

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА КРУПНОСТИ СЕМЯН У ПОДСОЛНЕЧНИКА (*HELLIANTHUS ANNUUS L.*) В КОМБИНАЦИИ СКРЕЩИВАНИЯ Л12Б x КП11Б

К.В. Ведмедева, Е.А. Носаль

Институт масличных культур НААН, г. Запорожье, Украина

Одним из главных параметров в селекции подсолнечника является крупность семян. Обычно в селекционных отборах для этого используют показатель массы 1000 семян. Для подбора родительских компонентов при гетерозисной селекции необходимо знать тип наследования крупности семян, выраженной, как в массе 1000 семян, так и в их размерах. В то же время генетика этих признаков изучена значительно меньше, чем другие хозяйственные признаки. Целью исследования стало определение типа наследования в первом и втором поколении признаков массы 1000 семян и длины семянок в комбинации скрещивания линий с обычными округлыми и крупными длинными семянками. Сравнение родительских линий по массе 1000 семян с использованием критерия Стьюдента свидетельствует о существенном их различии. Потомства второго поколения были распределены на 16 классов. Растения потомств первого и второго поколения вместе с родительскими линиями были распределены по массе 1000 семян. Измерено 68 растений Л12Б, 160 растений КП11Б, гибридов первого поколения 25 растений, два потомства гибридов второго поколения в количестве 70 и 57 растений. Наименьшая масса 1000 семян линии КП11Б составила 85 г, а у Л12Б наибольшая 65 г. Мы предположили три возможные соотношения расщеплений для дигенного контроля признака: 9:6:1, 12:3:1, 15:1. Дигенная модель была выбрана ввиду малого числа растений второго поколения, соответствующих одному из родителей. Согласно полученных критерий Пирсона по признаку массы 1000 семян однозначно можно подтвердить гипотезу о дигенном рецессивном контроле меньшей массы 1000 семян – соотношение 15:1. В наших популяциях второго поколения выявлены высокие коэффициенты корреляции между признаками массы 1000 семян и длины семянок: 0,66 и 0,68. По признаку длины семянок было проведено такое же измерение каждого растения родительских линий и гибридов. Модель расщепления 15:1 при отнесении к меньшей части растений с маленькой длиной семянок, как у линии Л12Б, была достоверной по обоим потомствам и их сумме. Также достоверным во всех вариантах было соотношение 9:6:1 – с выделением класса растений второй родительской линии КП11Б. Это свидетельствует про отличия контроля длины семянки у линий КП11Б и Л12Б. Доминантные аллели обуславливают большую длину семянок. Гены имеют комплементарное взаимодействие.

Ключевые слова: подсолнечник, наследование, длина семянок, масса 1000 семян.

Введение. Одним из важных направлений в создании и использовании сортов и гибридов подсолнечника является кондитерское. Для него одним из главных параметров в селекции является крупность семян. Обычно в селекционных отборах для этого используют показатель массы 1000 семян. Регулярно в мире создаются сорта и гибриды с массой 1000 семян более 100 г (Котлярова 2016). Подбор родительских компонентов при гетерозисной селекции

создает крайнюю необходимость в знании наследования крупности семян, выраженной как в массе 1000 семян, так и в размерах семянок. В то же время генетика этих признаков изучена значительно меньше, чем другие хозяйственные признаки, например как масса семян с растения (Волгин 2017).

Исследования наследуемости признака массы 1000 семян показали высокие коэффициенты наследуемости (Stankovic 2005). Josić S. с соавторами (Josić 2000) установили аддитивное взаимодействие генов, обуславливающих размеры семянок и частичное доминирование. Известны исследования в которых получено доминирование, сверхдоминирование и промежуточное наследование больших размеров семян (Hladni 2007).

Проведены исследования по изучению наследования длины и соотношения размеров семянок (Soroka 2019). Исследования показали рецессивный контроль двумя или тремя генами признака округлой по отношению к удлинённой семянке.

Васильевой Т.А. с соавторами (Васильева 2012) проведено исследование изменения размеров семян в корзинке по их расположению у разных сортов и получен вывод, что селекция на увеличение крупности семян по существу является селекцией на уменьшение их числа в корзинке. S. Gnan с соавторами (Gnan 2014), используя молекулярное маркирование, напротив, доказывают независимость признаков размера семянок и их количества.

В исследовании по изучению корреляции признака массы 1000 семян с размерами семянок получены существенные коэффициенты корреляции у одних линий только с шириной семянок, а у других с длиной и шириной (Бочкарёв 2017)

Ранее нами установлен тип наследования размеров семянок и массы 1000 семян у гибридов первого поколения. В этом исследовании использовано оба родителя с семенами крупнее обычных, но линии достоверно отличались по размерам семян между собой. Показало доминирование признака меньшей массы 1000 семян и меньшей длины семянки над параметрами более крупных семян (Носаль 2017). Мы продолжили исследования в этом направлении, но уже используя более контрастные по размерам линии.

Цель работы - установление закономерности наследования признаков массы 1000 семян и длины семянок в комбинации скрещивания линий с обычными округлыми и крупными длинными семянками.

Материалы и методы исследования

В качестве материала исследований были использованы две селекционные линии с кардинально отличающимися по семенам. Линия Л12Б обладает округлыми выпуклыми семянками, длина которых, в среднем, достигает 1 см, а масса 1000 семян – 36 г. Эта линия используется в высокоолеиновых и масличных гибридах. Линия КП11Б обладает крупными семянками с грубой лузгой, средней их длиной 1,44 см, и массой 1000 семян 140 г. Линия является материнской формой кондитерского гибрида Смак созданного в Институте масличных культур НААН.

Опыты проводили в селекционном севообороте Института масличных культур в 2017-2018 гг. Технология подготовки почвы классическая с оборотом пласта. Посев ручными сажалками. Родительские растения и гибриды первого поколения изолировали индивидуальными изоляторами из нетканого материала. Цветки растений кастрировали вручную, собирали пыльцу, скрещивали и самоопыляли растения первого поколения. Высевали семена родительских

растений, гибридов первого и второго поколений рядом делянками в соответствии с количеством семян, с густотой стояния растений 40 тыс./га.

Семена каждого растения собирали после созревания и измеряли массу 1000 семян в трех повторениях, а длину семян в пяти повторениях с каждой корзинки. Для дальнейших расчетов генетики признака использовали средние значения данных с каждой корзинки. Установление типа наследования и его доказательство проводили используя методические рекомендации в изложении Мережко А.Ф. (Мережко 1984).

Результаты исследований и их обсуждение

Сравнение родительских линий по массе 1000 семян с использованием критерия Стьюдента свидетельствует о существенном их различии. Потомства второго поколения были распределены на 16 классов. Растения потомств первого и второго поколений вместе с родительскими линиями были распределены по массе 1000 семян (рис.1). Размах изменчивости растений второго поколения был разделен на 16 классов. Для наглядности результатов число растений соответствующего класса было переведено в процент от всех изученных. Было измерено 68 растений Л12Б, 160 растений КП11Б, гибридов первого поколения 25 растений, два потомства гибридов второго поколения в количестве 70 и 57 растений. На рисунке 1 показано, что родительские компоненты не перекрываются между собой. Наименьшая масса 1000 семян у линии КП11Б составила 85 г, а у Л12Б наибольшая 65 г. Диапазон изменчивости гибрида первого поколения немного перекрывается с обоими родителями, но пик его приходится практически посередине между ними. Гибриды второго поколения обоих потомств имеют очень похожую форму распределения с небольшим смещением. Они имеют два пика, больший из которых соответствует родительской крупноплодной линии КП11Б, а меньший можно соотнести с гибридами первого поколения. И только маленькая часть потомств соответствует диапазону изменчивости линии Л12Б.

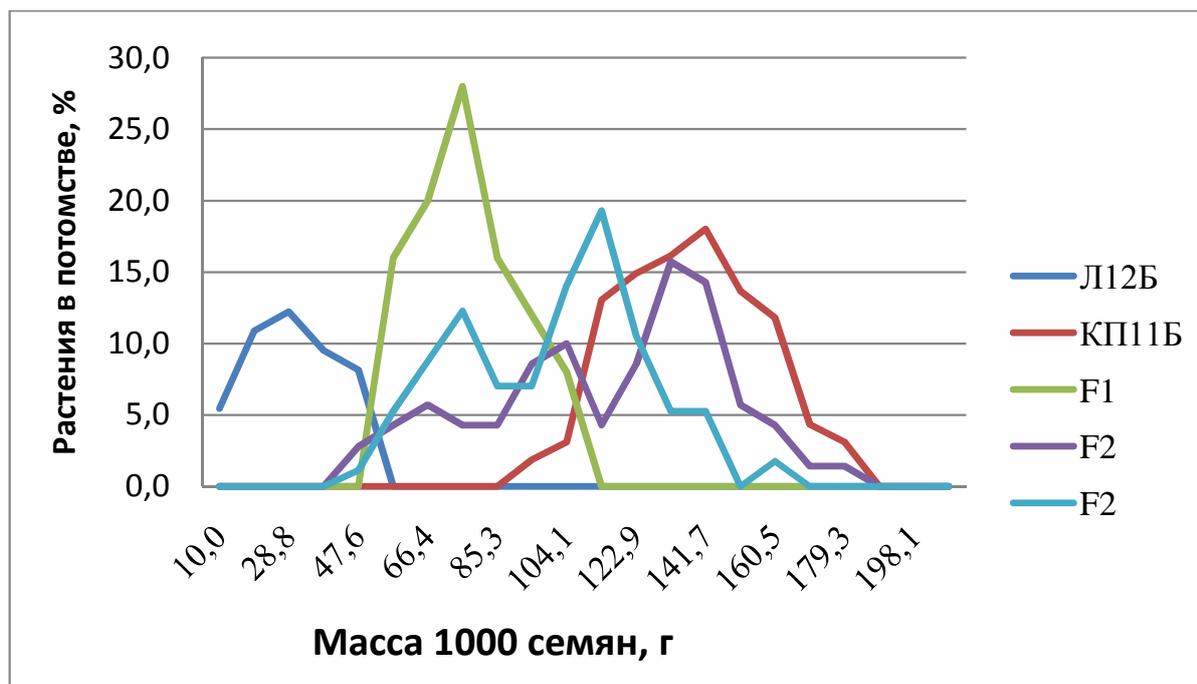


Рис.1. Частота распределения растений подсолнечника по признаку массы 1000 семян

Для установлення успадкування в класическій моделі були определены границы материнской и отцовской форм и соответственно этим границам распределены растения по соответствующим трем классам: материнской и отцовской формами, и промежуточный класс. По графику видно, что во втором поколении не наблюдалось растений с большей массой 1000 семян, чем родительская крупноплодная линия КП11Б. В таблице 1 представлено количественное разделение на классы по массе 1000 семян. Мы предположили три возможные соотношения расщеплений для дигенного контроля признака: 9:6:1, 12:3:1, 15:1. Дигенная модель была выбрана ввиду малого числа растений второго поколения, соответствующих одному из родителей.

Таблица 1

Наследование длины семян и массы 1000 семян у подсолнечника в комбинации скрещивания линий Л12Б x КП11Б (2017-2018 гг.)

Признак	Потомство	Расщепление по фенотипу			χ^2 при расщеплении		
		КП11Б	Промежуточный	Л12Б	9:6:1	12:3:1	15:1
Масса 1000 семян	1	53	13	4	11,43	0,04*	0,03*
	2	36	19	2	202,76	8,22	0,73*
	сумма	89	32	6	9,91	3,70*	0,50*
Длина семян	1	37	23	8	3,58*	15,39	3,23*
	2	33	21	4	0,07*	12,00	0,04*
	сумма	70	44	12	2,39*	26,08	2,30*

Примечание: * - расщепление достоверно на 5 %-ом уровне значимости.

Согласно полученных критериев Пирсона по признаку массы 1000 семян однозначно можно подтвердить гипотезу о дигенном рецессивном контроле меньшей массы 1000 семян над большей.

При изучении массы 1000 семян у подсолнечника были установлены высокие коэффициенты корреляции этого признака с длиной семян (Бочкарев 2017). В наших популяциях второго поколения, как и в предыдущих исследованиях также выявлены высокие коэффициенты корреляции между признаками массы 1000 семян и длины семян: 0,66 и 0,68.

По признаку длины семян было проведено такое же измерение у каждого растения родительских линий и гибридов. Результаты полученного распределения представлены на рисунке 2.

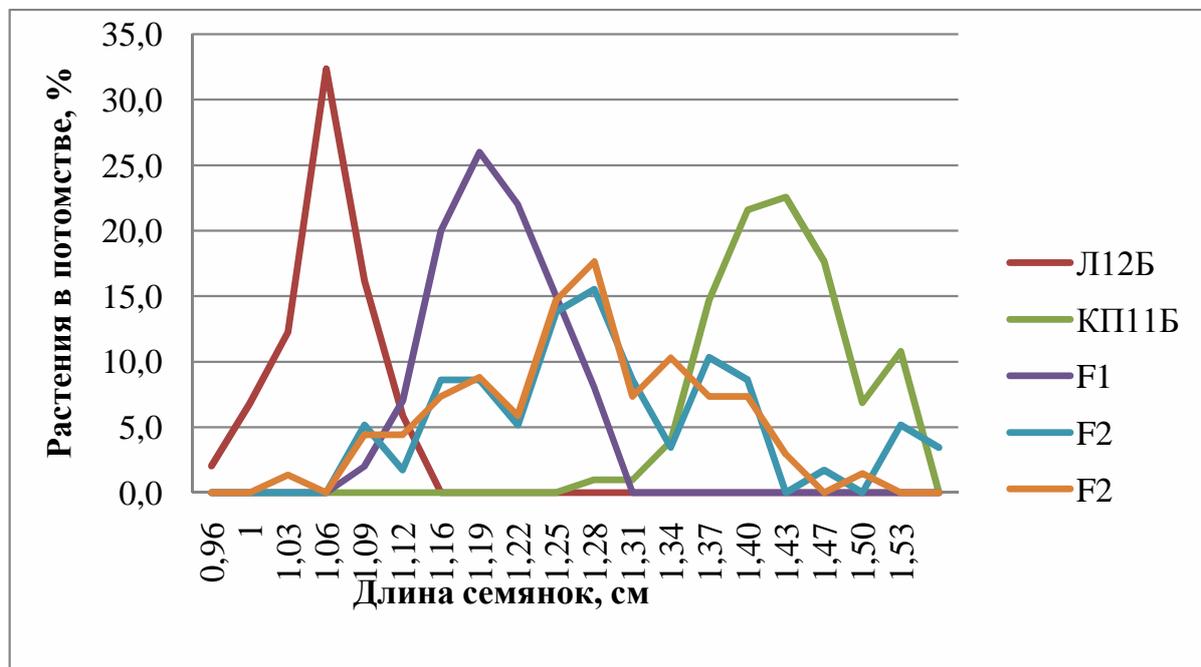


Рис.2. Частота распределения растений подсолнечника по признаку длины семян

Графики родительских форм не имеют общего диапазона. Диапазон изменчивости гибрида первого поколения находится практически весь между родительскими формами. Гибриды второго поколения обеих делянок имеют практически одинаковое распределение с явно выраженными тремя основными пиками. Правая часть распределения похожа на распределение крупноплодной линии КП11Б с длинными семенами. В то же время только небольшая часть распределения перекрывается с диапазоном изменчивости второй родительской линии.

Ввиду последнего наблюдения наша гипотеза о наследовании признака длины семянки в этом скрещивании соответствовала также дигенной модели. Полученные расщепления в виде количества потомков по признаку длины семянки представлены в таблице 1. Модель расщепления 15:1 при отнесении к меньшей части растений с маленькой длиной семянки, как у линии Л12Б, выявилась достоверной по обоим потомствам и их сумме. Также достоверным во всех вариантах было соотношение 9:6:1 – с выделением класса растений второй родительской линии КП11Б. Это свидетельствует о дигенном отличии в контроле длины семянки линий КП11Б и Л12Б. Доминантные аллели обуславливают большую длину семянки. Гены имеют комплементарное взаимодействие.

Ранее в исследованиях по признаку массы 1000 семян и длины семянки (Носаль 2017) мы установили, что масса 1000 семян у линии КП11Б и ее гибридов больше зависит от условий выращивания, чем длина семянки. Длина семянки в наших коллекциях имеет высокую стабильность проявления в разные годы, в отличие от ширины, толщины и массы 1000 семян (Буренко 2012). Были получены по двум очень контрастным погодным условиям в коллекции линий коэффициенты вариации признаков: длины семянки от 4 до 10 %, ширины от 10 до 20 %, толщины от 10 до 30 %. Это говорит о значительной устойчивости к условиям выращивания именно признака длины семянки, по сравнению со всеми остальными параметрами. Соответственно масса 1000 семян варьировала в

исследования 2011-2012 годов в некоторых образцах даже до 37 %.

Другими исследователями (Hladni 2007) были получены разные результаты по наследованию массы 1000 семян от промежуточного наследования до сверхдоминирования именно потому, что потенциал крупноплодности следует привязывать к конкретному количественно выраженному признаку – к длине семян.

При тесной корреляции этих признаков в наших скрещиваниях и более четком расщеплении по признаку длины семян и массы 1000 семян при одинаковом количестве генов возникает гипотеза, что крупноплодность в этой комбинации скрещивания обусловлена длиной семян и ее генетическим контролем. Погодные условия 2018 г были достаточно благоприятны для формирования крупных семян, поэтому получено сходное наследование, как по их длине, так и по массе 1000 семян. Этот факт подтверждает предположение, что одна из основных генетических составляющих крупности семян - их длина, и ее вклад является основным.

Выводы

Установлено, что в комбинации скрещивания линий подсолнечника Л12Б х КП11Б признак длины семян контролируется двумя генами, доминантные аллели которых обуславливают большую длину семян у линии КП11Б и имеют комплементарное взаимодействие. Признак массы 1000 семян в комбинации скрещивания Л12Б х КП11Б контролируется двумя генами, доминантные аллели которых обуславливают большую массу 1000 семян у линии КП11Б.

References

Bochkarov BN, Volgin VV (2017) Khozyaystvenno – biologicheskiye znaki semyanok i korrelyatsii mezhdu nimi u roditel'skikh liniy i gibridov podsolnechnika Maslichnyye kul'tury. Nauchno – tekhnicheskyy byulleten' Vserossiyskogo nauchno – issledovatel'skogo instituta maslichnykh kul'tur 2 (170): 13–19.

Burenko KS, Vedmedeva KV, Pershin AF (2012) Izucheniye kolleksii podsolnechnika po sostavlyayushim priznaka krupnoplodnosti Nauchno – tekhnicheskyy byulleten' Institutu oliynikh kul'tur NAAN., 17:42-47.

Gnan S, Priest AP, Kover X (2014) The Genetic Basis of Natural Variation in Seed Size and Seed Number and Their Trade – Off Using Arabidopsis thaliana MAGIC Lines Genetics. 198(4): 1751–1758. doi: 10.1534/genetics.114.170746

Jocic, S, Skoric D, Molnar I. (2000). Inheritance of seed size in sunflower. Conference Paper 15th International Sunflower Conference, At Toulouse, France, Volume: Ehttps://www.researchgate.net/publication/302553345_INHERITANCE_OF_SEED_SIZE_IN_SUNFLOWER

Kotlyarova IA, Detsyna AA, Tereshchenko GA (2016) Krupnoplodnyy sort podsolnechnika konditerskogo tipa Dzhinn Maslichnyye kul'tury. Nauchno – tekhnicheskyy byulleten' Vserossiyskogonauchno – issledovatel'skogo institute maslichnykh kul'tur. 4 (168): 114-117.

Merezhko AF (1984) Sistema geneticheskogo izucheniya iskhodnogo materiala dlya selektsii rasteniy: (Metod. ukazaniya). L.: VNI rasteniyevodstva im. Vavilova NI. 70 s

Nosal' OO, Vedmedeva KV, Shkolova SV (2017) Donors'ki vlastivosti liniy sonyashniku za oznakoyu krupnoplodnosti. Byulleten' Institutu oliynikh kul'tur NAAN. 24:110-121.

Soroka AI, Totsky IV, Lyakh VA (2019) Inheritance of Rounded Seed Shape in Sunflower *Helia* 40:67 <https://doi.org/10.1515/helia-2017-0020>

Vasil'yeva TA, Boyko YUG, Khatit AB, Ilyuk GN (2012). Zavisimost' krupnosti semyanok podsolnechnika ot konkurentsii mezhdru nimi v predelakh korzinki. Maslichnyye kul'tury. Nauchno – tekhnicheskiiy byulleten' Vserossiyskogo nauchno – issledovatel'skogo institute maslichnykh kul'tur, 1 (150): 34-41. <https://cyberleninka.ru/article/n/zavisimost-krupnosti-semyanok-podsolnechnika-ot-konkurentsii-mezhdru-nimi-v-predelah-korzinki>

Volgin VV, Obydalo AD, Bochkarov BN (2017) Nasledovaniye priznaka massy semyan s rasteniya u mezhdlineynykh gibridov podsolnechnika Maslichnyye kul'tury. Nauchno – tekhnicheskiiy byulleten' Vserossiyskogo nauchno – issledovatel'skogo institute maslichnykh kul'tur. 4 (172): 10-17.

УСПАДКУВАННЯ ОЗНАКИ КРУПНОПІДНОСТІ НАСІННЯ СОНЯШНИКУ (*HELLIANTHUS ANNUUS L.*) В КОМБІНАЦІЇ СХРЕЩУВАННЯ Л12Б x КП11Б

К.В. Ведмедева, О.О. Носаль

Інститут олійних культур НААН, м. Запоріжжя, Україна

Одним з головних параметрів в селекції соняшнику є крупність насіння. Окремо в селекційних відборах для цього використовують показник маси 1000 насінин. Добір батьківських компонентів при гетерозисній селекції вимагає знань з успадкування розміру насіння та маси 1000 насінин. У той же час генетика цих ознак вивчена значно менше, ніж інші господарські ознаки. Метою дослідження було вивчення успадкування маси 1000 насінин та довжини насінини у комбінації схрещування лінії зі звичайними округленим та крупним видовженим насінням.

Порівняння батьківських ліній за масою 1000 насінин з використанням критерію Стьюдента свідчить про істотність їх різниці. Потомства другого покоління були розподілені на 16 класів. Рослини потомства першого і другого покоління разом з батьківськими лініями були розподілені за масою 1000 насінин. Обчислено 68 рослин Л12Б, 160 рослин КП11Б, гібридів першого покоління 25 рослин, два потомства гібридів другого покоління в кількості 70 і 57 рослин. Найменша маса 1000 насінин лінії КП11Б складає 85 г, а у Л12Б найбільша 65 г. Діапазони розподілу гібриду першого покоління трохи перекривається з обома батьківськими компонентами, але пік його приходить практично посередині між ними. Гібриди другого покоління обох потомств мають дуже схожу форму розподілу з невеликим зміщенням. Вони мають два піка, більший з яких відповідає батьківській крупнопідній лінії КП11Б, а меншій можна поєднати з гібридами першого покоління. І тільки маленька частина відповідає діапазону мінливості лінії Л12Б. Ми визначили три можливих співвідношення розщеплення: 9:6:1, 12 3:1, 15:1. Дигенна модель була висунута у зв'язку з малою кількістю рослин другого покоління відповідно до розмаху діапазону материнської лінії. Відповідно до отриманих критеріїв Пірсона по визначенню маси 1000 насінин однозначно можна підтвердити гіпотезу про дигенний контроль ознаки - співвідношення 15:1. Рецесивні алелі обумовлюють меншу масу

1000 насінин, а домінуючі більшу. У наших популяціях другого покоління виявилися високі коефіцієнти кореляції між ознаками маси 1000 насінин і довжини насіння: 0,66 і 0,68. За ознакою довжини насіння було проведено таке ж дослідження кожної рослини. Графіки батьківських форм не мають спільного діапазону. Діапазон мінливості гібрида першого покоління знаходиться між батьківськими діапазонами. Гібриди другого покоління обох потомств мають практично однаковий розподіл з яскраво вираженими трьома основними піками. Права частина розподілу схожа з розподілом крупноплідної лінії КР11Б з довгим насінням. У той же час тільки невелика частина розподілу другого покоління перекривається з діапазоном другої батьківської лінії. В результаті останнього спостереження запропонована дигена гіпотеза успадкування довжини насіння. Модель розщеплення 15:1 при меншій частині рослин з маленькою довжиною насіння, як у лінії Л12Б була достовірною по обом потомствам та їх сумі. Також достовірно у всіх варіантах було співвідношення 9:6:1 - з виділенням класу рослин другої батьківської лінії КР11Б. Це свідчить про дигену відмінність контролю довжини насіння ліній КР11Б і Л12Б. Домінуючі алелі обумовлюють більшу довжину насіння. Гени мають компліментарну взаємодію.

Ключові слова: соняшник, успадкування, довжина насінини, маса 1000 насінин.

INHERITANCE OF SUNFLOWER (*HELLIANTHUS ANNUUS* L.) SEED SIZE IN THE CROSS COMBINATION L12B x КР11Б

K.V. Vedmedeva, O.O. Nosal

Institute of Oilseed Crops of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Zaporozhye, Ukraine

One of the main parameters in sunflower breeding is the size of seeds. Usually in breeding selections for this purpose is used an indicator of weight of 1000 seeds. It is necessary to know type of inheritance of the size of seeds expressed both in weight of 1000 seeds and in their sizes for selection of parental components at heterosis selection. At the same time, the genetics of these features have been studied much less than other economic features. The aim of the study was to determine the type of inheritance in the first and second generation of signs of weight of 1000 seeds and seed length in combination with crossing lines with conventional round and large long seeds. Comparison of parent lines by weight of 1000 seeds using student's test indicates a significant difference. The second generation offspring were divided into 16 classes. The plants of the first and second generation along with the parent lines were distributed by weight of 1000 seeds. There were measured 68 plants of L12B, 160 plants of КР11Б, 25 hybrid plants of the first generation, two progeny of the hybrids of the second generation of 70 and 57 plants. The smallest weight of 1000 seeds of the КР11Б line was 85 g, and L12B had the largest 65 g. We assumed three possible ratios of cleavages for digenic control of the trait: 9:6:1, 12:3:1, 15:1. The digenic model was chosen because of the small number of plants of the second generation corresponding to one of the parents. According to the obtained Pearson criteria on the basis of the weight of 1000 seeds, the hypothesis of the digenic recessive control of a smaller weight of 1000

seeds can be unambiguously confirmed – the ratio of 15:1. In our populations of the second generation high correlation coefficients between the signs of weight of 1000 seeds and length of seeds were revealed: 0.66 and 0.68. On the basis of the length of the seeds, the same measurement of each plant of parent lines and hybrids was carried out. The model of splitting 15:1 was reliable for both offspring and their sum when referring to a smaller part of plants with a small seed length, as in the L12B line. Also reliable in all variants was the ratio of 9:6:1 – with the release of the plant class of the second parent line KP11B. It shows differences about control of the length of the achenes of lines KP11B and L12B. Dominant alleles cause a greater length of the achenes. Genes have complementary interactions.

Key words: sunflower, inheritance, length of seeds, weight of 1000 seeds.