

КОРНЄЄВА М.О.^{1✉}, НЕНЬКА М.М.², НЕНЬКА О.В.³

¹ Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України, Україна, 03141, м. Київ, вул. Клінічна, 25, e-mail: mira31@ukr.net

² ТОВ «Лімагрейн Україна»,

Україна, 04050, м. Київ, вул. Тургенєвська, 55, e-mail: nenka88@i.ua

³ Уманський національний університет садівництва,

Україна, 20305, м. Умань, вул. Інститутська, 1, e-mail: nenka87@i.ua

✉ mira31@ukr.net, (067) 596-08-72

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ЦУКРИСТОСТІ У *BETA VULGARIS* L. ТА СТВОРЕННЯ ВИСОКОЦУКРИСТИХ ГІБРИДІВ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ НА ОСНОВІ ФОРМ ІЗ ЦИТОПЛАЗМАТИЧНОЮ ЧОЛОВІЧОЮ СТЕРИЛЬНІСТЮ

Сучасний ринок насіння цукрових буряків ставить підвищені вимоги до гібридів. Вони мають бути високопродуктивними, адаптованими до конкретних агрокліматичних умов зон бурякосіяння, стійкими до абіотичних і біотичних факторів довкілля. Для створення таких гібридів у селекційні програми необхідно не лише залучати широкий генофонд цінних матеріалів з господарсько-корисними ознаками, але і знати генетичний контроль селекційно-значущих ознак з тим, щоб свідомо підбирати батьківські пари для гібридизації і отримувати прогнозований ефект гетерозису [1, 2].

Цукристість – це важливий елемент продуктивності, який корелятивно пов'язаний як з урожайністю, так і з технологічними якостями коренеплодів [3, 4], це врешті-решт основна ознака, через яку вирощують цю культуру. Тому у селекції важливого значення надають саме підвищенню цукристості цукрових буряків, яке досягається як системою доборів, так і цілеспрямованою гібридизацією. З моменту вирощування цукрових буряків як технічної культури, що триває уже понад 200 років, учені вивчали особливості успадкування цукристості як ознаки. На популяційних матеріалах було встановлено проміжний тип успадкування цукристості [5, 6]. При схрещуванні буряків різного рівня плідності цукристість гібридів F_1 була на рівні середніх значень батьківських форм [7]. Пізніше це було підтверджено низкою інших авторів. Тривалий час загальноприйнятим вважався проміжний тип успадкування цукристості. Однак у літературі були відомі і факти гетерозису за цукристістю, описані Олдмеєром і Рошем (1964), а також українськими вченими, які зазначали, що при схрещуванні ліній в окремих

гібридних комбінаціях спостерігається домінування кращої батьківської форми і навіть наддомінування [8, 9].

Переважає більшість авторів вказували на полігенний контроль цукристості. В.Г. Перетятко посилався на дослідження І.І. Войткевича, який вказував на присутність 4–6 генів [10]. Про два типи успадкування і генетичний контроль цукристості не менше, ніж 4 алеломорфами писав В.Ф. Савицький [6]; про контроль невеликою кількістю генів сповіщали І.А. Шевцов та В.І. Ніколайчук [11]; про гіпотезу дигенного контролю успадкування і вплив взаємодії множинних алелів йдеться у дослідженнях В.Г. Перетятка [10].

Треба зазначити, що генетичну зумовленість будь-якої кількісної ознаки можна вивчити за застосуванням контрольованої гібридизації. Найбільш точною і інформативною є система діалельних схрещувань.

Метою нашого дослідження було вивчення генетичного контролю ознаки цукристості у системі діалельних схрещувань і створення високоцукристих гібридів цукрових буряків на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС).

Матеріали і методи

Досліди проводили на Уманській дослідно-селекційній станції у 2011–2014 рр. Було залучено шість багатонасінних запилювачів (БЗ) як батьківський компонент, які оцінювали методом Хеймана [12], викладеним М.А. Федіним і Д.Я. Силісом [13]. На його основі вивчали генетичну детермінацію ознаки цукристості. Материнським компонентом слугували як пилкостерильні (ЧС) лінії, так і прості стерильні гібри-

ди (ПСГ), отримані від схрещування ЧС ліній із неспорідненими закріплювачами стерильності, або О-типами (От). Оцінку ЧС форм як компонентів гібридів здійснювали за схемою сітєвих пробних схрещувань, а ліній-запилювачів – на основі діалельних схрещувань. У 2013 р для створення експериментальних гібридів кращі компоненти було схрещено за типом топкрос та одержано гібридне насіння. До схеми гібридизації було залучено два кращі багатонасінні запилювачі БЗ1 та БЗ2, які характеризувалися комбінаційною цінністю – відповідно за урожайністю і цукристістю, – та 16 материнських форм (п'ять ЧС ліній та 11 ПСГ). У 2014 р. топкросні гібриди було випробувано у станційному сортовипробуванні за загальноприйнятими методиками [14]. Генетичний аналіз кількісних ознак та їх інтерпретацію здійснювали на основі методик визначення комбінаційної здатності та комп'ютерних програм OSGE [15, 16].

Результати та обговорення

Генетичний контроль цукристості запилювачів – компонентів ЧС гібридів – встановлювали за їх діалельними гібридами. Виявилось,

що основна частка впливу на цукристість спричинена неадитивними ефектами (40,7%). Адитивні ефекти генів батьків були майже рівними (18,4 і 18,1%). Реципрокні ефекти діалельних гібридів становили 22,7% (рис. 1).

Генетична цінність кращих запилювачів БЗ1 та БЗ2 була встановлена як у діалельних, так і в топкросних схрещуваннях, оцінки у яких збіглися. У схемі діалельних схрещувань ці два відібрані запилювачі характеризувалися достовірно високим ефектом за цукристістю. Загальна комбінаційна здатність (ЗКЗ) БЗ1 становила +0,35%, а лінії БЗ2 – 0,10%. У топкросних схрещуваннях, проведених для порівняння двох схем контрольованої гібридизації – топкросних і діалельних, – вони також були кращими. Значення ЗКЗ запилювачів БЗ1 та БЗ2 у топкросах становили відповідно 0,35% та 0,29% (рис. 2).

На підставі моделі Хеймана визначили компоненти генетичної дисперсії ознаки цукристості та їх співвідношення (табл. 1). Виявилось, що D (ефекти адитаивності) менше H_1 (ефекти домінантності) (відповідно 0,40 і 0,52), відношення $H_1/D = 1,297$.

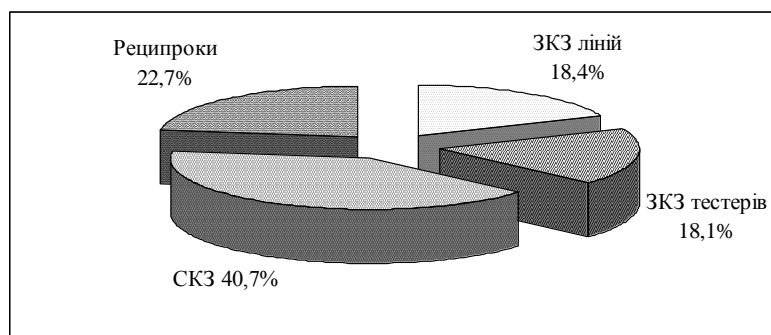


Рис. 1. Генотипова структура мінливості ознаки цукристості в діалельних схрещуваннях, 2012–2014 рр.

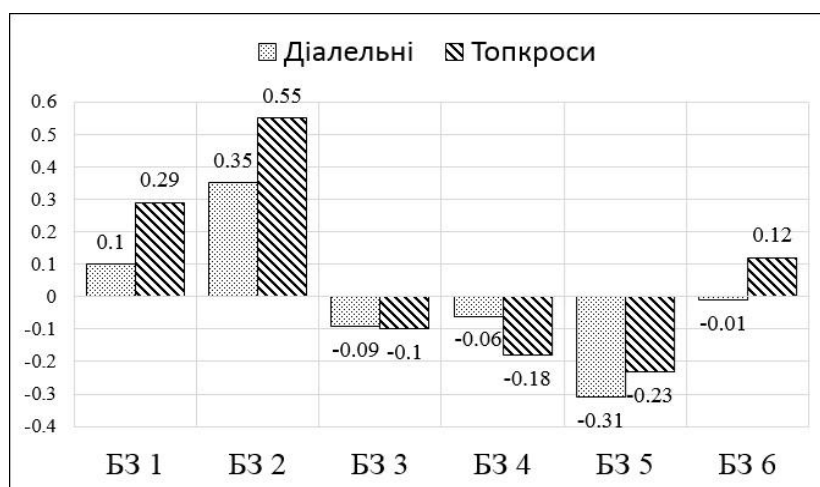


Рис. 2. Ефекти ЗКЗ ліній-запилювачів у топкросних і діалельних схрещуваннях, 2012–2014 рр.

Таблиця 1. Генетичні параметри і коефіцієнти успадкування ознаки цукристості у рослин цукрових буряків за результатами діалельних схрещувань, 2012–2014 рр.

Генетичні параметри	Значення
Показник ступеню домінування, H_1/D	1,297
Середня ступінь домінування, $\sqrt{H_1/D}$	1,139
Асиметрія домінантних і рецесивних генів, $(0,25) H_2/4H_1$	0,165
Відношення домінантних генів до рецесивних у батьківських форм, $[\sqrt{4DH_1+F}] / \sqrt{4DH_1-F}$	2,413
Кількість генів, що контролюють ознаку, h^2/H_1	5,767
Коефіцієнт успадкування (у широкому сенсі)	0,851
Коефіцієнт успадкування (у вузькому сенсі)	0,459
Напрямок домінування ліній F ₁ БЗ 1	0,447
Напрямок домінування ліній F ₂ БЗ 2	0,517
Напрямок домінування ліній F ₃ БЗ 3	0,481
Напрямок домінування ліній F ₄ БЗ 4	-0,162
Напрямок домінування ліній F ₅ БЗ 5	0,629
Напрямок домінування ліній F ₆ БЗ 6	0,372

Це вказує на те, що в прояві цієї ознаки ключова роль належить домінантним ефектам генів. Середній ступінь домінування був теж повним, оскільки $\sqrt{H_1/D} > 1$, і дорівнював 1,139. Співвідношення $H_2/4H_1$ вказує на розподіл домінантних і рецесивних алелів у батьківських формах. Показник h^2/H_1 вказує на кількість генів (або груп генів), що контролюють досліджувану ознаку. У нашому досліді ознака цукристості контролюється шістьма генами (цей показник дорівнював 5,767).

За результатами генетичного аналізу побудовано графік Хеймана (рис. 3), який дає розподіл ліній за відносною часткою домінантних і рецесивних генів, що контролюють ознаку цукристості у батьківських ліній. Найбільшою кількістю домінантних генів характеризувалася лінія БЗ5, що знаходиться в нижньому лівому кутку графіка, а найбільшою кількістю рецесивних генів – лінія БЗ4 (верхня права частина графіка). Така диференціація ліній цікава більшою мірою з точки зору генетичних досліджень, однак ці характеристики дозволяють більш свідомо вести підбір батьківських пар для гібридизації.

Кращі запилювачі БЗ1 та БЗ2 було введено в топкросну гібридизацію з 16 ЧС формами різної генетичної структури – ЧС лініями та простими стерильними гібридами (ПСГ). За результатами сортовипробування у 2014 р. серед усіх гібридів, одержаних на основі запилювача БЗ1, виділилося 11 із 22 гібридних комбінацій, що достовірно перевищували цукристість за дослідом. У зв'язку з тим, що цукристість

групового стандарту була також на досить високому рівні (19,4 %), то до високоцукристих комбінацій можна віднести гібриди ЧС4/ОТ1/БЗ1 та ЧС5/ОТ4/БЗ1 з перевищенням її відповідно на 1,9 та 3,9 % (табл. 2). Із запилювачем БЗ2 було виділено 10 гібридів, що істотно переважають середньопопуляційне значення на 0,3..0,7 % (абс. значення), а кращі із них ЧС4/БЗ2 та ЧС4/ОТ1/БЗ2 – на 0,7..1,2 % відповідно.

Висока цукристість кращого гібрида ЧС4/ОТ1/БЗ1 (19,8 %) була зумовлена переважно адитивною дією генів (ефект ЗКЗ +0,75*), а гібрида ЧС5/ОТ4/БЗ1 (20,2 %) сумарною дією адитивних і особливо неадитивних ефектів генів (ефект ЗКЗ=0,31*; ефект СКЗ=0,81*) (табл. 2).

Генетична детермінація високої цукристості гібрида ЧС4/ОТ1/БЗ2 (19,7 %) залежала тільки від високого ефекту ЗКЗ, який становив +0,75*, оскільки ефект СКЗ не ухилився від усереднених даних за дослідом ($\pm 0,03$).

Якщо порівнювати запилювачі БЗ1 і БЗ2, то за даними діалельних гібридів, вищий ефект ЗКЗ був у БЗ1 (0,35 проти, 29). На фоні однакового набору ЧС форм у тестерних схрещуваннях цей запилювач підтвердив свою оцінку – він виявився кращим порівняно із БЗ2, Ефект ЗКЗ його становив +0,09* проти –0,09*%.

Отже, на основі вивчення цукристості експериментальних ЧС гібридів у станційному сортовипробуванні відібрано:

- високоцукристі гібриди ЧС4/ОТ1/БЗ1; ЧС4/ОТ1/БЗ2 та ЧС5/ОТ4/БЗ1;

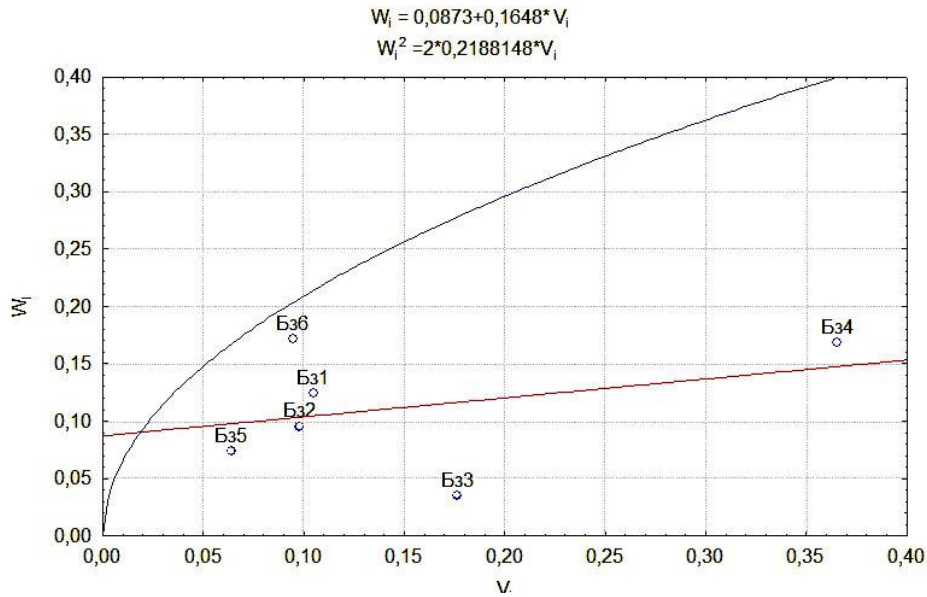


Рис. 3. Графік регресії W_i на V_i (за Хейманом) для ознаки цукристості у ліній цукрових буряків.

Таблиця 2. Ефекти ЗКЗ та СКЗ за цукристістю запилювачів і ЧС форм цукрових буряків

№ з/п	ЧС форми	Ефекти ЗКЗ ЧС форм	Ефекти СКЗ		Константи (варіанси)	
			БЗ1	БЗ2	СКЗ ЧС форм	ЗКЗ ЧС форм
1	ЧС 1	-0,20*	0,26*	-0,26*	0,05	0,02
2	ЧС 2	-0,55*	-0,33*	0,33*	0,09	0,29
3	ЧС 3	-0,54*	-0,54*	0,54*	0,27	0,27
4	ЧС 4	0,58*	-0,09	0,09	-0,01	0,32
5	ЧС 5	0,55*	-0,09	0,09	-0,01	0,28
6	ЧС 1/ОТ 2	0,51*	-0,13	0,13	-0,00	0,24
7	ЧС 1/ОТ 4	-0,55*	0,01	-0,01	-0,02	0,29
8	ЧС 1/ОТ 5	-0,07	-0,28*	0,28*	0,06	-0,01
9	ЧС 2/ОТ 1	-0,67*	-0,08	0,08	-0,01	0,43
10	ЧС 2/ОТ 3	0,38*	-0,13	0,13	-0,00	0,13
11	ЧС 2/ОТ 4	0,46*	-0,21	0,21	0,02	0,20
12	ЧС 2/ОТ 5	0,40*	-0,11	0,11	-0,01	0,14
13	ЧС 3/ОТ 1	0,01	-0,03	0,03	-0,02	-0,02
14	ЧС 3/ОТ 2	-0,02	-0,09	0,09	-0,01	-0,02
15	ЧС 3/ОТ 5	0,28*	-0,13	0,13	-0,00	0,06
16	ЧС 4/ОТ 1	0,75*	-0,03	0,03	-0,02	0,54
17	ЧС 4/ОТ 3	0,25*	-0,29*	0,29*	0,07	0,04
18	ЧС 4/ОТ 5	-1,07*	0,32*	-0,32*	0,08	1,12
19	ЧС 5/ОТ 1	-0,24*	0,42*	-0,42*	0,16	0,04
20	ЧС 5/ОТ 2	-0,39*	0,01	-0,01	-0,02	0,13
21	ЧС 5/ОТ 3	-0,19*	0,71*	-0,71*	0,48	0,02
22	ЧС 5/ОТ 4	0,31*	0,81*	-0,81*	0,63	0,08
Ефекти ЗКЗ запилювачів			0,09*	-0,09*	Середні константи	
Константи (варіанти) ЗКЗ запилювачів			0,01	0,01	СКЗ ЧС форм=0,08	
Константи (варіанти) СКЗ запилювачів			0,06	0,06	СКЗ запилювачів=0,06	

Примітка. * – Статистично достовірно на 5 % рівні значущості.

- підтверджено генетичну цінність запилювачів Б31 та Б32 за цукристістю у тестерних схрещуваннях.

У нашому наборі гібридів воно дорівнювало 0,165, що істотно відрізнялося від показника 0,25, який вказує на нерівномірність розподілу їх між батьками. Домінантних алелів було в 2,4 раза більше, ніж рецесивних.

Висновки

При створенні високогетерозисних гібридів необхідно враховувати параметри генетичного контролю ознаки цукристості. За даними

діалельного аналізу встановлено адитивно-домінантну модель успадкування ознаки, у структурі якої переважали неадитивні і рецесивні ефекти генів.

Достовірні ефекти високої комбінаційної здатності мали лінії-запилювачі Б31 та Б32. Їх рекомендовано залучати як компоненти для створення високо цукристих ЧС гібридів цукрових буряків. Підтверджено полігенний контроль цукристості, ця ознака детермінується шістьма генами. Створено високоцукристі гібридні комбінації ЧС4/ОТ1/Б31, ЧС4/ОТ1/Б32 та ЧС5/ОТ4/Б3.

Література

1. Бугайов В.Д., Васильківський С.П., Власенко В.А. Селекція спеціальних польових культур. за ред. М.Я. Молоцького. – Біла Церква, 2010. – 368 с.
2. Роїк М.В., Корнеєва М.О. Досягнення та перспективи розвитку селекції сільськогосподарських культур та тварин в Україні // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2007. – Т. 5, № 1–2. – С. 133–140.
3. Корнеєва М.О., Чемерис Л.М., Мацук М.Б. Добір запилювачів для селекції високо цукристих гібридів буряків цукрових з підвищеним адаптивним потенціалом // Вісник аграрної науки. – 2012. – Т. 1. – С. 46–49.
4. Корнеєва М.О., Мельник Я.А. Кореляційні зв'язки між елементами технологічної якості коренеплодів у вихідних форм для рекурентної селекції запилювачів цукрових буряків // Цукрові буряки. – 2010. – № 6. – С. 8–10.
5. Свекловодство. Т. I. Биология, генетика и селекция сахарной свеклы. – К.: Гос. изд-во колхозной и совхозной литературы, УССР, 1940. – 918 с.
6. Савицкий В.Ф. О двух типах наследования сахаристости у *Beta vulgaris* Z. // Основные выводы научно-исследовательских работ ВНИС за 1937 г. – М.: Пищепромиздат, 1939. – С. 12–23.
7. Бермотов В.Е., Турбин Н.В. Экспериментальная полиплоидия и гетерозис у сахарной свеклы // Наука и техника. – Минск, 1972. – 230 с.
8. Олдемейер Д.И., Рош Д.Е. Оценка комбинационной способности у автофертильных линий сахарной свеклы с помощью растений-индикаторов с мужской стерильностью // Сельскохозяйственная наука и практика за рубежом. – М.: 1964. – С. 185–207.
9. Балков И.Я., Петренко В.П., Корнеєва М.А. Гетерозис сахарной свеклы по признаку сахаристости // Вестник сельскохозяйственной науки. – М., 1986. – № 10. – С. 55–59.
10. Перетятко В.Г. Успадкування цукристості у *Beta vulgaris*. – 2003. – № 1. – С. 10, 22.
11. Шевцов И.А., Николайчук В.И. Особенности наследования количественных и качественных признаков у свеклы // Частная генетика: Тез. докл. конф., 23–25 мая 1989. – К.: АН УССР. – Т. 2. – С. 123.
12. Nauman V.I. The theory and analysis of diallel crosses. – Genetics. – 1954. – 39 p.
13. Федин М.А., Силис Д.Я. Метод анализа количественных признаков растений с помощью диаллельных скрещиваний // Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов. – М.: ВНИИТЭ Исельхоз, 1973. – С. 97–101.
14. Роїк М.В., Гізбуллін Н.Г., Сінченко В.М., Присяжнюк О.І. та ін. Методики проведення досліджень у буряківництві // за ред. М.В. Роїка та Н.Г. Гізбулліна. – К.: ФОП Корзун Д.Ю., 2014. – 374 с.
15. Ермантраут Е.Р., Гопцій Т.І., Каленська С.М. Методика селекційного експерименту (у рослинництві) // навч. посібник Харк. нац. аграр. ун-т ім. В.В. Докучаєва. – Харків, 2014. – 229 с.
16. Генетический анализ количественных и качественных признаков в помощь математико-статистических методов. [под. ред. М.А. Федина. В.А. Драгавцева]. – М.: ВНИИТЭ Исельхоз, 1973. – 113 с.

KORNIEIEVA M.O.¹, NENKA M.M.², NENKA O.V.³

¹ *Institute of bioenergetic cultures and sugar beets of NAAS of Ukraine, Ukraine, 03141, Kyiv, Klinichna str., 25, e-mail: mira31@ukr.net*

² *Limagrains Ukraine, Ukraine, 04050, Kyiv, Turhyenyevska str., 55, e-mail: nenka88@i.ua*

³ *Uman National University of Horticulture, Ukraine, 20305, Uman, Instytutska str., 1, e-mail: nenka87@i.ua*

GENETIC CONTROL OF SUGAR CONTENT IN *BETA VULGARIS* L. AND CREATION OF SUGAR BEET HYBRIDS WITH HIGH LEVEL OF SUGAR CONTENT BASED ON THE FORMS WITH CYTOPLASMIC MALE STERILITY

Aim. The aim of the research was to study genetic control of sugar content feature in the system of diallel crossing and create sugar beet hybrids with high level of sugar content. **Methods.** Diallel crossing was used to study genetic determination of sugar content feature and top crossing hybridization was used to create experimental hybrid combinations based on the best paternal lines of pollinators and maternal components in the form of pollen sterile lines and simple sterile hybrids. **Results.** Genotypic structure of variability of sugar content feature in diallel crossing was defined. Components of genetic dispersion and inheritance coefficients of sugar content feature were estimated on the basis of genetic analysis by Hayman method. Studied lines were divided by relative share of dominant and recessive genes which control this feature in parental lines. Combination ability of lines was estimated and the best of them were selected. **Conclusions.** Lines-pollinators B31 and B32 recommended to use as components for creating MS sugar beet hybrids with high level of sugar content. Polygenetic control of sugar content was confirmed and this feature was determined by six genes.

Keywords: lines-pollinators, pollen sterile lines, simple sterile hybrids, inheritance, hybrid combinations.