

М.В. РОЇК, М.О. КОРНЄЄВА
Інститут цукрових буряків УААН

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ І ФЕНОТИПОВА ВИРАЖЕНІСТЬ ОЗНАКИ САМОСУМІСНОСТІ - САМОНЕСУМІСНОСТІ У ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ

Досліджували генетичну структуру мінливості ознаки самосумісності - самонесумісності ліній цукрових буряків. Виявлено різну генетичну детермінацію ознаки при подібних фенотипах і необхідність її стабілізації методом інбридингу з одночасним добром цінних форм. Встановлена висока продуктивність кращих ЧС гібридів, створених на основі самофертильних запилювачів. Доведена перспективність використання гомозиготних самофертильних ліній у генетичних дослідженнях і в селекційному процесі.

Вступ. Стрімке впровадження у селекцію на початку XXI століття сучасних методів біотехнології і генної інженерії не виключає використання традиційних підходів до створення високопродуктивних гібридів цукрових буряків. Селекційна практика показує, що можливості гетерозисної селекції не вичерпані. Досягненню максимальної продуктивності гетерозисних гібридів перешкоджає ряд факторів, серед яких недостатня гомозиготність компонентів схрещування за альтернативними генами, що контролюють основні господарськоцінні ознаки [1]. Ведення лінійної селекції забруднюється біологічними особливостями самої культури цукрових буряків, для якої характерним є перехресний тип запилення. Проте ознака самофертильності широко використовується у селекції цукрових буряків у Польщі, США та Японії [2-3]. У Німеччині (фірма KWS) промислові гібриди створюються також на основі самофертильних форм [1].

Створенню і більш широкому залученню до гібридизації самофертильних ліній як багатонасінних запилювачів, так і запилювачів О типу перешкоджає недостатня вивченість структури фенотипової мінливості ознаки „самосумісності-самонесумісності”, яка обумовлена факторами S і S_F.

У вітчизняній науковій літературі при аналізі характеристик ознаки „самосумісності-самонесумісності” авторами часто суб'єктивно (на основі умовних, штучно створених класів) встановлюють межі, за якими судять

про самофертильність [4-7]. Це на практиці призводить до добору не самофертильних біотипів, що контролюються виключно SreHOM і спадково передаються, а псевдосамофертильних (самосумісних) біотипів з контролем S-генів.

Іншими словами, фенотипове виявлення ознаки не завжди співпадає з їх генетичною детермінацією. О.І.Харечко-Савицька [8] писала: "Рази з аналогічним процентом зав'язаних при інцухті насінням можуть мати різну в генетичному плані структуру у відношенні до аутофертильності і методи використання їх в селекційному процесі повинні бути неоднаковими". Тобто, генотипи SIS2S3S4 можуть на практиці давати серію фенотипів від самостерильних, що випадають із селекційного процесу, до псевдосумісних з більшим або меншим ступенем зав'язування насіння, проте без стійкого спадкування цієї ознаки у ряду поколінь самозапилення.

Самофертильні форми мають здатність до нормального розвитку насіння в результаті самозапилення. Дегенерація запліднених зародкових мішків у них теж відсутня. І, що головне, ця ознака стійко передається потомствам. Це дає змогу повністю перейти на лінійну селекцію, одержуючи гомозиготні лінії за селектованими ознаками. Такі лінії поглиблених поколінь інбридингу не будуть розщеплюватись при репродукуванні. А в гетерозисній селекції при схрещуванні гомозиготних за альтернативними генами компонентів будемо отримувати повну гетерозиготу, яку можна буде константно відтворювати при кожному наступному схрещуванні.

Матеріали і методика. Матеріалами служили продукти глибоких поколінь інбридингу 15-17, створені на основі популяцій верхняцького і львівського походження. Донорами самофертильності служили лінії: 31-18, ВП-18 і ВП-19 із колекції лабораторії селекції Інституту цукрових буряків.

В дослідженнях використовували примусове самозапилення за допомогою індивідуальних ізоляторів типу Д-06 (метод інбридингу) для стабілізації ознак і метод гібридизації - для передачі гена Sf від донора до реципієнта. Лінії в подальшому вивчали за комбінаційною здатністю - загальною і специфічною (ЗКЗ і СКЗ), використовуючи при цьому односторонні циклічні схрещування. Материнською формою гібридів були ЧС лінії Ялтушківської дослідно-селекційної станції [9], батьківською - досліджувані лінії. Випробування проводили на Ялтушківській дослідно-селекційній станції за загальноприйнятою методикою. Результати польових досліджень обробляли методом дисперсійного аналізу.

Результати досліджень та їх обговорення.

Успадкування ознаки самосумісності-самонесумісності при поглибленні інбридингу.

Успадкування ознаки самосумісності-самонесумісності при поглибленні інбридингу у різних матеріалів відбувається неоднаково -

залежно від наявності гена S_f або експресивності в досліджуваних зразках генів $S_1 \dots S_n$. Якщо селекційний зразок несе ген S_f , то в результаті елімінації самостерильних і вибракування рослин з низьким ступенем зав'язування насіння в наступних поколіннях самозапилення цей показник збільшується. Цю закономірність спостерігали при поглибленні інбридингу як у ліній, так і у популяцій. Дослід зі стабілізації 6 самофертильних ліній, що проводили методом інбридингу з одночасним доббором форм з високим ступенем зав'язування насіння, показав справедливості такого твердження. У групі самонесумісних ліній ступінь зав'язування насіння при поглибленні покоління інбридингу навпаки - зменшується (табл.1). Таке зниження зав'язування насіння пояснюється, очевидно, збільшенням частоти ідентичних S - алелів, що перешкоджають самозапиленню в процесі гомозиготизації.

Таблиця 1.
Ступінь зав'язування насіння самофертильних і самонесумісних ліній цукрових буряків

Полювий номер	Позначення лінії	Ступінь зав'язування насіння в поколіннях, %		
		I_5	I_6	I_7
Самофертильні лінії				
1504	ВП 19/27/14	34,5	42,7	49,0
1503	ВП 18/7/867/	39,4	43,9	52,1
1544	В10245 31-18/3	29,7	39,7	46,6
1556	ВП 18/6 /868/	33,8	40,2	42,7
1546	ВП 18/1/13/865/	30,4	33,4	36,0
1539	1 2872-76/19/32	32,9	45,7	54,2
М		33,5	41,0	46,8
Самонесумісні лінії				
1517	Л925СЦ 20/33/501/	9,4	7,3	5,2
1521	г.з. СЦ39/26/457	7,8	6,2	3,9
1523	ВЮ03 СЦ33/29/376/	6,4	5,1	3,3
1529	В1003 СЦ33/3/15/499/	8,6	4,9	4,0
1533	В1004 33/9/4/567/509/	7,9	5,3	3,9
1537	ВЮ04 СЦ35/2/2/512/	6,9	3,2	1,7
М		7,8	5,3	3,3

В результаті отриманих експериментальних даних встановлено, що мінливість ступеня зав'язування насіння як всередині самофертильних ліній-запилювачів, так і в самонесумісних ліній між біотипами висока: коефіцієнт варіації всередині ліній $V=7,5 \dots 12,4$ %, між самими групами він є ще

вищим: $V=40,3...59,1\%$. Це свідчить про однорідність за досліджуваними ознаками альтернативних груп рослин.

Передача гена самонесумісним лініям цукрових буряків

Рациональним шляхом створення самофертильних ліній цукрових буряків може служити передача гена S_f самонесумісним, але селекційно відпрацьованим за господарськоцінними ознаками лініям.

Така робота проводиться поетапно. Перший етап - гібридизація самонесумісних і самофертильних зразків (донорів гена S_f), другий - отримання ліній-рекомбінантів, стабілізація ознаки шляхом примусового запилення в наступних поколіннях і добір генотипів, що поєднують комбінаційну здатність і самофертильність.

На гібридних матеріалах лабораторії селекції, створених шляхом гібридизації кращих самостерильних і самофертильних ліній, проводили добір рекомбінантних генотипів. На прикладі трьох таких гібридних потомств показана ступінь зав'язування насіння при самозапиленні (табл.2).

Таблиця 2.

Ступінь зав'язування насіння при самозапиленні гібридних потомств

Умове позначення потомства	Проаналізовано рослин, шт.	Середній ступінь зав'язування насіння в потомстві, %	Відбрано рослин, шт.	Середній ступінь зав'язування насіння у відібраних форм, %	Екстремальне значення ознаки у групі добору, %
F_1 1,34-41 I_5 x ВП18/63 I_4	40	26,7	11	64,3	48,1-91,4
F_1 1,33-9 I_5 X ВП 18/62 I_4	12	36,5	3	76,7	58,3-88,2
F 1,7-10 I_5 x ВП 18/62 I_4	18	39,9	3	72,9	60,5-85,6

З трьох таких гібридних потомств відібрано 17 рослин з рівнем зав'язування насіння 48,6-91,4 % при середньому значенні ознаки 64,3...76,7 %. Вищеплення самостерильних біотипів свідчило про гетерозиготність у локусі S-Sf.

В потомствах F_1I_1 при стабілізації ознаки самофертильності був виявлений також високий поліморфізм за показником ступеня зав'язування насіння. Спостерігали інтервал від поодиноких клубочків на рослині до 90,9 %. В середньому в 6 потомствах F_1I_1 ступінь зав'язування насіння коливався від 45,8 до 72,3 %, а в групах добору - 65,2... 91,6 % і практично не відрізнявся від вільного переzapилення. Такі константні за ознакою самофертильності рослини служили родоначальниками генетично стабільних за цією ознакою ліній. Причиною вищеплення біотипів з низьким ступенем зав'язування насіння, що спостерігали у самофертильних ліній з високим коефіцієнтом інбридингу, створених на основі рекомбігенезу, може бути часткове переzapилення у попередніх поколіннях, хоча і не виключається більш складний генетичний контроль цієї ознаки, на що вказував І.М.Суриков [10].

Структура фенотипового вираження ознаки самосумісності-самонесумісності.

Добір генотипів з високим ступенем зав'язування насіння при самозапильненні серед селекційних зразків і гібридних форм ще не означає добір саме самофертильних рослин із-за високої експресивності цієї ознаки. У зв'язку з цим розмежовані поняття "самосумісність" (утворення певної кількості насіння при самозапильненні) і "самофертильність" (Свисоке зав'язування насіння в наступних поколіннях, які у вітчизняній літературі часто ототожнювалися) [1]. Лише контроль цієї ознаки в потомстві підтверджує або не підтверджує наявність гена Sf у досліджуваних матеріалах.

Таким чином, під самофертильністю ми розуміємо такий повний вияв самосумісності, коли запилення проходить за гейтеногамним типом (між квітками однієї і тієї ж рослини або в межах однієї квітки на рослині). Фенотипово це виявляється у високому ступені зав'язування насіння при самозапильненні у ряді поколінь, що не відрізняється від такого ж показника при вільному запиленні рослин. Рівень самофертильності у таких рослин настільки високий, що навіть при надмірній кількості чужого пилку частка перехресного запилення є невисокою.

Структуру мінливості ознаки самосумісності-самонесумісності вивчали на основі експериментальних даних, застосовуючи трифакторний дисперсійний аналіз (табл. 3).

Таблиця 3.

Частка впливу факторів на фенотипові вираження ознаки
самосумісності-самонесумісності

Фактори та їх взаємодія	Частка впливу досліджуваного фактору на фенотипове вираження ознаки	НІР ₀₅
А-генотип	0,87*	0,54
В-інбридинг	0,01	0,94
С-варіабельність всередині фуп добору	0,02	0,66
А x В	0,03	0,94
А x С	0,05	0,94
А x В x С	0,0	2,30

Примітка. * - істотно на 5 %-ному рівні значимості

Таким чином, можна констатувати, що при самозапиленні на фенотипове вираження ознаки „самосумісності-самонесумісності" в основному впливає генотип ліній (87 %). Це свідчить про те, що закладка ліній ефективна лише на рослинах, в генотипі яких присутній ген самофертильності (незалежно від того, чи він був присутній у рослині спочатку, чи введений від донорів самофертильності).

Оцінка самофертильних ліній цукрових буряків за комбінаційною здатністю і продуктивністю кращих гібридів.

У гетерозисній селекції найголовніше значення має комбінаційна здатність ліній, тому в індивідуальні ізолятори при самозапиленні гібридних зразків від схрещування самонесумісних і самофертильних форм були підсажені ЧС рослини (лінія ЧС 117), в результаті чого були отримані самозапилені форми F_{1i} і F_{1b} та ЧС гібридне насіння. 76 гібридних комбінацій на ЧС основі були випробувані стандартним методом. Була відібрана лінія Я/СЦММ 87SfS_f, що характеризувалася одночасно самофертильністю і істотно високою комбінаційною здатністю [11]. Цю лінію схрестили з набором комбінаційноцінних ЧС ліній ялтушківського походження за схемою однобічних циклічних схрещувань. Кращі гібриди комбінації (табл.4) або не поступалися, або навіть перевершували показники продуктивності гібридів, у яких запилювачами була самонесумісна лінія Я/СЦММ 339SS, що походила із тієї ж самої генплазми (популяції 10245 верхняцької селекції). Врожайність цих гібридів коливалася у межах 99,0... 110%, цукристість - 99,6... 104,2 %, а збір цукру 101... 110,7 % порівняно зі стандартом. Це свідчить про те, що самофертильні лінії можуть успішно конкурувати з самонесумісними лініями при створенні високопродуктивних гібридів цукрових буряків.

Таблиця 4.

Кращі гібриди, створені за участю самосумісних і самофертильних ліній — запилювачів верхняцької генплазми

Гібридна комбінація	Врожайність		Цукристість		ЗбіР цукру	
	т/га	% від групового стандарту	абс. %	% від групового стандарту	т/га	% від групового стандарту
4652-33/1/хЯ/СЦММ 87 S _f S _f	34,89	109,2	14,02	101,5	4,9	110,7
4652-33/4/-2хЯ/СЦММ 87 S _f S _f	33,68	105,4	13,9	100,6	4,66	105,4
4652-9 хЯ/СЦММ 87 S _f S _f	33,48	104,8	13,91	100,7	4,65	105,0
4636/5/-7 хЯ/СЦММ 87 S _f S _f	32,88	102,9	14,03	101,6	4,62	104,4
4629-27/24/-13 хЯ/СЦММ 87 S _f S _f	34,35	107,5	13,86	100,4	4,77	107,7
4629-10/-9 хЯ/СЦММ 87 S _f S _f	35,17	110,1	13,88	100,5	4,88	110,3
349-2	34,22	107,1	14,13	102,3	4,81	108,7
348-24 х Я/СЦ339 SS	36,63	102,5	13,73	100,4	5,03	102,8
4636-/3/-89 SS	35,39	99,0	14,25	104,2	5,06	103,5
4629-/24/-5 х SS	37,17	104,0	13,8	100,9	5,13	104,9
4629-29/22SS	37,29	104,3	13,63	99,6	5,07	103,7
4629-/13/ SS	37,53	105,0	13,7	100,0	5,15	105,3
4620-40/9 SS	36,15	101,1	13,7	100,2	4,96	101,4
4629-42/20/-10 SS	32,75	102,5	13,83	100,2	4,54	102,6

Висновки.

1. Для стабілізації самофертильних ліній необхідно використовувати метод інбридингу з накладанням добору за цією ознакою. З кожним наступним поколінням інбридингу мінливість ознаки самонесумісності-самосумісності в групах добору між біотипами знижується, а між альтернативними групами - зростає.

У самофертильних форм ступінь зав'язування насіння з поглибленням інбридингу збільшується, а у самонесумісних форм - знижується.

2. Створення самофертильних ліній раціонально проводити шляхом передачі комбінаційноздатним компонентам гена Sf від самофертильних форм (донорів). Контроль самофертильності і комбінаційної здатності необхідно вести за ЧС гібридами, одержаними від одночасної гібридизації з ЧС формами і ступенем зав'язування насіння в результаті інбридингу на запилювачах-реципієнтах.

3. Виявлений переважаючий вплив генотипу ліній за ознакою самосумісності-самонесумісності на фенотипове вираження ознаки "зав'язування насіння" при самозапиленні (87 %). Поняття "самофертильність" і "самосумісність" не є тотожними.

4. Кращі гібриди, створені за участю самофертильної лінії СЦММ 87 S_fS_f, не поступаються за продуктивністю гібридам, створеним за участю самонесумісної лінії СЦММ 399 SS, що мають спільне походження.

БІБЛІОГРАФІЯ

1. Балков І.Я., Корнеєва М.О. Проблеми одержання та використання самофертильних ліній цукрових буряків // Збірник наукових праць ЦСБ. - К.: Аграрна наука. - 1997.- С.21-28.
2. Hasegawa T., Hachinohe M., Sekimura K., Takeda T. Хоккайдо ногё сикэндзё кенкю хококу. Res. Hokkaido Nat/ Agr. Exp. Stat. - 1981. - №129.-Р.93-103.
3. Dalke Leonarda. Samorgodnosc u jednonasiennego buraka cukrowego i mozliwosci jej wykorzystania w hodowli // Hod. rosl., akklimat i nasienn., 1980.- 24, №3. - S. 169-202.
4. Панин В.А., Рыбак Д.А. Особенности создания линейных материалов свеклы на основе частично самофертильных форм // Докл. ВАСХНИЛ. - 1981. - №10.-С. 17-19.
5. Балков И.Я., Ошевнев В.П., Черепухин З.И., Прохорова Л.Н. Наследование признака самофертильности и раздельности у сахарной свеклы // Сельскохозяйственная биология. - М.: Колос, 1976, т.1, №3. - С.360-364.

6. Добросотсков В.В. **Изменчивость самосовместимости // Сахарная свекла, - 1982.-№3.-С.31-33.**
7. Прохорова Л.Н., Ошевнев В.П., Черемухин Э.И. Передача гена S_f односемянным формам сахарной свеклы // Экологическая генетика растений и животных.- Кишинев: Штимча.- 1981, ч.1. - С.117-118.
8. Харечко-Савицкая Е. И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы // Свекловодство.-Т.1.- К.: Госсельхозиздат.-1940.-С.482 - 517.
9. Роїк М.В., Корнеева М.О., Ермантраут Е.Р. Оцінка комбінаційної здатності ЧС ліній Ялтушківської селекції // Зб.наук праць Ялтушківської ДСС.-К.: ЕЙ-БІ-СІ.-1998.-С.32-35.
- Ю.Суриков И.М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гетемофита и генетика у цветковых растений // Успехи современной генетики. - М.: Наука, 1972. - №4. - С.119-1969.
11. Роїк М.В., Корнеева М.О. Формування елементів продуктивності у цукрових буряків залежно від типу генних взаємодій // Вісник аграрної науки. - 1997. - №9. - С. 11-13.

Аннотация

УДК 633.63:631.52

Генетический контроль и фенотипическая выраженность признака самосовместимости-самонесовместимости у сахарной свеклы

Н.В. Роик, М.А. Корнеева

Исследовали генетическую структуру изменчивости признака самосовместимости-самонесовместимости линий сахарной свеклы. Выявлена разная генетическая детерминация признака при сходных фенотипах и необходимость его стабилизации методом инбридинга с одновременным отбором ценных форм. Показана высокая продуктивность лучших МС гибридов, созданных с участием самофертильных опылителей. Доказана перспективность использования гомозиготных самофертильных линий в генетических исследованиях и в селекционном процессе.

Annotation

UDC 633.63: 631.52

Genetical control and phenotypic expression of the character of self-compatibility-self-incompatibility in sugar beet

M. Roik, M. Korneyeva

Genetical structure of variation of the self-compatibility-self-incompatibility character of sugar beet lines was investigated. Different genetical determination of the character with similar phenotypes and necessity of its stabilization by inbreeding with simultaneous selection of valuable forms was revealed. High productivity of the best MS hybrids obtained with the use of self-fertile pollinators was shown. Perspectivity of using homozygous self-fertile lines in genetical investigations and in the breeding process was proved.