

Е.Ю. КАЛИНИНА, В.А. ЛЯХ  
Запорожский национальный университет  
E-mail: genetika@znu.edu.ua

## КОМБИНАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ ЛИНИЙ ЛЬНА МАСЛИЧНОГО ПО ПРИЗНАКАМ ВЕТВЛЕНИЯ СТЕБЛЯ И ВЫСОТЫ РАСТЕНИЯ



*Изучена комбинационная способность десяти линий льна масличного по признакам ветвления стебля и высоты растения в системе полных и неполных диаллельных скрещиваний. Показан высокий уровень наследуемости признаков «высота растения», «количество боковых стеблей» и «количество боковых побегов», а также значительная роль генов с доминантными эффектами взаимодействия в контроле перечисленных признаков. На основе показателей комбинационной способности определены пути использования отдельных генотипов и гибридных комбинаций в селекционной работе. Получены линии льна с новыми комплексами признаков габитуса и хозяйственно ценных признаков.*

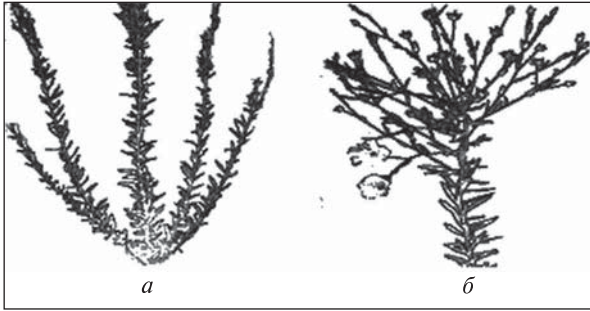
© Е.Ю. КАЛИНИНА, В.А. ЛЯХ, 2011

**Введение.** Лен масличный является одной из важнейших сельскохозяйственных культур мира. В Украине зарегистрирован ряд сортов льна, однако их урожайность еще не достигла потенциальных возможностей культуры. Несмотря на увеличение количества научных исследований в области льноводства в последние десятилетия [1–7], наследуемость многих количественных признаков льна и, в первую очередь, признаков ветвления стебля до настоящего времени остается недостаточно изученной. Используемые в сельском хозяйстве Украины сорта льна в целом характеризуются невысокой степенью ветвления стебля. Поскольку образование дополнительных семенных коробочек на боковых побегах способствует росту урожая, получение линий со значительным ветвлением стебля является актуальной задачей в селекции льна.

Целью настоящего исследования была оценка комбинационной способности и степени наследуемости признаков «высота растения», «количество боковых побегов» и «количество боковых стеблей» у десяти линий льна, а также получение нового исходного материала для селекции льна масличного.

**Материалы и методы.** Исходным материалом для проведения исследований служили десять самоопыленных линий льна масличного: Л-6, Многостебельный, Многопобеговый, М-70, М-89, Низкорослый, Темно-зеленый, ГК-1, ГК-120, линейный сорт Циан, а также гибриды первого поколения, полученные от проведенных по полным и неполным диаллельным схемам скрещиваний родительских форм. Исходные родительские линии, различающиеся по типу и уровню ветвления стебля и высоте растения [8], были отобраны из признаковой коллекции льна кафедры садово-паркового хозяйства и генетики растений Запорожского национального университета [2].

В 2005 и 2007 гг. родительские линии льна и гибриды выращивали в питомнике гибридизации Института масличных культур НААН Украины. Закладку полевого опыта и учет морфометрических параметров растений выполняли согласно методическим указаниям ВИР [9]. Использовали способ посева с шириной междурядий 20 см. Делянки располагались рендомизированно в трех повторностях. Скрещивания осуществляли по полной диаллельной схеме с включением десяти родительских линий, а так-



Боковые побеги (а) и боковые стебли (б) у льна масличного

же по неполной диаллельной схеме с использованием четырех наиболее контрастных по признакам ветвления стебля родительских форм.

В конце периода вегетации льна учитывали признаки «количество боковых побегов», «количество боковых стеблей» и «высота растения». Под боковыми стеблями понимали прикорневое ветвление, а именно количество стеблей, за исключением главного стебля, которые образуются на уровне почвы и идут от корня, а под боковыми побегами – ветвление главного и боковых стеблей (рисунок).

У гибридов F<sub>3</sub> и F<sub>4</sub>, полученных в результате индивидуальных отборов из комбинаций скрещивания, помимо признаков габитуса, оценивали также хозяйственно ценные признаки – массу 1000 семян и диаметр семенной коробочки.

Дисперсионный анализ неполной диаллельной таблицы проводили по данным 2007 г., когда наполненность таблицы была наибольшей (38 гибридных комбинаций). Для оценки стабильности показателей общей и специфической комбинационной способности исследуемых линий в разных условиях окружающей среды был проведен также анализ полных диаллельных таблиц по первому методу Гриффинга [10, 11] с включением в схему скрещиваний наиболее контрастных по признакам габитуса родительских компонентов. В 2005 г. в скрещивания были включены три родительские формы, а в 2007 г. – четыре. Анализ общей и специфической комбинационной способности осуществляли с использованием компьютерных программ статистической обработки данных, разработанных в Селекционно-генетическом институте – Национальном центре семеноведения и сортоизучения НААН Украины [12].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Дисперсионный анализ экспериментальных данных показал достоверное влияние генетических факторов на варьирование исследуемых признаков в гибридных популяциях и отсутствие реципрокного эффекта, поэтому анализ комбинационной способности проводили по усредненным данным реципрокных гибридов.

Исходя из результатов анализа данных неполной диаллельной схемы, отрицательными значениями эффектов общей комбинационной способности (ОКС) по признаку высоты растения характеризуются линии М-70, Л-6, Низкорослый, Многостебельный и Темно-зеленый, а позитивными эффектами ОКС – линии ГК-1, М-89, Многопобеговый и Циан, что свидетельствует о преобладании у этих линий аллелей, повышающих уровень признака (табл. 1). Высокие показатели эффектов ОКС у линий М-89, Циан и ГК-1 указывают на возможность их использования в селекции льна на высокорослость.

Шесть из десяти исследуемых линий льна характеризовались отрицательными значениями эффектов ОКС по признаку «количество боковых стеблей». Таким образом, в представленном наборе линий преобладают гены, снижающие уровень признака прикорневого ветвления стебля. Позитивные и достаточно

Таблица 1  
Эффекты ОКС линий льна масличного по признакам ветвления стебля и высоты растения в системе неполных несбалансированных диаллельных скрещиваний

Линия	Эффекты ОКС по признакам		
	высота растения	количество боковых стеблей	количество боковых побегов
М-70	-0,32	-1,66	-1,84
Л-6	-2,3	-1,33	-2,45
Низкорослый	-6,15	0,2	-1,24
Многостебельный	-1,33	1,27	-0,47
Многопобеговый	2,53	0,56	4,5
Циан	4,39	-0,49	1,09
М-89	4,13	-1,29	-1,31
Темно-зеленый	-4,36	0,78	0,65
ГК-1	7,36	-0,2	-1,44
ГК-120	-5,78	-0,53	-0,02

высокие показатели эффектов ОКС позволяют рекомендовать линии Многостебельный, Многопобеговый и Темно-зеленый в качестве доноров генов увеличения количества боковых стеблей у льна масличного.

Для большинства оцениваемых линий льна были получены отрицательные значения эффектов ОКС по признаку «количество боковых побегов», что указывает на преобладание в исследуемом наборе генотипов аллелей, снижающих экспрессию признака. Положительные высокие показатели эффектов ОКС позволяют рекомендовать линии Многопобеговый, Темно-зеленый и Циан в качестве доноров аллелей, определяющих увеличение количества боковых побегов.

Восемь комбинаций скрещиваний проявили позитивные показатели специфической комбинационной способности (СКС) по признаку «высота растения» (табл. 2). Наиболее высокими значениями СКС характеризовались комбинации Л-6 × ГК-1, Л-6 × Многостебельный, Многостебельный × Многопобеговый, что позволяет рекомендовать их для использования в отборе на высокорослость.

Положительные оценки СКС по признаку «количество боковых стеблей» выявили 11 комбинаций скрещиваний. Наиболее высокими показателями характеризовались комбинации Многостебельного и Многопобегового, Многостебельного и Циана, Низкорослого и Циана, М-70 и М-89. Эти комбинации могут быть использованы при отборе разветвленных форм льна.

Десять комбинаций скрещиваний проявили положительные оценки СКС по признаку «количество боковых побегов». Высокими показателями характеризовались гибриды Многопобеговый × Циан, Низкорослый × Л-6, ГК-1 × Л-6, Низкорослый × Циан, Многостебельный × Л-6, Многостебельный × М-89.

По признаку «высота растения» варианта ОКС превышала вариансу СКС у линий Низкорослый, Циан, М-89 и Темно-зеленый (табл. 3), что указывает на преобладание аддитивного характера действия генов, обуславливающих проявление признака у таких генотипов, и подтверждает возможность проведения эффективного отбора в ранних поколениях гибридов с участием этих линий.

Таблица 2  
Оценки СКС линий льна масличного по признакам ветвления стебля и высоты растений в системе неполных несбалансированных диаллельных скрещиваний

Комбинации скрещиваний	Оценки СКС по признакам		
	высота растения	количество боковых стеблей	количество боковых побегов
М-70 × Низкорослый	-3,26	-1,03	-0,91
М-70 × М-89	3,2	0,92	0,68
Л-6 × Низкорослый	2,97	0,35	1,69
Л-6 × Многостебельный	4,01	0,31	0,78
Л-6 × Многопобеговый	-5,25	-0,27	-1,28
Л-6 × Циан	-3,16	0,18	-1,16
Л-6 × М-89	-0,88	-0,87	-0,98
Л-6 × ГК-1	4,16	0,58	1,73
Л-6 × ГК-120	-4,13	-0,28	-0,22
Низкорослый × Многостебельный	-3,73	-0,23	-1,11
Низкорослый × Циан	2,01	1,18	0,66
Многостебельный × Многопобеговый	3,96	0,76	0,49
Многостебельный × Циан	-1,86	0,76	-0,51
Многостебельный × М-89	-2,73	-0,29	1,28
Многопобеговый × Циан	2,02	-0,66	1,99
Многопобеговый × Темно-зеленый	-1,55	-0,08	-0,17
Циан × Темно-зеленый	-5,62	0,07	0,1
Циан × ГК-1	-4,42	0,04	-1,49
Циан × ГК-120	3,86	0,51	0,31

Рассчитанные коэффициенты наследуемости подтвердили значительное влияние генотипа на проявление признака «высота растения». Коэффициент наследуемости в широком смысле ( $H^2$ ) составил 0,97, в узком ( $h^2$ ) – 0,34. Разница в оценках  $H^2$  и  $h^2$  указывает на то, что в контроле признака «высота растения» значительную роль играют гены с неаддитивными эффектами взаимодействия.

По признаку «количество боковых стеблей»  $\sigma^2_{\text{ОКС}}$  превышала  $\sigma^2_{\text{СКС}}$  у линий Многостебельный, Л-6, М-89 и Темно-зеленый, указывая на преобладание аддитивного типа действия генов, отвечающих за прикорневое ветвление у этих генотипов. Темно-зеленый и Многостебельный характеризуются также высокими позитивными эффектами ОКС, что подтверждает возможность проведения эффективного отбора по при-

**Вариансы ОКС и СКС линий льна масличного по признакам ветвления стебля и высоты растений в системе неполных несбалансированных диаллельных скрещиваний**

Линия	Вариансы комбинационной способности по признакам					
	высота растения		количество боковых стеблей		количество боковых побегов	
	$\sigma^2_{\text{ОКС}}$	$\sigma^2_{\text{СКС}}$	$\sigma^2_{\text{ОКС}}$	$\sigma^2_{\text{СКС}}$	$\sigma^2_{\text{ОКС}}$	$\sigma^2_{\text{СКС}}$
М-70	0,10	1,84	2,76	2,14	3,39	0,89
Л-6	5,29	17,6	1,77	0,39	6,00	1,78
Низкорослый	37,82	18,77	0,04	0,35	1,54	2,07
Многостебельный	1,77	17,14	1,61	0,21	0,22	1,22
Многопобеговый	6,40	16,71	0,31	0,47	20,25	1,99
Циан	19,27	5,34	0,24	0,49	1,19	1,35
М-89	17,06	8,52	1,66	0,53	1,72	2,45
Темно-зеленый	19,01	11,2	0,61	0,04	0,42	1,01
ГК-1	54,17	60,6	0,04	0,55	2,07	3,64
ГК-120	33,41	39,25	0,28	0,31	0,0004	0,14

знаку «количество боковых стеблей» среди гибридных популяций от скрещиваний с участием этих линий. У линий Многопобеговый и Циан в контроле признака «количество боковых стеблей» преобладают гены с эффектами доминирования. Коэффициент наследуемости признака «количество боковых стеблей» в широком смысле составлял 0,94, в узком – 0,48, указывая на значительную роль варианты неаддитивных взаимодействий.

Что касается признака «количество боковых побегов», то  $\sigma^2_{\text{ОКС}}$  превышала  $\sigma^2_{\text{СКС}}$  у линий Многопобеговый, Л-6 и М-70. Это свидетельствует о преобладании аддитивного типа действия генов, отвечающих за признак «количество боковых побегов», у этих генотипов. Наиболее перспективной для селекционного использования является линия Многопобеговый, у которой аддитивная вариация значительно превышает вариацию СКС.

Коэффициенты наследуемости ( $H^2 = 0,88$ ,  $h^2 = 0,55$ ) подтвердили значительную роль генотипа в проявлении признака «количество боковых побегов» и высокую долю генов с неаддитивными эффектами взаимодействия в контроле этого признака. Результаты анализа полных диаллельных таблиц 2005 и 2007 гг. в целом подтвердили данные неортогонального комплекса.

Высокими стабильными позитивными эффектами ОКС по признаку «высота растения»

характеризовалась линия Многопобеговый. У линии Циан эффекты ОКС варьировали при оценке в условиях разных лет. Стабильные позитивные оценки СКС по признаку «высота растения» выявили гибриды Многостебельного с Многопобеговым и Многопобегового с Цианом, что свидетельствует о возможности использования этих комбинаций для получения высокорослых форм льна. Преобладание эффектов доминирования в наследовании признака «высота растения» наблюдалось на протяжении двух лет у линий Многостебельный и Многопобеговый, а аддитивных эффектов – у линии Циан.

По результатам анализа полных диаллельных таблиц отрицательные значения эффектов ОКС по признаку «количество боковых стеблей» имели линии Циан и Л-6, положительные – Многостебельный и Многопобеговый, что согласуется с данными неполной схемы скрещиваний. У линий Циан и Л-6 преобладали гены, снижающие экспрессию признака. Высокий по абсолютному значению показатель ОКС позволяет рекомендовать линию Многостебельный в качестве донора генов увеличения ветвления стебля у льна масличного. Позитивные оценки СКС по признаку «количество боковых стеблей» были характерными для всех комбинаций скрещиваний, включенных в исследование. Наивысшими эффектами СКС

характеризовались комбинации Многостебельный × Многопобеговый, а также Циан × Многостебельный.

Как выявил анализ полных диаллельных схем двух лет, стабильными положительными эффектами ОКС по признаку «количество боковых побегов» характеризовались линии Многостебельный и Многопобеговый. Наиболее высокие показатели ОКС наблюдались у линии Многопобеговый. Стабильные высокие позитивные оценки СКС были выявлены в комбинациях скрещиваний Многостебельного с Многопобеговым. У Многопобегового  $\sigma^2_{\text{ОКС}}$  стабильно превышала  $\sigma^2_{\text{СКС}}$ , что в совокупности с высокими позитивными эффектами ОКС позволяет рекомендовать упомянутую линию в качестве донора аллелей, повышающих уровень признака «количество боковых побегов», для использования в различных комбинациях скрещиваний.

Таким образом, анализ комбинационной способности линий льна масличного в полных и неполных дисперсионных комплексах выявил значительную роль генов с неаддитивными эффектами взаимодействия в контроле количественных признаков габитуса, а полученные на основе вариантов СКС и ОКС коэффициенты наследуемости в широком смысле оказались высокими для всех исследуемых признаков.

В 2005–2007 гг. проводился индивидуальный отбор растений из гибридных комбинаций по шести комплексам признаков: увеличенное количество боковых стеблей и боковых побегов, на которых формируются семенные коробочки; высокорослость и формирование многочисленных боковых стеблей; высокорослость и многопобеговость; многостебельность, образование крупных коробочек и семян; комбинация высокорослости и крупных коробочек и семян; многостебельность, многопобеговость и необычный габитус растения (приземистые формы).

В результате отбора получены новые комбинации признаков габитуса у льна масличного, выделены линии с ценными для селекции комплексами признаков габитуса и семенной продуктивности, а также образцы с комплексом морфологических признаков (необычный приземистый габитус, большое количество цветков, высокая облиственность),

которые могут быть использованы в декоративных целях.

По итогам проведенной работы ряд образцов льна масличного с перспективными в хозяйственном плане комбинациями признаков габитуса были переданы в Национальный центр генетических ресурсов растений Украины и в лабораторию селекции льна Института масличных культур НААН Украины для дальнейших исследований и использования в селекционном процессе.

**Выводы.** Признаки «высота растения», «количество боковых стеблей» и «количество боковых побегов» у льна масличного характеризуются высоким уровнем наследуемости ( $H^2 = 0,97; 0,94$  и  $0,88$  соответственно), а в их контроле независимую роль играют гены с неаддитивными эффектами взаимодействия. Для исследуемого набора линий льна характерна асимметричность распределения доминантных и аддитивных генов, контролирующих признаки габитуса. На основе показателей комбинационной способности определены пути использования отдельных генотипов и гибридных комбинаций в селекционной работе. Получены образцы льна масличного с новыми комбинациями признаков габитуса и хозяйственно ценных признаков.

*O. Kalinina, V. Lyakh*

#### COMBINING ABILITY FOR THE TRAITS OF STEM BRANCHING AND PLANT HEIGHT IN LINSEED LINES

Combining ability for the traits of stem branching and plant height has been studied in ten pure lines of flax under complete and incomplete diallel crosses. High heritability of the traits «plant height», «the number of lateral stems» and «the number of lateral shoots» and essential role of genes with dominant effects of interaction in genetic control of the traits of stem branching and plant height have been shown. On the basis of combining ability indexes the ways for usage of certain genotypes and crossing combinations in flax breeding were defined. As a result of individual selection from hybrid combinations some new complexes of habit traits and agriculturally valuable plant characteristics were obtained.

*О.Ю. Калініна, В.О. Лях*

#### КОМБІНАЦІЙНА ЗДАТНІСТЬ ЛІНІЙ ЛЬОНУ ОЛІЙНОГО ЗА ОЗНАКАМИ ГАЛУЖЕННЯ СТЕБЛА ТА ВИСОТИ РОСЛИНИ

Вивчено комбінаційну здатність десяти ліній льону олійного за ознаками галуження стебла та висоти рос-

лини в системі повних та неповних діалельних схрещувань. Показано високий рівень успадкованості ознак «висота рослини», «кількість бічних стебел» та «кількість бічних пагонів», а також істотну роль генів з доміантними ефектами взаємодії в контролі даних ознак. На основі показників комбінаційної здатності встановлено шляхи використання окремих генотипів та гібридних комбінацій в селекційній роботі. Одержано лінії льону з новими комплексами ознак габітусу та господарсько цінних ознак.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Brutch N.B., Kutuzova S.N., Porohovinova E.A.* Genetic Collection of Flax in VIR Department of Industrial Crops // Best fibrous plants today and tomorrow (28–30 Sept. 1998). – St. Petersburg, 1998. – 2. – P. 45–49.
2. *Лях В.А., Мищенко Л.Ю., Полякова И.А.* Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. (каталог) / Под ред. В.А. Ляха. – Запорожье : Ин-т масличных культур, 2003. – 60 с.
3. *Логінов М.І., Чучвага В.І., Муковоз В.Ю., Козуб Л.М.* Національна колекція льону-довгунця і її використання в селекції // Селекція, технологія вирощування і збирання луб'яних культур : Зб. наук. пр. Ін-ту луб'яних культур. – Глухів, 2001. – № 2. – С. 21–24.
4. *Лях В.А., Сорока А.И.* Ботанические и цитогенетические особенности видов рода *Linum* L. и биотехнологические пути работы с ними. – Запорожье : Запорож. нац. ун-т, 2008. – 182 с.
5. *Лях В.А., Полякова И.А., Сорока А.И.* Индуцированный мутагенез масличных культур. – Запорожье : Запорож. нац. ун-т, 2009. – 266 с.
6. *Mahto Jay Lal, Singh S.N.* Genetic diversity and stability in linseed // Gujarat Agr. Univ. Res. J. – 1996. – 22, № 1. – P. 14–18.
7. *Singh N., Dikshit N.N.* Heritability and genetic advance in linseed (*Linum usitatissimum*) // Indian J. Agr.Sci. – 1988. – 58, № 7. – P. 552–553.
8. *Калинина О.Ю., Лях В.О.* Вплив умов середовища на мінливість і успадкування ознак галуження стебла і висоти рослини у ліній і гібридів F<sub>1</sub> льону олійного // Актуальні питання біології, екології та хімії: електронне наукове видання [електронний ресурс] / Запоріж. нац. ун-т, 2009. – 1, № 1. – С. 24–32.
9. *Изучение коллекции льна (Linum usitatissimum L.)* : Метод. указания / Сост. С.Н. Кутузова, Г.Г. Питько. – Л.: ВИР, 1988. – 30 с.
10. *Griffing V.A.* Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system // Australian J. Biol. Sci. – 1956. – № 9. – P. 463–493.
11. *Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А.* Диалельный анализ в селекции растений. – Минск : Наука и техника, 1974. – 184 с.
12. *Дремлюк Г.К., Герасименко В.Ф.* Приемы анализа комбинационной способности и ЭВМ-программы для нерегулярных скрещиваний. – Одесса : СГИ, 1992. – 144 с.

Поступила 16.06.10