

# СЕЛЕКЦІЯ І НАСІННИЦТВО

УДК 633.522 : 631.523

**С.В. Міщенко**, аспірант

*ІНСТИТУТ ЛУБ'ЯНИХ КУЛЬТУР УААН*

## УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК СТАТІ ГІБРИДАМИ ДВОДОМНИХ І ОДНОДОМНИХ КОНОПЕЛЬ

Виведені шляхом доборів перші сорти однодомних конопель (Однодомна середньоросійська і Однодомна 2) не отримали широкого розповсюдження у виробництві. Хоча вони і відрізнялися вирівняністю стеблостою за ознакою однодомності, але значно поступались за продуктивністю дводомним коноплям. Використання гібридизації дводомних і однодомних конопель є основним методом одержання високопродуктивних сортів однодомних. Сорти дводомних конопель є донорами значного вмісту волокна в стеблах, мають вищу життєву здатність. Період з моменту гібридизації до створення сорту однодомних конопель характеризується напруженою селекційною роботою, пов'язаною з отриманням цілком нового матеріалу, який виникає від різних за біологічними і господарськими ознаками сортів. Вихідний матеріал, отриманий в результаті гібридизації сортів дводомних і однодомних конопель, зазнає подальшої селекційної роботи методом сімейно-групового відбору, що поєднує одночасно два, пов'язаних між собою, напрями створення високопродуктивного матеріалу й отримання однорідного за дозріванням стеблостою [1].

Впровадження даного методу створення нових сортів має певні труднощі, які полягають у тому, що у потомстві постійно вищеплюється плоскінь. Отриманий матеріал треба постійно контролювати з позиції стабілізації однодомності.

Проведений цитогенетичний аналіз реципрокних гібридів конопель за ознаками статі вказує на різне генетичне походження плосконі: одні чоловічі рослини виникають у результаті взаємодії алельних генів статевих хромосом материнської і батьківської форм, інші – внаслідок спонтанної мутації алелів однодомних рослин. Частота мутації цих алелів залежить від ступеня активності генів-мутаторів, тобто від впливу неалельних генів. Мутантна і немутантна плоскінь в однаковій мірі дестабілізують ознаку однодомності, проте для селекції негативнішою є мутантна плоскінь. Якщо немутантна плоскінь після своєчасної браковки не проявляється у потомстві, то мутантна постійно вищеплюється у посіві однодомних конопель, не дивлячись на систематичне проведення сортопрочисток. Для стабілізації ознаки однодомності потрібна багаторічна робота по добору рослин на зниження

© С.В. Міщенко, 2007

частоти мутації алелів однодомності в плоскінь. Мутантна плоскінь – основне джерело нестабільності однодомних конопель [2-4].

Мета наших досліджень – проаналізувати особливості успадкування статі у потомстві гібридів дводомних і однодомних конопель з використанням сорту ЮСО 31, у якого помітно стабілізувалась ознака однодомності порівняно з дослідженнями, викладеними в останніх публікаціях; виявити ступінь активності генів-мутаторів матірки різних сортів дводомних конопель.

**Методика досліджень.** Дослідження проводили у 2005-2007 рр. на базі Інституту луб'яних культур УААН. Схрещування здійснювали в умовах вегетаційного будинку під тканинно-плівковими груповими ізоляторами за схемою: 1) Єрмаківські місцеві х ЮСО 31; 2) Однодомні 9ЧС х Єрмаківські місцеві; 3) Глухівські 10 х ЮСО 31; 4) ЮС 8 х ЮСО 31; 5) ЮС 22 х ЮСО 31; 6) КК 58 х ЮСО 31 (сорт ЮСО-31, лінія Однодомні 9ЧС – однодомні, решта сортів – дводомні). У 1, 3-6 варіантах схрещували матірку з однодомною фемінізованою матіркою. Плоскінь у материнській формі бракували до цвітіння. У 2 варіанті схрещували однодомну фемінізовану матірку з плоскіню. У материнській формі до цвітіння бракували чоловічостерильні рослини. У наступному році проводили зворотні схрещування гібридів першого покоління 1 і 2 варіантів з батьківською формою. Гібриди та батьківські форми вирощували в гібридному розсаднику (площа живлення рослин 30 х 5 см). Облік статевих типів проводили за сучасною класифікацією: матірка (М), плоскінь (П), матірка однодомних конопель (МОК), однодомна фемінізована матірка (ОФМ), справжні однодомні фемінізовані рослини (СОФР), однодомна фемінізована плоскінь (ОФП), фемінізована плоскінь (ФП), плоскінь однодомних конопель (ПОК) [2, 4].

**Результати дослідження.** Характеристика розщеплення  $F_1$  варіанта схрещування Єрмаківські місцеві х ЮСО 31 за статевими типами наведена у таблиці 1. Дослідження показують, що гібриди  $F_1$  (двodomні коноплі х однодомні) розщеплюються на матірку, плоскінь і однодомну фемінізовану матірку. У середньому маємо 99,3% матірки, 0,6% однодомної фемінізованої матірки і 0,1% плосконі. У проаналізованих 10 сімей ці показники коливаються в межах 95,9-100,0%, 0-4,1% і 0-1,1% відповідно. Такі статеві типи, як справжні однодомні фемінізовані рослини однодомна фемінізована плоскінь, фемінізована плоскінь, однодомні маскулінізовані рослини, взагалі відсутні. У цілому, співвідношення статевих типів зміщується у бік жіночої статі.

Вищевикладені факти М.Д. Мигаль [2-4] пояснює таким чином. Матірка дводомних конопель за генами статевих хромосом дає однотипні гамети іF, тоді як однодомні рослини – різнотипні гамети з множинними алелями від  $i_m^1 F_m^1$  до  $i_m^n F_m^n$ . В обох вихідних формах гамети несуть аутосомні фактори статі AG різної валентності. У даній комбінації схрещування спостерігається

неповне (проміжне) успадкування вихідних ознак з помітним переважанням ознаки жіночої статі. В окремих сім'ях чисельність їх сягає 100%. Співвідношення матірки та однодомних рослин різне, що залежить від комбінації сполучення генів статі, статевих хромосом та аутосомних факторів материнської і батьківської форм. Тому точно прогнозувати співвідношення жіночих і однодомних рослин у межах сімей неможливо. На низький рівень успадкування ознаки однодомності порівняно з ознаками жіночої статі вказує також те, що в потомстві гібрида не тільки мало однодомних рослин, але в їхніх суцвіттях чоловічих квіток формується мізерна кількість, порівняно до батьківської форми. Схема розщеплення:  $i_i F F \times i_i F F_m = 100\% i_i F F_m$ .

Поява "неочікуваної" плосконі, на думку М.Д. Мигалья, - це результат спонтанної мутації алелів однодомних конопель у домінантному напрямі при гібридизації. У генотипі матірки є гени-мутатори неоднакового ступеня активності, у результаті чого в кожній, окремо взятій, вихідній рослині матірки при заплідненні створюється різне генотипне середовище, котре й визначає показник частоти мутації алелів однодомності й відповідно до цього кількість плосконі в потомстві. Чисельність плосконі не залежить від кількості інших статевих типів – матірки та однодомних рослин [3-4]. Погоджуємося з М.Д. Мигалем, що виявлення генів-мутаторів має не лише теоретичне, але й важливе практичне значення. Наявність їх свідчить про те, що селекція однодомних конопель має направлятися на зниження частоти мутацій алелів однодомності в алелі плосконі. При створенні вихідного матеріалу шляхом гібридизації дводомні коноплі х однодомні на перших етапах селекції слід вибраковувати сім'ї з активним геном-мутатором.

Розглянемо і гібриди однодомні коноплі х дводомні (Однодомні 9ЧС х Єрмаківські місцеві) (табл. 1). Гібриди  $F_1$  розщеплюються на матірку, однодомну фемінізовану матірку і плоскінь. У середньому маємо 43,4% матірки, 11,7% однодомної фемінізованої матірки і 44,9% плосконі. У 4 сімей ці показники коливаються в межах 31,4-50,0%, 3,1-24,3%, 42,3-46,9% відповідно. Справжні однодомні фемінізовані рослини, однодомна фемінізована плоскінь, фемінізована плоскінь та однодомні маскулінізовані типи відсутні у потомстві.

Як відмічає М.Д. Мигаль, у потомстві вищевказаного гібрида теоретично співвідношення плоскінь: матірка + однодомні рослини повинні знаходитися в межах 1:1 [2-4]. Це положення трактується сполученням таких генетичних факторів: у ході мейозу плоскінь утворює приблизно однакову кількість гамет із задатками чоловічої статі Y-хромосоми (IM) і гамет із задатками жіночої статі X-хромосоми (iF), однодомні рослини дають гамети у вигляді серії множинних алелів  $X_m$ -хромосоми (від  $i_m^1 F_m^1$  до  $i_m^n F_m^n$ ), котрі контролюють ознаку однодомності. Гамети з IM-генами плосконі при сполученні з будь-якими алелями однодомності дають плоскінь. А сполучення гамет iF плосконі з алелями однодомності нічим не відрізняється

**Таблиця 1. Співвідношення статевих типів гібридів F<sub>1</sub> дводомних і однодомних конопель**

Батьківські форми та гібриди	Об'єм вибірки, шт.	Співвідношення статевих типів, %						Показник співвідношення
		М+ МОК	ОФМ	СОФР	ОФП	ФП	П+ ПОК	
<b>Батьківські форми</b>								
Глухівські 10	115	56,5	0	0	0	0	43,5	Середній
Єрмаківські місцеві	300	52,7	0	0	0	0	47,3	Середній
ЮС 8	103	51,5	0	0	0	0	48,5	Середній
ЮС 22	84	52,4	0	0	0	0	47,6	Середній
КК 58	98	51,0	0	0	0	0	49,0	Середній
ЮСО 31	751	0	79,7	14,7	5,5	0,1	0	Середній
Однодомні 9ЧС	251	0	73,1	15,1	11,8	0	0	Середній
<b>Гібриди</b>								
Єрмаківські місцеві x ЮСО-31	24-89 *	99,3	0,6	0	0	0	0,1	Середній
		95,9-100,0	0,0-4,1	0	0	0	0-1,1	У межах сімей
Глухівські 10 x ЮСО 31	31-105 *	95,6	4,4	0	0	0	0	Середній
		86,2-100,0	0-13,8	0	0	0	0	У межах сімей
ЮС 8 x ЮСО 31	89-103 *	98,1	1,9	0	0	0	0	Середній
		96,1-100,0	0-3,9	0	0	0	0	У межах сімей
ЮС 22 x ЮСО 31	83-105 *	97,8	2,0	0	0	0	0,2	Середній
		95,0-100,0	0-5,0	0	0	0	0-1,0	У межах сімей
КК 58 x ЮСО 31	78-99 *	94,8	3,5	0	0	0	1,7	Середній
		90,9-98,7	0-7,1	0	0	0	1,3-2,0	У межах сімей
Однодомні 9ЧС x Єрмаківські місцеві	32-102 *	43,4	11,7	0	0	0	44,9	Середній
		31,4-50,0	3,1-24,3	0	0	0	42,3-46,9	У межах сімей

\* - Кількість рослин у сім'ях, шт.

від комбінації прямого схрещування дводомні коноплі х однодомні. Тобто, проявляється невизначене співвідношення матірки та однодомних статевих типів як наслідок проміжного успадкування вихідних ознак. Крім того, даний варіант сполучення генетичних факторів вищеплює незначну кількість мутантної плосконі (приблизно половину тієї плосконі, яку дає гібрид дводомні коноплі х однодомні). Проявляється закономірність у співвідношенні матірки та однодомних рослин: з підвищенням умісту матірки знижується вміст однодомних статевих типів. Схема розщеплення:  $i_m i_m F_m F_m \times i_m F_m \rightarrow 1 i_m F_m : 1 i_m F_m M$ .

Відповідність фактично отриманих даних теоретично очікуваним визначали за допомогою методу  $\chi^2$ . Фактично одержане співвідношення статевих типів  $F_1$  однодомні коноплі х дводомні співпадало з теоретичним у всіх сім'ях ( $\chi^2 < 3,84$ ).

У реципрокних гібридів конопель першого покоління виникає різна за генетичним походженням плоскінь. Гібрид дводомні коноплі х однодомні вищеплює мутантну плоскінь унаслідок мутації алелів однодомності, а гібрид однодомні коноплі х дводомні дає плоскінь, яка виникає в результаті звичайної взаємодії алельних генів, та незначну кількість мутантної плосконі [2-4].

На практиці, для стабілізації однодомності у селекційному матеріалі, отриманому в результаті гібридизації матірки дводомних конопель з однодомними статевими типами, використовують зворотні схрещування з батьківськими формами для насичення факторами однодомності. У подальшій гібридизації у гібрида  $F_1$  дводомні коноплі х однодомні доцільно добирати сім'ї з відсутністю плосконі, що зазначалося вище. Щоб підтвердити чи спростувати ці твердження, вивчалися особливості успадкування ознак статі у потомстві бекросів.

Характеристика розщеплення  $BC_1$  за статевими типами наведена в експериментальних даних (табл. 2). Аналіз даних показує, що гібриди  $BC_1$  (дводомні коноплі х однодомні) х однодомні розщеплюються на матірку, плоскінь, однодомну фемінізовану матірку, справжні однодомні фемінізовані рослини та однодомну фемінізовану плоскінь. Порівняно з гібридами  $F_1$  дводомні коноплі х однодомні, внаслідок насичення факторами однодомності, у потомстві  $BC_1$  з'являються такі статеві типи, як справжні однодомні фемінізовані рослини та однодомна фемінізована плоскінь. Причому різко збільшується кількість однодомної фемінізованої матірки. У гібрида  $BC_1$ , у материнській формі якого вищеплювалася плоскінь, у середньому маємо 40,6% матірки, 55,0% однодомної фемінізованої матірки, 3,2% справжніх однодомних фемінізованих рослин, 0,6% однодомної фемінізованої плосконі та 0,6% плосконі. У проаналізованих сімей ці показники коливаються в межах 36,8-44,5%, 52,2-57,9%, 3,1-3,3%, 0-1,1% і 0-1,1% відповідно. У гібрида  $BC_1$ , у материнській формі якого плоскінь була відсутня, було у середньому 42,2% матірки, 54,9% однодомної фемінізованої

Таблиця 2. Співвідношення статевих типів гібридів BC<sub>1</sub> (дводомні коноплі х одностомні) х одностомні і (одностомні коноплі х дводомні) х дводомні

Батьківські форми та гібриди	Об'єм вибірки, шт.	Співвідношення статевих типів, %						Показник співвідношення
		М+ МОК	ОФМ	СОФР	ОФП	Одност. маскул. рослини	П+ ПОК	
Батьківські форми								
Єрмаківські місцеві	249	50,6	0	0	0	0	49,4	Середній
ЮСО 31	707	0	82,5	12,5	4,4	0,6	0	Середній
М х ОФМ (з плоскістю у F <sub>1</sub> )	89	98,9	0	0	0	0	1,1	Середній
М х ОФМ (без плоскості у F <sub>1</sub> )	67	100,0	0	0	0	0	0	Середній
ОФМ х П	172	40,1	14,5	0	0	0	45,4	Середній
Гібриди								
(М х ОФМ) х ОФМ (з плоскістю у F <sub>1</sub> )	90-95 *	40,6	55,0	3,2	0,6	0	0,6	Середній
		36,8-44,5	52,2-57,9	3,1-3,3	0-1,1	0	0-1,1	У межах сімей
(М х ОФМ) х ОФМ (без плоскості у F <sub>1</sub> )	30-94 *	42,2	54,9	2,9	0	0	0	Середній
		39,3-44,7	51,1-60,0	0-5,3	0	0	0	У межах сімей
(ОФМ х П) х П	30-91 *	48,8	2,0	0	0	0	49,2	Середній
		44,5-57,1	0-3,6	0	0	0	39,3-53,3	У межах сімей

\* - Кількість рослин у сім'ях, шт.

матірки, 2,9% справжніх однодомних фемінізованих рослин. У проаналізованих сімей ці показники коливаються в межах 39,3-44,7%, 51,1-60,0%, 0-5,3% відповідно. Плоскінь у жодній сім'ї не вищепилася. Таким чином, підтверджено ефективність відбору сімей з відсутністю плосконі для подальшої гібридизації.

Теоретично у даному варіанті схрещування половина потомств представлена гомозиготними однодомними рослинами. Додатково до цього вищеплюються гетерозиготні статеві типи однодомних конопель (схема розщеплення –  $i_i F F_m \times i_i F F_m \rightarrow 1 i_i F F_m : 1 i_i F F_m$ ) [2-4].

Гібриди  $BC_1$  (однодомні коноплі  $\times$  дводомні)  $\times$  дводомні розщеплюються на матірку, однодомну фемінізовану матірку і плоскінь. Зазначимо, що порівняно з  $F_1$  однодомні коноплі  $\times$  однодомні у даному випадку різко зменшується кількість однодомної фемінізованої матірки (у середньому її кількість становить 2,0%). В окремих сімей вона взагалі відсутня. Вміст матірки та плосконі близький до 50%. Таким чином, співвідношення статевих типів зміщується у бік батьківської форми, запилення плоскінь приводить до дводомності. Фактичні дані співпадають з теоретичним у 10 сімей з 11 ( $\chi^2 < 3,84$ ).

Важливим фактом досліджень є менша кількість плосконі у  $F_1$  дводомні коноплі  $\times$  однодомні, ніж у дослідженнях наших попередників [2-4]. Так, якщо за нашими даними у варіанті Єрмаківські місцеві  $\times$  ЮСО-31 вищепилося у середньому 0,1% плосконі, то за даними М.Д. Мигаля – 3,7% у цьому ж варіанті, у варіанті Єрмаківські місцеві  $\times$  Однодомні 11 – 6,3%, Єрмаківські місцеві  $\times$  Однодомні 9ЧС – 2,0% [3, 4]. Така тенденція характерна і для гібридів зворотного схрещування. Також спостерігається збільшення сімей без плосконі взагалі. На нашу думку, таким результатам сприяла у деякій мірі стабілізація однодомності сортів, а, головне, обраний як батьківська форма статевий тип. У літературних джерелах, як правило вказується, що в ролі запилювача використовували однодомні статеві типи. Ми в своїй роботі використали виключно однодомну фемінізовану матірку. Звідси впливає один важливий момент для селекції однодомних сортів конопель стабільних в ознаці однодомності: при створенні вихідного матеріалу шляхом гібридизації дводомні коноплі  $\times$  однодомні як батьківську форму краще використовувати однодомну фемінізовану матірку.

Подібна картина спостерігається і у варіантах схрещування, куди залучені інші сорти (табл. 1). Зовсім не вищеплюється плоскінь в  $F_1$  у гібридів Глухівські 10  $\times$  ЮСО 31, ЮС 8  $\times$  ЮСО 31. Часто в межах варіанта вона присутня лише в окремих сім'ях. Характерною особливістю є наявність 100% матірки та відсутність однодомної фемінізованої матірки у багатьох сім'ях проаналізованих варіантів схрещування.

Специфічні особливості розщеплення гібридного потомства на різні за статевими ознаками фенотипи й генотипи є наслідком складної мейотичної рекомбінації генів статі матірки дводомних і однодомних рослин конопель

при схрещуванні, у результаті якої виникає генотипне середовище, сприятливе для мутації алелів однодомності в алелі плосконі. Кількість плосконі в сім'ї залежить від ступеня активності гена-мутатора вихідної матірки дводомних конопель. Так, у наших дослідженнях найменший ступінь активності генів-мутаторів мають сорти Глухівські 10, ЮС 8 (відсутність плосконі у потомстві всіх сімей), вищий ступінь – сорт ЮС 22 (0,2% плосконі у середньому). Сорт КК 58 при схрещуванні дає у середньому плосконі 1,7%. Його небажано використовувати у селекційній роботі як материнську форму при схрещуванні із сортом ЮСО 31, що підтверджено дослідженнями інших авторів [4].

**Висновки.** На гібридному матеріалі підтверджено теорію генотипного визначення відмінностей рослин конопель, яка ґрунтується на взаємодії генів статі статевих хромосом і аутосом. У цю модель вкладаються фактично виявлені особливості розщеплення реципрокних гібридів дводомних і однодомних конопель і потомства їхніх зворотніх схрещувань з батьківською формою. Підтверджена ефективність добору сімей з неактивним геном-мутатором алелів однодомності в алелі плосконі. Виявлена менша кількість плосконі у  $F_1$  дводомні коноплі х однодомні та  $BC_1$  (дводомні коноплі х однодомні) х однодомні, ніж у дослідженнях інших авторів, спостерігається збільшенням сімей з відсутністю плосконі. Цьому сприяла, у деякій мірі, стабілізація однодомності сортів, а головне, обрана як батьківська форма однодомна фемінізована матірка, а не різні однодомні статеві типи. Оскільки при схрещуванні матірки дводомних конопель з однодомними рослинами виникає генотипне середовище, сприятливе для мутації алелів однодомності в алелі плосконі, при підборі сортів дводомних і однодомних конопель для схрещування з метою створення вихідного матеріалу доцільно використати декілька поєднань сортів з метою виявлення варіанта схрещування, при якому не проявляється активність гена-мутатора.

1. Сенченко Г.И., Вировец В.Г., Щербань И.И. Межсортовая гибридизация – основной метод создания однодомной конопля // Биология, возделывание и первичная обработка конопля и кенафа: Сб. научн. тр. ВНИИ лубяных культур. – Глухов, 1977. – Вып. 40. – С. 3-12.
2. Мигаль Н.Д. Генетика пола конопля. – Глухов: Институт лубяных культур, 1992. – 212 с.
3. Мигаль М.Д. Цитогенетичний аналіз реципрокних гібридів конопель за ознаками статі // Селекція, технологія виробництва та первинної переробки льону і конопель: Зб. наук. пр. – Глухів: Інститут луб'яних культур УААН, 2000. – С. 64-72.
4. Мигаль М.Д. Експериментальна зміна статі конопель. – Суми: ВАТ «СОД», вид-во «Козацький вал», 2004. – 248 с.

*Рассмотрено новые тенденции в характере наследования признаков пола в потомстве гибридов двудомной и однодомной конопля.*

*New tendencies in the character of inheritance of sex signs in the hybrid posterity of dioecious and monoecious hemp are considered.*