

IV. БАГАТОНАСІННІ ФОРМИ ЯК КОМПОНЕНТИ ЧС ГІБРИДІВ

удк 633.63:631.52:575.125

РОЛЬ БАГАТОНАСІННИХ ЗАПИЛЮВАЧІВ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ У ФОРМУВАННІ ГЕТЕРОЗИСУ ГІБРИДІВ НА ЧОЛОВІЧОСТЕРИЛЬНІЙ ОСНОВІ

М.О.Корнєєва

ОГЛЯДОВА СТАТТЯ

У статті висвітлено значення багатонасінних запилювачів у формуванні високої продуктивності цукрових буряків, основні господарськоцінні параметри батьківського компонента, методи створення, оцінки запилювачів та підбору пар для гібридизації

Селекція на гетерозис сільськогосподарських культур, у тому числі й цукрових буряків, поєднала прогресивні методи – інбридинг для створення гомозиготних ліній, системи контрольованих схрещувань для оцінки компонентів гібридизації та ідентифікації кращих генотипів, а також різних форм гібридизації, особливо на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності, при формуванні гібридних комбінацій та їх добору, відтворення та просування кінцевих (комерційних) гібридів на ринок.

Однонасінні гібриди на ЦЧС основі дали “друге життя” багатонасінним формам цукрових буряків внаслідок залучення їх до гібридизації як запилювачів до пилкостерильних материнських компонентів. Це дало можливість втілити у такі гібриди їх селекційні переваги, оскільки багатонасінні форми піддавалися селекційному опрацюванню упродовж більше двох століть, хоча переважно на популяційному рівні. Гетерозисна селекція вимагає створення, оцінки та підбору компонентів на лінійному рівні, що є запорукою стабільного відтворення гібридних комбінацій за продуктивними властивостями і збереження однорідності за біоморфологічними ознаками.

Основним методом одержання ліній є інбридинг, який у сучасних генетико-селекційних дослідженнях оцінено по-новому, його значущість очевидна як у теоретичних розробках, так і на практиці. Якщо основою популяційної селекції були різні форми масового та групового доборів, то у гетерозисній селекції необхідним є використання ліній, гомозиготних за селектованими ознаками, і їх наступна гібридизація.

Вплив різних типів запилення на розвиток, продуктивність і відтворювальну здатність найбільш повно вивчав Ч.Дарвін (1939). Він довів, що перехресне запилення для рослин є корисним, а самозапилення у більшості випадків призводить до зниження плодовитості і депресії за багатьма ознаками.

Шкідливий вплив самозапилення на цукрові буряки вивчали В. Бартос, К.Андрлік, Г. Феліх, Г.Корн, Б.Каянус, Г.Шоу, Е.Бауер. Всі вони відмічали, що при примусовому самозапиленні зав'язування насіння погіршується, з'являються дефективні рослини, знижуються показники схожості насіння, врожайності і цукристості коренеплідів. Створені таким чином лінії селекційного значення не мали, проте метод інбридингу дозволив провести диферен-

ціацію складної перехреснозапильної популяції і виділити в гомозиготному стані багато відмінних одна від одної ліній, а також виділити цінні ознаки, що мають рецесивну природу. Тому інбридинг М.І.Вавілов справедливо вважав формоутворюючим фактором. Це дозволяє розкласти популяції на ряд ботанічних форм (однонасінних та стерильних за пилком у цукрових буряків, відсутність соломини під колосом у жита і т. д.).

Створенню самозапильних ліній перешкоджає система генетичної несумісності, яка притаманна перехреснозапильним культурам, у тому числі і цукровим бурякам. Для цієї культури характерні такі типи запилення: перехресне запилення між квітками різних рослин (ксеногамія), запилення між квітками однієї і тієї ж рослини (гейтеногамія) і самозапилення у межах однієї квітки (аутогамія). Проте окремі рослини у межах популяції здатні до самозапилення. Це вперше дослідив Ч.Дарвін, пізніше Hjalmar-Nilsson, Hallqvist вони вперше вказали на обмеженість самозапилення у цукрових буряків.

У нашій країні такі дослідження вперше провів з цукровими буряками Т.Ф.Гринько на Іванівській дослідно-селекційній станції. Вони свідчили, що в основному популяції цукрових буряків представлені самостерильними рослинами. На різну реакцію на самозапилення у цукрових буряків і генетичну обумовленість цих відмінностей, переважання у популяціях біотипів з невисоким ступенем зав'язування насіння при інбридингу вказували також І.А.Баб'яж (1971), І.А.Шевцов., О.Г.Кулик (1973), М.О.Корнеева, І.Я.Балков (1985) та інші. Різна кількість рослин, що зав'язали насіння, у дослідних вітчизняних і зарубіжних авторів пояснюється генетичним різноманіттям вихідних матеріалів, на яких закладалися лінії, і модифікуючим впливом довкілля.

Проблема інцухту не зводиться до виділення самофертильних біотипів, значення цього методу слід розглядати ширше. Воно полягає у перебудові генотипової структури перехреснозапильних популяцій. Генетичні процеси, які протікають при самозапиленні, призводять до того, що гени переходять у гомозиготний стан, і це викликає депресію майже всіх кількісних ознак. Негативний вплив інбридингу спричиняється тим, що шкідливі рецесивні мутації, пригнічені домінантними алелями у гетерозиготному стані, переходять у гомозиготний стан і проявляються на фенотиповому рівні зниженими показниками життєздатності, врожайності, стійкості до хвороб. М.Є.Лобашов, К.В.Ватті, М.М.Тихомирова. наводили дані Д.Джонса з впливу інбридингу на врожайність і висоту рослин у кукурудзи впродовж 15 поколінь. При однакових вихідних фенотипах урожайність і висота рослин знижувалася в обох лініях, але з різною інтенсивністю. В результаті 30 послідовних поколінь інбридингу висота рослин після п'ятого покоління, а врожайність – після двадцятого покоління перестали знижуватися, тобто наставав інбредний мінімум. Іноді такий інбредний мінімум настає після десяти генерацій, що свідчить про високу стабільність кількісних ознак у послідовних поколіннях самозапилених ліній.

Депресія за основними господарськими ознаками проявляється у цукрових буряків з першого інбредного покоління, на що вказували майже всі дослідники, які працювали з самозапиленими лініями. Проте були випадки, коли не спостерігалася велика депресія врожайності, цукристості і габітусу рослин цукрових буряків, або ж її зовсім не було.

Відомо, що величина інбредної депресії при самозапиленні у диплоїдів змінюється, як правило, відповідно коефіцієнту інбридингу (F), який показує

ймовірність знаходження у гомологічних хромосомах двох ідентичних алелей гена. Цей коефіцієнт вперше застосував S.Wright у 1924 р. При самозапильненні диплоїдів $F=1/2(1+F')$, де F' - коефіцієнт інбридингу попереднього покоління. У диплоїдів гомозиготизація настає значно швидше, ніж у тетраплоїдів. Високий ступінь гетерозиготності алелей у тетраплоїдів, як вказували Дунбірс та Бінгхам (1980), пояснює причини їх могутності, крім того у них існує більш широкий спектр алельних і міжалельних взаємодій.

Інбридинг у гетерозисній селекції необхідно застосовувати ще і тому, що вже на перших етапах селекційної роботи елімінуються дефективні і нежиттєздатні рослини, що несуть летальні і напівлетальні гени. Перевод мутації у гетерозиготний стан дозволяє компенсувати їх шкідливий вплив і забезпечує високий рівень продуктивності і життєздатності гібридів за участю таких форм.

Зняття інбредної депресії можливе за умови гібридизації контрастних за ознаками ліній. Для цукрових буряків лінії-запилювачі схрещують із чоловічостерильними формами, причому цінність цих материнських ліній також залежить від генотипу (Боземарк, 1988, Балков, 1991).

Відомо, що процеси формування ознак продуктивності цукрових буряків проходять в онтогенезі і залежать від особливостей розвитку рослин, протікання фізіологічних процесів, взаємозв'язків між урожайністю і цукристістю, площею і станом листового апарату. За даними деяких вчених (Борисюк, Кляченко, 1987), продуктивність визначається підсумковою листовою поверхнею рослин. Бережко С.Т. (1965) вказувала на те, що для утворення маси коренеплоду істотне значення має величина асиміляційного апарату, а для цукристості, крім цього, і якість листової тканини. За її даними, більш високу цукристість мали рослини з меншою кількістю відносно великих листків. Мазлумов А.Л. (1970) вважав, що цукристість коренеплодів більшою мірою, ніж урожайність, залежить від облистяності рослин. Особливу роль при цьому відіграють крупні листки другого десятка, які є найбільш продуктивними щодо формування врожаю і цукронакопичення. Проте має значення і зворотній фотосинтезу процес дихання, який пов'язаний із витратою накопичених органічних речовин.

Формування врожаю відбувається не лише на тлі складних взаємозв'язків і взаємообумовленості найважливіших фізіологічних процесів, але й залежить від спадкових особливостей генотипу, від їх реакції на умови середовища (забезпеченість рослин вологою, ріст і розвиток при певному температурному режимі і т.п.). Іншими словами, це - складний процес, на який впливає багато факторів.

У гетерозисній селекції при створенні ліній необхідно враховувати не лише ті показники, які формують продуктивність, а й репродуктивну здатність фертильних ліній-запилювачів, від якої залежить ефективність перезапильнення, запліднення і в кінцевому результаті врожай і якість гібридного насіння. Запилення відіграє певну роль у формуванні різноманіття генотипів у популяції, робить ефективним добір, позитивно корелює зі ступенем зв'язування плодів і схожістю насіння, а величина пилових зерен партнерів схрещування впливає на рівень гібридизації і вибірковість запліднення (Слюсаренко, Петрушина, 1988; Корнеева, 1988). За даними С.Т.Бережно, С.Т., Л.М.Чермерис (1988), чим більша різниця між величиною пилових зерен у батьків, тим вищим буде рівень гібридизації у форми з крупнішим пилком і нижчим у більш дрібноклітинної форми.

За період цвітіння на кожну приймочку попадає не менше 300-400 пилкових зерен (Зайковська, 1968). Цукровий буряк є анемофільною культурою, тому при розмноженні кількість і якість пилку набуває великого значення. Наявність великої кількості пилку створює конкуренцію гамет, що є свідченням того, що добір може проходити як на рівні фенотипу, генотипу зиготи, так і в гаплоїдній фазі.

Самозапилення рослин цукрових буряків, яке використовується при створенні лінійного селекційного матеріалу, неминуче пов'язане із його негативним впливом на процеси запліднення, ембріогенезу і формування життєздатного насіння. Причому інцухт-депресія при зниженні рівня гетерозиготності спостерігається незалежно від умов року і місця вирощування (Боєлова, 1991) За даними Л.Н.Прохорової (1973), навіть однократне інцухтування знижує кількість пилкових зерен у пиляках майже вдвічі. При наступному інцухтуванні загальна тенденція зберігається, хоча і меншою мірою. При самозапиленні відмічено порушення процесу мейозу як у цукрових буряків, так і у інших культур. Аномалії в процесі мейозу виявлені незалежно від сорту і ступеня інцухту, (Ярмолюк та ін., 1986).

Інбридинг призводить також до зменшення кількості нормальних і збільшення кількості карликових і дрібних пилкових зерен. Слюсаренко, Петрушиною, Перетятко (1988) відмічена також тенденція зниження фертильності пилку із поглибленням інбридингу. Окремі рослини утворювали повністю стерильний пилок.

Запилення тісно пов'язане зі схожістю насіння. З.С.Слюсаренко, М.П.Петрушина, досліджуючи кореляційні зв'язки між деякими ознаками насінневих рослин різних форм цукрових буряків, вказували, що фертильність пилку і схожість насіння характеризуються коефіцієнтом кореляції $r = 0.58 \pm 0.07$, а зі ступенем зав'язування плодів - $r = 0.60 \pm 0.08$.

Дослідники, які вивчали схожість насіння, вважають, що ця ознака має спадкову обумовленість, хоча значною мірою залежить і від неспадкових факторів. Ступінь гомозиготності теж впливає на ці показники. В.Г.Перетятко, Ю.В.Кірсанова (2001) вказували, що „саме гомозиготи та моногетерозиготи гинуть на різних етапах ембріогенезу або утворюють виповнені, але нежиттєздатні плоди.” З підвищенням ступеня інбридингу диференціація і рівень схожості знижується. Низька схожість насіння обумовлена тим, що в результаті дії системи самонесумісності зародок дегенерує, зовні нормальні плоди є нежиттєздатними. У досліджах В.В.Добротскова (1981) рівень схожості насіння компонентів був невисокий (55-65%), проте він суттєво підвищується при відтворенні гібридів у фабричній генерації. За даними іноземних авторів, схожість у потомстві від трьох послідовних самозапилень була нижчою, ніж у контролі, і її відновленню сприяло перезапилення інбредних ліній.

Таким чином, внаслідок інбредної депресії за багатьма господарсько-цінними ознаками, що спостерігається у самозапилених поколіннях, гомозиготні лінії у практичній селекції самостійного значення не мають, тобто не можуть служити сортами. У генетичних дослідженнях такі лінії використовують для вивчення генетичної природи ознак, вони можуть бути їх донорами, а також сприяють виявленню цінних властивостей, що контролюються рецесивними генами (наприклад, однонасінність). Метод інцухтування має велике значення з точки зору наступної гібридизації ліній для одержання гетерозисних гібридів.

Першим дослідником, який ще в середині 19-го століття зробив узагальнюючий висновок про виявлення гібридної сили при дії перехресного запилення порівняно із самозапиленням у межах одного і того ж виду, був ч. Дарвін, хоча перші наукові досліді зі схрещування різних видів тютюну і перевазі гібридних форм проведені ще раніше - у другій половині вісімнадцятого століття, і належать І.Кельрейтеру. Із зародженням селекції як науки у цукрових буряків підвищення врожаю при схрещуванні у першому поколінні помічав ще Л.Вільморен, про що описано в "Історії фірми Вільморенів" П.Ф.Шліппе у 1929 р. Результати робіт зі схрещування різних рас цукрових буряків того часу викладено також і вітчизняними вченими С.В. Гудвілом та І.І. Войткевичем.

Генетичні дослідження цього явища, названого у 1914 р. гетерозисом, були започатковані Шеллом, Істом, Джонсоном та іншими генетиками на початку ХХ сторіччя. Значну частину наукових фактів, пов'язаних з гетерозисним ефектом, задовільно пояснювали як вплив добросприятливих домінантних алелів Давенпорт, Джонс, Колінз, і пізніше Брус, Кібл, Пеллю, Річі, Спрег. Проте деякі факти, особливо "monogene Heterosis", які не можна було пояснити з позиції теорії домінування, підтверджували наявність наддомінування як наслідок дії гетерозиготних пар алелів. К.Мазер (1955), враховуючи цитоплазматичні особливості батьківських форм, причиною гетерозису вважав сумарну взаємодоповнюючу дію всіх елементів клітини, що обумовлюють метаболізм гібридного організму. Критично оцінюючи існуючі на той час теорії, М.В. Турбін (1961) справедливо констатував, що гетерозис як складне біологічне явище не може бути пояснений одним типом взаємодії генів. Запропонована ним теорія генетичного балансу враховує причинно обумовлені зв'язки в системі ген-ознака, тобто різнонаправлену дію на гібридний організм всіх елементів спадкової основи його генотипу. Іншими словами, домінування, наддомінування, неалельні взаємодії генів є складовими генетичного балансу. Пояснення гетерозису як наслідку неалельної взаємодії генів, що знаходяться у різних геномах (теорія гетерогеномності), знаходимо у Ю.П. Мірюти (1971).

На основі молекулярно-генетичних досліджень проблеми гібридної сили Кетчсайд і Фінч розробили теорію генетичної комплементарності. Вплив гетерозису на фізіолого-біохімічні особливості організмів і його прогнозування успішно вивчали багато інших дослідників, зокрема, В.К.Шумний, В.Г.Шахбазов, Л.В.Хотильова.

Суттєвим внеском у вивчення механізмів гетерозису стало формулювання у 1983 р В.А. Струнниковим гіпотези про компенсаційний комплекс генів (ККГ) . Було чітко показано, що у відповідь на негативні мутації, що послаблюють життєздатність у популяціях мутантів, відбираються гени, які у гетерозиготі в F_1 дають гетерозисний ефект. Пізніше ним була запропонована схема отримання ліній з високою комбінаційною здатністю. Така гіпотеза нині є панівною і досить добре пояснює вагомому частку наукових фактів, добутих експериментальним шляхом, у різних біологічних об'єктах, у тому числі і в цукрових буряків. Грунтуючись на ній, В.А.Соколов (1992) для цілеспрямованого одержання і вдосконалення ліній для гетерозисної селекції розробив методуку "добрів на генотиповому модифікаційному фоні". Він встановив конкретний механізм гетерозису, вважаючи, що причиною гетерозису є епістатична взаємодія генів.

ролі у спадкуванні кількісних ознак у різних гібридів. Л.А. Тарутіна із співробітниками (1986) у якості тесту на неалельні взаємодії застосувала порівняльні оцінки три- і чотирилійних гібридів від відповідних середніх простих гібридів. Виявлено, що у більшості гібридів неалельні взаємодії не є вирішальними в генетичному контролі такої господарсько-цінної ознаки, як маса зерна у початку в гібридів F_1 .

Незначимість епістатичних ефектів описують і інші дослідники англійської наукової школи, вважаючи, що епістаз може бути важливим лише в унікальних генетичних поєднаннях, проте вони зустрічаються надзвичайно рідко. Проте однозначності у трактуванні генних взаємодій не було, оскільки у інших дослідах описані значущі ефекти, пов'язані з епістатичною дією генів у парних міжлінійних і трилійних гібридів. У деяких окремих комбінаціях схрещування епістаз як основна причина гетерозису виявлений Спрегом і Томасом.

Використовуючи більш точні методи досліджень, а саме біохімічні маркери (аллоферменти) для вивчення генетики 40 кількісних ознак, що характеризують гібриди кукурудзи, у 1987 р. Штубером і Едвардсом отримана додаткова інформація щодо різних типів дії генів. Для важливих господарсько-цінних ознак найбільш важливими були і найбільш часто виявлялися адитивні дії генів і наддомінування.

Незважаючи на багаточисленні спроби пояснити детермінацію гетерозису різними типами генних взаємодій, єдиної теорії, яка б могла точно передбачати результативність гібридизації, донині так і не створено. Це частково пояснюється тим, що при гібридизації батьківських форм взаємодіють не окремі гени, що обумовлюють ознаки, а цілі генні комплекси із присутніми у них зчепленням, плейотропією, генною взаємодією, кореляціями і т.д. Проте незаперечним вважається той факт, що саме гібридизація і отримання гетерозисних гібридів є резервом підвищення продуктивності. Міжсортіві схрещування, за даними М.О.Неговського, перевищують за продуктивністю сорти, а міжлінійні схрещування, особливо з використанням цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС) забезпечують ще більший ефект гетерозису (М.В.Роїк, І.Я.Балков, М.О.Корнєєва). Цей напрям був, є і залишається перспективним у селекційній роботі (О.Г.Кулик). Використання гібридів, створених на основі ЦЧС, дозволяє підняти збір цукру на 5-20%. Необхідно зазначити, що сама гібридність не може бути основною причиною підвищення продуктивності. Має значення ефект від гібридизації батьківських форм, тобто цінність компонентів схрещування, селекція яких має бути побудована на генетичних принципах з використанням ефективних методів.

У практичній селекції вважається доведеним той факт, що саме міжлінійні гібриди мають перевагу перед міжсортівими і сортовими. Якщо в міжсортівих або популяційних матеріалах із-за невіривності вихідних форм з різною частотою зустрічаються низько- і середньо врожайні біотики, то у міжлінійних гібридів рослини мають більший урожай в перерахунку на одну особину. Теоретичною основою цього явища є те, що різні алелі (домінантні і рецесивні) фіксовані в різних лініях, а це означає, що в поколінні F_1 при гібридизації різних інбредних ліній досягається гетерозиготність локусів. Це можна умовно представити, за С.Бороєвичем (1984), таким чином:

лінія із сорту А х лінія із сорту В
 ♀ АВсDeGІj і т.д. ↓ ♂ авCdeGІJ і т.д.
 F₁ АaВbCcDdEeGgIiJj і т.д.

Формула кількісного обґрунтування гетерозису $H F_1 = ? d u^2$, яку наводив у 1964 р. Д. Фальконер, вказувала на те, що при значенні d (домінантний ефект значного числа генів) і u^2 – квадраті різниці за частотою генів між лініями, які схрещуються, різниця u^2 буде найбільшою тоді, коли в гібридизацію вступають виключно гомозиготні лінії, а гібрид F_1 , гетерозиготний за всіма локусами, проявить максимальний ефект $H F_1$, пов'язаний із алельною взаємодією. Переваги міжлінійної селекції у цукрових буряків були помічені ще у 1970 р. А.Л. Мазлумовим, який розумів, що добросприятливі поєднання генів можна краще відтворити у кожному новому схрещуванні на рівні ліній, а не на рівні гетерозиготних за своєю суттю сортів. Це підтверджено і іншими авторами – і вітчизняними, і зарубіжними.

Гетерозис деякі автор справедливо оцінюють через його „багатокомпонентність”, тобто через залежність фенотипового прояву гетерозису від екологічних умов, що створює певні методичні труднощі в його вивченні і достовірній оцінці його величини. Тому рівень гетерозису оцінюють залежно від генетичних, селекційно-генетичних і селекційних позицій. Гетерозис у цукрових буряків найчастіше визначають через показник „гетерозис конкурсний” (Г конк.), який характеризує відсоткове відношення різниці F_1 і стандарту до стандарту. Відібрані таким чином гетерозисні комбінації можуть мати селекційну перспективу, оскільки можуть бути направлені на подальше вивчення у екологічному сортовипробуванні. Менш суворими відборами можна вважати гетерозисні комбінації, у яких оцінюють відсоткове відношення різниці F_1 і середнього значення обох батьківських форм до цього ж середнього значення батьків. Це так званий „гетерозис гіпотетичний”. За цим показником можна відбракувати комбінації, з якими не слід працювати у подальшому. І в генетичних дослідженнях оцінюють „гетерозис істинний” як збільшення ознаки у гібридів F_1 порівняно із кращою батьківською формою.

Необхідно зазначити, що показники гетерозису, оцінені у цих випадках, є фенотиповими. Генетичну обумовленість показників гетерозису гібридів за рядом господарсько-цінних ознак оцінюють через дію і взаємодію генів, що контролюють ці ознаки. Іншими словами, сама гібридність не обов'язково є засобом підвищення продуктивності. Першочергове значення для підняття потенціалу продуктивності має генетична цінність компонентів схрещування і підбір пар при формуванні гібридів.

У селекції перехреснозапильних культур, до яких відноситься і цукровий буряк, селекціонерам не вдалося використовувати інбредні лінії як комерційні сорти. Вони мають практичне значення лише у поєднанні з гібридизацією. Деякі дослідники (С.Т.Бережко, В.І.Костюченко, П.І.Вакуленко) вважають, що форми із високою загальною селекційною цінністю проявляють підвищену здатність до комбінування ознак.

Проте інші дослідники (І.Я Балков, С.В Катаненко, Е. Гуцулюк, В Рожко) не без підґрунтя для цього стверджують або про відсутність корелятивного

...улучшення ліній гібридів, а не ж про невисокий його значення. І це справедливо, інакше відпала б необхідність в оцінці ліній у гібридних комбінаціях. При цьому рівень базисної продуктивності повинен бути достатнім, аби одержати не лише гетерозисний ефект, але й перебільшення показників гібридів порівняно із стандартами (Корнеева, Власюк, 2004, Адаменко, 2005).

Оцінка за здатністю до комбінування, тобто можливістю сприятливого поєднання компонентів схрещування з метою збільшення значень ознак у гібридів порівняно із батьківськими формами, є необхідним елементом гетерозисної селекції. При великому генетичному різноманітті ліній, форм зразків на початкових етапах необхідно вибрати лише ті, які добре комбінуватимуться, а решту – вибракувати як неперспективний у плані гібридизації матеріал.

Постає природне запитання, яку систему контрольованих схрещувань слід раціонально вибрати для встановлення генетичної цінності ліній при гібридизації? На перших етапах ефективні міжсортіві схрещування, коли за рахунок кращого генофонду батьківських пар можуть бути збільшені шанси на добір із них інбредних ліній з високою комбінаційною здатністю. Для оцінки загальної комбінаційної здатності при створенні синтетиків може бути ефективним полікрос. Залежно від практичних завдань для оцінки ліній на тлі одного або кількох тестерів, або ж у специфічних комбінаціях застосовують топкроси, сітпроси, однобічні циклічні схрещування, факторіальні системи парних схрещувань і т.п. (В.К.Савченко,). Детальний опис систем контрольованих схрещувань для визначення генетичної цінності ліній, популяцій, вихідних матеріалів стосовно цукрових буряків, переваги і недоліки кожного з них для досягнення певної селекційної мети, конкретні матриці схрещувань знаходимо у М.О Корнеевої і М.В.Власюка (2004).

При оцінюванні ліній певний вплив має і вибір тестерів, які можуть характеризуватися широкою генетичною основою або бути специфічними, мати генетичний маркер, або ж не мати, володіти низькою, або ж високою і середньою власною комбінаційною здатністю. Цілком очевидно, що єдиного „універсального” тестера не існує. Використання кожного із них з певним ступенем інформативності дозволить відібрати кращі генотипи, відбракувавши малоцінні форми. Проте незаперечним можна вважати той факт, що ризик втрати цінних генотипів зменшується, якщо до оцінки залучити кілька тестерів. Слід зважати і на те, що і обсяг робіт із схрещування в цьому випадку теж збільшується. Принципом „золотої середини” можуть бути двотестерні схрещування, які при помірному обсязі робіт дають досить точну інформацію про досліджувані матеріали.

Різні вимоги, що ставляться до вибору тестера, обумовлені тим, що комбінаційна здатність – загальна і специфічна – різниться за своєю генетичною основою. У гібридів, отриманих від схрещування однієї і тієї ж лінії з іншими, спостерігається варіювання величини гетерозису, тому комбінаційну здатність виражають двома способами, визначаючи:

- загальну комбінаційну здатність (ЗКЗ), тобто здатність ліній проявляти гетерозисний ефект у гібриді при схрещуванні з іншими лініями;
- специфічну комбінаційну здатність (СКЗ), тобто відхиленні величини гетерозису від середнього значення гібридів за участю цієї лінії.

Генетичною детермінацією комбінаційної здатності є наступне: ЗКЗ виз-

начається адитивними спадковими факторами, а СКЗ пов'язана із домінуванням, наддомінуванням і епістазом.

Визначення рівня комбінаційної здатності як запилювачів, так і ЧС форм проводять на основі статистичних методів кількісної оцінки, розроблених і вдосконалених рядом авторів (К Мазер, Д Джинкс, М.В Турбін, Л.В Хотильова, В.К Савченко, П.П Літун та ін.) передбачає схрещування за певною системою одержання пробних гібридів і їх випробовування у польовому експерименті, математична обробка даних.

Ефекти комбінаційної здатності є мінливими як в різних умовах середовища, так і в процесі онтогенезу, причому більш стабільною є ЗКЗ, ніж СКЗ. Тому математичними методами необхідно виділяти варіанти, пов'язані із цими впливами для того, щоб визначати стабільність різних типів дії і взаємодії генів при гетерозисі (П.П Літун, 1996, М.О Корнеєва, 2000).

Прогнозування селекційно-генетичного покращення ЧС гібридів можна будувати на основі схрещування комбінаційно-здатних компонентів, одержаних з урахуванням ефектів ЗКЗ і СКЗ. За відсутності епістазу або його невеликої величини для такої оцінки адекватною буде адитивно-домінантна модель, яка дозволяє визначити параметри комбінаційної здатності. Добирають форми з позитивними ефектами, оскільки селекційна практика вказує на те, що від'ємні параметри батьківських форм не формують гетерозисних нащадків. Складність полягає в тому, що властивість комбінаційної здатності, що характеризує всі генотипи, залучені до схрещувань, за якою кількісною ознакою проявляється по-різному. У одного і того ж генотипу висока комбінаційна здатність за однією ознакою може супроводжуватись середньою або ж низькою – за іншими ознаками. Це, безумовно, робить проблематичним добір батьківських форм з високою комбінаційною здатністю за комплексом досліджуваних ознак (М.Малек, С.Бороевич, 1981). Не лише деякі абсолютні ознаки, як наприклад, врожайність і цукристість, можуть мати від'ємний кореляційний зв'язок (Бережко, Чемерис, 1986, Орлов, 2005), але й їх комбінаційна здатність за цими ознаками також може бути від'ємною (Антонов, 1986), не виключено і вплив неалельної дії генів. Крім того, оцінка ЗКЗ, як і СКЗ, значно залежить і від генотипового складу компонентів, які входять в топкросний (або діалельний) набір, а також від умов, в яких вивчаються гібриди (Щербак, 1985). Тим не менше, справедливою є математична модель, яка інтерпретує гетерозисний ефект будь-якої гібридної комбінації як сумарний ефект різнонаправлено діючих адитивних ефектів батьківських форм і ефектів їх взаємодії у системі цілісного генотипу (Роїк, Корнеєва, 2003). Знання цих компонентів дозволить цілеспрямовано управляти генетичною мінливістю основних господарсько-цінних ознак (Літун, 2004). Таким чином, компоненти схрещування при створенні гібридів повинні характеризуватися двома основними властивостями: 1) високою комбінаційною здатністю; 2) високою вирівняністю, що забезпечить стабільне відтворення гетерозису в F_1 в необмеженому ряду схрещувань. Добір за ЗКЗ і СКЗ не викликає сумнівів. Проте уявлення про важливе значення для гетерозису гетерозиготності орієнтували селекційну практику на використання в гібридизації ліній з високим поколінням інбридингу. При їх схрещуванні можна було досягти високого ступеню гетерозиготності і вирівняності посіву гібридних рослин F_1 . Проте експериментальні дані показали, що одержання гетерогенного F_1 на основі ліній з низьким рівнем інбридингу

Також може призводити до підвищення врожайності гібридів. Селекційні матеріали, з якими проводили тривалі добори, являють собою популяції зі звуженою генетичною основою з невисоким коефіцієнтом інбридинга (Петрятько, 1981), при залученні яких до схрещувань можна очікувати гетерозисний ефект.

Ефективність формування гетерозисного ефекту гібридів буде вищою, якщо при плануванні селекційного експерименту будуть залучатися географічно віддалені вихідні форми. Генофонд рослин цукрових буряків представлений сортами, лініями, гібридними зразками, формами різного походження, який при вивченні сучасними методами виявляє цінні ознаки, що не були відомими раніше. Генофонд технічних культур у Національному центрі генетичних ресурсів рослин України нараховує 5,4 тис. зразків (В.К. Рябчун, 2005) серед яких чимала частка представників роду Beta. Застосування кластерного аналізу у селекційних дослідженнях дозволяє вираховувати генетичну відстань (евклідова метрика) між зразками, розподіляючи лінії за кластерами (Тищенко з співр., 2004).

Визначення генетичної дивергенції між батьками, що проявляється у величині гетерозису, показало, що шанси появи високої частоти перспективних комбінацій збільшуються, коли батьки розташовані у різних кластерах або географічно віддалені (Логвинов з співр., 2004).

Таким чином, вивчення генетичної детермінації кількісних ознак і комбінаційної здатності форм, виявлення природи гетерозису є важливими як для теорії селекції, так і для розробки раціональних селекційних програм.

Підсумовуючи вищесказане, можна стверджувати, що, незважаючи на вагомості теоретичні і практичні розробки щодо гетерозису і його використання, деякі питання потребують поглибленого вивчення на основі методично правильно спланованого експерименту. До таких проблем, які потребують більш конкретних і глибоких знань, відносяться:

- визначення рівня інбридингу за основними господарсько-цінними показниками і вибір селекційно-орієнтованих методів подальшої роботи з ними;
- диференціація наявного вихідного матеріалу за комбінаційною здатністю на основі адекватних моделей генетичного аналізу,
- вивчення і уточнення закономірностей формування гетерозису за ознаками в системі цілісного генотипу на основі різних генплазм батьківських форм, що характеризуються цінними донорськими властивостями.

Застосування їх у комплексі в технологічному процесі селекції дозволить як створювати цінні компоненти (ЧС лінії та запилювачі), так і формувати на їх основі високопродуктивні гібриди цукрових буряків, які матимуть високу конкурентоспроможність на вітчизняному і світовому ринках.

Список літератури

1. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. - М.- Л.: Отз – Сельхозизд.- 1939. – 339 с.
2. Балков І.Я., Корнеева М.О. Проблеми одержання та використання самофертильних ліній цукрових буряків // Збірник наукових праць Інституту цукрових буряків. – К.: Аграрна наука. – 1997. - С. 21-28.
3. Корнеева М.А. Селекционно-генетическое изучение исходных популяций сахарной свеклы с целью создания комбинационно-ценных линий-опылителей // Автореф. канд. дис: 03.00.15 – генетика - К.: 1987. – 22с.

4. Вавилов Н.И. Селекция как наука. // Теоретические основы селекции растений. - Т. 1. - М. - Л.: Гос. изд-во сельхоз. лит-ры. - 1935. - С. 1-17.
5. Шевцов И.А. Использование инбридинга у растений. - К.: Наукова думка. - 1983. - 270 с.
6. Гринько М.Ф. Инцухт у сахарной свеклы // Свекловодство. - К.: Гос. изд-во сельскох. лит-ры УССР. - т.1. - 1940. - С. 727-740.
7. Бабьяж И.А. К вопросу аутофертильности и аутостерильности сахарной свеклы // Вопросы генетики, селекции и цитологии. - К.: ВНИС. - 1971. - С. 254-261.
8. Шевцов И.А., Кулик А.Г. Использование инбридинга в селекции сахарной свеклы // Генетика. - 9. - №12. - 1973. - С.126 - 134.
9. Корнеева М.А., Балков И.Я. Принудительное опыление в селекции самонесовместимых популяций многосемянной сахарной свеклы // Сельскохозяйственная биология. - №7. - 1985. - С. - 63-66.
10. Добросотсков В.В. Влияние инбридинга на отдельные признаки у сахарной свеклы // Сахарная свекла. - № 12. - 1975. - С.22-24.
11. Бутенко А.И., Вихрова Л.А., Набоких К.И. Становление сахаристости у линий сахарной свеклы по мере глубины инцухта // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. - № 8. - 1977. - С.29 - 31.
12. Молчан И.М. Гомозиготность при инбридинге и методы гетерозисной селекции у перекрестноопыляющихся видов растений // Изв. Тимирязевской с.-х. акад. - в.3. - 1975. - С.73-81.
13. Николайчук В.И. Создание самоопыленных линий сахарной свеклы и изучение у них генетики биологических и хозяйственных признаков // Автореф. канд. дис. - К.: 1982. - 25 с.
14. Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса - ее научное и практическое значение // Вестник сельскохозяйственной науки. - 1983. - №1. - С.34 - 40.
15. Балков И.Я. Цитоплазматическая мужская стерильность сахарной свеклы. - М.: Агропромиздат. - 1990. - 196 с.
16. Мазлумов А.Л. Селекция сахарной свеклы. - М.: Колос. - 1970. - 207 с.
17. Корнеева М.А., Балков И.Я. Пыльцеобразовательная способность исходных популяций и созданных на их основе линий сахарной свеклы // Цитогенетические и цитоэмбриологические исследования в селекции сахарной свеклы. - К.: ВНИС. - 1988. - С.148 - 156.
18. Бороевич С. Принципы и методы селекции растений. М.: Колос. - 1984 - 343 с.
19. Редько В.В. Особливості онтогенезу та формування продуктивності цукрових буряків і соняшнику. - К.: Укр ІНТЕІ. - 1994. - 140 с.
20. Корнеева М.О., Власюк М.В. Генетичний контроль схожості насіння ЧС гібридів цукрових буряків. - Фактори експериментальної еволюції організмів. - К.: Аграрна наука. - 2003. - С. 278 - 282.
21. Природа, проявление и прогнозирование гетерозиса (отв. ред. Шахбазов В.Г.) Харьков. - 1992. - 295 с.
22. Генетика і селекція на Україні на межі тисячоліть, у 4 т. - К.: Лотос, 2001. - Т.1,2.
23. Молчан И.М., Ильина Л.Г., Кубарев П.И. Спорные вопросы в селекции растений // Селекция и семеноводство. - 1996. - № 1-2. - С. 36-51.
24. Фолконер Д.С. Введение в генетику качественных признаков // М.: ВО "Агропромиздат", 1985. - 486 с.
25. Роїк М.В., Корнеева М.О., Власюк І.В., Власюк М.В. Методичні рекомендації зі створення самофертильних ліній – запилювачів – компонентів ЧС гібридів цукрових буряків. - К.: Аграрна наука. - 2004. - 15 с.

27. Тарутина Л.А., Хотылева Л.В. Взаимодействие генов при гетерозисе. - Минск: Наука і техника, 1990. - 176 с.
28. Роїк М.В., Корнеева М.О., Власюк І.В. Комбінаційна здатність ліній компонентів ЧС гібридів цукрових буряків // Зб. наук. праць.- випуск 2. Книга 1.- К.: ІЦБ - 2000. – С. 3-12.
29. Манько А.Є., Труш С.Г., Небиков М.В., Татарчук В.М., Підвищення комбінаційної здатності тетраплоїдних популяцій цукрових буряків за врожайністю і цукристістю коренеплодів в процесі 2-х циклів рекурентного добору.- Зб. наук. праць.- випуск 5. - К.: ІЦБ - 2003. - С. 78-84.
30. Роїк М.В., Корнеева М.О. Генетична детермінація гетерозису за продуктивністю ЧС гібридів цукрових буряків, створених за участю само несумісних і само фертильних ліній – запилювачів. К.: Аграрна наука. – 2003. - С 303-310.
31. Роїк М.В., Корнеева М.О., Ермантраут Е.Р. Формування елементів продуктивності у цукрових буряків залежно від типу генних взаємодій // Вісник аграрної науки. - № 9. - 1996. - С. 53-56.
32. Корнеева М.О., Власюк І.В., Ермантраут Е.Р. Генні взаємодії і їх вплив на гетерозис. - // Зб. наук. праць. – вип. 3. - Матеріали наукової конференції “Селекція, насінництво і технологія вирощування цукрових буряків та інших культур цукрової сівозміни.- К.: МСП “Гекар”. - 2000. - С.24-29.
33. Катаненко С.В. Совершенствование методов оценки комбинационной способности линий сахарной свеклы на основе изучения модификационной и генетической изменчивости МС гибридов в многофакторном эксперименте // Автореф. канд. дис. – 06.01.05. - селекция и семеноводство. – К.: ВНИС. - 1993. - 20 с.
34. Корнеева М.О. Проблеми добору в селекції цукрових буряків // Тези доп. “Генетичні ресурси для адаптивного рослинництва” - Львів. - 2005. – С. 127 – 128.
35. Литун П.П., Проскурин П.В. Генетика количественных признаков.-К.: УМК ВО, 1992.-97 с.
36. Волгин В.В. Повышение комбинационной способности популяций и линий сахарной свеклы по массе коренеплодов и сахаристости в процессе цикла рекурентного отбора. – Автореф. канд. дис. Спец. 06.01.05. – селекция и семеноводство. – К.: ВНИС. – 1989. – 22 с.
37. Литун П.П., Коломацкая В.П., Белкин А.А., Садовой А.А. Генетика количественных признаков и селекционно – ориентировочные анализы в селекции растений. / Учебное пособие. – Харьков, 2004. – 134 с.

Аннотация

В статье освещено значение многосемянных опылителей в формировании высокой продуктивности сахарной свеклы, основные хозяйственноценные параметры отцовского компонента, методы создания, оценки опылителей и подбора пар для гибридизации.

Annotation

The article considers the importance of multigerm pollinators in formation of high productivity of sugar beet, main agronomic parameters of a male component, methods of development, evaluation of pollinators and selection of pairs for hybridization.