

## **ГЕТЕРОЗИС В ОВОЧЕВИХ КУЛЬТУРАХ**

Кравченко В.А., д. с.-г. н., професор, академік НААН,  
Дмитренко Н.М., к. с.-г. н.,  
Національна академія аграрних наук України,  
Данилюк Г.П., м. н. с.,  
Відділ овочівництва Інституту садівництва НААН

*Висвітлено питання застосування явища гетерозису в селекції овочевих рослин. Дано аналіз використання мутантних генів при створенні гібридів першого покоління помідора, огірка, перцю солодкого, кавуна, дині.*

**Ключові слова:** гетерозис, вихідні форми, добір батьківських компонентів, мутантні, рецесивні гени, маркери.

**Вступ.** Гетерозис – явище відоме і, разом з тим, таємниче. Існує десяток різних теорій, що пояснюють його суть. Це біологічне диво проявляється по-різному, часто з відхиленням від існуючих теорій [8]. З одного боку гетерозис, що проявляється лише при різниці батьківських форм в один ген [11], з іншого – це взаємодія всіх систем живої рослини. Тобто, очевидно, що в процесах організму рослини задіяні всі гени її ознак.

Спочатку створюються придавлені інцухтом лінії, зі слабкою життєздатністю, а потім об'єднання їх генів викликає вибух життєвої сили, розквіт життєздатності. У природі існує безліч механізмів, які сприяють перехресному запиленню навіть суто самозапилюючих рослин [2]. Виходить, що гетерозис – це спосіб самозбереження виду. З існуючих експериментальних даних стає очевидним, що гетерозис проявляється як результат взаємодії домінуючих і рецесивних генів між собою, взаємодії блоків генів ознак між моногенами та комплексами генів та їх взаємодіями (реакціями) на процеси, що проходять у цитоплазмі та впливами умов середовища росту і розвитку. Тобто, це є наскільки складна система, що пояснити її функціонування однією, навіть глибокою теорією, не можливо. І кожне нове відкриття молекулярної генетики лише доказує складність і недостатнє пізнання явища гетерозису.

© Кравченко В.А., Дмитренко Н.М., Данилюк Г.П., 2017.

Селекція, визнаючи складне біологічне значення гетерозису, використовує його в практичному плані, створюючи високоефективні гібриди з високою продуктивністю, якістю, стійкістю проти біотичних і абіотичних стресів [1].

Сучасний розвиток селекції пов'язаний із масовим створенням гібридів першого покоління, чому передусє застосування різних методів створення вихідного матеріалу, добору батьківських пар [9].

І, знову-таки, кожен гібрид  $F_1$  для оптимального прояву гетерозису вимагає конкретної екологічної ніші. Тому і виникло поняття екологічного гетерозису [4].

Мало знайти (встановити) оптимальне поєднання генів батьківських форм, їх треба розмістити в оптимальних зовнішніх умовах для отримання оптимальних взаємодій.

У цьому плані необхідно детально добирати генотипи і середовища для них. Тобто виникає необхідність екологічної сортооцінки.

Селекція овочевих рослин переходить на створення гетерозисних гібридів, а в захищеному ґрунті перейшла повністю на вирощування гібридів  $F_1$ .

**Мета досліджень** – вивчити проявлення гетерозису в овочевих культурах з подальшим використанням у селекційному процесі.

**Методика досліджень.** Селекційну роботу здійснювали в різні роки на Київській дослідній станції, Інституті овочівництва і баштанництва НААН та Науково-дослідному і навчальному центрі закритого ґрунту агрокомбінату «Пуща Водиця». У дослідженнях використовували колекційні зразки лінії власної селекції, створені гібриди першого покоління помідора, огірка, перцю солодкого, кавуна, дині. Методичною основою для досліджень слугували відомі методики селекції овочевих рослин [5, 7, 10]. Форми з мутантними рецесивними генами отримували з Молдови (Інститут сільського господарства), Росії (Всеросійський інститут рослинництва, Всеросійський інститут селекції і овочевих культур), а також зі власного селекційного процесу. Згідно з зазначеними методиками проводили різні типи схрещувань, у т. ч. неповні діалельні та тестерні. У кожній групі схрещування було не менше 20 гібридів. Статистичну обробку даних здійснювали згідно з методиками, описаними Б.О. Доспеховим [3].

**Результати досліджень.** Детальне дослідження проявлення гетерозису проведено на культурі помідора. Вивчали ефективність

різних способів схрещування при наявності у вихідних формах тих чи інших мутантних рецесивних генів [15]. При порівнянні врожайності гібридів  $F_1$  із урожайністю стандартного сорту (кожна група мала відповідно свій стандарт) найвищу врожайність мали гібридні групи для механізованого збирання врожаю (перевага над стандартом становила 116,2 %) (табл. 1). Очевидно, що наявність мутантного гена  $g_2$  в поєднанні з іншими генами, що впливали на процеси росту, будову китиці, фізико-механічних властивостей плоду, в гібридах  $F_1$  сприяла високому ефекту гетерозису.

Друге місце за рівнем гетерозису  $F_1$  в такому порівнянні дісталось групі схрещування сортів, що різнилися наявністю гена С (картопляний лист) (див. табл. 1). Наявність такого гена змінює габітус рослини, форму і тип листка, період вегетації і є частковим підтвердженням існування моногенного гетерозису.

На третьому місці за рівнем проявлення гетерозису розмістилася група схрещувань культурних сортів з напівкультурними: *Lyc. pimpinellifolium*, Гумбольдтії, Redcherri, Вест Віроджіні. Ця група відзначалася і найвищою середньою врожайністю – 61,3 т/га (див. табл. 1), проте і стандарт у цій групі показав найвищу врожайність серед інших стандартів.

Особливо відчутний гетерозис спостерігали за скоростиглістю, деякими якісними показниками. На наш погляд, прояв такого гетерозису пов'язаний зі значною генетичною віддаленістю форм, що схрещувалися, а також відновленням культурних ознак, які вдало вписувалися в технологічні умови. Свою позитивну роль відіграла і стійкість отриманих від напівкультурних форм гібридів  $F_1$  проти хвороб і стресових чинників. Група названих гібридів мала і найвищу максимальну врожайність – 103, 4 т/га. Проте, за перевищенням над стандартом група розмістилася на третьому місці.

Аналіз максимальних проявів гетерозису показав найкращий результат при неповних діалельних схрещувань (перевищення над стандартом 235,1 %). Очевидно, у даному випадку значну роль відіграла специфічна комбінаційна здатність.

Друге місце зайняв блок гібридів від схрещування вихідних форм з наявністю ряду мутантних рецесивних генів (перевищення над стандартом склало 203,8 %), що пов'язано з відновленням життєдіяльності в гетерозиготному стані.

Наступне (третє) місце зайняли гібриди від схрещування з напівкультурними формами (перевищення 190,1 %). Це – результат дії генетичної віддаленості вихідних форм.

Далі розмістилися гібриди  $F_1$  для механізованого збирання врожаю (як результат значної різниці вихідних форм за комплексом ознак).

Керуючись такими підходами до підбору вихідних форм для гібридизації, при селекції помідора можна рекомендувати добір вихідних форм і серед інших овочевих культур, тобто залучення до схрещування сортів, ліній, що мають у своєму генотипі ряд рецесивних маркерних генів.

Перець солодкий [12]:

- мутанти форми куща: bro, bv, dt, dw-1, fa, up-1;
- форма, забарвлення, розмір листка: al-1, anv, bv, chl, div, fi-1, fr, rl-1, ru-1;
- форма і забарвлення плоду: O, P, S, fs-3, l, t, up-1, y;
- колір насіння: gos, grs;
- ЦЧС –atp-6;
- ФЧС – ex;
- раннє цвітіння: ef (табл. 2).

Огірок [13]:

- мутанти листки: cor-1, dvl, gi, ul;
- мутанти стебла: bu, de, dw, cp;
- статеві мутанти: a,  $F_1$ , Jn-  $F_1$  ;
- забарвлення квітки: co, O;
- забарвлення шипів плода: B,  $B_2$ ,  $B_3$ ,  $B_4$ ;
- забарвлення шкірки плода: c, R, W;
- розміщення шипів: S,  $S_2$ ,  $S_3$ ;
- дефіцит хлорофілу: cd, ls, vvi, yc-1 (табл. 3).

1.- Урожайність гібридів F<sub>1</sub> помідора від різних типів схрещувань (середнє за три роки)

Тип схрещувань	Маркерні гени	Ознаки генів	Середня врожайність, т/га	Макси- мальна врожайність, т/га	Урожайність стандарту, т/га	Перевага, %	
						над середньою	над макси- мальною
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
Сорт / на півкультурні форми	ph	Стійкість проти фітофторозу	61,3	103,4	54,4	112,7	190,1
Сорт/сорт	sp, c, d	Картопляний лист	58,3	68,0	50,6	115,2	134,4
Сорт/сорт	por, alc	Гени лежкості	56,8	72,6	52,4	108,4	138,5
Сорт/сорт	sp,u, g <sub>2</sub>	Механізоване збирання	54,6	85,6	47,0	116,2	182,1
Сорт/сорт	sp, u	Детермінантні плоди, рівномірно забарвлені	51,0	86,0	48,0	106,3	179,2
Сорт/сорт	hp	Високий вміст β-каротину	50,6	68,5	45,2	111,9	151,5
Сорт/лінії Torosa	sp, br, d, u, g <sub>2</sub>	Комплекс рецесивних ознак	48,6	48,3	47,8	101,7	101,1

Продовження таблиці 1							
1	2	3	4	5	6	7	8
Лінії frs/cort	ps	Функціональна чоловіча стерильність	39,5	65,9	39,2	113,3	168,1
Неповні діалельні	sp, u	Комплекс ознак	41,5	91,2	38,8	107,4	235,1
Мутанти лінія/лінію	sp, u, y, z, c, t, a	Комплекс ознак	40,7	75,0	36,8	110,6	203,8
Тестерні схрещування	spru	Комплекс ознак	40,2	72,0	54,0	74,7	133,3
Максимальне значення НІР <sub>05</sub> , т/га	–	–	5,1				

2. – Гени перцю солодкого для використання в гетерозисній селекції  
(за W. Greenleaf, 1986)

Позначення гену	Назва гену	Проявлення ознаки
al-1–al-8	anthocyanin-less	антоціанове забарвлення відсутнє
anv	angustifoliavariegada	еліптичні сім'ядолі, довгі і вузькі листки
atp-6	cytoplasmic male sterility	цитоплазматична чоловіча стерильність
bre	braquitalatifoliata	укорочені міжвузля, широкі листові пластинки
bv	buchy variegated	кущистий вигляд, біло-зелені верхівки листка
che	chlorina	жовто-зелена строкатість листка
div	divcrsa	деформовані жовто-зелені листки
dt	determinate growth	детермінантний ріст
dw-1	dwarf	карликовість
ef	early flowering	раннє цвітіння
ex	male sterility	функціональна чоловіча стерильність
fa	fasciculation	компактні кущові рослини
fi-1	filiform	ниткоподібні листки
fr	frilly	хвилястий край листка
fs 3,1–fs 10,1	fruit-shape	видовжена форма плода
gos	gold seed	колір насіння золотистий
grs	green seed	колір насіння зеленкуватий
O	oblate fruit	сплюснена форма плоду
P	pointed fruit apex	тупа форма верхівки плоду
rl-1	round leaf	круглі листки
ru-1	rugose	листки зморшкуваті
t	high beta-carotene	високий вміст β-каротину
up-1	upright pedicle and fruit	плодоніжка і плід направлені догори
y	yellow mature fruit color	жовте забарвлення достиглих плодів

3. – Гени огірка для використання в гетерозисній селекції  
(за W. Lawrence, C. Todd, 1990)

Позначення гену	Назва гену	Проявлення ознаки
a	androecious	андроцей
B, B <sub>2</sub> , B <sub>3</sub> , B <sub>4</sub>	black spine	чорні або коричневі шипи
bu	buch	коротке стебло
de	determinate habit	детермінантний ріст
dve	divided leaf	розсічені листки
c	cream mature	кремове забарвлення насінника
co	green corolla	зелений віночок
cor-1	cordate leaves	серцеподібний листочок
cd	chlorophyll deficient	нестача хлорофілу
cp	compact	компактна рослина
F	female	жіночий
gi	ginko leaf	листок гінго
In-f <sub>1</sub>	intensifier of female sex expression	підвищене утворення жіночих зав'язей
ls	light sensitive	жовті сім'ядолі
o	orange yellow corolla	жовтий віночок
R	red mature fruit	червоне забарвлення насінника
S, S <sub>2</sub> , S <sub>3</sub>	spine size and frequency	розміщення шипів
w	white immature fruit color	біле забарвлення насінника
ul	umbrella leaf	парасолькоподібний листок

Ряд генів, які можна використовувати в гетерозисній селекції кавуна наведено в табл. 4 [16]. Це гени, що відповідають за формування листка, квітки, забарвлення квітки, забарвлення шкірки і м'якушу кавуна, насіння. Слід мати на увазі, що форма плода залежить від проявлення гену О:

ОО – видовжений плід;

Оо – овальний;

ОО – круглий.

Забарвлення насіння визначається взаємодією трьох генів:

- чорне насіння – PPTWW;
- рожеве – RRttWW;
- біле – RRttww;
- червоне – rrttww.

У селекції дині на гетерозис можуть мати значення гени, що відповідають за форму і забарвлення листка, забарвлення стебла, статеві органи, забарвлення м'якушу і плоду, будову плоду (табл. 5) [14].

#### 4. – Гени кавуна для використання в гетерозисній селекції (за Т. Wehner, 2007)

Позначення гену	Назва гену	Проявлення ознаки
a	andromonoecious	розвиток чоловічих квіток
B	yellow flesh	жовтий м'якуш
d	dotted seed coat	чорна оболонка насіння
dw-1	dwarf-1	короткі міжвузля
g	light green fruit rind pattern	світло-зелена шкірка плода
go	golden yellow color of older leaves and mature fruit	золото жовтий колір штрих листків і світлого плода
l	long (or large) seedis	довге велике насіння
m	mottedscin	плямиста шкіра
ne	nonlobedleavs	листки не розсічені
o	elongate fruit	овальні плоди
p	pencilled lines on scin	темні лінії на шкірці плода
r	red seed coat	червоний шар на насінні
s	shot (or smoll) seeds	коротке (чи дрібне) насіння
scr	scarlet red flesh color	світло червоний м'якуш
slv	seedling leaf variegation	сім'ядольні листки рябі
w	white seed coat	біле насіння

5. – Гени дині для використання в гетерозисній селекції  
(за М. Pitrat, 2002)

Позначення гену	Назва гену	Проявлення ознаки
bd	brittle dwarf	ріст розеткою, товсті листки
cf	cochleare folium	скручені листки
dl	dissected leaf	листок сильно розсічений
f	flava	дефіцит хлорофілу
fas	fasciated stem	фасцийоване стебло
g	gynomonoecious	гиноменоеції
a:A:g	monoecious	моноеції
Agg	ginoecious	гіноеції
aaw	andromonoecious	андротоносції
aagg	hermaphrodite	гермофродіти
gf	green flech color	зелене забарвлення м'якушу
gp	green petals	зелені пелюстки
Jf	juicy flech	соковитий м'якуш
O	oval fruit shape	овальний плід
pin	pine-seed shape	насіння булавоподібне
r	red stem	червоне стебло
ri	ridge	ребристий плід
s	sutures	сліди жилок на плодах
Si-l	short internode	компактний габітус
seb	short lateral	компактний габітус
w	white color of mature fruit	біле забарвлення стиглого плоду
yg	yellow green leavs	жовто-зелені листки
yv	yellow virescence	жовто-зелені листки
yv-2	yellow virescence-2	жовто-зелені листки, потім стають зеленими

Названі підходи дозволили нам створити гібриди першого покоління, які було занесено до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні, з участю мутантних генів у вихідних формах та намічених типів схрещувань.

Це – помідори для відкритого ґрунту: Лагідний, Карась, Іришка, Мить; для захищеного: F<sub>1</sub> КДС – 5, F<sub>1</sub> Княжич, F<sub>1</sub> Побратим, F<sub>1</sub> Бармалей, F<sub>1</sub> Шафер.

Перець солодкий: для скляних і плівкових теплиць: F<sub>1</sub> Аніка, F<sub>1</sub> Баунті.

Огірок: F<sub>1</sub> Смушковий, F<sub>1</sub> Мудрець, F<sub>1</sub> Знатор, F<sub>1</sub> Внучок, F<sub>1</sub> Жанет для плівкових і скляних теплиць.

Кавун для плівкових теплиць: F<sub>1</sub> Мішутка, F<sub>1</sub> Наречений.

Дині для плівкових теплиць: Борівчанка, Киянка.

**Висновки.** Аналіз результатів, отриманих в селекційних процесах, показав:

- рівень гетерозису проявляється неоднаково в різних типах схрещувань;
- ефективними є схрещування вихідних форм, що відрізняються одна від одної різними мутантними рецесивними генами;
- позитивний прояв ряду ознак у гібридів F<sub>1</sub> досягається схрещуванням з напівкультурними формами;
- зроблено відповідні рекомендації з використанням мутантних генів при селекції на гетерозис.

### **Бібліографія**

1. Авдеев А.Ю. Селекция томата для разных целей использования, классификация сортов и технологии выращивания в Нижнем Поволжье / А.Ю. Авдеев. – Астрахань, 2012. – 211 с.
2. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции (учение об исходном материале) / Н.И. Вавилов. – М.: Л., 1935. – Т. 1. – С. 17 – 74.
3. Доспехов Б.А. Методика опытного дела. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
4. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз) / А.А. Жученко. – Кишинёв: Штиинда, 1980. – 588 с.
5. Кравченко В.А., Приліпка О.В. Селекція і насінництво овочевих культур у закритому ґрунті (Навчальний посібник) / В.А. Кравченко, О.В. Приліпка. – К.: Аграрна наука, 2002. – 261 с.
6. Методические указания по селекции и семеноводству гетерозисных гибридов огурца. – М., 1985. – 55 с.

7. Методические указания по селекции сортов и гибридов томата для открытого и защищённого грунта. – М., 1986. – 112 с.

8. Орлюк А.П. Теоретичні основи селекції рослин / А.П. Орлюк. – Херсон: Айлант, 2008. – 570 с.

9. Селекція овочевих рослин: теорія і практика / В.А. Кравченко, З.Д. Сич, С.І. Корнієнко та ін. – К.: НУБІП, 2013. – 362 с.

10. Сучасні методи селекції овочевих і баштанних культур / за ред. Т.К. Горової, К.І. Яковенка. – Х.: Основа, 2001. – 641 с.

11. Штуббе Г.О. О связях между естественным искусственно полученным многообразием мутантных форм и о некоторых экспериментальных исследованиях по эволюции культурных растений // Генетика. – 1966. – № 11. – С. 9–30.

12. Greenleaf W.H. Pepper breeding / W.H. Greenleaf, Breeding Vegetable Crops, West port, CT, USA, A VG Publishing Go, 1986. – P. 67–134.

13. Lawrence K.P., Todd C.W. Review of genes and linkage groups in Cucumber / K.P. Lawrence, C.W. Todd. – Hort Science, 1990. – Vol. 25 (6) / – P. 605 – 616.

14. Pitrat M. Gene list for Melon/ M. Pitrat. 2002.

15. Rick C.M. List of Gene Names and symbols / C.M. Rick, Tomato Genetics Resource Center (TGRC). – 2002. – Vol. 11. – P. 1–63.

16. Wehner T.C. Gene list for Watmelon / T.C. Wehner. – Cucurbit Breeding Horticultural Science. – 2007. – P. 1–19.

Кравченко В.А., Дмитренко Н.Н., Данилюк Г.П.

Гетерозис в овощных культурах.

**Резюме.** Освещены вопросы применения явления гетерозиса в селекции овощных растений. Дан анализ использования мутантных генов при создании гибридов первого поколения томата, огурца, перца сладкого, арбуза, дыни.

Kravchenko V., Dmitrenko N., Danilyuk G.

Heterosis in vegetables.

**Summary.** Questions of application of the phenomenon of heterosis in selection of vegetable plants are covered. An analysis of the use of mutant genes in the development of hybrids of the first generation of tomato, cucumber, sweet pepper, watermelon, melon.