



Рис. 19. Загальна схема селекційної роботи з перехреснозапильними культурами

Тому у перехреснозапильних культур формування селекційного матеріалу добором триває впродовж усього селекційного процесу, тобто паралельно з випробуванням створених різними методами селекційних форм їх добирають в ізольованих умовах розсадника розмноження (див. рис. 20). У самозапильних культур формування константної форми гібридного походження закінчується в основному в селекційному розсаднику. Селекційні розсадники перехреснозапильних культур розміщують ізольовано від інших посівів цієї культури. Незалежно від застосовуваних методів добору в селекційному розсаднику обов'язковим є вибракування до цвітіння всіх рослин, ознаки яких не задовольняють селекціонера. Особливість селекційної роботи з перехреснозапильними культурами полягає ще й у тому, що із селекційного розсадника зразки насіння всіх форм, які залучаються до контрольного розсадника, розміщуються в розсаднику розмноження ізольовано. У контрольному розсаднику ці форми випробовують

і паралельно розмножують при додержанні просторової ізоляції. Сорти, вибраквані за даними цього випробування, також вилучають із розсадника розмноження. Кращі соти продовжують розмножувати в цьому розсаднику, з нього беруть насіння для сівби і подальших випробувань (до державного включно). Слід пам'ятати ще одну особливість селекції перехреснозапилених культур. На відміну від самозапилених культур, окремі форми перехреснозапилених, за якими намічено добирати елітні рослини, рекомендується висівати ізольовано, щоб уникнути переzapилення. Потреба в ізоляції селекційних форм на різних етапах роботи ускладнює селекційний процес у перехреснозапилених культур. Майже всі розсадники розташовують на значних відстанях один від одного, що ускладнює проведення всіх необхідних робіт упродовж вегетації.

### **13.6. Схема селекційної роботи з картоплею**

Селекційний процес передбачає використання наявного і створення нового вихідного матеріалу, оцінювання і добір кращих сіянків, клонів, гібридів і сортів у системі розсадників. Залежно від напрямів селекції і ґрунтово-кліматичних умов зони схеми селекційної роботи можуть змінюватися, проте головні види селекційних посівів у схемі залишаються. До них належать розсадник вихідного матеріалу, розсадник сіянків, попереднє й основне сортовипробування (рис. 19).

**Розсадник вихідного матеріалу** складається з двох частин: колекційного і батьківських форм, призначення яких – давати вихідний матеріал для селекції.

**Колекційний розсадник** містить набір сортів вітчизняної і закордонної селекції, різних видів картоплі, мутантних і гаплоїдних форм. Кожний номер у колекції висаджують на невеликих ділянках по 5 – 20 кущів без повторень. У колекційному розсаднику проводять прочищення, вибраковують уражені хворобами рослини й домішки. Номери оцінюють за господарськими ознаками (урожайністю, крохмалистістю тощо). Вивчення і оцінювання номерів у колекційному розсаднику дає змогу виокремити найцінніші вихідні форми для використання їх у селекційній роботі або передачі у виробництво.





Рис. 20. Загальна схема селекційної роботи з картоплею

**Розсадник батьківських форм** містить набір сортів, диких видів, проміжних гібридів, призначених для гібридизації. Висаджують по 20 – 30 бульб кожного номера. Кількість номерів залежить від обсягу запланованих схрещувань. Бульби висаджують у полі та в теплицях. У цьому розсаднику проводять схрещування і створюють оптимальні умови для утворення ягід. У південних районах республіки застосовують літнє садіння з подальшими схрещуваннями.

**Розсадник сіянців 1-го року** (розсада з насіння та відібрані клони). Розмір ділянки залежить від кількості сіянців або клонів. Через 20 – 25 номерів висаджують три стандартних сорти: ранньо-, середньо- і пізньостиглий. Спостереження і облік урожаю здійснюють по кожній рослині, оскільки кожен сіянець є індивідуальною формою.

У цьому розсаднику матеріал оцінюють і добирають за тривалістю вегетаційного періоду, врожайністю, крохмалистістю, стійкістю до хвороб (спостереження за рослинами в полі), а при збиранні – за забарвленням і формою бульб тощо. Кращі номери відбирають і передають до наступного розсадника, а ті, що мають нижчу порівняно із стандартом оцінку, вибраковують.

**Розсадник сіянців 2-го року** (1-й рік розмноження бульбами). У цьому розсаднику висаджують матеріал, відібраний у розсаднику 1-го року. Бульби кожного номера поділяють на дві частини. Одну частину висаджують навесні, а другу – влітку. Бульби висаджують на однакових ділянках по 5 – 10 шт. кожного номера в рядку. Через 5 – 10 рядків висаджують стандартні сорти. Кращі номери оцінюють, добирають і вибраковують за тими самими ознаками, що й у розсаднику 1-го року.

Сіянци, які за цінними господарськими ознаками не перевищують стандартні сорти, вибраковують. На насіння залишають бульби з найкращих кущів відібраних зразків, які

перевищують стандарт за комплексом ознак. Зразки по 10 бульб кращих номерів відправляють для випробування на стійкість до раку картоплі.

**Попереднє сортовипробування** (розсадник сіянців 3-го року) містить матеріал, відібраний у розсаднику 2-го року. Номери розміщують у 3-кратній повторності по 30 бульб у кожному повторенні. Стандартні сорти висаджують через 10 номерів. Порівняння зі стандартними сортами проводять за врожайністю, крохмалистістю, скоростиглістю та ступенем ураженості хворобами. Після збирання сорти оцінюють за смаковими властивостями і здатністю до зберігання. На насіння відбирають кращі за розвитком і врожайністю кущі. Сіянці, які не перевищують стандартний сорт за всіма або групою ознак, вибраковують.

**Основне сортовипробування** проводять упродовж трьох років на високому агрофоні з площею живлення рослин, прийнятою у виробництві. У 1-й рік основного випробування допускається 4-кратна повторність, а на 2-й і 3-й – 6-кратна. Ділянки здебільшого чотирирядкові, на кожній вирощують по 200 рослин. Сорти оцінюють за комплексом ознак: урожайністю, тривалістю вегетаційного періоду, посухостійкістю, стійкістю до хвороб, крохмалистістю тощо. Перспективні сорти паралельно залучають до динамічного, екологічного і виробничого випробування.

**Динамічне випробування** проводять упродовж трьох років, його головне завдання – визначити тривалість вегетаційного періоду. До динамічного випробування залучають тільки скоростиглі сорти. Як правило, це випробування здійснюють на ділянках, закладених паралельно з ділянками основного сортовипробування. Впродовж вегетації проводять аналіз за інтенсивністю наростання надземної маси і маси бульб, накопичення крохмалю.

**Екологічне випробування** призначене для виявлення пластичності сорту. Випробування триває не менше ніж 3 роки. Селекційна установа (оригінатор сорту) розсилає насіннєвий матеріал до інших селекційних станцій, селекцентрів різних ґрунтово-кліматичних зон. Під час екологічного випробування в 1-й рік висаджують садивний матеріал оригінатора, а в наступні роки – вирощений за місцем випробування. Оцінюють матеріал за комплексом ознак, як при основному випробуванні.

**Виробниче випробування.** Кращі за даними дворічного основного і динамічного випробування сорти передають до виробничого випробування. В господарствах на площі від 0,25 до 0,5 га новий сорт порівнюють із сортами, занесеними до Реєстру сортів рослин України. За результатами основного і виробничого випробування кращі сорти передаються для державного сортовипробування.

### **13.7. Механізація і техніка робіт у селекційному процесі**

Селекційна робота пов'язана з вирощуванням рослин на численних ділянках відносно малих розмірів (особливо на перших етапах селекційного процесу), з яких одержують невелику кількість урожаю. Крім цього, всі польові роботи щодо окремих дослідів слід виконувати за один день і за високої якості. Тому для проведення сівби, догляду за посівами і збирання врожаю потрібні спеціальні машини.

**Підготовка ґрунту.** Оранку і передпосівний обробіток ґрунту здійснюють здебільшого звичайними сільськогосподарськими машинами виробничого призначення. Щоб зменшити до мінімуму вплив рознімних борозен і гребенів на облікових ділянках при оранці займають загоны такої ширини, щоб їхні стики припадали на захисні смуги. Внесення органічних і мінеральних добрив має забезпечувати рівномірний їх розподіл на площі і загортання на однакову глибину по всьому полю. Передпосівний обробіток ґрунту проводять своєчасно і якісно, відповідно до агротехніки, прийнятої в певній зоні.

**Сівбу** здійснюють в оптимальні строки тракторними сівалками касетного типу або іншої конструкції, що дає змогу легко й швидко очищати висівні апарати. Сучасні сівалки точного висіву забезпечують точне висівання заданої кількості насіння. Розмір ділянки за шириною може бути 1 – 6 рядків, а за довжиною 1 – 10 м.

Касетні сівалки точного висіву СКС-6-10, СФ-5, СР-1,35, змонтовані на самохідному шасі Т-16, замінюють ручне висівання і значно підвищують продуктивність праці на першому етапі селекційної роботи. Якщо сівалок немає, то насіння сіють вручну під шнур у розсаднику вихідного матеріалу. При невеликій кількості насіння можна використовувати селекційну ручну сівалку СР-1 або спеціальні апарати та саджалки. Розроблено сівалки рядкового висіву насіння зернових, зернобобових, круп'яних культур і деяких трав на ділянках селекційного і контрольного розсадників, а також конкурсного сортовипробування. Сівалками СКС-6А, СН-10Ц можна засівати 2 – 10 рядків ділянки завдовжки 2 – 15 м з міжряддями 10 – 70 см. Ці сівалки мають систему автоматизованого висіву порції насіння за заданою програмою. Головними вимогами до селекційних посівів є однакова густина стояння рослин, однакова глибина загортання насіння порівнюваних селекційних номерів.

**Догляд за селекційними посівами** спрямований на створення оптимальних умов розвитку рослин. Усі роботи виконують сітчастими і зубовими боронами, спеціально переобладнаними для міжрядного обробітку навісними культиваторами. За великої кількості малих за розмірами ділянок у селекційних посівах значну площу займають доріжки між ділянками. Вони мають бути в чистому від бур'янів і розпушеному стані (за допомогою навісних культиваторів).

**Збирання** селекційного матеріалу виконують різними способами. Окремі рослини в розсаднику вихідного матеріалу, а також у селекційному розсаднику збирають вручну. Для обмолоту зібраних вручну окремих рослин і снопів використовують малогабаритні молотарки: МСС-2, МЗ-1-О, МКС-1М, МР-1 – для зернових, бобових і круп'яних культур, МСС-500 – для насінників буряків, МПВ-1, МС-60 – для обмолоту насіння з пучків рослин льону. Для скошування посівів на 1- і 2-рядкових ділянках застосовують малогабаритні косарки типу СК-0,25. Продуктивність їх роботи становить до 160 ділянок за зміну. Приведення косарок у рух здійснюється від двигуна «Дружба». Під час роботи косарку ведуть вручну по ділянці. Урожай з ділянок площею 10 – 25 м<sup>2</sup> збирають малогабаритними комбайнами Сідмайстер 125, Хеге-125, Хеге-140, Сампо-130, Сампо-500 та ін. Малогабаритні комбайни мають змінні жатки з шириною захвату 1,25; 1,50; 1,75; 2,0 м.

### **13.8. Спостереження за рослинами та їх вибраковування**

Вивчення і добір вихідного матеріалу, його оцінювання обов'язково передбачають спостереження за ростом і розвитком рослин, тобто фенологічні спостереження за фазами розвитку рослин. Фаза розвитку – це поява зовнішніх морфологічних ознак, пов'язаних з утворенням окремих органів і частин рослин. Від сходів до дозрівання рослин кожного виду відбувається кілька фаз розвитку, під час яких вони по-різному реагують на чинники зовнішнього середовища, наприклад у пшениці одні сорти мають короткий період від сходів до колосіння, інші – короткий період дозрівання зерна. Рослини пшениці до початку колосіння чутливі до довжини дня, температури, вологи. Темпи розвитку від проростання до колосіння контролюють багато генів з різним ефектом взаємодії. Тому для оцінювання селекційного матеріалу слід знати тривалість міжфазових періодів і загальну тривалість вегетаційного періоду.

Тривалість міжфазового періоду – це кількість діб від початку однієї до початку наступної фази. Тривалість вегетаційного періоду – це кількість діб від повних сходів до повної стиглості. З великої кількості фаз у селекційній роботі для спостереження вибирають найважливіші. Під час фенологічних спостережень можна відмічати початок і настання повної фази. Залежно від культури початок фази відмічають у момент, коли 10 – 15 % рослин на ділянці вступило в цю фазу, повна фаза – не менше ніж 75 % рослин. Настання фази часто відмічають візуально. Краще вести спостереження за 10 рослинами, які без вибору підраховують у п'яти різних місцях ділянки.

Результати записують у «Журнал фенологічних спостережень». У злакових культур відмічають такі фази: сходи, кушіння, вихід у трубку, колосіння І (викидання волотей),

цвітіння, стиглість зерна (молочна, воскова і повна); в озимих зернових культур відмічають відновлення весняної вегетації; у кукурудзи – сходи, викидання чоловічих волотей, появу ниток з обгортки качана, стиглість зерна (молочну, воскову, повну); у зернобобових сходи, галуження стебла, бутонізацію, цвітіння, утворення плодів, дозрівання, повну стиглість; у картоплі – сходи, бутонізацію, цвітіння, початок відмирання бадилля. У журнал спостережень за фазами розвитку по всіх культурах записують дати сівби і збирання врожаю. У селекційних посівах і сортовипробуванні важливим є облік сходів і кількість рослин перед збиранням. За цими даними визначають відсоток рослин, які збереглися за період вегетації. Цей показник характеризує загальну стійкість матеріалу, що вивчається, за конкретних умов вегетації. Для цього після фази повних сходів на ділянках по діагоналі виділяють і закріплюють пробні діляночки, у культур суцільного висіву – три або шість ділянок по два суміжних рядки завдовжки 55,5 см. При ширині міжрядь 15 см одна така діляночка становить шосту частину 1 м<sup>2</sup>. Кількість рослин з трьох діляночок – це кількість їх на 0,5 м<sup>2</sup>, а з шести діляночок – на 1 м<sup>2</sup>. Відсоток рослин, що вижили на період збирання, визначають за формулою  $A/B \cdot 100$ , де А і В – відповідно кількість рослин після повних сходів і перед збиранням. Крім обліку густоти рослин у селекційному і контрольному розсадниках перед збиранням візуально оцінюють номери за комплексом ознак.

У селекційному розсаднику номери висіяні без повторень. Селекціонер проходить по ділянках з журналом, продивляється кожному з них і оцінює її за густотою, ступенем розвитку рослин і суцвіт'я, стійкістю рослин до вилягання, стійкістю до хвороб тощо. Номери, які не задовольняють вимоги, селекціонер вибраковує, відмічаючи це в журналі. У контрольному розсаднику номери висіяні в повторностях. Тому огляд ділянок кожного номера проводять по всіх повторностях. Оцінюють кожний номер у всіх повторностях і тільки після цього проводять вибраковування. Селекційні номери, які за комплексом ознак переважають стандартний сорт, залишають для подальшої роботи.

**Збирання і облік урожаю.** У розсаднику вихідного матеріалу і в селекційному розсаднику залежно від методів добору і цінності селекційного матеріалу елітні рослини збирають окремо або з усієї ділянки. До кожної зібраної окремо рослини прив'язують етикетку, на якій зазначають номер ділянки, номер селекційного зразка, дату збирання. Рослини, зібрані з кожної ділянки окремо, зв'язують у снопи поділянково і етикують, як і окремі рослини, їх продуктивність визначають за елементами структури врожаю.

У попередньому і конкурсному сортовипробуванні врожай визначають з одиниці площі, а не з однієї рослини. Перед збиранням ділянки обстежують. У разі виявлення на них неоднорідності розвитку рослин, зумовленої порушенням агротехніки, пошкодженням гризунами та іншими чинниками, такі місця вилучають з облікової площі ділянки (роблять вилучення). Для визначення елементів структури врожаю, продуктивності однієї рослини з кожної ділянки відбирають проби (снопи). Перш ніж збирати врожай на обліковій площі ділянок, збирають врожай на вилученнях і захисних смугах. Механізми для збирання врожаю описано вище. Облік урожаю, зведення до стандартної вологості, статистичне оброблення даних у селекційному процесі проводять згідно з методикою державного сортовипробування.

#### **Контрольні запитання і завдання**

**1.** Викладіть загальні принципи та схеми селекційного процесу. **2.** Селекційні посіви та їх призначення. **3.** Порівняйте схеми селекційного процесу самозапильних, перехреснозапильних і вегетативно розмножуваних рослин. **4.** Які спостереження ведуть за рослинами і правила їх бракування за етапами селекційного процесу?

### Список використаної літератури

1. Вавилов Н. И. Теоретические основы селекции / Н. И. Вавилов. – М.: Наука, 1987. – 512 с.
2. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть: У 4 т. / Редкол.: В. В. Моргун (голов. ред.) та ін. – К.: Логос, 2001. –Т. 1. –644 с.; Т. 2. – 636 с.; Т. 3. – 480 с.
3. Зозуля О. Л. Селекція і насінництво польових культур. / О. Л. Зозуля, В. С. Мамалига – К.: Урожай, 1993. – 416 с.
4. Киндрук Н. А. Экологические основы семеноводства и прогнозирование урожайных качеств семян озимой пшеницы / Н. А. Киндрук, Л. К. Сечняк, О. К. Слюсаренко – К.: Урожай, 1990. – 184 с.
5. Молоцький М. Я. Селекція та насінництво польових культур: Практикум / М. Я. Молоцький, С. П. Васильківський, В. І. Князюк – К.: Вища шк., 1995. – 238 с.
6. Молоцький М. Я. Селекція і насінництво сільськогосподарських рослин: Підручник / М. Я. Молоцький, С. П. Васильківський, В. І. Князюк, В. А. Власенко – К.: Вища освіта, 2006. – 463 с.:
7. Насінництво і насіннезнавство зернових культур / За ред. М. О. Кіндрука. – К.: Аграрна наука, 2003. – 238 с.
8. Насінництво і насіннезнавство олійних культур / За ред. М. М. Гаврилюка. – К.: Аграрна наука, 2002. – 224 с.
9. Словник термінів з цитології, генетики, селекції та насінництва / М. Я. Молоцький, С. П. Васильківський, В. І. Князюк, П. І. Скоробреха. – Біла Церква: Білоцерк. держ. аграр. ун-т, 1999. – 400 с.
10. Чучмий И. П. Генетические основы и методы селекции скороспелых гибридов кукурузы / И. П. Чучмий, В. В. Моргун – К.: Наук. думка, 1990.
11. Шемавньов В. І. Насінництво польових культур: Навч. посібник / В. І. Шемавньов, М. І. Ковалевська, В. В. Мороз. – Дніпропетровськ: ДДАУ, 2004. –232 с.

Навчально-методичне видання

**Оксана Фіщук  
Валентина Андрєєва**

## **ГЕНЕТИКА І СЕЛЕКЦІЯ РОСЛИН**

Курс лекцій

Друкується в авторській редакції

Віддруковано на власному обладнанні  
Тираж 50 прим.