

РЕЦИПРОКНЫЙ ЭФФЕКТ У СТЕРИЛЬНЫХ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Н.Н. Кутищева, И.В. Аксёнов, Б.К. Литовченко

Институт масличных культур НААН

Установлено, что уровень формирования урожайности гибридных комбинаций подсолнечника наследуется по материнской форме. При применении обратных скрещиваний отмечено снижение урожайности на 3,5-3,9 ц/га. Изменение состава полипептидов гелиантина в гибридных комбинациях, их наследование и проявление обуславливается как применением обратных скрещиваний, так и проявлением доминантного характера наследования отдельных компонентов белковых спектров независимо от схемы скрещивания.

Ключевые слова: подсолнечник, родительская форма, схема скрещивания, урожайность, белковый спектр.

Введение. Реципрокный эффект в селекции сельскохозяйственных культур находится на разных уровнях изучения, так, например, различия по признакам у гибридов от разнонаправленных скрещиваний двух сортов отмечается селекционерами с того времени, когда начали широко применять гибридизацию сортов в селекции растений. Так, например, К.А. Тимирязев, рассматривая закономерности возникновения «простой и сложной наследственности», отмечает, что реципрокные гибриды не всегда бывают идентичными [1].

Считается, что реципрокные гибриды неравнозначны и поэтому при подборе пар для скрещивания в качестве материнской формы предпочтительнее использовать более продуктивный сорт [2].

Установлено влияние материнской формы на формирование уровня урожайности гибридным потомством. Доказательством этому служит наличие существенной разницы по основным элементам продуктивности, продолжительности вегетационного периода, жизнеспособности семян и ряду других показателей у реципрокных гибридов пшеницы и ячменя [3]. Подобные результаты получены и на других культурах, таких как сорго, картофель, морковь, кукуруза.

В тоже время другими исследованиями доказывается, что в подавляющем большинстве реципрокных скрещиваний признаки и свойства гибрида не зависят от направления скрещивания.

В научной литературе рассматривался и вопрос о формообразовательном процессе в расщепляющихся реципрокных гибридных популяциях. Например, на арахисе отмечено влияние направления скрещивания на наследование в первом гибридном поколении таких признаков как урожайность бобов, их размер, высота центрального стебля. А успех отбора лучших по комплексу хозяйственно-ценных признаков растений в расщепляющихся гибридных популяциях F_2 и F_3 зависит от направления скрещивания родительских форм [3]. Другими словами, формирование новых форм в расщепляющихся гибридных популяциях определяется направлением

© Н.Н. Кутищева, И.В. Аксенов

скрещивания и зависит от взаимодействия ядерного материала материнской и отцовской форм в ядре гибрида. А если процесс формирования зависит от направления скрещивания, а результаты этого процесса неравнозначны в реципрокных расщепляющихся популяциях, то можно предположить, что гибриды от реципрокных скрещиваний неравноценны по своим геномам. Качественно разные ядра прямых и обратных гибридов и взаимоотношения в них между отцовским и материнским гаметным содержимым будут разными. Цитоплазма при этом играет не последнюю роль. Б. Бат и Н. Даван (Bhat, Dhawan) показали, что при ведении селекции гибридов кукурузы, влияние цитоплазмы на изучаемые признаки в значительной мере зависит от доли количественных генов, контролирующими соответствующие признаки, полученные от отцовского родителя [4]. Если доля генов, полученных от отцовского родителя, превышает определённый предел (как установлено опытным путем – 15%), то влияние цитоплазмы на признаки, контролируемые этими генами, фенотипически не проявляется.

Неравноценность комбинаций по уровню урожайности и выхода масла при реципрокных скрещиваниях подсолнечника показывается исследованиями В.С. Пустовойта [5].

Исследование реципрокных межлинейных гибридов подсолнечника были проведены В.Т.Рожковой на Кубанской опытной станции ВИР. Сообщается, что в целом реципрокный эффект у разнонаправленных гибридов по урожаю семян отсутствует. Существенные различия по этому признаку в среднем за три года показали только две комбинации из 15. «Наблюдаемые реципрокные различия по урожаю семян являются довольно неустойчивыми и чаще всего проявляются в неблагоприятные для роста и развития подсолнечника годы» [6].

Исследованиями Ю.И. Лукьянчик отмечается, что выявленные реципрокные эффекты «носят нерегулярный характер (частота проявления от 10 до 30 %) и имеют практическое значение только в отдельных гибридных комбинациях». По урожайности семян автор не обнаружил реципрокного эффекта у 20 изучавшихся невосстановленных гибридов [7].

Достоверных сведений об уровнях выраженности признаков у реципрокных гибридов подсолнечника очень мало, так как в простых восстановленных гибридах в качестве восстановителя фертильности пыльцы чаще всего используют ветвистую форму, которая не используется в качестве материнской формы, поэтому на эту проблему и не обращают внимания. Иная проблема возникает при создании трехлинейного гибрида, для создания простого невосстановленного гибрида (материнская форма).

Чтобы понять суть реципрокного эффекта мы изучали реципрокный эффект у разнонаправленных простых невосстановленных гибридов подсолнечника, полученных в системе диаллельных скрещиваний [8]. Результаты этого изучения представлены в настоящей работе.

Материал и методы исследований. Исследования проводились в Институте масличных культур НААН. В скрещивание были вовлечены стерильные (А) и закрепляющие стерильность (Б) аналоги родительских линий подсолнечника, которые созданы в лаборатории селекции межлинейных гибридов подсолнечника: ЗЛ 9, ЗЛ-169, ЗЛ102, ЗЛ103.

Скрещивали линии по полной диаллельной схеме, соответствующей третьему методу (по Гриффингу): прямые и обратные скрещивания с числом комбинаций Р (Р-1).

Такая схема скрещиваний, наряду с вычислением общей и специфической комбинационных способностей, позволяет выявить наличие реципрокного эффекта у гибридов на основе изучаемых линий и оценить уровень его достоверности [9].

Для обработки данных урожайности и установления достоверности различий по признакам между реципрокными гибридами использовали методики Б.А. Доспехова [10].

Для изучения изменения аллельных вариантов электрофоретических спектров гибридных комбинаций применяли электрофорез запасных белков семян по методике Ф.А. Попереля [11].

Результаты исследований и их обсуждение. Признак «урожайность семян» реципрокных гибридов был подвергнут анализу по экспериментальному третьему методу (по Гриффингу) [10]. Дисперсионный анализ реципрокного эффекта у гибридов на основе изучавшихся линий в системе диаллельных скрещиваний по данному признаку представлен в таблице.

Таблица

Оценка различий в урожайности между реципрокными гибридами
(данные за 2007-2009 гг.)

| Гибридная комбинация | Урожайность, ц/га | + - к прямому скрещиванию, |
|----------------------|-------------------|----------------------------|
| ЗЛ9А х ЗЛ169Б | 25,0 | -3,55* |
| ЗЛ169А х ЗЛ9Б | 28,5 | |
| ЗЛ102А х ЗЛ103Б | 23,9 | -3,94* |
| ЗЛ103А х ЗЛ102Б | 27,8 | |

Различия между реципрокными парами достоверны при $P 0,05$

Как показал анализ полученных данных, при испытании реципрокных гибридов в условиях южной Степи, реципрокные эффекты оказались достоверными при 5% уровне значимости.

Данные показывают, что урожайность в гибридной комбинации ЗЛ9А х ЗЛ169Б была достоверно ниже на 3,55 ц/га урожайности обратной гибридной комбинации ЗЛ169А х ЗЛ9Б.

Представленная другая реципрокная пара имеет аналогичные достоверные различия формирования урожая семян. Гибридная комбинация ЗЛ102А х ЗЛ103Б формировала урожайность 23,90 ц/га, что на 3,9 ц/га меньше, чем у реципрокного гибрида ЗЛ103А х ЗЛ102Б.

На основе полученного результата урожайности реципрокных гибридов становится актуально необходимым проведение анализа аллельных вариантов электрофоретических спектров запасных белков, семян родительских компонентов и их реципрокных гибридов.

Оценку проявления и наследования компонентов белков спектров при реципрокных (обратных) скрещиваниях осуществляли путем сравнения белковых спектров на электрофореграммах [11, 12].

На электрофореграммах наблюдается пять электрофоретических спектров с разной молекулярной массой и подвижностью. Аллели генов, отвечающие за синтез того или иного полипептида, представлены на электрофореграммах полосами.

При анализе электрофореграмм генотипически различных родительских линий подсолнечника ЗЛ169А; ЗЛ9Б; ЗЛ102А; ЗЛ 103Б и их гибридных

комбинацій змінення в алельних варіантах гібридів відмічені в четвертому електрофоретическому спектрі (Hel 4) і шостому електрофоретическому спектрі (Hel 6). По остальных електрофоретических спектрах (Hel 1, Hel 2, Hel 3) отриманих гібридних комбинацій (ЗЛ102А х ЗЛ103Б, ЗЛ103А х ЗЛ102Б, ЗЛ169А х ЗЛ9Б, ЗЛ9Б х ЗЛ169А) змінень в алельних варіантах не відмічено.

Вне зависимости от использования родительских линий в качестве материнских и отцовских форм в шестом электрофоретическом спектре (Hel 6) проявляется гетерозигота – наличие двух аллелей, которые характерны для родительских линий.

Линии подсолнечника гомозиготны по гену Hel 6. У линий подсолнечника ЗЛ102 и ЗЛ9 по гену Hel 6 отмечено наличие первого более медленного компонента; у линий ЗЛ103; ЗЛ169 – наличие второго более подвижного компонента. В семенах F₁ от скрещивания линий, которые в данном случае различаются по аллельным вариантам Hel 6, наблюдается кодоминантная экспрессия аллелей обеих родительских форм. При обратных скрещиваниях родительских линий аллельные варианты по Hel 6 в гибридных комбинациях оставались без изменений.

По четвертому электрофоретическому спектру, представленному серией компонентов, при реципрокном скрещивании отмечались изменения аллельных вариантов.

На рисунке 1 отображена электрофореграмма самоопыленных линий ЗЛ9А и ЗЛ169Б и их гибридная комбинация ЗЛ9А хЗЛ169Б.

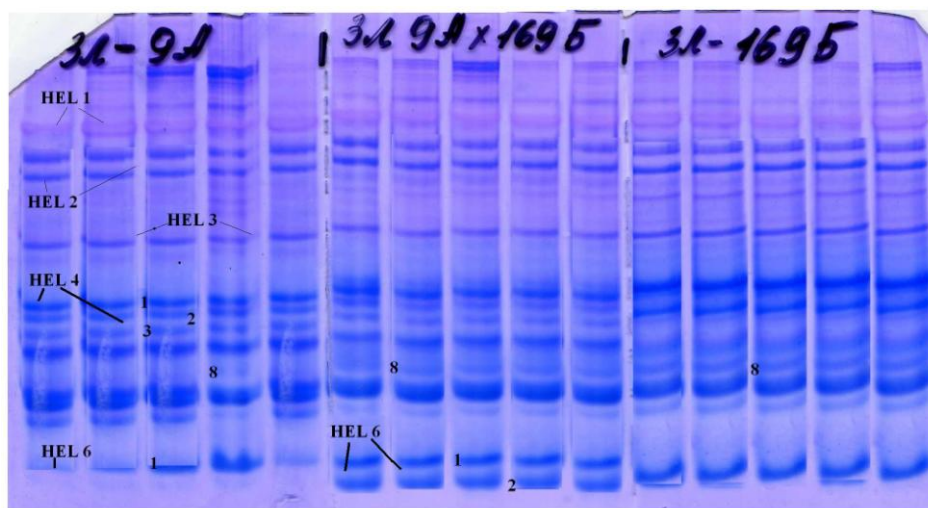


Рис. 1. Электрофореграмма реципрокных скрещиваний гибридной комбинации подсолнечника ЗЛ9А х ЗЛ169Б и ее родительских компонентов

В гибридной комбинации ЗЛ9А х ЗЛ169Б отмечалась кодоминантная экспрессия аллельных вариантов двух линий. В гибридной комбинации по Hel 4 зафиксированы аллельные варианты 0, 1, 2, 3 полипептидов, со слабым проявлением полипептида 0 и более слабой интенсивностью полипептида.

Для линии ЗЛ 9 характерно наличие 1-го интенсивного компонента, 2-го и 3-го компонентов; для линии ЗЛ169 – наличие нулевого компонента нормальной интенсивности и 1-го, 2-го компонентов слабой интенсивности. При сильной интенсивности 5-го компонента Hel 4 в линии ЗЛ9А и слабой

интенсивности этого компонента в линии ЗЛ169Б в гибридной комбинации ЗЛ9А х ЗЛ169Б отмечено промежуточное наследование по интенсивности данного компонента. Компонент 8 электрофоретического спектра Nel 4 при проявлении слабой интенсивности в материнской форме и сильной интенсивности в отцовской форме в гибридной комбинации имеет слабую интенсивность, как в материнской форме.

На рисунке 2 отображена электрофореграмма обратной гибридной комбинации ЗЛ169А и ЗЛ9Б, родительские компоненты обратной гибридной комбинации ЗЛ169А х ЗЛ9Б.

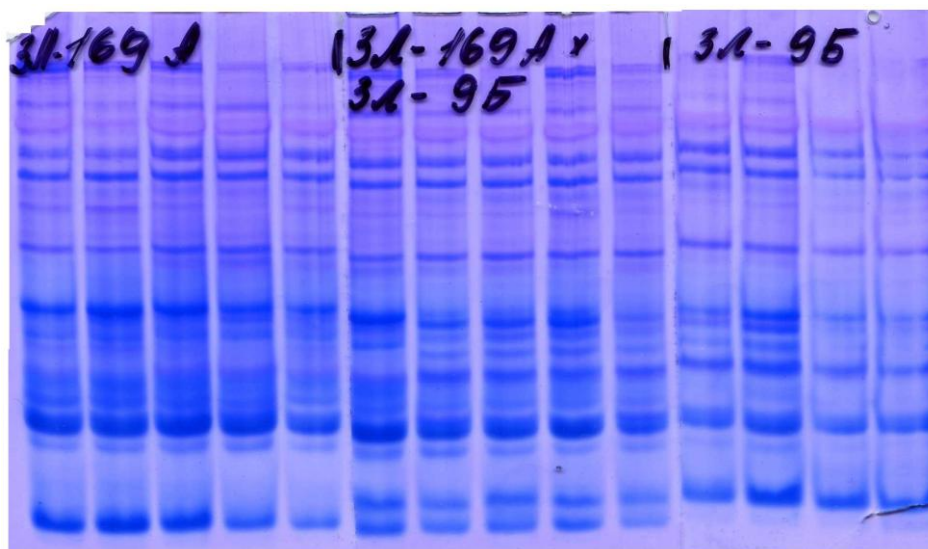


Рис. 2. Электрофореграмма реципрокных скрещиваний гибридной комбинации ЗЛ169А х ЗЛ9Б и ее родительских компонентов

При обратном скрещивании ЗЛ169А х ЗЛ9Б, по сравнению с гибридной комбинацией ЗЛ9А х ЗЛ169Б, отмечается более интенсивное проявление 1-го, 2-го, 3-его компонентов Nel 4.

8-й компонент Nel 4 в гибридной комбинации ЗЛ169А х ЗЛ9Б характеризуется более сильной степенью интенсивности. При реципрокных скрещиваниях данный компонент степени интенсивности наследуется по материнской форме.

Компоненты 1, 2, 3 Nel 4 по степени интенсивности в гибридной комбинации наследуются по отцовской форме.

Родительские линии ЗЛ 102А и ЗЛ 103Б отличаются аллельными вариантами Nel 4 (рис. 3).

При различающихся компонентах состава полипептидов гелиантинина в четвертом электрофоретическом спектре Nel 4 самоопыленная линия ЗЛ102 идентифицируется по проявлению на электрофореграммах 1-го, 2-го, 3-го компонентов, 5-ым интенсивным компонентом, 8-ым слабым интенсивным компонентом. Родительская линия ЗЛ 103 характеризуется наличием на электрофореграмме 0,2, слабой интенсивности 3-мя компонентами, отсутствием 5-го компонента и проявлением 7-го, 8-го компонентов.

На рисунке 3 отображена электрофореграмма гибридной комбинации ЗЛ 102А х ЗЛ 103Б.

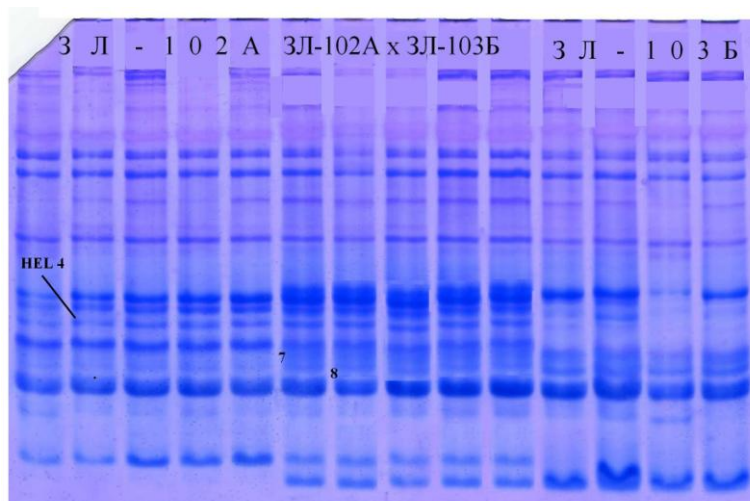


Рис. 3. Электрофореграмма реципрокных скрещиваний гибридной комбинации 3Л102А x 3Л103Б и ее родительских компонентов

В гибридной комбинации 3Л102А x 3Л103Б наблюдается кодоминантное наследование и проявление 0, 1, 2, 3 компонентов Hel 4. При этом наблюдается более интенсивное проявление 1-го компонента и менее интенсивное проявление 6-го компонента, свойственного линии 3Л103. По четвертому электрофоретическому спектру в гибридной комбинации проявляется 5-ый компонент средней интенсивности и 8-ой компонент слабой интенсивности, что характерно для линии 3Л 102.

На рисунке 4 отображена электрофореграмма аллельных вариантов компонентов полипептидов гибридной комбинации обратного скрещивания 3Л103А x 3Л102Б.

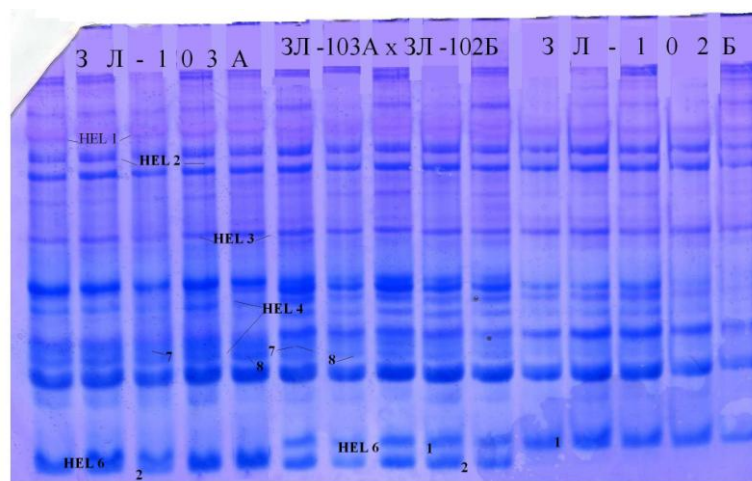


Рис. 4. Электрофореграмма гибридной комбинации 3Л103А/3Л102Б и ее родительских компонентов 3Л103А и 3Л102Б

В гибридной комбинации обратного скрещивания 3Л103А x 3Л102Б отмечается наследование и проявление 0,1,2,3 полипептидов гелиантинина, как и в комбинации прямого скрещивания. В данной гибридной комбинации

проявление 5-го компонента по степени интенсивности наследуется по отцовской форме ЗЛ102. В комбинации обратного скрещивания, в отличие от комбинации прямого скрещивания, на электрофореграмме наблюдается проявление и 7-го, и 8-го компонентов слабой интенсивности.

Выводы. Данные исследования показывают, что формирование урожайности семян подсолнечника наследуется по материнской форме. В селекции простых гибридов подсолнечника сложно судить о реципрокном эффекте, так как в качестве отцовского компонента чаще всего используют ветвистые формы. О реципрокном эффекте относительно невосстановленных простых гибридов можно говорить с некоторым допущением, ибо в скрещивании не используются аналогичные стерильные линии с восстанавливающей фертильностью способностью. Для определения более гетерозисного простого невосстановленного гибрида (стерильного) необходимо использовать метод диаллельного скрещивания.

При реципрокных скрещиваниях отмечаются некоторые изменения в аллельных вариантах четвертого электрофоретического спектра Nel 4. Изменение состава полипептидов гелиантинина Nel 4, их наследование и проявление обуславливается как применением реципрокных скрещиваний, так и предопределяется доминантным характером. Степень интенсивности 0,1,2,3 компонентов предопределяется применением прямых и обратных скрещиваний. Проявление гибридной комбинации 5-го компонента носит доминантный тип наследования, в независимости от схемы комбинации скрещивания.

Наследование проявления 7-го и 8-го компонентов в гибридных комбинациях предопределяется самой комбинацией скрещивания и наследуется по материнской форме, то есть происходит передача потомству только материнского признака.

Литература

1. Тимирязев К.А. Исторический метод в биологии. Избранные сочинения / К.А. Тимирязев. – М.: Сельхозизд., 1949.- С.66.
2. Общая селекция и семеноводство полевых культур / [В.Я. Юрьев, П.В. Кучумов, Г.Н. Линник, В.Г. Вольф, Б.Т. Никулин]. – М.: Сельхозизд., 1955.- С.69.
3. Обыдало Д.И. Эффективность отбора из гибридных популяций арахиса при реципрокных скрещиваниях /Д.И. Обыдало // Бюллетень НТИ по масличным культурам, ВНИИМК. – Краснодар, 1976. - Вып.1. - С.56-58.
4. Bhat B.K., Dhawan N.L. Threswold concentration of Plasmon sensitive poligenis in the expression of guantative charucters of maise (Zea mays L.).- “Theoretical and Appl. Genetics,” 1970, v.40, №8, p.347-350.
5. Пустовойт В.С. Отчет отдела селекции и семеноводства подсолнечника ВНИИМК //Научный отчет ВНИИМК за 1941-1944гг. – М.: Огиз-Сельхозизд., 1946. – С.11-46.
6. Рожкова В.Т. Изучение реципрокных гибридов подсолнечника /В.Т. Рожкова// Науч.-техн. бюл. ВНИИМК. – Краснодар, 1983. - С.13-16.
7. Лук’янчик Ю.І. Мінливість та успадкування ознак у вихідних форм і створення їх на основі гібридів соняшнику в умовах східної частини Степу України: автореф. дис. канд. с.-х. наук / Ю.І. Лук’янчик. – Х., 2007. - 20 с.
8. Кутищева Н.Н. Различия в признаках реципрокных гибридов подсолнечника / Н.Н. Кутищева, Б.К. Литовченко// Наук.-техн. бюл. ЮК. – Запорожье, 2009. – Вып.14. - С.35-43.

9. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности. – Х., 1980. - 75с.

10. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта /Б.А. Доспехов. – М.: Колос, 1973.- С. 160-162; 240-249.

11. Попереля Ф.О. Генетична інтерпретація електрофореграм геліантиніну насіння F_1 соняшнику /Ф.О. Попереля // Цитологія і генетика. – Т.34, – №2.- С.84-90.

12. Аксенов И.В. Использование запасных белков семян подсолнечника для определения генетической чистоты линий и гибридов / И.В. Аксенов, О.В. Логвиненко, В.Н. Никонова//Науч.-техн. бюл. ИМК - Запорожье, 2007. - С. 3-11.

РЕЦИПРОКНИЙ ЕФЕКТ У СТЕРИЛЬНИХ ГІБРИДІВ СОНЯШНИКУ

Н.М. Кутіщева, І.В. Аксьонов, Б.К. Литовченко

Встановлено, що рівень формування врожайності гібридів соняшнику спадкується за материнською формою. При зворотних схрещуваннях відмічено зниження врожайності на 3,5-3,9 ц/га. Зміна складу поліпептидів геліантинінів у гібридних комбінаціях, їх спадкування та прояв обумовлюється як застосуванням зворотних схрещувань, так і проявом домінантного характеру спадкування окремих компонентів білкових спектрів, незалежно від схеми схрещування.

RETURN EFFECT AT STERILE HYBRIDS OF SUNFLOWER

N.N. Kutishcheva, I.V. Aksyonov, B.K. Litovchenko

It is established that level of formation of productivity of hybrid combinations of sunflower is inherited under the parent form. At application of return crossing productivity decrease on 3.5-3.9 ts/hectares is noted. Change of structure of polypeptides heliantinin in hybrid combinations, their inheritance and display is caused both application of return crossing, and display of prepotent character of inheritance of separate components of albuminous spectrum irrespective of the crossing scheme.

Рецензент: В.І. Троценко, кандидат біол. наук, зав. кафедрою растениеводства Сумського національного аграрного університета.