

В.Г.Леретяцько.

УСПАДКУВАННЯ КІЛЬКОСТІ ПЛОДІВ У СУПЛІДДЯХ  
*Beta vulgaris* L.

Успадкування кількості плодів у супліддях цукрових буряків виявилось значно складнішим, ніж спочатку було описано у працях М.Г.Бордонос (1839) і V.P.Savitsky (1952, 1858). М.Г.Бордонос виділяла лише два класи - однонасіні 1 багатонасіні цукрові буряки. В.Ф.Савицький вивчав генетику ознаки однонасіності і дійшов висновку, що кількість квіток у суцвіттях гібридів від схрещування однонасіних форм з багатонасіними залежить від кількості квіток у суцвіттях вихідної багатонасіної батьківської форми. Це було підтверджено в наступних дослідженнях О.К.Лободіна (1972), Н.Д.Лвінди (1972), Ю.Ф.Кравцова (1973) та інш. Ще М.Г.Бордонос (1939) показала, що багатонасіність - ознака домінантна. V.P.Savitsky (1952) конкретизував, що багатонасіність мав неповне домінування. Аналізуючи розщеплення в гібридах  $F^{\wedge}$  від схрещування американських однонасіних форм з багатонасіними, він встановив, що кількість квіток у суцвітті контролюється одним геном М/м, який являє собою серію множинних алелей. П'ять із них він описав у своїй праці (' V.P.Savitsky , 1954). С.І.Малецький (1988) дотримується такої ж точки зору.

Е.Кнапп (1967), G.Bandlow (1967), Т. Tatlioglu (1974), А.С.Лейбович (1985) схильні вважати, що ознака "кількість квіток у суцвітті" (або плодів у суплідді') визначається полігенною системою алелей М II - III

В процесі селекції з'ясувалося, що однонасіні форми американського походження, з якими працював В.Ф.Савицький, можна легко стабілізувати за ознакою роздільноплідності. Форми європейського походження (до них відносяться всі вітчизняні сорти однонасіних буряків) важко стабілізувати за цією ознакою. В них постійно відбувається процес розщеплення і в наступних поколіннях з'являються форми з дво- і тринасіними супліддями.

Питання про кількість генів, що контролюють ознаку "кількість плодів у супліддях", і донині залишається дискусійним.

Вихідними материнськими формами в досліді служили насінники ПЧС ліній європейського походження (Є) з повністю окремо розташованими квітками на квітконосних пігонах, 1 та 2 ж насінники самофертильної лінії 5720-01 американського походження (А).

Як батьківські форми при гібридизації використовували насінники багатонасінних буряків Верхняцького походження (Ві 3, ВІ 4 1 ВІ 8), в супліддях (клубочках) яких було від 3 до 5 плодів.

Схрещування однонасінних рослин (материнська форма) з багатонасінними проводили в теплиці при посадці двох насінників під Ізолятор, Маркерною ознакою, що підтверджувала достовірність гібридизації, служила багатонасінність гібридів першого покоління. Насінники Р<sub>1</sub> гібридів європейського походження для отримання F<sup>1</sup> вирощували на просторово Ізольованій від Інших форм ділянці при вільному перезапиленні всіх рослин групи. Насінники F- гібридів від однонасінних форм американського походження, були самофертильними. Кожний насінник вирощували під окремим бязевим Ізолятором, тобто а насіння було отримане при самозапиленні. Оцінювали насінники F<sub>1</sub> F<sub>2</sub> в польових умовах на початку цвітіння.

Раніше при описуванні насінників перед цвітінням нами було помічено, що суцвіття з максимальною кількістю квіток на рослині завжди можна знайти на нижній частині центрального квітконосного пагона. У напрямі до верхівки кількість квіток у суцвітті зменшується. Ця особливість розташування суцвітть на квітконосних пагонах була використана нами при визначенні меж фенотипових класів. Огляд насінника починали з центрального пагону (I), потім описували пагони першого (II) та другого (III) порядку. Таким чином, схема будови насінника складалася із трьох ланок: I-II-III (рис. 1).

Кожну ланку визначали двома цифрами: перша - переважача кількість певних суцвітть на пагоні (більше 50 %), друга (в дужках) - решта суцвітть. Наприклад, формула 3(2) - 2(1) - 1 означає, що на центральному пагоні переважали (50% і більше) триквіткові суцвіття, решта були двоквітковими, на пагонах першого порядку більшість суцвітть - двоквіткові, а на пагонах другого порядку квітки розташовані поодиночі;

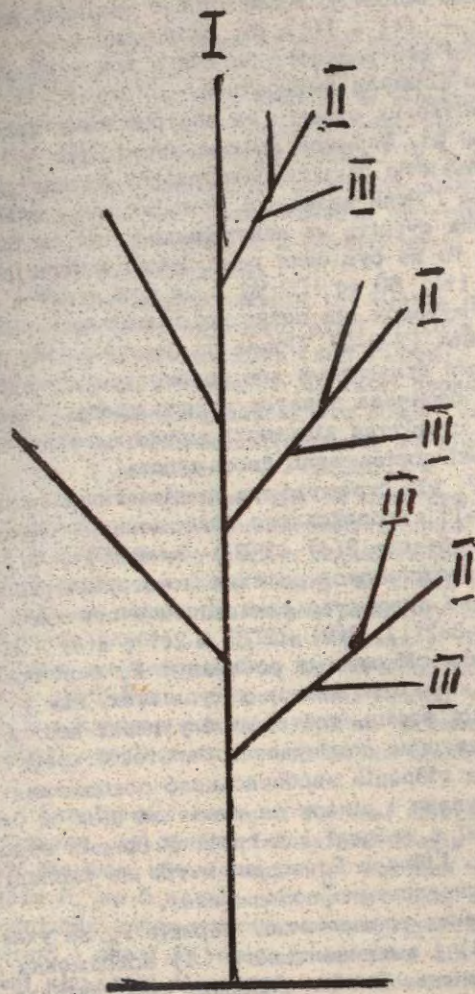


Рис. 1. Схема будови насінника:

I - центральний пагінь;

II - пагінь першого порядку;

III - пагінь другого порядку.

t За такою схемою повністю одонасінний насінник має формулу будови 1(1) - 1(1) - 1(1), або скорочено 1-1-1. Якщо у нижній частині центрального пагона в хоч одне двоквіткове суцвіття, то формула змінюється - 1(2)- 1-1. Якщо кількість двоквіткових суцвіть на центральному пагоні переважав (більше 50 %), формула змінює вираз 2(1) - 1-1. Уі відмінності за кількістю суцвіть одного типу на центральному пагоні насінника 1 були визначені нами як межі класів.

Якщо однотипних суцвіть на центральному пагоні було від одиниці до 50 %, то це був один клас. Якщо ж однотипні суцвіття переважали (від 50 до 100 %) - це був початок наступного класу 1 обмежувався він повністю двоквітковими суцвіттями на всіх пагонах (2-2-2). Поява на центральному пагоні між двоквітковими суцвіттями хоч одного трійквіткового суцвіття 2(3) - 2 - 2 означала початок нового класу. Таким чином, збільшення в суцвіттях кількості квіток на одиницю на центральному пагоні дорівнювало двом класам.

В потомствах P<sub>1</sub> від схрещування повністю одонасінних ПЧС рослин (1-1-1) європейського походження з багатонасінними насінниками будови 3(4) - 2(3) - 2, 4-3(4) - 2(3) 1 2(3) - 2(3) - 2 не зустрічалися рослини з чотириквітковими суцвіттями. Гібридне потомство складалося в основному із насінників типу: 3-3-2(1); 3(2) - 2(3) - 2(1); 2(3) - 2(1)-1.

Таким чином, між гібридними рослинами F<sup>^</sup> переважали рослини з меншою кількістю квіток у суцвіттях, ніж у вихідної багатоквіткової форми, тобто, як і у інших дослідників спостерігалось неповне домінування багатоквітковості,

Насінники F<sup>^</sup> від гібридів європейського походження (1084 рослини) аналізували і ділили на класи за цією ж схемою. Результати подані в таблиці 1 в графі Є (форми європейського походження). Гібриди F<sup>^</sup> подані в тій же таблиці в графі А (форма американського походження).

Співставлення даних розщеплення гібридів F<sub>2</sub> за участю форм європейського (Є) і американського (А) походження показує їх певну подібність. В обох випадках спостерігали безперервний ряд, з великою кількістю проміжних типів від одноквіткових рослин до рослин з 4-5 - квітковими суцвіттями. Тобто у гібридів F<sup>^</sup> за участю форм американського походження не спостерігалось розщеплення за моногенним типом 3:1 і вищеплення біля 25 % рослин з окремо розташованими на па-

гонах квітками.

Частка однонасінних форм склала близько 10 %. Якщо поєднати два перших класи, тобто форми повністю одноквіткові (1-1-1) і форми з невеликою кількістю двоквіткових суцвіть 1(2) - 1 - 1» як очевидно робив при аналізі В.Ф.Савицький, то таких рослин буде близько 18 % проти 25 % теоретичних. Проте ми знаємо, що наявність двоквіткових суцвіть завжди призводить до розщеплення в наступних поколіннях і пояснення появи насінників з 2-3-квітковими суцвіттями впливом модифікацій не виправдане.

Причиною розходження отриманих нами даних з даними інших авторів, є, очевидно, різні підходи у визначенні меж класів за кількістю плодів (або квіток). Так, V.P. Savitzky (1958) насінники з певною часткою двонасінних плодів відносив до однонасінних, пояснюючи появу не однонасінних суцвіть впливом генів-модифікаторів, що діють у протилежних напрямках. У досліджах G. Bandlow (1967) вихідними однонасінними формами були не повністю однонасінні насінники, а насінники з однонасінністю лише 90,4-94,2 %.

А.С.Лейбович (1985), користуючись нашою схемою опису насінників, в основу поділу на класи поклав збільшення клубочка на один плід на центральному пагоні і виділив 7 фенотипічних класів. В P<sup>4</sup> він отримав у трьох комбінаціях розщеплення, що наближалось до дигібридного, і висунув гіпотезу про дигібридне успадкування. Однак, у четвертій комбінації за всіма класами він спостерігав зміщення в бік зменшення кількості плодів в клубочку, що не відповідало дигібридній схемі: «<sup>4</sup> : „ і»

Аналізуючи наведені та інші літературні джерела, ми припустили, що ознака 'кількість плодів у суцвітті' контролюється більшою кількістю генів, ніж два чи три, і поділили насінники F<sub>2</sub> на 9 класів. Ми припустили, що кількість плодів у суцвіттях залежить від кількості домінуючих M алелей в генотипі і алелі AA мають рівноцінну дію. Зі збільшенням у генотипі кількості M алелей на дві одиниці одиниці у суцвіттях (суцвіттях) на центральному пагоні додється одна квітка (плід).

Частоти дев'яти виділених нами класів розподіляються подібно моделі чотирилокусного успадкування ознаки, хоча відповідає їй не повністю.

Результати аналізу насінників  $P_2$  за кількістю квіток у суцвіттях

Таблиця 1

Клас	Межі фенотипових класів за кількістю квіток у суцвіттях на центральному пагоні	Теоретичний розподіл при 4-локусному успадкуванні і домінуванні алеля М	Фактичний розподіл при неповному домінуванні алеля М		Передбачуваний генотип			
			М	А	м 1	м 2	м 3	м 4
1	2	3	4	5	6			
1	1-1-1	1	8	179	$\frac{m 1}{m 1}$	$\frac{m 2}{m 2}$	$\frac{m 3}{m 3}$	$\frac{m 4}{m 4}$
2	1(2)-1-1 - 2-1-1	8	6	145	$\frac{M 1}{m 1}$	$\frac{m 2}{m 2}$	$\frac{m 3}{m 3}$	$\frac{m 4}{m 4}$
3	2-2-1 - 2-2-2	28	148	231	$\frac{M 1}{m 1}$	$\frac{M 2}{m 2}$	$\frac{m 3}{m 3}$	$\frac{m 4}{m 4}$
4	2(3)-2-2 - 3-2-2	56	484	208	$\frac{M 1}{m 1}$	$\frac{M 2}{m 2}$	$\frac{M 3}{m 3}$	$\frac{m 4}{m 4}$
5	3-3-2 - 3-3-3	70	338	780	$\frac{M 1}{m 1}$	$\frac{M 2}{m 2}$	$\frac{M 3}{m 3}$	$\frac{M 4}{m 4}$

## Продовження таблиці 1

1	2	3	4	5	6
6	3(4) - 3-3 - 4-3-3	58	96	133	$\frac{M1}{M1} \frac{M2}{m2} \frac{M3}{m3} \frac{M4}{m4}$
7	4-4-3 - 4-4-4	28	1	127	$\frac{M1}{M1} \frac{M2}{M2} \frac{M3}{m3} \frac{M4}{m4}$
8	4(5) - 4-4 - 5-4-4	8	3	7	$\frac{M1}{m1} \frac{M2}{m2} \frac{M3}{m3} \frac{M4}{m4}$
9	5-5-4 - 5-5-5	1	0	13	$\frac{M1}{m1} \frac{M2}{m2} \frac{M3}{m3} \frac{M4}{m4}$
	Всього	256	1084	1821	

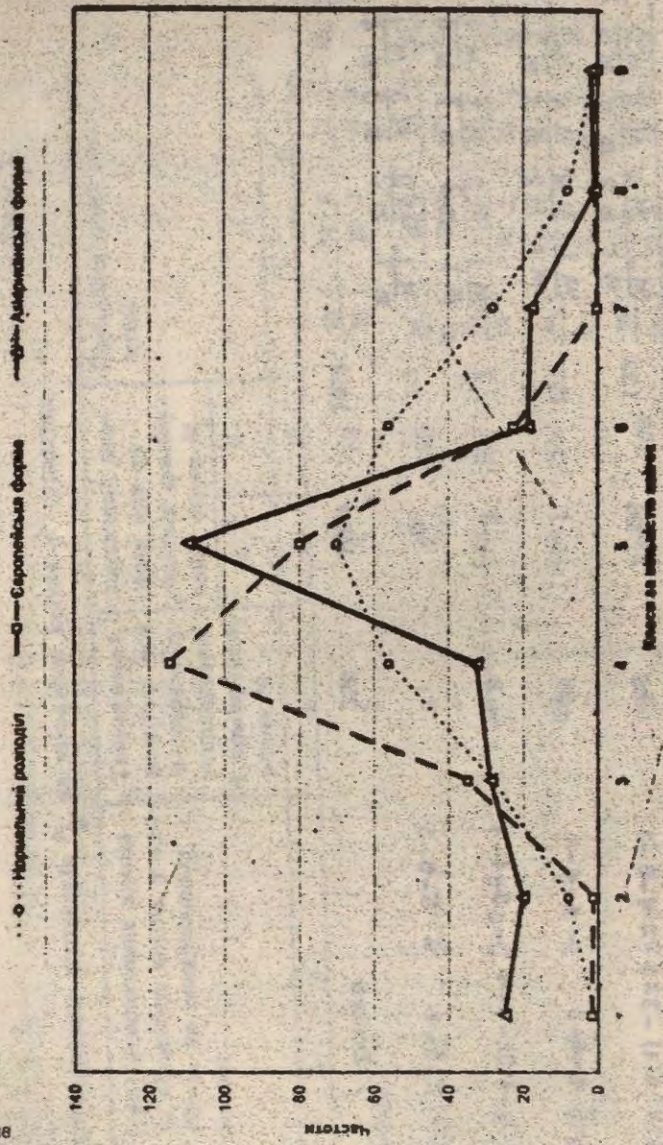


Рис. 2. Распределение частот фенотипов в F2 по количеству колосков в гибридных линиях на наследственных структурах бурьяна.



В гібридах за участю американських форм верхівка піка припадає на 5-ий клас, а в гібридах європейського походження - на 4-ий клас (рис.2). Це можна пояснити тим, що в першому випадку батьківською багатоквітковою формою служили насінники з 4-5-насінними клубочками, в другому - 3-4 насінними клубочками.

Поки що не знаходимо пояснення такому явищу, як вищеплення в  $F_2$  гібридів за участю американських форм в перших класах 17,8 % рослин з переважанням роздільноквітковості, а в гібридах європейського походження лише 1,3 % таких форм. У будь-якому випадку ми бачимо, що із гібридів за участю форм американського походження можна виділити однасініні рослини набагато швидше, ніж із європейських.

У нас, як і в інших дослідників, поділ на фенотипові класи був досить умовним, оскільки не вдалося виявити чітких меж між ними. В зв'язку з цим стверджувати, що ознака "кількість плодів у суплідді" контролюється саме чотирма генами, можна лише попередньо.

Проте, отримані результати дають підставу сумніватися у твердженні Б.Ф.Савицького, що ознака "кількість плодів у суплідді" контролюється моногенно і має лише множинний алелізм.

Наймовірніше, ця ознака контролюється полігенно, а взаємодію генів можна розцінювати як кумулятивну полімерію.

#### Література

1. Бордонос М.Г. К изучению раследственности односемянности у свеклы // Основные выводы НИР ВНИС за 1937 год. - М. - Л.: Пищепромиздат. - 1939. - С. 357-359.
2. Кравцов Ю.Ф., Добросотскова В.Д. Изучение характера наследования признака раздельноплодности // Пути повышения урожайности и улучшения качества сахарной свеклы и зерновых культур. - К.: Изд. ВНИС. - 1973. - С. 22-28.
3. Лейбович А.С. Создание самофертильных односемянных закрепителей стерильности у сахарной свеклы: (Автореферат дис. ... кандидата с.-х. наук: 06.01.05) ВНИИ сахарной свеклы. - К., 1985. - 21 с.
4. Лободия О.К. Наследование односемянности в гибридах  $F_1$

и  $F_2$  между односемянными и промежуточными формами // Особные выводы НИР ВНИС за 1968 г. К.: Изд. ВНИС. - 1972. - С. 53-56.

5. Малецкий С.И., Шаврунов Ю.Н. и др. Одноростковость свеклы (эмбриология, генетика, селекция. - Новосибирск: Наука, 1998. - 168 с.

6. Цвында Н.Д. Наследование количества семян в соплодиях у гибридов первого поколения  $F_1$  от скрещивания многосемянной и односемянной сахарной свеклы // Выводы НИР по сахарной свекле за 1970 год. К.: Изд. ВНИС. - 1972. - С. 14-18.

7. Bandlow G. Untersuchungen über die Genetik monokarper Zuckerrüben auf Grund einer Kreuzung monokarp x dikarp // Der Züchter. - 1967. - Bd 37. - S. 62-64.

8. Knapp E. Die genetischen Grundlagen der Einzelfrüchtigkeit (Monokarpie) bei *Beta vulgaris* L. // Tag. Ber., Dt. Akad. Landwirtschaft. Wiss. DDR. - 1957. - Bd 89. - S. 189-213.

9. Savitsky V.F. Genetic study of monogerm characters in beets // Proceedings American Society of Sugar Beet Technologists. - 1952. - P. 331-338.

10. Savitsky V.F. Genetische Studien und Züchtungsmethoden bei monogermen Rüben // Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. - 1958. - Bd 40, H. 1. - S. 1-36.

11. Savitsky V.F. Inheritance of the number of flowers in flower clusters of *Beta vulgaris* L. // Proc. Amer. Soc. Sug. Beet Technol. - 1954. - Vol. 8. - P. 3-15.

12. Tatlioglu T. Vererbung und Umweltvariabilität der Monogermie bei *Beta vulgaris* L. // Zeitschrift für Pflanzenzücht. - 1974. - T. 72, N 3. - S. 233-244.