

УДК 633.63.527.51:519.23

**ГЕТЕРОЗИС ГІБРИДНИХ КОМБІНАЦІЙ І ГЕНЕТИЧНА
ДЕТЕРМІНАЦІЯ БУРЯКУ ЦУКРОВОГО ЗА ЕЛЕМЕНТАМИ
ПРОДУКТИВНОСТІ**

М.О. Корнєєва, кандидат біологічних наук

Інститут цукрових буряків УААН,

*І.В.Власюк, кандидат сільськогосподарських наук Веселоподільська
дослідно-селекційна станція Інституту цукрових буряків УААН*

*І.В.Власюк, завідувач лабораторії Український інститут експертизи
сортів рослин*

Вступ. При доборі гетерозисних комбінацій важливо зважати не лише на фенотипічне вираження гетерозису, але і на те, якими саме генетичними чинниками зумовлене це явище. Цінність компонентів

схрещування досліджується як на молекулярному, так і на рівні організму за відомою моделлю продуктивності гібридів, описаною М.А.Таругіною і Л.В.Хотильовою [1, 2, 3, 4,5]. Наведена формула моделі:

$$X = \bar{u} + \hat{g}_i + \hat{g}_j + S_{ij}, \text{ де}$$

- \bar{u} - середнє популяційне значення у гібридному наборі;
- \hat{g}_i - ЗКЗ материнського компоненту;
- \hat{g}_j - ЗКЗ батьківського компоненту;
- S_{ij} - ефекти СКЗ, зумовлені взаємодією компонентів.

Досить точно описується фенотипічна зумовленість гетерозису, яка у зв'язку з генними взаємодіями (багатьох сільськогосподарських культур) є здебільшого перехреснозапилною. Використання цієї моделі для пояснення гетерозисних ефектів гібридних комбінацій знаходимо також і у німецьких дослідників [6].

За цією моделлю, найвищу продуктивність можна одержати тоді, коли алгебраїчна сума всіх ефектів, що інтерпретують адитивні ефекти генів батьківських форм і їхню взаємодію, є найбільшою. На цю величину впливають і неалельні взаємодії генів, які можуть зміщувати теоретично очікуване значення ознаки. Незважаючи на те, що фенотипічний прояв гетерозису у гібридних комбінацій, складовим чинником якого крім генотипу є вплив умов довкілля і їхні взаємодії з генотипом. Генетично зумовлене його значення зустрічається значно рідше і детермінується виключно генами і генними взаємодіями у системі цілісного генотипу. Тим більше збіг додаткових ефектів, спричинений загальною комбінаційною здатністю обох компонентів схрещування, а також значень ефектів їхньої взаємодії (специфічна комбінаційна здатність) практично отримати дуже важко.

Матеріал і методика досліджень. У дослід були залучені дві групи запилювачів, які мали різну генетичну структуру, - найгомозиготніші з коефіцієнтом інбридингу від 0,5 до 0,94, отримані через примусове самозапилення (лінії)- I група, і менш гомозиготні, сформовані одно- та двократними індивідуально-родинними доборами (звужені популяції)- II група. На їх основі схрещуванням тестерами зі стерильним пилком вітчизняного (ЧС 1) й іноземного (ЧС 2) походжень було отримано 40 топкросних гібридів. Вони були випробувані на Веселоподільській дослідно-селекційній станції у 2003-2005 рр. у шестиразовій повторності з використанням рендомізованих блоків. Гетерозис конкурсний оцінювали через співставлення з груповим стандартом, до якого входили кращі за врожайністю і цукристістю сорти і гібриди вітчизняного і іноземного походжень: $G_{\text{конк}} = (F_1 - St)/St \times 100\%$ [7]. Комбінаційні здатності (загальну і специфічну) обраховували за методом В.К. Савченка [8].

Неалельний вплив генів на вираження гетерозису не враховано, оскільки раніше було доведено, що він був неістотним [9].

Результати досліджень і їхнє обговорення. Як показав аналіз гетерозисного ефекту за врожайністю (табл. 1), з двох груп гібридів, у яких брали участь по 20 запилювачів різної генетичної структури на тлі двох ЧС ліній різного походження, 10 гібридів виявили перевищення значення врожайності порівняно з груповим стандартом, що становило 25%.

Таблиця 1
Гетерозисні комбінації за врожайністю і їхня генетична зумовленість

Гетерозисна комбінація	Гетерозис конкурсний, %	Комбінаційна здатність запилювачів	
		ЗКЗ - \hat{g}_i	СКЗ - S_{ij}
І група гібридів			
ЧС 2 x СЦ 58 I ₁ (в)	7,6	-0,1	0,94*
ЧС 2 x СЦ 4 I ₂ (в)	6,8	1,05*	0,38*
ЧС 2 x ЛР 1479 (л)	9,1	0,99*	2,37*
ЧС 1 x СЦ 57 I ₁ (л)	8,9	1,80*	1,39*
ЧС 2 x СЦ 5 I ₂ (л)	6,8	0,83*	0,59*
ЧС1 x СЦ 31 I ₂ (я)	6,7	-0,65	1,91*
ІІ група гібридів			
ЧС 1 x Синт. Іц Е	6,6	2,94*	1,24*
ЧС 2 x ВП 0102 / ІZ	6,5	0,02	2,14*
ЧС 2 x ВП 0102 / ІІ Z	7,0	2,26*	0,30
ЧС 1 x ВП 0102 / І Е	8,1	2,01*	-0,03
НІР ₀₅ із St	6,0		

Примітка:

- істотно на 5 % рівні значущості
- (в) - селекційні лінії верхняцького походження
- (л) - селекційні лінії львівського походження
- ВП - запилювачі веселоподільської селекції.

Це свідчить про достатнє селекційне опрацювання компонентів схрещування. На лінійному рівні таких гібридів було більше порівняно зі звужено-популяційним: 15 % проти 10 %. Причому 6 гібридів показали перевищення щодо стандарту на тлі ЧС тестера 2 (німецька генплазма). Цікаво відмітити, що гетерозис зустрічається у комбінацій, створених на основі запилювачів різних генплазм, хоча на лінійному рівні їх було більше серед номерів львівського походження

(чотири проти двох) і продуктів добору веселоподільської селекції. Необхідно зазначити, що кращими у двох групах наборів виявилися гібриди за участю запилювачів невисоких інбредних поколінь (І група), і запилювачів, що пройшли однаковий добір (ІІ група), тобто були менш депресивними у зв'язку зі ступенем гомо-гетерозиготності. Важливо відмітити, що 7 гібридів з високим рівнем гетерозису за врожайністю характеризувалися одночасно високою як загальною, так і специфічною комбінаційною здатністю. Це свідчить про те, що для прояву гетерозисного ефекту однаково важливими є як адитивні ефекти запилювачів, так і неадитивні ефекти їх взаємодії з материнською формою. У двох гібридів (ЧС 2 x СЦ 58 I₁ та ЧС 2 x ВП 0102/ I Z) суттєво високими були ефекти, пов'язані зі специфічною комбінаційною здатністю (відповідно S_{ij} = 0,94 і 2,14) при ЗКЗ запилювачів на рівні середньопопуляційної.

У гібридній комбінації ЧС 1 x ВП 0102/І Е ефект СКЗ не відрізнявся від нуля, а вплив адитивних ефектів запилювача був істотно високим ($\hat{g}_j = 2,01$).

Таким чином, у генетичному контролі ознаки врожайності поряд з адитивними ефектами, присутніми завжди, спостерігаються й ефекти наддомінування.

Про досить високий ступінь ефективної селекційної роботи із запилювачами за ознакою цукристості вказує те, що виділилося 13 вдалих гібридних комбінацій (табл. 2).

Таблиця 2
Гетерозисні комбінації за цукристістю залежно від комбінаційної

Гетерозисна комбінація	Гетерозис конкурсний, %	Комбінаційна здатність запилювачів	
		ЗКЗ- \hat{g}_j	СКЗ - S _{ij}
1	2	3	4
І група гібридів			
ЧС 2 x СЦ 63 I ₃ (в)	3,5	0,05	0,21*
ЧС 1 x СЦ 32 I ₄ (в)	3,6	0,05	0,22*
ЧС 1 x СЦ 5 I ₂ (л)	3,2	0,17*	0,10
ЧС 2 x СЦ 31 I ₃ (л)	3,0	0,15*	0,06
ЧС 1 x СЦ 42 I ₄ (л)	4,0	0,21*	0,01
ІІ група гібридів			
ЧС 1 x Синт. Іц Е	2,1	-0,27	0,25*
ЧС 2 x Синт. Іц Е	2,9	-0,30	0,31*
ЧС 2 x Синт. Іц Z	4,2	0,15	0,22*
ЧС 2 Синт. Пц Z	4,5	0,35*	0,08

Продовження таблиці 1			
1	2	3	4
ЧС 2 x ВП 0102/І Е	5,1	0,45*	0,08
ЧС 2 x ВП 0102/ІІЕ	5,1	0,49*	0,04
ЧС 1 xВП 0102/І Z	3,6	0,08	0,37*
ЧС 1 xВП 0102/ІІ Z	2,0	-0,57	0,20*
НІР ₀₅ із St	2,0		

Примітка:

- істотно на 5 % рівні значущості
- (в) - селекційні лінії верхняцького походження
- (л) - селекційні лінії львовського походження
- ВП - запилювачі веселоподільської селекції.

Селекціонерами, як правило, завжди відбираються високоцукристі компоненти. Деякі автори вказували, що гетерозис частіше спостерігається тоді, коли батьківські форми не сильно відрізняються за абсолютними показниками цукристості порівняно з контрастними за цією ознакою компонентами[10]. Про гетерозис за цією ознакою сповіщали вітчизняні і зарубіжні дослідники [11,12]. Проте для виявлення гетерозисного ефекту "вистачає" одного виду істотно доведених ефектів дій або взаємодій генів. Так, 6 комбінацій характеризувалися високою адитивною дією генів запилювачів і 7 гібридів - високою неадитивною взаємодією, пов'язаною із СКЗ обох батьківських форм. Це побічно вказує на те, що, очевидно, генетичний контроль цукристості здійснюється меншою кількістю генів, ніж урожайність.

При аналізі гетерозису за збором цукру як показника інтегрального треба мати на увазі, що його генетичний контроль є складнішими і може пов'язуватись із взаємодією щонайменше двох генетичних систем - комбінаційною здатністю за врожайністю і цукристістю одночасно. Причому, їхня дія або взаємодія може бути різнонаправленою, тоді кінцеве вираження ознаки буде меншим або, рідше, одно направленою і гетерозис буде проявлятися за інших умов частіше. У таблиці 3 подані гетерозисні комбінації за ознакою „збір цукру” і ефекти ЗКЗ і СКЗ як цього показника, так і його складових. Проте однозначного паралелізму за ознаками - складовими збору цукру, врожайності і цукристості ні для загальної, ні для специфічної комбінаційних здатностей не виявлено.

Це означає, що деякі батьківські форми з кращою комбінаційною здатністю за однією ознакою не виявляються такими ж привабливими за іншими, тобто деякі гібриди можуть бути кращі за

Таблиця 3

Гетерозис гібридних комбінацій за збором цукру і його генетична зумовленість

Гетерозисна комбінація	Гетерозис конкурсний, %	КЗ за збором цукру		Комбінаційна здатність запилювачів за			
				врожайністю		цукристістю	
		\hat{G}_j	S_{ij}	\hat{g}_j	S_{ij}	\hat{g}_i	S_{ij}
I група гібридів							
ЧС 2 x СЦ 58 I ₁ (в)	9,8	0,06	0,11	-0,1	0,94*	0,13	0,03
ЧС 2 x СЦ 41 ₂ (в)	7,3	0,14	-0,11	1,05*	0,28	-0,06	-0,11
ЧС 2 x СЦ 63 I ₃ (в)	5,7	0,16	0,06	0,83*	0,42	0,05	0,21*
ЧС 1 x СЦ 57 I ₁ (л)	10,4	0,22*	0,06	1,80*	1,39*	-0,11	-0,37
ЧС 2 x СЦ 5 I ₂ (л)	10,3	0,23*	0,05	0,83*	0,59*	0,17	0,10
II група гібридів							
ЧС 1 x Синт.Іц Е	8,4	0,33*	2,94*	2,94*	1,24*	- 0,37	0,25*
ЧС 2 x Синт.Іц Z	7,3	0,25*	1,63*	1,63*	- 0,40	0,15	0,22*
ЧС 1 x Синт.Іц Z	6,3	-0,11	-1,57	- 1,87	- 0,40	0,35*	0,08
НІР ₀₅ із St	6,2						

- істотно на 5 % рівні значущості
- (в) - селекційні лінії верхняцького походження
- (л) - селекційні лінії львівського походження
- ВП - запилювачі веселоподільської селекції.

однією ознакою, інші - за другою. А за збором цукру вони покажуть результуючу дію. За кожною конкретною комбінацією можна прослідкувати переважаючий вплив тієї чи іншої взаємодії генів як за збором цукру, так і його складових. Так, у комбінаціях ЧС 1 x СЦ 57 I₁ і ЧС 2 x СЦ 5 I₂, де запилювачами були лінії неглибоких поколінь інбридингу львівської генплазми, ЗКЗ за збором цукру була зумовлена істотно високою дією адитивних генів при СКЗ, яка істотно не відрізнялася від нуля. У цих комбінацій виявлено високі адитивні і неадитивні дії генів за врожайністю при цукристості, що знаходилася на рівні середньопопуляційних значень, або була децонижною. Дві гетерозисні комбінації ЧС 1 x Синт.Іц Е і ЧС 2 x Синт.Іц Z, створені за участю запилювачів неглибоких циклів рекурентного добору врожайного і цукристого напрямів, показали високі показники гетерозису за збором цукру (+ 8,4 і +7,3), які були зумовлені достовірно високими ефектами ЗКЗ і СКЗ. Перша комбінація з тестером 1 (іванівського походження) характеризувалася істотно високими ефектами адитивної і неадитивної дії генів за

врожайністю і високим ефектом СКЗ за цукристістю. Друга комбінація з ЧС тестером 2 (іноземного походження) мала такі ж самі параметри складових, крім дещо несуттєво менших, значеннях СКЗ за врожайністю.

В комбінації ЧС 1 x Синт. Пц Z адитивні ефекти були на рівні середньо популяційної, проте неадитивні - найвищі у даному досліді ($S_{ij} = + 0,57$). За цукристістю даний запилювач показав високий ефект ЗКЗ ($\hat{\sigma}_j = 0,35$), проте за ознакою врожайності, як складової збору цукру, не виділився. У комбінаціях, де материнською формою був тестер ЧС 2 (іноземного походження), а запилювачем - лінії першого і третього інбредних поколінь, збір цукру був переважно зумовлений високою адитивною або неадитивною дією за врожайністю. У комбінації ЧС 2 x СЦ 63 I₃ він був доповнений високим ефектом СКЗ за цукристістю.

Висновки. Узагальнюючи аналіз гетерозисного ефекту експериментальних гібридних комбінацій, можна вважати, що за врожайністю він зумовлений сумарною позитивною дією адитивних і неадитивних ефектів генів, за цукристістю - переважаючим впливом однієї із них, а за збором цукру - взаємодією двох генетичних систем з їхнім взаємозгасаючим або підсилюючим сумарним ефектом. Частина вдалих гібридних комбінацій за врожайністю була вищою, коли залучалися компоненти на лінійному рівні (15% проти 10%), які створювалися на основі інбридингу, а за цукристістю (20% проти 12,5%), коли вони створювалися методом індивідуально-родинних доборів різного ступеня селекційної проробки. Виділено 4 гібриди з високими ефектами комбінаційної здатності за збором цукру. Щодо досліджуваних ЧС форм кращими з точки зору комплементарії були запилювачі лінійного рівня невисоких інбредних поколінь і продукти одноразових доборів.

Застосування такого генетично-селекційного аналізу дає можливість точно і швидко оцінити потенційні можливості гібридних комбінацій, створених за участю запилювачів різної генетичної структури, і достатню інформацію про генетичний контроль гетерозису,

Використана література:

- 1 Тищенко Е.Н., Дубровная О.В. Эпигенетическая регуляция. - К.: Логос, 2004. - 236 с.
2. Doley W.P., Sounders Y.W. Hormonefree medium will support callus production and subsequent shoot regeneration from whole leaf explants in some sugar beet (*Beta vulgaris* L.) populations // Plant Cell Rep. - 1989.- 8, № 4, - p. 224-229/

3. Гетерозис и количественная наследственность / Сб. научн. трудов. - Минск: Наука и техника, 1977. - 207 с.

4. Корнеева М.О., Власюк І.В., Ермантраут Е.Р. Генні взаємодії і їх вплив на гетерозис// Зб. наук, праць, Матеріали наук, конф. "Селекція, насінництво і технологія вирощування цукрових буряків та інших культур бурякової сівозміни", МСП Тенар," - Київ, 2000. -Вип.3.С. 24-29.

5. Тарутина Л.А., Хотылева Л.В. Взаимодействие генов при гетерозисе - Минск: Наука и техника, 1990. - 176 с.

6. Олтманн В., Бурба М., Больц Г. Селекция сахарной свеклы на улучшение количественных признаков - М.:АгропромиздатД986- 175 с.

7. Омаров Д. С. К методике учета и оценки гетерозиса у растений/ Сельскохозяй. Биол., - 1975, - Том X, № 1. - С. 123-127.

8. Савченко В.К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях. - Минск: Наука и техника - 1974.- С. 263.

9. Корнеева М.А., Балков И .Я. Комбинационная способность популяций и созданных на их основе линий сахарной свеклы по признаку сахаристости// Основы повышения сахаристости и технологических качеств сахарной свеклы. - К.:ВНИСД986- С. 96- 106.

10. Балков И.Я., Петренко В.П., Корнеева М.А. Гетерозис сахарной свеклы по признаку сахаристости /Вест, сельскохозяй. науки. - К. № 10, 1986-С. 55-60.

11. Власюк І.В. Генотипна мінливість елементів продуктивності ЧС гібридів цукрових буряків, створених з використанням запилювачів веселоподільської селекції. - Автореф. ... канд. дис. К.: 2000. - 20 с.

12. Кикиндонов Т., Попов И., Кулунов Д., Захариев А., Антонов И. Исследования в связи с использованием гетерозиса в селекции сахарной свеклы//Современные методы селекции гетерозисных сортов сахарной свеклы. - София: Изд.-во Болгарской академии наук. - 1971. - С. 11-25.

УДК 633.63:527.51:519.23

Корнеева М. О., Власюк Ів.В., Власюк Ір. В. Гетерозис гібридних комбінацій буряку цукрового за елементами продуктивності і його генетична детермінація //Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. - К., 2007.- № 5. - С. 15-23.

Підтверджена теорія генетичного балансу М.В. Турбіна в поясненні гетерозисного ефекту, яка ґрунтується на сумарному впливі різнонаправлено діючих адитивних і неадитивних ефектів

генів батьківських форм. Гетерозисний ефект кращих гібридів становив 6,3-10,4 % .

УДК 633.63:527.51:519.23

Корнеева М. О., Власюк Ив В., Власюк Ир. В. Гетерозис гибридных комбинаций сахарной свеклы по элементам продуктивности и его генетическая детерминация //Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. - К., 2007. - № 5. - С. 15-23.

Подтверждена теория генетического баланса Н.В.Турбина в объяснении гетерозисного эффекта по элементам продуктивности, которая базируется на суммарном влиянии разнонаправленно действующих аддитивных и неаддитивных эффектов генов родительских форм. Гетерозисный эффект лучших гибридов становил 6,3-10,4 % .

УДК 633.63:527.51:519.23

Korneyeva M., Vlasiuk Iv., Vlasiuk Ir. Geterosis of hybrid combinations for productivity elements of sugar beets and its genetic determination //Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. - К., 2007.- № 5. - С. 15-23.

The theory of genetic balance elaborated by N.V. Turbin which is based on the total influence of acting in different directions, additive and non-additive effects of genes of parent forms was confirmed. Eight hybrids with high (6.3 -10.4) heterosis effect were identified.