

МІЩЕНКО С.В.*Інститут луб'яних культур НААН,**Україна, 41400, Сумська обл., м. Глухів, вул. Терещенків, 45, e-mail: serg_mischenko@mail.ru, (068) 798-11-98*

ЕФЕКТИ ЗАГАЛЬНОЇ ТА ВАРІАНСИ СПЕЦИФІЧНОЇ КОМБІНАЦІЙНОЇ ЗДАТНОСТІ САМОЗАПИЛЕНИХ ЛІНІЙ І СОРТІВ КОНОПЕЛЬ У СИСТЕМІ ТОПКРОСІВ

При доборі батьківських пар для отримання гетерозисних гібридів необхідно не лише передбачити можливість прояву гетерозису, але і забезпечити бажане успадкуванням гібридом важливих господарських ознак і властивостей. Головна умова для батьківських форм – це їх висока комбінаційна здатність [1]. Комбінаційна цінність будь-якої батьківської форми може бути виражена двома способами: середньою величиною гетерозису за всіма гібридними комбінаціями і значенням цієї величини у тому чи іншому конкретному схрещуванні. Перша характеризує загальну комбінаційну здатність (ЗКЗ) даної батьківської форми, а друга – специфічну (СКЗ) [1].

Більшість ознак продуктивності сільськогосподарських рослин є кількісними. Вони, як правило, більш мінливі, ніж якісні. Це залежить від двох причин. По-перше, спадкові відмінності за тією чи іншою кількісною ознакою визначаються багатьма генами (полігенно) з різними типами взаємодії між ними, причому кожен ген досить суттєво впливає на розвиток цієї ознаки. Одні комбінації полімерних генів зсувають ступінь прояву ознаки в позитивний бік, інші – у негативний. По-друге, кількісні ознаки дуже залежать від зовнішніх факторів (умов навколишнього середовища) [2].

За В. Griffing, ЗКЗ визначається адитивними ефектами генів, а СКЗ – ефектами домінуючої й епістатичної взаємодії генів [3]; за В.І. Науман ЗКЗ визначається адитивними і частково неадитивними ефектами генів, а СКЗ – неадитивними ефектами генів [4]. Полімерія – тип взаємодії неалельних генів, за якого ознака формується в результаті дії кількох генів з адитивним (однозначним) впливом, тобто мають на увазі родини ідентичних або гомологічних генів, що повторюються в геномі та мають однаковий прояв. У випадку кумулятивної полімерії ступінь прояву ознаки, яку називають адитив-

ною, залежить від кількості домінуючих алелів полімерних (адитивних) генів. Можна сказати, що вплив окремих генів накопичується, і чим більше домінуючих алелів різних генів, тим виразніше проявляється ознака. Поряд із кумулятивною (адитивною) полімерією існує успадкування за типом некумулятивної (неадитивної) полімерії, коли характер прояву ознаки не змінюється залежно від кількості домінуючих полімерних генів [2]. Домінування – тип взаємодії алельних генів, за якого дія однієї алелі пригнічується іншою алеллю цього ж гена. Епістаз – тип взаємодії неалельних генів, коли один ген здатен пригнічувати дію іншого [2].

Установлення особливостей сортів сільськогосподарських культур за ефектами ЗКЗ і СКЗ, співвідношенням їх варіанс у першому поколінні гібридів, а також типом дії генів (адитивним чи неадитивним) є важливим для прогнозу прояву селекційно-генетичних особливостей, визначення ефективності доборів у гібридних популяціях за кількісними ознаками і обґрунтування напрямів селекції [5–7]. Слід зазначити, що питання оцінки вихідного матеріалу конопель (*Cannabis sativa* L.) за комбінаційною здатністю майже не висвітлені у науковій літературі і не використані у практичній селекції, крім відомих нам досліджень [8, 9], що робить цей напрям досить актуальним. Крім того, лише останнім часом розробляються методичні основи використання самоzapилених ліній конопель для створення гетерозисних гібридів [10–13].

Мета наших досліджень – встановити особливості ефектів ЗКЗ і варіанс СКЗ материнських компонентів за основними селекційними ознаками у лінійносортових і міжсортових гібридів однодомних конопель і на основі переважання адитивних чи неадитивних ефектів генів визначити тип гібридів, які мають найвищу селекційну цінність, дати прогноз щодо ефективності доборів у гібридних популяціях за дослі-

джуваними кількісними ознаками, виділити перспективний вихідний матеріал.

Матеріали і методи

Дослідження проводили у 2014–2016 рр. на базі Інституту луб'яних культур НААН (м. Глухів Сумської обл.), схрещування проводили у 2014 і 2015 рр. в умовах вегетаційного будинку з використанням комбінованих ізоляторів. Ефекти ЗКЗ і варіанси СКЗ визначали в системі повних топкросів. За материнські форми були використані по дві відмінні самозапилені лінії і по дві відмінні лінії (селекційні сім'ї) сортів Глухівські 58, Глесія, Золотоніські 15, які схрещували з двома сортами-тестерами Глухівські 51 і Гляна. Потомство F_1 за основними селекційними ознаками аналізували у розсаднику оцінки при площі живлення рослин 30 x 5 см. Комбінаційну здатність визначали за посібником П.П. Литуна, Н.В. Проскурнина [14].

Результати та обговорення

Лінійносортові і міжсортові гібриди у F_1 характеризуються мінливістю селекційних ознак і значним розмахом їх варіацій (різницею між максимальним і мінімальним значенням). Особливо це стосується загальної довжини стебла, маси стебла і волокна, маси насіння з рослини. Так, граничні межі варіювання (Min–Max) ознаки загальної довжини становили 188,0–304,0 см, технічної довжини – 180,0–230,4 см, діаметра стебла – 7,60–16,00 мм, маси стебла – 12,71–55,03 г, маси волокна – 3,22–16,79 г, вмісту волокна – 25,16–33,49 %, маси насіння – 2,75–29,00 г, маси 1000 насінин – 15,2–24,0 г. За рівнем прояву ознак у більшості випадків гібриди перевищували вихідні батьківські форми. На основі проведення дисперсійного аналізу за F -критерієм (Р.А. Фішера) встановлено достовірний вплив джерел дисперсії гібридів, материнських форм, сортів-тестерів на мінливість кількісних селекційних ознак рослин конопель, що є підставою для встановлення комбінаційної здатності досліджуваних материнських компонентів – самозапилених ліній і сортів.

Відповідно до середньої величини відхилень від загальної середньої усіх гібридів, одержаних за участі у схрещуваннях конкретного тестера, визначено середню цінність кожної материнської форми за ефектами ЗКЗ у першому поколінні, які у двотестерних схрещуваннях суттєво різняться (табл. 1).

Самозапилені лінії I_6 Глухівські 58 здебільшого характеризувалися достовірно негативними ефектами ЗКЗ, виняток становила ознака маси 1000 насінин. Лініям сорту Глухівські 58 були властиві теж здебільшого достовірно негативні ефекти ЗКЗ, окрім ознаки вмісту волокна ($g_i = 2,29$ і $g_i = 3,68$) у лінії 1 маси 1000 насінин ($g_i = 0,15$).

Неоднозначні ефекти ЗКЗ (позитивні або негативні) притаманні самозапиленим лініям I_4 Глесія, зокрема позитивні ефекти ЗКЗ, достовірні на рівні значимості 0,05, встановлені у лінії 1 за ознаками загальної довжини (21,39), технічної довжини стебла (21,75), маси 1000 насінин (1,65); у лінії 2 I_4 Глесія – за ознакою маси 1000 насінин (3,85). Негативні ефекти ЗКЗ, достовірні на рівні значимості 0,05, встановлені у лінії 1 I_4 Глесія за ознаками маси волокна (–0,99), вмісту волокна (–1,26) і маси насіння з рослини (–2,53), а у лінії 2 – за ознаками технічної довжини стебла (–8,54), маси стебла (–3,64), маси волокна (–1,36) і вмісту волокна (–1,15). Також неоднозначні ефекти ЗКЗ були і у двох ліній сорту Глесія, однак достовірними вони були лише у 7-ми випадках за тією чи іншою досліджуваною кількісною ознакою.

Особливістю самозапилених ліній I_6 Золотоніські 15, як материнських форм, є наявність достовірних позитивних ефектів ЗКЗ майже за всіма селекційними ознаками, окрім маси 1000 насінин, що є прямо протилежним до самозапилених ліній I_6 Глухівські 58. У лінії сорту Золотоніські 15 аналогічно позитивні ефекти, виняток становлять тільки ознаки вмісту волокна і маси 1000 насінин.

Найбільшу селекційну цінність на основі встановлених високих ефектів ЗКЗ майже за всіма ознаками мали самозапилені лінії I_6 Золотоніські 15. Також високі ефекти ЗКЗ за рівнем прояву морфологічних ознак, масою стебла і волокна (що важливо для селекції на підвищення біомаси конопель як енергетичної культури) були у сорту Золотоніські 15, за загальною і технічною довжиною стебла – у лінії 1 I_4 Глесія, масою насіння з рослини – у лінії 2 сорту Глесія. Отже, для комбінаційної селекції на підвищення продуктивності доцільно використовувати саме лінійносортові схрещування середньоросійського і південного еколого-географічних типів. Можна припустити, що відбулося утворення нових полігенних комплексів, що й детермінували високу комбінаційну здатність.

Таблиця 1. Оцінка ефектів ЗКЗ (g) материнських компонентів лінійносортових і міжсортових гібридів конопель за основними селекційними ознаками

Сорт, лінія	Ознаки							
	Загальна довжина, см	Технічна довжина, см	Діаметр стебла, мм	Маса стебла, г	Маса волокна, г	Вміст волокна, %	Маса насіння, г	Маса 1000 насінин, г
I ₆ Глухівські 58 лінія 1	-43,51*	-19,94*	-3,13*	-14,16*	-4,29*	-1,47*	-8,07*	0,85*
I ₆ Глухівські 58 лінія 2	-51,51*	-19,74*	-2,74*	-14,10*	-4,28*	-1,76*	-8,60*	0,60*
I ₄ Глесія лінія 1	21,39*	21,75*	0,14	-2,18	-0,99*	-1,26*	-2,53*	1,65*
I ₄ Глесія лінія 2	-0,86	-8,54*	-0,07	-3,64*	-1,36*	-1,15*	-0,60	3,85*
I ₆ Золотоніські 15 лінія 1	28,19*	18,25*	4,13*	20,84*	6,98*	2,36*	10,72*	-1,10*
I ₆ Золотоніські 15 лінія 2	33,99*	19,45*	4,54*	26,23*	8,45*	2,11*	8,31*	-0,65*
сорт Глухівські 58 лінія 1	-28,26*	-11,80*	-2,27*	-11,90*	-3,10*	2,29*	-2,14*	0,15
сорт Глухівські 58 лінія 2	-7,06*	-7,84*	-1,94*	-10,15*	-2,32*	3,68*	-1,27	-0,35
сорт Глесія лінія 1	7,09*	-15,20*	-0,02	-0,93	0,04	1,60*	-0,29	0,15
сорт Глесія лінія 2	10,09*	-9,70*	-0,15	1,41	0,49	0,48	5,07*	-1,25*
сорт Золотоніські 15 лінія 1	27,14*	27,50*	0,94*	4,74*	0,19	-3,44*	0,33	-0,85*
сорт Золотоніські 15 лінія 2	3,34	5,80*	0,56*	3,83*	0,19	-3,44*	-0,93	-3,05*
НСР _{0,05}	8,43	4,97	0,69	3,61	1,20	0,73	1,90	0,54

Примітка. * – Достовірно на рівні значимості 0,05.

Високі варіанси СКЗ помічені у лінії 2 I₆ Золотоніські 15 і лінії 2 сорту Золотоніські 15 за 5-ма ознаками: загальною довжиною, діаметром стебла на половині технічної довжини, масою стебла і волокна, масою 1000 насінин (122,93, 0,95, 12,30, 1,77, 2,42 і 109,52, 0,27, 9,16, 0,72, 3,38 відповідно). Високі варіанси СКЗ за 4-ма ознаками виявлено у лінії 2 сорту Глухівські 58, лінії 2 сорту Глесія, лінії 1 сорту Золотоніські 15. Варіанси СКЗ, нижчі середнього значення за всіма досліджуваними ознаками, були у лінії 2 I₆ Глухівські 58 і лінії 2 I₄ Глесія (табл. 2).

Найкращу СКЗ серед залучених у схрещуваннях материнських форм за ознакою загальної довжини мала лінія 1 сорту Золотоніські 15 ($\sigma_s^2 = 162,00$), технічної довжини – лінія 2

сорту Глесія ($\sigma_s^2 = 68,68$), діаметра і маси стебла, маси волокна – лінія 2 I₆ Золотоніські 15 ($\sigma_s^2 = 0,95$, $\sigma_s^2 = 12,30$ і $\sigma_s^2 = 1,77$), вмісту волокна і маси насіння з рослини – лінія 1 сорту Глухівські 58 ($\sigma_s^2 = 2,88$ і $\sigma_s^2 = 125,14$), маси 1000 насінин – лінія 2 сорту Золотоніські 15 ($\sigma_s^2 = 3,38$).

Проаналізувавши варіанси СКЗ, можемо констатувати, що самозапилени лінії сорту Золотоніські 15 часто характеризуються високими значеннями при добрій ЗКЗ, однак проявляються високі варіанси СКЗ і в інших самозапилених ліній і сортів. Це означає, що до створення селекційного матеріалу для певного напрямку господарського використання, прогнозу прояву ознак і селекційно-генетичних особливостей доцільно

підходити диференційовано і з урахуванням СКЗ. Невисокі та середні варіанси СКЗ свідчать про те, що форма з такими показниками стабільно передає досліджувану ознаку гібридам, а високі вказують на те, що в потомстві можна прогнозувати велику частку гетерозисних гібридів.

Порівнявши варіанси ЗКЗ і варіанси СКЗ, виявили, що адитивні ефекти генів переважають за ознаками технічної довжини і маси стебла (це свідчить про доцільність проведення доборів за фенотипом), а неадитивні – за загальною довжиною і діаметром стебла, масою волокна і 1000 насінин (це свідчить про необхідність до-

борів за генотипом). Неадитивні ефекти генів виявлені у міжсортних схрещуваннях, у свою чергу, адитивні ефекти у значній мірі властиві гібридним комбінаціям за участю самозаплених ліній I₆ Золотоніські 15 (табл. 3). Таким чином, якщо за досліджуваними ознаками у самозаплених ліній I₆ Золотоніські 15 переважають адитивні ефекти генів, які детермінуються спільною дією алелів одного локусу, і фенотипове вираження величини ознаки, головним чином, відображає її генотипове вираження, то добір буде ефективним, а використання цього материнського компонента у селекції конопель – доцільним.

Таблиця 2. СКЗ (варіанси σ_s^2) материнських компонентів лінійносортових і міжсортних гібридів конопель за основними селекційними ознаками

Сорт, лінія	Ознаки							
	Загальна довжина, см	Технічна довжина, см	Діаметр стебла, мм	Маса стебла, г	Маса волокна, г	Вміст волокна, %	Маса насіння, г	Маса 1000 насінин, г
I ₆ Глухівські 58 лінія 1	13,00	3,86	0,01	0,60	0,02	1,51	5,78	0,32
I ₆ Глухівські 58 лінія 2	57,03	3,86	0,02	0,70	0,02	1,12	2,55	0,04
I ₄ Глесія лінія 1	122,93	0,16	0,06	1,25	0,02	0,67	0,52	2,88
I ₄ Глесія лінія 2	115,52	0,17	0,01	0,77	0,18	0,95	4,15	0,72
I ₆ Золотоніські 15 лінія 1	18,48	3,33	0,18	3,86	0,46	0,23	39,60	0,04
I ₆ Золотоніські 15 лінія 2	122,93	3,33	0,95	12,30	1,77	1,04	10,49	2,42
сорт Глухівські 58 лінія 1	112,50	3,08	0,02	0,58	0,00	2,88	125,14	0,02
сорт Глухівські 58 лінія 2	95,22	1,01	0,32	0,56	0,00	1,22	4,20	2,88
сорт Глесія лінія 1	11,04	22,58	0,79	0,00	0,04	0,79	6,62	1,62
сорт Глесія лінія 2	39,43	68,68	0,56	0,02	0,26	1,58	21,65	0,18
сорт Золотоніські 15 лінія 1	162,00	37,67	0,06	1,51	0,00	1,25	0,08	2,42
сорт Золотоніські 15 лінія 2	109,52	4,87	0,27	9,16	0,72	1,06	2,25	3,38
Середнє	81,63	12,72	0,27	2,61	0,29	1,19	18,58	1,41

Таблиця 3. Переважання адитивних (а) або неадитивних (н) ефектів генів, встановлене шляхом порівняння варіанс ЗКЗ з варіансами СКЗ

Сорт, лінія	Ознаки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
I ₆ Глухівські 58 лінія 1	а	а	а	а	а	а	а	а
I ₆ Глухівські 58 лінія 2	а	а	а	а	а	а	а	а
I ₄ Глесія лінія 1	а	а	н	а	а	а	а	н
I ₄ Глесія лінія 2	н	а	н	а	а	а	н	а
I ₆ Золотоніські 15 лінія 1	а	а	а	а	а	а	а	а
I ₆ Золотоніські 15 лінія 2	а	а	а	а	а	а	а	н
сорт Глухівські 58 лінія 1	а	а	а	а	а	а	н	а
сорт Глухівські 58 лінія 2	н	а	а	а	а	а	н	н
сорт Глесія лінія 1	а	а	н	а	н	а	н	н
сорт Глесія лінія 2	а	а	н	а	н	н	а	а
сорт Золотоніські 15 лінія 1	а	а	а	а	а	а	а	н
сорт Золотоніські 15 лінія 2	н	а	а	а	н	а	н	а

Примітки: 1 – загальна довжина; 2 – технічна довжина; 3 – діаметр стебла; 4 – маса стебла; 5 – маса волокна; 6 – вміст волокна; 7 – маса насіння; 8 – маса 1000 насінин.

Зважаючи на вищевикладене і наші попередні дослідження [10–13], ефективність лінійносортової гібридизації і схрещування відділених еколого-географічних типів конопель за умови комбінаційної селекції є очевидною. Чітко проявляється гетерозисний ефект, особливо за участі тестера Глухівські 51. Безумовно, міжсортова гібридизація – важливий метод створення вихідного селекційного матеріалу конопель, але потомство таких гібридів є досить строкатим за характером прояву цінних господарських чи біологічних ознак, що вимагає проведення тривалого поліпшувального добору. При лінійносортової гібридизації потомство є більш вирівняним і стабільним за рівнем прояву

селекційних ознак та властивостей. Як свідчить практика, у цьому випадку достатньо 2–3-кратного індивідуально-сімейного добору для створення сорту.

Висновки

Дослідження самозапилених ліній і сортів конопель за параметрами комбінаційної здатності показало значну їх диференціацію за ефектами ЗКЗ і варіансами СКЗ. Для комбінаційної селекції на підвищення продуктивності доцільно використовувати саме лінійносортові схрещування середньоросійського і південного еколого-географічних типів.

Література

1. Гуляев Г.В., Гужов Ю.Л. Селекция и семеноводство полевых культур. – М.: Агропромиздат, 1987. – 447 с.
2. Сиволоб А.В., Рушковський С.Р., Кир'яченко С.С., Афанасьєва К.С., Безруков В.Ф., Козерецька І.А., Демидов С.В. Генетика. – К.: Київський університет, 2008. – 320 с.
3. Griffing B. A generalized treatment of use of diallel crosses in quantitative inheritance // Heredity. – 1956. – V. 10. – P. 31–50.
4. Nauman B.I. The theory and analysis of diallel crosses // Genetics. – 1954. – V. 39, № 2. – P. 789–809.
5. Козаченко М.Р., Заїка О.В., Васько Н.І. Особливості сучасних сортів ячменю ярого за комбінаційною здатністю в F₁ I F₂ топкросних гібридів та їх екологічною стабільністю // Зрошуване землеробство. – 2008. – Вип. 50. – С. 149–163.
6. Четверик О.О., Звягін А.Ф., Козаченко М.Р. Комбінаційна здатність сортів пшениці м'якої озимої // Селекція і насінництво. – 2014. – Вип. 105. – С. 85–92.
7. Клімова О.Є. Диференціація рекомбінантних ліній цукрової кукурудзи за параметрами комбінаційної здатності // Селекція і насінництво. – 2014. – Вип. 106. – С. 111–120.
8. Степанов Г.С. Прогнозирование гетерозиса конопли // Лен и конопля. – 1971. – № 1. – С. 27–29.
9. Сухорада Т.И. Селекция южной конопли. – Краснодар, 2005. – 190 с.
10. Мищенко С.В. Особенности наследования масличности семян у гибридов ненаркотической конопли // Масличные культуры. – 2014. – Вып. 2 (159–160). – С. 70–75.
11. Мищенко С.В. Особливості успадкування ознак статі у сортолінійних, лінійносортових та міжлінійних гібридів одностомних конопель // Селекція і насінництво. – 2015. – Вип. 108. – С. 122–130.

12. Мищенко С.В., Лайко И.М. Изменчивость количественных признаков линейных гибридов конопли F₁–F₃ среднерусского и южного эколого-географических типов // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2016. – № 2 (34). – С. 30–36. doi: 10.18286/1816-4501-2016-2-30-36.
13. Міщенко С.В. Рівень прояву та успадкування селекційних ознак у сортолінійних, лінійносортових і міжлінійних гібридів F₁ різних еколого-географічних типів // Селекція і насінництво. – 2016. – Вип. 109. – С. 101–110.
14. Литун П.П., Проскурнин Н.В. Генетика количественных признаков. Генетические скрещивания и генетический анализ. – Х., 1992. – 96 с.

MISHCHENKO S.V.

*Institute of Bast Crops of Nat. Acad. Agr. Sci. of Ukraine,
Ukraine, 41400, Sumy reg., Hlukhiv, Tereshchenkiv str., 45, e-mail: serg_mischenko@mail.ru*

EFFECTS OF TOTAL AND VARIANCES SPECIFIC COMBINING ABILITY OF HEMP INBRED LINES AND VARIETIES IN TOPCROSS SYSTEMS

Aim. Determination of combining ability of monoecious hemp (*Cannabis sativa* L.) inbred lines and varieties by quantitative breeding signs of plants are the aims of our study. **Methods.** The study was conducted in 2014–2016 in the Institute of Bast Crops of NAAS. The effects of total combining ability and specific combining ability variances investigated in the full topcross systems by the method P.P. Lytun and N.V. Proskurnyn (1992). **Results.** Inbred lines and varieties of hemp were significantly differentiated by the total combining ability effects and specific combining ability variances. **Conclusions.** Line×variety crossing Central-Russian eco-geographical type and Southern eco-geographical type of hemp was recommended for productive combination breeding.

Keywords: hemp, variety, topcross, total combining ability and specific combining ability, additive gene effects and non-additive gene effects.