

М. О. Корнєєва,

кандидат біологічних наук

О. В. Ненька, аспірант**М. М. Ненька,** аспірантІнститут біоенергетичних культур
і цукрових буряків НААН

Генетичний контроль ознаки маса 1000 насінин гібридів буряка цукрового та комбінаційна здатність компонентів схрещування

Наведено експериментальні дані міжлінійних гібридів буряка цукрового за ознакою маса 1000 насінин, визначена генетична детермінація ознаки на основі методу Хеймана і топкросних багатотестерних схрещувань, проведено їхнє порівняння. Виділено цінні гібридні комбінації і комбінаційно-цінні лінії-запилювачі, що використовуються у селекційному процесі при покращенні посівних якостей насіння.

Ключові слова:

міжлінійні гібриди буряка цукрового, маса 1000 насінин, метод Хеймана, топкросні багатотестерні схрещування, посівні якості насіння.

Вступ. Маса 1000 насінин буряка цукрового є однією із складових його посівних якостей. Цей показник впливає на врожайність насіння, а також масу посівної одиниці. У зв'язку з тим, що селекціонери більшу увагу приділяють вегетативному типу гетерозису у коренеплодів буряка цукрового, вивчення генетичної зумовленості цієї ознаки при формуванні гібридного насіння незаслужено залишалося поза увагою, у той час як на сільськогосподарських культурах із репродуктивним типом гетерозису ця проблема досліджувалася більш повно. Встановлено, що у жита маса 1000 зерен зумовлена не лише адитивними ефектами, а й ефектами домінування та епістазу [1]. У соняшника ознака маса 1000 зерен вносить значний вклад у гетерозис за урожайністю, оскільки встановлено тісний позитивний зв'язок між абсолютною масою та врожаєм насіння з рослини [2], а її успадкування проходить як за проміжним типом, так і з домінуванням кращої батьківської форми, проте в окремих комбінаціях проявляються ефекти істинного гетерозису [3–4].

Метою нашої роботи є проведення генетичного аналізу ліній багато-

насінних запилювачів, а також пилкостерильних ЧС-ліній і закріплювачів стерильності буряка цукрового за комбінаційною здатністю за масою 1000 насінин і встановлення переважуючого типу дії та взаємодії генів і їх впливу на прояв ознаки у гібридів буряка цукрового.

Матеріали та методика проведення досліджень. Дослідження проводили в Інституті коренеплідних культур НААН у 2010–2011рр. До досліді залучено 5 ЧС-ліній і 5 закріплювачів стерильності з колекції материнських форм різних генплазм (уманської, ялушківської, уладівської, білоцерківської), а також 6 ліній багатонасінних запилювачів, що також відрізнялися походженням: БЗ 1, БЗ 2 (верхняцького), БЗ 3, БЗ 4, БЗ 5 (уманського) та БЗ 6 (рамонського). Вихідний матеріал був гомозиготним унаслідок самозапилення, близько родинного розмноження та тривалого селекційного опрацювання, проведеного на дослідно-селекційній станції. Маса 1000 насінин селекційних матеріалів визначали за ДСТУ 2292–93 [5].

Для визначення загальної (ЗКЗ) і специфічної комбінаційної здатності (СКЗ) використовували діалельні та багатотестерні топкросні

схрещування з використанням пилкостерильних тестерів [6]. Метод діалельних схрещувань дає змогу визначити характер варіювання домінантних і адитивних генів, наявність неалельної взаємодії, загальну та відносну домінантність і вибрати комбінації для схрещування під конкретну програму селекції.

Результати досліджень та їх обговорення. Маса 1000 насінин у досліджуваних ліній багатонасінних запилювачів коливалася в межах від 22,8...27,9 г, найвищою вона була у лінії БЗ 6 (рис. 1). Порівнюючи показники маси 1000 насінин ліній із середнім значенням гібридів, створених на основі кожної із цих ліній, встановлено неоднаковий тип успадкування цієї ознаки.

Так, у гібридів за участю ліній БЗ 2, БЗ 3, БЗ 4 та БЗ 5 середнє значення гібридів перевищувало значення цієї ознаки на 2,2...3,5 г. У гібридних комбінацій за участю ліній БЗ 1 та БЗ 6 спостерігали депресію, оскільки показники маси 1000 насінин були вищими у запилювачів.

За допомогою дисперсійного аналізу встановлено, що варіювання між гібридними зразками зумовлене як генотипом батьківських форм – компонентів схрещування,

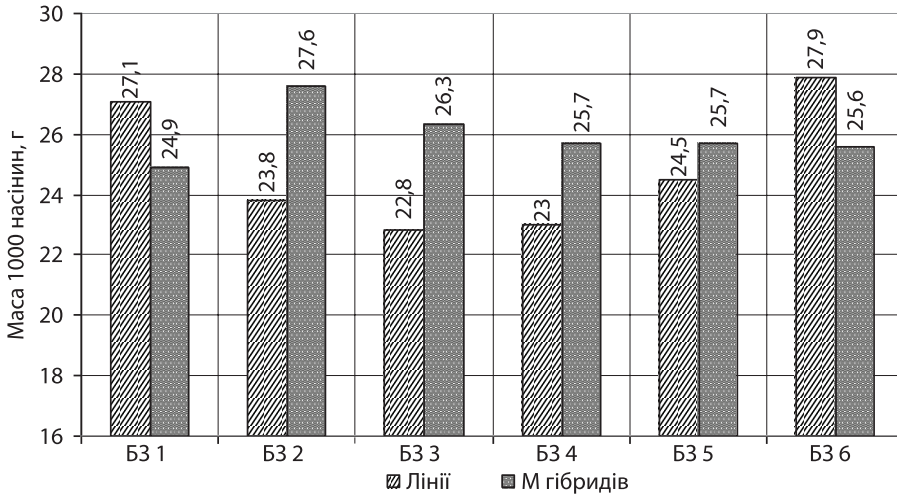


Рис. 1. Маса 1000 насінин ліній багатонасінних запилювачів буряка цукрового та їх гібридів за участю цих ліній, 2010–2011рр.

$$W_i = -0,3656 + 0,384 * V_i$$

$$W_i^2 = 2 * 2,327 * x$$

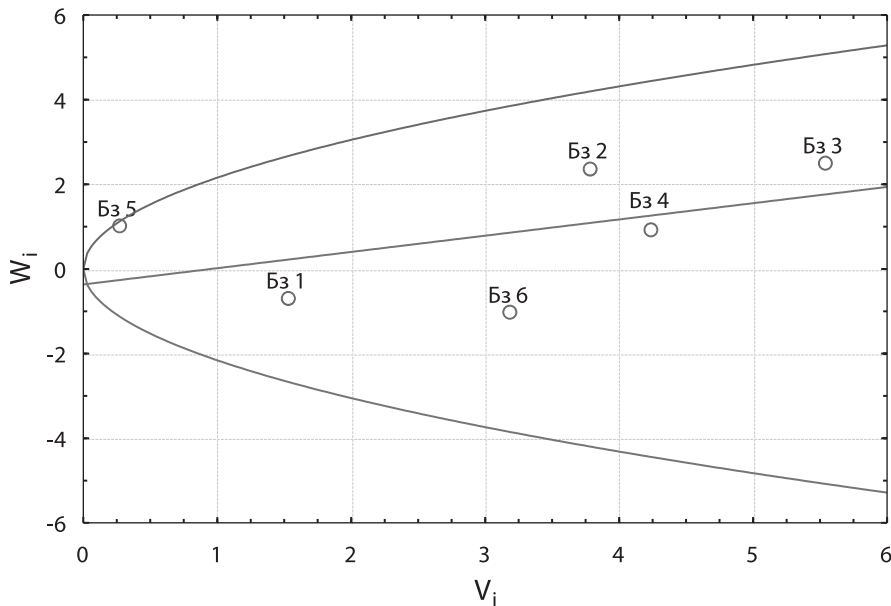


Рис. 2. Графік регресії W_i/V_i для ознаки маса 1000 насінин у міжлінійних гібридів буряка цукрового, модель Хеймана.

так і їх взаємодією, причому всі джерела варіації (адитивні та неадитивні дії генів, а також реципрокні ефекти) були істотними ($F_{фак} > F_{05}$).

Для досліджуваної ознаки перевіряли достовірність відхилення коефіцієнта регресії від одиниці. Встановлено, що відмінності були неістотними, отже значних ефектів неалельної взаємодії та залежного розподілу генів у батьківських форм немає. Це свідчить про те, що ця ознака визначається адитивно-домінантною генетичною системою

і вибраний нами матеріал відповідає всім вимогам моделі Хеймана.

Графік регресії W_i/V_i для ознаки маса 1000 насінин наведено на рис. 2.

Лінія регресії перетнула від'ємну частину вісі W_i , що свідчить про те, що детермінація цієї ознаки зумовлена над домінуванням, показник ступеню домінування $H_1/D > 1$ і становив 3,14.

На основі графіка (рис. 2) можна визначити лінію, яка має найбільшу кількість доміnantних генів. Це лі-

нії Б3 1, Б3 5 та Б3 6, оскільки вони мають найменшу варіансу та коваріансу та знаходяться в лівому нижньому куті графіка. Лінія Б3 3 мала найбільшу варіансу та коваріансу – відповідно 5,5 і 2,4) та знаходилася у верхній правій частині графіка.

Відношення $H_2/4N_1$ вказує на частоту генів із доміnantними і рецесивними ефектами. При відношенні, яке становить 0,25 або близько до нього, алелі з цими ефектами розподілені однаково між батьківськими формами. Відхилення в бік менше або більше 0,25 вказує на асиметрію в розподілі алелів у локусах, які показують доміnantність. За компонентами генетичної дисперсії, встановленими в нашому досліді, це значення становило 0,18, тобто відмічена асиметрія розподілу. Визначення складової мінливості за величиною F , яка відображає напрям домінування окремих ліній, показало, що лінія Б3 3 мала від'ємну величину, всі інші лінії мали позитивний (дода́тній) напрям.

Метод діалельних схрещувань дав можливість визначити число генів, яке контролює ознаку маса 1000 насінин. На основі математичного аналізу встановлено, що генетичний контроль цієї ознаки здійснюється вісьмома генами (або групами генів). Коефіцієнт успадкування в широкому сенсі становив 0,8, що свідчить про високу генотипову складову у фенотиповому вираженні ознаки. Коефіцієнт у вузькому значенні становив 0,2, що свідчить про відносно невисоку частку впливу адитивних генів батьківських форм.

Аналіз генотипової структури мінливості ознаки 1000 насінин підтвердив невисоку частку адитивної дії генів, у досліджуваному наборі батьківських ліній вона становила 7% – варіації 3К3 запилювачів і 28% материнських форм, у той час як гени неадитивної дії (СК3-варіації) були переважаючими і становили 44% від загальної генотипової дисперсії (рис. 3).

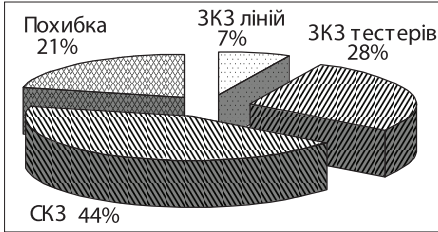


Рис. 3. Структура генотипової мінливості ознаки 1000 насінин гібридів за участю запилювачів буряка цукрового (діалельна схема).

Визначення ефектів ЗКЗ за методом Хеймана показало, що носієм цінних адитивних комплексів генів була лінія БЗ 6 (ефект ЗКЗ становив 1,09 і був достовірним). Позитивними, проте недостовірними ефектами характеризувалися також лінії БЗ 3 і БЗ 1 – відповідно + 0,26 і + 0,16 (рис. 4).

Ефекти специфічної комбінаційної здатності та реципрокні ефекти компонентів міжлінійних гібридів наведено у табл. 1.

Як показав аналіз табл. 1 високими ефектами СКЗ володіли батьківські форми у комбінації БЗ 1/БЗ 4 (+ 1,39*) та БЗ 2/БЗ 6 (+ 2,69*). Материнська форма БЗ 3 добре комбінувалася з лінією БЗ 4 (+ 2,71*) та БЗ 6 (+ 1,28*).

На основі діалельної схеми вдалося виявити і реципрокні ефекти, які були як позитивними, так і негативними, тобто підвищували або знижували значення ознаки маса

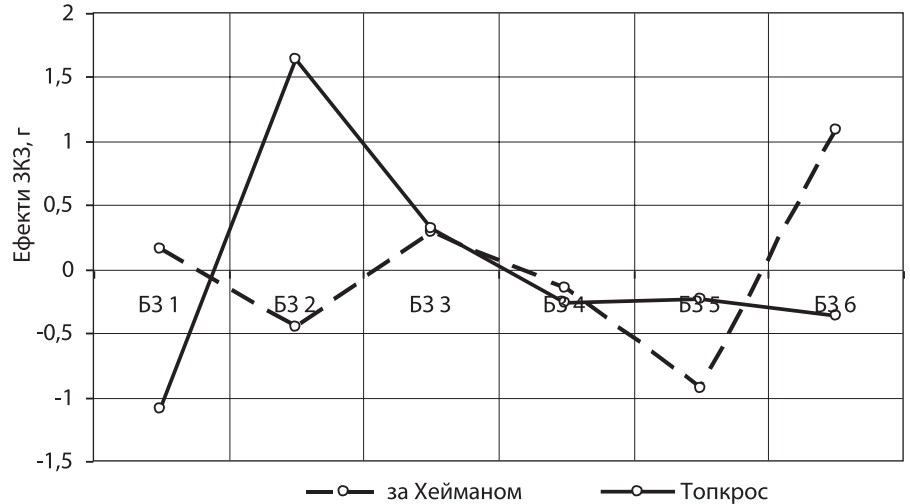


Рис. 4. Ефекти загальної комбінаційної здатності ліній запилювачів, визначених за методом Хеймана та на основі багатотестерного топкросу.

1000 насінин. Високими реципрокними ефектами характеризувалися комбінації БЗ 1/БЗ 6 (+ 3,32), БЗ 2/БЗ 5 (+ 1,43), БЗ 3/БЗ 6 (+ 5,68), БЗ 4/БЗ 5 (+ 1,94) та БЗ 5/БЗ 6 (+ 3,02). Негативно на масу 1000 насінин впливали реципрокні ефекти у схрещуваннях БЗ 1/БЗ 5 (- 4,32), БЗ 1/БЗ 2 (- 2,31), БЗ 2/БЗ 3 (- 1,80), БЗ 2/БЗ 4 (- 1,76), БЗ 3/БЗ 4 (- 1,37) та БЗ 4/БЗ 6 (- 2,06).

На основі виявлених ефектів ЗКЗ, СКЗ та реципрокних впливів було встановлено, що найвище значення маси 1000 насінин спостерігалось у гібридній комбінації БЗ 2/БЗ 6 (34,95 г) (табл. 2).

Високе значення маси 1000 насінин зумовлено високою ЗКЗ батьків-

ської форми (+ 1,09) (рис. 3) та високою СКЗ (+ 2,69*) (табл. 2). У гібридній комбінації БЗ 4/БЗ 1 маса 1000 насінин становила 31,67 г, що залежало виключно від СКЗ (+ 1,39*). У генетичній детермінації високого показника маси 1000 насінин, у комбінації БЗ 3/БЗ 6 (30,55 г) ключову роль відігравали адитивні гени батьківського компоненту гібрида (+ 1,09*) (рис. 3), а також неадитивні ефекти генів (+ 1,28*) (табл. 1). Проте у цій комбінації найвищий внесок у формування ознаки внесли реципрокні ефекти (+ 5,68), які були найвищими у досліджуваному наборі. Високе значення ознаки у гібрида БЗ 4/БЗ 3 залежало в основному від неадитивної дії генів (+ 2,71*) (табл. 1).

Отже, на фенотипове вираження ознаки маса 1000 насінин впливає сумарна дія різнонаправлених ефектів – адитивних, неадитивних і реципрокних. Це слугує підтвердженням гіпотези генетичного балансу М. В. Тарутіна про те, що нормальний розвиток ознаки є результат певної рівноваги між протилежно направленими діями різних спадкових факторів [7].

Досліджувані багатонасінні запилювачі були схрещені також і за схемою багатотестерного топкросу. Дисперсійний аналіз даних показав, що між топкросними гібридами існують істотні відмінності: $F_{\text{факт}}=11,35 > F_{\text{теор}}=1,65$. Вплив бать-

Таблиця 1
Ефекти специфічної комбінаційної здатності та реципрокні ефекти компонентів міжлінійних гібридів буряка цукрового

Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 1	#	-1,22*	0,60	1,39*	0,63	-2,28*
		-2,31	0,75	-0,11	-4,32	3,32
БЗ 2	-1,22*	#	-0,07	-0,57	0,33	2,69*
	-2,31		-1,80	-1,76	1,43	0,60
БЗ 3	0,60	-0,07	#	2,71*	-0,77	1,28*
	0,75	-1,80		-1,37	0,15	5,68
БЗ 4	1,39*	-0,57	2,71*	#	-0,02	-0,66
	-0,11	-1,76	-1,37		1,94	-2,06
БЗ 5	0,63	0,33	-0,77	-0,02	#	-0,59
	-4,32	1,43	0,15	1,94		3,02
БЗ 6	-2,28*	2,69*	1,28*	-0,66	-0,59	#
	3,32	0,60	5,68	-2,06	3,02	

Примітка: у чисельнику – ефекти специфічної комбінаційної здатності, у знаменнику – реципрокні ефекти.

ківських форм у формуванні ознаки маса 1000 насінин був також істотний, оскільки $F_{\text{факт}} > F_{\text{теор}}$.

Внесок компонентів схрещування у гібридів був неоднаковим: частка материнської форми як джерела мінливості становила 6,7%, батьківської (тестерів) – 27,9%, ефект взаємодії компонентів становив 43,9% при похибці 21,5%.

ЗКЗ багатонасінних ліній у топкросних схрещуваннях наведена на рис. 3. Найвищим ефектом ЗКЗ володіла лінія БЗ 2 (+ 1,6). Порівняння цих двох методів показало, що ранги у ліній БЗ 3 і БЗ 4 співпадали проте були і відмінності між цими ЗКЗ – ефектами у ліній, виявлених за діалельної гібридизації та за топкросної (БЗ 6, БЗ 2). Такі відмінності можна пояснити тим, що за топкросними гібридами не можна виявити реципрокні ефекти. Вони виявляються лише у діалельних гібридах. У зв'язку з цим, найбільш точним та інформативним методом визначення селекційно-генетичної цінності ліній є метод діалельних схрещувань [7].

Значимі позитивні ефекти СКЗ у топкросних гібридів були у комбінаціях БЗ 1/БЗ 3 (+ 2,6*), БЗ 4/БЗ 3 (+ 4,6*), БЗ 3/БЗ 2 (2,1*), БЗ 6/БЗ 4 (2,6*) (табл. 5), тобто ці лінії добре проявляють себе у конкретних комбінаціях.

Висновки. На основі застосування методу діалельних схрещувань

Таблиця 2
Маса 1000 насінин у міжлінійних гібридів буряка цукрового, 2011 р.

№ п/п	Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
1	БЗ 1	27,15	22,13*	27,75	23,03*	24,05	25,08
2	БЗ 2	26,75	23,88	25,60	28,10	26,33	34,95*
3	БЗ 3	26,25	25,83	22,80	27,00	25,15	30,55*
4	БЗ 4	31,67*	21,45*	30,60*	23,00*	23,48*	23,98
5	БЗ 5	27,58	23,48*	23,95	26,22	24,52	28,55*
6	БЗ 6	24,77	23,60	26,67	28,10	22,50*	27,90

HIP_{05} загальна = 2,4

Таблиця 3
Ефекти СКЗ компонентів багатонасінних запилювачів буряка цукрового за топкросних схрещувань

№ п/п	Лінії	Ефект взаємодії					
		БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
1	БЗ 1	0,9	-0,2	2,6*	-1,8*	0,8	-2,3*
2	БЗ 2	-2,3*	-1,2	-2,3*	0,5	0,3	4,8*
3	БЗ 3	-1,4	2,1*	-3,7*	0,8	0,5	1,7*
4	БЗ 4	4,6*	-1,7	4,6*	-2,6*	-0,6	-4,3*
5	БЗ 5	0,5	0,3	-2,0*	0,6	0,4	0,3
6	БЗ 6	-2,2*	0,6	0,8	2,6*	-1,5	-0,2
Ефекти фактора В		1,4*	-2,6*	0,3	-0,1	-1,6*	2,5*

* – достовірні відмінності на 5% рівні значущості

і математичної обробки за Хейманом, можна стверджувати, що генетичний контроль ознаки маса 1000 насінин здійснюється 8 генами (або групами генів). Визначено лінії, які мають найбільшу кількість домінуючих генів (БЗ 1, БЗ 5, БЗ 6). У генотиповій мінливості ознаки маса 1000 насінин переважаючою була неадитивна частка генів (44%), що свідчить про доцільність цілеспрямованого підбору пар для гібридизації. Носієм цінних адитивних комплексів ге-

нів є лінія БЗ 6. Виявлено комбінації з високою масою 1000 насінин, що перевищує 30 г (БЗ 6/БЗ 2, БЗ 4/БЗ 1, БЗ 4/БЗ 3, БЗ 3/БЗ 6). Визначено генетичну детермінацію гетерозисного ефекту за цією ознакою. Більш інформативним і точним методом для вивчення генетичної цінності ліній є метод діалельних схрещувань (метод Хеймана), який дає змогу, крім адитивних і неадитивних ефектів, виявити й реципрокні ефекти досліджуваних ліній.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Скорик, В. В. Генетичне вдосконалення методів селекції озимого жита (*Secale cereale* L.): дис. д-ра с.-г. наук / В. В. Скорик. – К., 1994. – 470 с.
2. Бурлов, В. В. Характер сопряженной изменчивости признаков, определяющих продуктивность и длину периода вегетации подсолнечника / В. В. Бурлов, В. В. Редько // Физиолого-биохимические и биофизические основы гетерозиса и технологии гетерозисной селекции у растений: Тезисы Всесоюзного совещания 21–24 сентября. – Х., 1983. – 19 с.
3. Бородулина, А. А. Биологические особенности проявления гетерозиса у подсолнечника // А. А. Бородулина, Л. К. Воскобойник, В. П. Шевцова // Весник сільськогосподарської науки. – 1981. – № 4. – С. 88–92.
4. Вольф, В. Г. Гетерозисный эффект у подсолнечника / В. Г. Вольф, Л. П. Думачева // Селекция и семеноводство. – К., 1972. – 20. – С. 64–70.
5. Насіння цукрових буряків. Методи визначення схожості, одноростковості та доброякісності: ДСТУ 2292–93. – [Чинний від 1996–01–01]. К.: Держспоживстандарт України, 1996. – 12 с. (Державний стандарт України).
6. Гопцій, Т. І. Генетико-статистичні методи в селекції / Т. І. Гопцій, М. В. Проскурін. – Харків: ХНАУ – 2003. – 103 с.
7. Тарутина, Л. А. Взаимодействие генов при гетерозисе / Л. А. Тарутина, Л. В. Хотылева / Мн.: Наука і техніка. – 1990. – 176 с.