

КОРНЄЄВА М.О.¹✉, ВАКУЛЕНКО П.І.¹, АНДРЕЄВА Л.С.¹, ТИМЧИШИН С.М.²¹ Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків,
Україна, 03110, м. Київ, вул. Клінічна, 25, e-mail: mira31@ukr.net² Інститут сільського господарства Карпатського регіону,
Україна, 81115, с. Оброшино, Пустомитівський р-н, Львівська обл., e-mail:
lilija.tymchyshyn@gmail.com

✉ mira31@ukr.net, (067) 596-08-72

УСПАДКУВАННЯ ЕНЕРГІЇ ПРОРОСТАННЯ НАСІННЯ ЗАКРІПЛЮВАЧІВ
СТЕРИЛЬНОСТІ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ ТА ЇХ ДІАЛЕЛЬНИХ ГІБРИДІВ

Мета. Визначити ступінь домінування ознаки енергія проростання насіння та комбінаційну здатність закріплювачів стерильності з використанням діалельного аналізу. **Методи.** Гібридизацію закріплювачів стерильності проводили за діалельною схемою. За методикою Б. Хеймана визначена генетична детермінація ознаки. **Результати.** У схрещування за діалельною схемою залучено лінії–закріплювачі стерильності, які було вивчено за продуктивністю на основі попереднього сортовипробування. Визначено переважаючий тип успадкування енергії проростання насіння у діалельних гібридів, у структурі мінливості ознаки 43% комбінацій успадковували цю ознаку як позитивне домінування. Генетична зумовленість ознаки сенергія проростання насіння визначена за ефектами комбінаційної здатності. Адитивний ефект материнської форми оцінювався у 18,4%, батьківської – 18,1%, а неадитивний ефект від взаємодії компонентів – у 40,7%. Визначено вплив цитоплазматичних ефектів, який становив 22,7%. **Висновки.** Під час формування джерел покращених ознак слід враховувати цитоплазматичні ефекти генів, частка яких оцінювалася у 22,7%. Кращими лініями за ЗКЗ за енергією проростання насіння визнано закріплювачі стерильності ОТ 1 та ОТ 2.

Ключові слова: закріплювачі стерильності, комбінаційна здатність, енергія проростання насіння, адитивні, неадитивні, реципрокні ефекти генів.

Високі посівні якості насіння ЧС гібридів цукрових буряків на сучасному ринку зумовлені багатьма чинниками, серед яких ключову роль відіграють батьківські компоненти, їх взаємодія та умови, у яких проявляється конкретний генотип [1, 2]. Від закріплювачів стерильності (ЗС) значною мірою залежить генетична цінність материнського компонента [3]. Якщо для рос-

лин цукрових буряків першого року життя важливими ознаками, що є селекційною метою, є урожайність, цукристість, збір цукру, то на рослинах другого року життя – ознаки, які характеризують посівні якості насіння. Однією із складових посівних якостей є енергія проростання насіння. Недостатня інформація про генетичний контроль цієї ознаки частково зумовлена тим, що вона контролюється полігенно і має нечіткий фенотиповий прояв, доступний для генетичного аналізу [3].

Ринок сучасних сортів і гібридів потребує високоякісного насіння, що має, крім інших ознак посівних якостей, високу енергію проростання насіння. Насіння, що дружно проростає на третій день, на тиждень подовжує вегетаційний період буряку цукрового, збільшуючи при цьому урожай і якість цукросировини [4].

Енергія проростання насіння у гібридів буряку цукрового як кількісна ознака значною мірою зумовлена генотипом, у генотиповій варіації якого ключову роль відіграють адитивні та неадитивні ефекти генів [4]. Створення генетичних джерел селекційно-цінних ліній на основі діалельних гібридів потребує також урахування і реципрокних ефектів, пов'язаних із впливом цитоплазми [5]. Тому досягти високих значень цієї ознаки досить важко, однак можливо не лише селекційними методами, але і різними стимулюючими речовинами. Перший метод ґрунтується на зміні генотипу на основі комбінування вдало підібраних батьківських пар, а другий – на позитивному впливі модифікаційних абіотичних чинників.

Вивчення вітчизняними вченими успадкування енергії проростання насіння показало, що у гібридів F₁ на фенотиповому рівні спостерігається, як правило, проміжна (порівняно з батьківськими компонентами) величина ознаки, а відхилення величини ознаки від середніх по-

© КОРНЄЄВА М.О., ВАКУЛЕНКО П.І., АНДРЕЄВА Л.С., ТИМЧИШИН С.М.

казників батьківських форм зумовлюється, перш за все, ступенем домінування спадкових факторів одного із батьків [6]. Генетичний аналіз енергії проростання насіння за методом Хеймана у гібридів, створених на основі діалельних схрещувань запилювачів, дав більш розгорнуту інформацію щодо генетичного контролю цієї ознаки. Було встановлено не лише структуру генотипової мінливості ознаки, але і визначено кількість генів (олігогенів), які здійснюють її генетичний контроль [7].

За даними вітчизняних авторів, у багатонасінних запилювачів оцінка домінантності також набуває як від'ємних, так і додатніх значень [7, 8]. За покращення закріплювачів стерильності, за створення материнських компонентів або за формування джерел покращених ознак для подальшого селекційного процесу важливо знати не лише ступінь фенотипового прояву ознаки енергія проростання насіння, але й її генетичну зумовленість (комбінаційну здатність, переважаючий тип генних взаємодій тощо).

Метою нашого дослідження було визначити ступінь домінування ознаки енергія проростання насіння у гібридів та встановити генетичну цінність закріплювачів стерильності буряку цукрового різного походження з використанням діалельного аналізу.

Матеріали і методи

Досліди було проведено на Верхняцькій ДСС та в Інституті сільського господарства Ка-

рпатського регіону у 2013–2015 рр. В аналіз було залучено 6 ліній закріплювачів стерильності різного походження (2 – ВДСС, 1 – ВПДСС, 1-БЦДСС та 1 – УДСС та ЛДСС- 1), відібраних за комплексом господарсько-цінних ознак у 2013–2015 рр., та їх діалельні гібриди. Ступінь фенотипового прояву кількісних ознак (оцінка домінантності h_p) порівняно з батьківськими формами визначали за формулою Г.М. Бейла і Р.Е. Аткинса [9]: $h_p = (F_1 - MP) / (P - MP)$, де F_1 арифметичне ознаки у першому поколінні гібрида; P – середнє арифметичне ознаки кращої батьківської форми, MP – середнє арифметичне ознаки обох батьківських форм. Продуктивні властивості вихідних форм було визначено за загальноприйнятою методикою досліджень у буряківництві [10], посівні якості насіння – за ДСТУ 2292-93 [11], а генетичну детермінацію ознаки енергія проростання насіння – за методикою Б. Хеймана [12].

Результати та обговорення

Вихідні лінії–закріплювачі стерильності, які було залучено до системи діалельного аналізу за ознакою енергія проростання насіння, походили з різних генплазм із різних еколого-географічних зон. Вивчення їх за продуктивними властивостями показало, що середня маса коренеплоду коливалася від 187 до 400 г, а цукристість – від 16 до 18% (абс. знач.), що вказувало на відмінність їх генотипів і різний ступінь інбредності (табл. 1).

Таблиця 1. Походження ліній – закріплювачів стерильності і їх середні показники за масою коренеплоду і цукристістю (2013–2015 рр.)

№ з/п	Походження ЗС О типу	Шифр ЗС О типу	Середня маса коренеплоду, г	Середній вміст цукру, %
1	ВП 29 (Веселий Поділ, ВПДСС)	От ₁	400	18,0
2	Льговська 52 (Льгов, ЛДСС)	От ₂	334	17,9
3	Бц.одн. 45 (Біла Церква, БЦДСС)	От ₃	392	17,3
4	ВО 635/73 (Верхнячка, ВДСС)	От ₄	187	14,8
5	ВО 8524 (Верхнячка, ВДСС)	От ₅	290	16,0
6	Ум От 9 (Умань, УДСС)	От ₆	338	17,4

Лінії ОТ 1 та ОТ 3 вирізнялися серед інших підвищеною масою коренеплоду – відповідно 400 та 392 г, а лінії, як ОТ 1 та ОТ 2, характеризувалися високою цукристістю – відповідно 18,0 та 17,9% (абс. знач.).

Отримане за схемою діалельної гібридизації гібридне насіння вивчали за посівними якостями. Енергія проростання насіння вихідних ліній закріплювачів стерильності була різною: найнижчий показник був у лінії ОТ 3 (54%) та у ОТ 6 (69%), найвищий – у лінії От 1 (84%), але на момент визначення схожості насіння, яка коливалася від 89 до 94 %, лінії були вирівняними (з різницею у %) (рис. 1).

Однак закріплювачі стерильності, що мали вищу енергію проростання насіння, можуть потенційно мати більший вегетаційний період для розвитку і накопичення маси коренеплоду та цукристості.

Вивчення фенотипового прояву енергії проростання насіння у діалельних гібридів, що формується на основі впливу генотипу батьківських форм і умов довкілля, показало, що вони відрізняються за показником домінантності, який коливався від – 2,5 (гібрид ОТ 2/От 4) до +5,4 (ОТ4/ОТ 5).

За структурою типів успадкування переважаним було позитивне домінування (43%), на проміжне успадкування припало 20% гібридних комбінацій, на від'ємне домінування і гетерозис – по 17%, і лише один гібрид проявив депресію (3%). Це свідчить про те, що покращення ознаки можливе за умови підбору батьківських пар із високими його значеннями (проміжний тип) або ж ознака у гібриді переважно ухляється у бік кращої батьківської форми (позитивне домінування) (рис. 2).

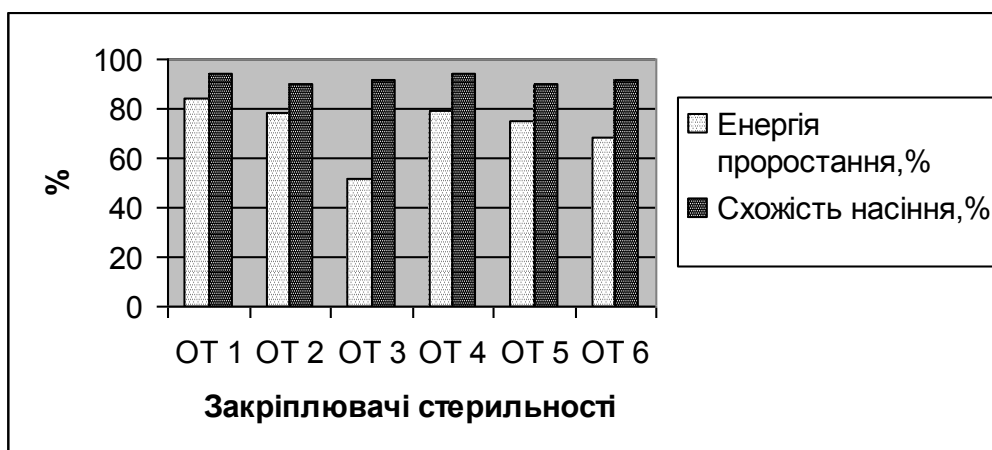


Рис. 1. Енергія проростання та схожість насіння ліній-закріплювачів стерильності.

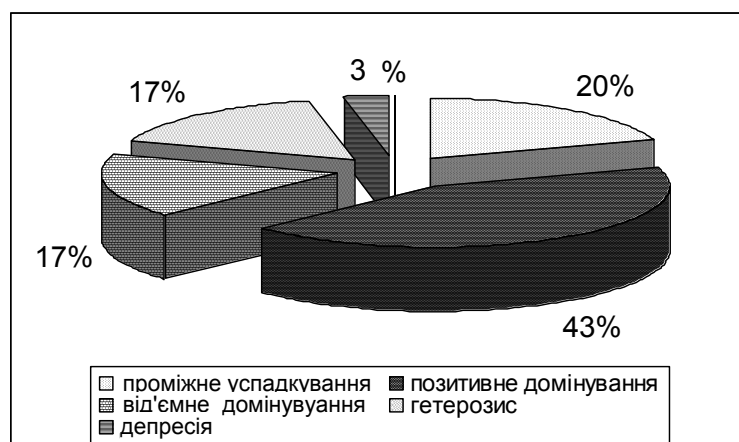


Рис. 2. Частки розподілу типів успадкування ознаки енергія проростання насіння у діалельних гібридів цукрових буряків.

За енергією проростання насіння закріплювач стерильності ОТ 4 під час схрещування з іншими лініями у трьох комбінаціях проявив гетерозис, у двох інших – позитивне домінування і проміжне успадкування. Це вказує на вплив генотипу вихідних форм на формування цієї ознаки у гібридів.

У гібридах, отриманих за діалельною схемою, було визначено комбінаційну здатність – загальну (ЗКЗ) за енергією проростання насіння. Достовірно високими ефектами ЗКЗ характеризувалися лінії ОТ 1 та ОТ 2 – ефекти ЗКЗ у них були відповідно +16,6 та +13,1%, тобто вони можуть бути носіями цінних адитивних комплексів генів. Лінії ОТ 3 і ОТ 6 проявили низькі від’ємні ефекти ЗКЗ.

На підставі моделі Хеймана визначили компоненти генетичної дисперсії ознаки енергія проростання насіння і їх співвідношення (табл. 2). Виявилось, що відношення $H_1/D = 54,046$. Це вказує на те, що в прояві цієї ознаки ключова роль належить домінантним ефектам генів. Середній ступінь домінування був теж повним (домінування), оскільки $\sqrt{H_1/D} > 1$ і дорівнювала 7,144 (наддомінування).

Співвідношення $H_2/4H_1$ вказує на розподіл домінантних і рецесивних алелів у батьківських форм. У нашому наборі гібридів воно дорівнювало 0,246, що істотно не відрізнялося від показника 0,25, який вказує на рівномірність або не-

рівномірність розподілу їх між батьками. Домінантних алелів було в 0,8 раза менше, ніж рецесивних. Кількість генів (або груп генів), що контролюють ознаку, виявилось 49 (округлене число 48,7470), що відповідає раніше проведеним дослідженням вітчизняних учених [6]. Їх велика кількість пояснюється тим, що на початкових етапах онтогенезу активізується багато ферментних систем, що спонукають насінину до проростання, адже ферменти – то білки, синтез яких контролюється генотипом. Загалом у генетичному контролі ознаки домінантною була частка, пов’язана з генетичною зумовленістю ознаки, оскільки коефіцієнт успадкування у широкому сенсі як відношення генотипової варіанси до фенотипової був високим – 0,819, наближаючись до одиниці. Напрямок домінування був позитивним у чотирьох ліній, а у двох закріплювачів стерильності він був від’ємним.

Аналіз діалельних гібридів за методом Хеймана дозволяє виявити також і реципрокний ефект у прямих і зворотних схрещуваннях, тобто ефект цитоплазми. У цьому наборі ліній, за даними дисперсійного аналізу, його ефект оцінювався у 22,7% , що відповідає дослідженням інших учених [7, 8] (рис. 3).

На частку, пов’язану із взаємодією компонентів, припадало 40,7% варіювання ознаки, а частки впливу материнської форми і батьківського компоненту були майже однаковими і становили відповідно 18,4 і 18,1%.

Таблиця 2. Генетичні параметри і коефіцієнти успадкування ознаки енергія проростання насіння у рослин цукрових буряків за результатами діалельних схрещувань

Генетичні параметри	Значення
Показник ступеню домінування, H_1/D	54,046
Середня ступінь домінування, $\sqrt{H_1/D}$	7,144
Асиметрія домінантних і рецесивних генів, $(0,25) H_2/4H_1$	0,246
Відношення домінантних генів до рецесивних у батьківських форм, $[\sqrt{4DH_1+F}] / \sqrt{4DH_1-F}$	0,879
Кількість генів, що контролюють ознаку, h^2/H_1	48,747
Коефіцієнт успадкування (у широкому сенсі)	0,819
Коефіцієнт успадкування (у вузькому сенсі)	0,4 85
Напрямок домінування ліній F ₁ ОТ 1	4,156
Напрямок домінування ліній F ₂ ОТ 2	3,578
Напрямок домінування ліній F ₃ ОТ 3	-7,153
Напрямок домінування ліній F ₄ ОТ 4	2,491
Напрямок домінування ліній F ₅ ОТ 5	1,619
Напрямок домінування ліній F ₆ ОТ 6	-4,368

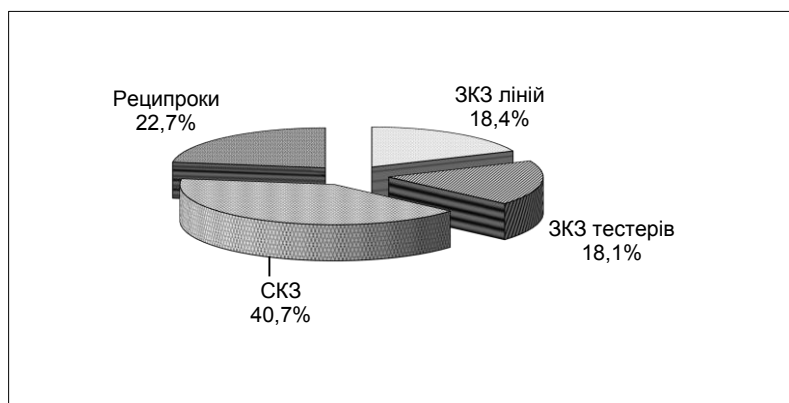


Рис. 3. Генотипова структура мінливості ознаки енергія проростання насіння у діалельних гібридів цукрових буряків.

Необхідно зазначити, що у процесі створення джерел покращених ознак на основі методу перекомбінування, які є вихідним матеріалом для селекційно-цінних ліній, має значення, яка із схрещуваних форм слугує материнським, а яка є батьківським компонентом, оскільки частка генотипової детермінації ознаки пов'язана зі значущими цитоплазматичними ефектами.

Висновки

У схрещування за діалельною схемою залучено лінії ОТ1 і ОТ 3 з підвищеним значенням середньої маси коренеплоду та високоцукристі лінії ОТ 1 та ОТ 2. Відмічено неоднозначність фенотипового прояву ознаки енергія проростання насіння у гібридів, яка змінювалася від

депресії до гетерозису. У структурі типів успадкування домінантною була частка гібридів, у яких у першому гібридному поколінні спостерігали позитивне домінування (43%). Кращими лініями за ЗКЗ за енергією проростання насіння визнано закріплювачі стерильності ОТ 1 та ОТ 2. Виявлено значущий реципрокний ефект прямих і зворотних гібридів, який оцінювався у 22,7%, що ставить перед необхідністю під час формування джерел покращених ознак зважати, який компонент доцільно брати за материнський, а який – за батьківський. У генетичному контролі ознаки енергія проростання насіння ефекти взаємодії компонентів були найбільшими (40,7%) за рівноцінного внеску адитивних ефектів генів материнської і батьківської форм.

Література

1. Роїк М.В., Корнеєва М.О. Гібриди нового покоління буряку цукрового і їхня роль у процесі інтенсифікації галузі. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2006. № 3. С. 33–39.
2. Фалатюк Л.В., Корнеєва М.О. Продуктивність і якість насіння кращих ЧС гібридів цукрових буряків, створених на основі поліпшених запилювачів уладівської селекції. *Вісник ХНАУ*. 2011. № 6. С. 257–265.
3. Роїк М.В., Корнеєва М.О. Оцінка генетичного потенціалу вітчизняних цукрових буряків. *Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*: зб. наук. пр. К.: ПоліграфКонсалтинг, 2005. Вип. 8. С. 11–27.
4. Корнеєва М.О., Вакуленко П.І. Селекційне покращення схожості насіння експериментальних ЧС гібридів буряка цукрового. *Зб. наук. праць Уманського державного аграрного університету*. Умань, 2008. Вип. 69. С. 62–67.
5. Корнеєва М.О., Ненька О.В. Створення генетичних джерел селекційно-цінних ліній запилювачів на основі діалельних гібридів цукрових буряків. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. К.: Логос, 2016. Т. 18. С. 97–101.
6. Корнеєва М.О., Ненька О.В. Генетичний аналіз ліній запилювачів цукрового буряка уманської селекції за енергією проростання насіння. *Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України*. Сімферополь: ВД «Аріал», 2012. Вип. 16. С. 113–118.
7. Ненька М.М. Фенотиповий прояв енергії проростання і схожості насіння у ЧС ліній та простих стерильних гібридів цукрових буряків. *Новітні технології вирощування сільськогосподарських культур*. К., ІБКІЦБ, 2012. 14. С. 493.
8. Кирсанова Ю.В., Логвинов В.А., Грицьок Н.С. Возможность оценки комбинационной способности селекционных материалов сахарной свеклы по всхожести семян. *6 съезд УОГиС*. Полтава, 1992. Т. 2. С. 145.
9. Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum *Science*. 1965. Vol. 39, 3. P. 165–179.
10. Методика исследований по сахарной свекле. К.: ВНИИС, 1986. 294 с.
11. Насіння цукрових буряків. Методи визначення схожості, одноростковості та доброякісності: ДСТУ 2292-93. [Чинний від 1996-01-01]. К.: Держспоживстандарт України, 1996. 12 с.
12. Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*. 1954. Vol. 10. P. 47–51.

References

- Royik M.V., Kornyeveva M.O. New generation sugar beet hybrids and their importance in the intensification of the industry. *Sortovvychennya ta okhorona prav na sorty roslyn*. [Study and protection of plant variety rights]. 2006. 3. P. 33–39. [in Ukrainian].
- Falatyuk L.V., Kornyeveva M.O. Productivity and seed quality of the best MS sugar beet hybrids created on the basis of improved pollinators of Uladivska RBS's breeding. *Visnyk KhNAU*. [Bulletin of Kharkiv National Agrarian University]. 2011. 6. P. 257–265. [in Ukrainian].
- Royik M.V., Kornyeveva M.O. Estimation of genetic potential of domestic sugar beet. *Zbirnyk naukovykh prats'* [Scientific Papers of IBCSB NAAS]. 2005. 8. P. 11–27. [in Ukrainian].
- Kornyeveva M.O., Vakulenko P.I. Breeding improvement of seed germination in the experimental MS sugar beet hybrids. *Zbirn. nauk. prats' Umans'koho derzhavnoho ahrarnoho universytetu*. [Scientific Papers of Uman State agricultural University]. 2008. 69. P. 62–67. [in Ukrainian].
- Kornyeveva M.O., Nen'ka O.V. Creation of genetic sources of valuable for breeding pollinator lines on the basis of diallel sugar beet hybrids. *Faktyory eksperymental'noyi evolyutsiyi orhanizmiv*. [Factors in experimental evolution of organisms]. 2016. 18. P. 97–101. [in Ukrainian].
- Kornyeveva M.O., Nen'ka O.V. Genetic analysis of sugar beet pollinator lines of Uman breeding in terms of germination vigour. *Naukovi pratsi Instytutu bioenerhetychnykh kul'tur i tsukrovyykh buryakiv NAAN Ukrayiny*. [Scientific papers of IBCSB NAAS]. 2012. 16. P. 113–118. [in Ukrainian].
- Nen'ka M.M. Phenotypic manifestation of germination seed germination vigour in MS lines and simple sterile hybrids of sugar beet. *Novitni tekhnolohiyi vyroshchuvannya sil'skohospodars'kykh kul'tur*. [New technologies of growing agricultural crops]. 2012. 14. P. 493. [in Ukrainian].
- Kirsanova Yu.V., Logvinov V.A., Gritsyk N.S. Possibility of estimation of combinational ability of breeding materials of sugar beet in terms of seed germination. *6 s'ezd UOGiS* [6th Congress of the Ukrainian Society of Genetic Scientists and Breeders named after. M. Vavilov]. 1992. 2. P. 145. [in Russian].
- Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum. *Science*. 1965. Vol. 39, 3. P. 165–179.
- Metodika issledovaniy po saharnoj svekle Sugar beet research methodology. 1986. P. 294. [in Russian].
- Seeds of sugar beet. Methods for determination of germination, monogermity and purity: State Standard 2292-93. 1996. P. 12. [in Ukrainian].
- Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*. 1954. Vol. 10. P. 47–51.

KORNIEIEVA M.O.¹, VAKULENKO P.I.¹, ANDRIEIEVA L.S.¹, TYMCHYCHYN S.M.²

¹ *Institute of Bioenergy Crops and Sugar Beet NAAS of Ukraine, Ukraine, 03110, Kyiv, Klinichna str., e-mail: mira31@ukr.net*

² *Institute of Agriculture of Carpathian region, Ukraine, 81115, Obroshyno, Pustomyty district Lviv region, e-mail: lilija.tymchyshyn@gmail.com*

INHERITANCE OF GERMINATION VIGOUR IN SUGAR BEET STERILITY MAINTAINERS AND THEIR DIALLEL HYBRIDS

Aim. To determine the degree of dominance of the “seed germination” sign and combination ability of sterility maintainers using diallel analysis. **Methods.** Hybridization of sterility maintainers was arranged as diallel crosses. Genetic determination of the sign was determined in accordance with Heyman's method. **Results.** Used in crossing sterility maintainer lines have been studied in terms of their productivity in previous variety tests. D. The dominant inheritance of “seed germination” sign in diallel hybrids was determined as following: in the structure of the sign variability 43 % of cross combinations inherited this sign as positive dominance. Genetic determination of the “synergy of germination” sign was determined by the effects of combination ability. The additive effect of the female parent was assessed at 18.4 %, in male parent at 18.1 %, while the nonadditive effect of interaction between the components was at 40.7 % The influence of cytoplasmic effects amounted to 22,7 %. Selected were the best lines in specific pairs; their genetic value was studied as the average value of heterosis in many crossings involving specific lines. **Conclusions.** When forming sources of improved signs it is advisable to consider the cytoplasmic gene effects, which share is estimated at 22.7 %. The best lines in terms of general combination ability for seed germination found to be sterility maintainers Ot 1 and Ot 2.

Keywords: sterility maintainers, combination ability, seed germination, additive, non-additive, and reciprocal effects.