

To test starting material for combining ability and to create experimental sunflower hybrids on this basis, a 62/5 tester crossing design was planned and implemented. Five lines-fertility pollen restorers of different morphotypes were taken as testers.

Results and discussion. The diversity of parents of sunflower hybrids by economic features was studied. Strong effects of the combining ability were noticed for two sunflower lines - pollen fertility restorers – Kh06134V and Kh06135V. Hybrid combinations derived from crosses with these lines gave high yields: on average 3.16 t/ha and 3.24 t/ha, respectively, in 2014; 3.47 t/ha and 3.58 t/ha, respectively, in 2015.

Analysis of the effects of the combining ability of female lines by yield capacity distinguished two lines, Od4301A and Skh12A, with high combining ability effects. Hybrid combinations derived from crosses with them gave high yields: 2.88 t/ha and 2.65 t/ha, respectively, in 2014; 3.78 t/ha and 3.64 t/ha, respectively, in 2015.

The combining ability of simple sterile hybrids, which were used in crossing as female components, was established. Sterile hybrid Zl42A/Kh51B was singled out; the resulting three-line hybrids with it gave consistently high yields of 3.06 t/ha in 2014 and 3.48 t/ha in 2015. The two-year data show that female forms Od391A/Kh1002B and Zl10A/Mkh524B had consistently strong effects of the GCA by yield capacity.

Conclusions. Analysis of the data demonstrate advantages of the distinguished lines with high yield capacity and strong effects of the combining ability. Parent lines Kh06134V, Kh06135V, Od4301A, Skh12A and sterile F_1 hybrids Zl42A/Kh51B, Od391A/Kh1002B, Zl10A/Mkh524B are recommended to use in breeding programs as starting material for obtaining high-yielding interline simple and tree-line sunflower hybrids.

Ke ywords: sunflower, heterosis breeding, line, sterile hybrid, tester, combining ability, yield capacity

УДК 633.854.78:631.527:632.9²

УСПАДКУВАННЯ СТІЙКОСТІ ДО ЗБУДНИКА НЕСПРАВЖНЬОЇ БОРОШНИСТОЇ РОСИ В F_1 І F_2 ГІБРИДІВ СОНЯШНИКУ

Боровська І. Ю.

Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, Україна

З метою виявлення характеру успадкування стійкості до збудника несправжньої борошнистої роси у гібридів соняшнику в умовах епіфітотійного розвитку цієї хвороби у 2016 р. оцінено F_1 та F_2 гібридні комбінації та їх батьківські компоненти – стерильні материнських ліній та ліній - відновники фертильності пилку. Визначено ступінь домінування (hp) у F_1 гібридів та відповідність характеру розщеплення гіпотетичному у F_2 гібридів. Виявлено появу більш вірулентної 732 раси патогена. Виділені батьківські лінії БИ 7 В, БИ 27 В, БИ 51 В, БИ 198 В рекомендовано для гетерозисної селекції гібридів соняшнику як цінний вихідний матеріал зі стійкістю до збудника несправжньої борошнистої роси.

Ключові слова: соняшник, селекція, лінія, батьківські компоненти, F_1 і F_2 гібриди, стійкість, несправжня борошниста роса

Вступ. Стратегія підвищення стійкості агроєкосистеми повинна бути спрямована на створення і підвищення ефективності внутрішніх механізмів її гомеостазу і зменшення залежності продуктивності від зовнішнього енергетичного вкладу. Поняття «стійкість» гено-

типу пов'язане з продуктивністю, стабільністю і рівномірністю, причому стабільність розуміється як сталість продуктивності в різних умовах середовища. Селекція рослин, спрямована на стійкість до біотичних чинників, забезпечує сільське господарство цінними розробками в економічному та екологічному значенні. При цьому принципово важливо, що саме сорт чи гібрид, як основа технології, забезпечує стійкість агробіоценозів у цілому й визначає продуктивність, стійкість до біотичних і абіотичних стресів, чутливість на додаткову антропогенну енергію (добрива, поливна вода і т.п.). Визначення закономірностей спадковості та мінливості гібридів становить теоретичну основу селекції. За допомогою генетичних методів створено нові породи тварин, сорти рослин, штами мікроорганізмів. Методи генетики, як способи дослідження явищ, які ґрунтуються на аналізі їхнього генезису й розвитку, застосовуються для розв'язання продовольчих, екологічних, космічних та інших глобальних проблем людства [1].

Аналіз літературних даних, постановка проблеми. Основне завдання генетики – вивчення закономірностей спадковості і мінливості з метою розробки способів управління ними в інтересах людства. Для здійснення цього завдання генетика використовує ряд методів, основний з них – генетичний аналіз. Основу генетичного аналізу успадкування в рослинництві становить гібридологічний метод, який вивчає закономірності успадкування ознак шляхом гібридизації (схрещування). Цей метод розробив Г. Мендель у 1865 році, тому співвідношення класів розщеплення і має назву «менделевських» [2].

Генетичний аналіз вирішує багато питань, але найбільш важливим для селекції рослин є оцінка цінності окремих форм та вивчення генетики певної кількісної ознаки [3].

Загальновідомо, що стійкість сортів і гібридів до патогенів облігатного типу живлення (обов'язковий паразит, який може жити на живому субстраті), наприклад зернових культур – до сажкових, іржастих, борошнесторосяних хвороб грибної етіології, як правило, контролюється моногенно [4]. Цей тип контролю пов'язаний зі специфічністю щодо расового складу популяції облігату. І селекція на стійкість до патогенів цього типу живлення є безперервним процесом виділення джерел стійкості, згодом донорів цієї ознаки, з урахуванням притаманного регіону вирощування культури расового складу збудника [5, 6].

Несправжня борошнеста роса серед 40 найпоширеніших у світі хвороб сояшнику, зареєстрованих як основні, зустрічається на посівах цієї культури по всьому світу. Виключенням є тільки Австралія. І серед усіх хвороб вона є найбільш шкідливою, тому що цей збудник за сприятливих умов для його розвитку може уразити навіть 100 % рослин [7]. Шкідливість несправжньої борошнестої роси на сояшнику проявляється не тільки у зменшенні кількості врожаю, але й у погіршенні його якісних показників. За високого рівня ураження хворобою вміст олії в насінні сояшнику знижується на 21,5 %. Загалом, встановлено тісну негативну залежність ($r = -0,98$) між урожайністю, олійністю і поширеністю хвороби [8].

Широко застосований хімічний метод стримання масового поширення і розвитку цієї хвороби призвів до виникнення металаксил-стійких штамів її збудника *Plasmopara helianthi* Novot. (більш використовуваний європейськими вченими синонім *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et deToni) [9].

Для цього збудника основним є ураження проростків сояшнику через ґрунт [10]. Вирощування стійких гібридів цієї культури не тільки зберігає врожай без втрат, але є запобіжним заходом зменшення первинного інокулюму, який не утворюється на стійких рослинах, а також знижує темпи утворення нових рас несправжньої борошнестої роси.

Ґрунтове вивчення генетичного контролю стійкості до збудника несправжньої борошнестої роси сояшнику на Україні було проведено Бурловим В. В. у СГІ–НЦНС [11] у 1971–1987 рр. В аналітичних схрещуваннях ним встановлено моногенний контроль стійкості до третьої раси збудника несправжньої борошнестої роси, проти якої на той час ефективним був ген *Pl₅*. Також за характером розщеплення рослин у F_2 гібридів на стійкі і сприйнятливі встановлено наявність двох незалежних генів за типом кумулятивної полімерії. Пізніше, у 2005 році цим селекціонером у співпраці з імунологом визначено як домінуючу на півдні України 310 расу *Pl. halstedii* Berl. і одержано результати досліджень що-

до ефективності визначених ними *Pl* генів на гібридах і лініях соняшнику іноземної і власної селекції [12].

У подальші роки дослідження стійкості соняшнику до збудника несправжньої борошністої роси в Україні проводились фрагментарно. На теперішній час ідентифікація домінуючої раси збудника в умовах східної частини Лісостепу України, визначення генетичного контролю стійкості і виділення донорів для селекції гібридів соняшнику обумовлюють актуальність проведених нами досліджень.

Мета і задачі дослідження. Метою даної роботи було встановлення характеру успадкування стійкості до збудника несправжньої борошністої роси в F_1 та F_2 гібридів соняшнику.

Матеріали і методи. Дослідження проведено на полях наукової сівозміни Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН. Обліки ураженості зразків соняшнику збудником несправжньої борошністої роси здійснювали в умовах провокаційного фону лабораторії імунітету рослин до хвороб та шкідників на початку фази утворення кошика. Провокаційний фон створювали скороченою ротацією культури (чотирипільна сівозміна), попередник – просо [13]. Агротехніка вирощування соняшнику – загальноприйнята для зони Лісостепу України. Висів насіння проводили в оптимальні для культури строки ручними сівалками на 1–2 рядкових ділянках (4,9 та 9,8 м²) з шириною міжрядь та відстанню між рослинами в рядку 70 см.

Стійкість зразків соняшнику до збудника хвороби визначали за показниками розповсюдженості хвороби, а саме за відношенням частки уражених рослин до всіх, що були обліковані [14]. Ідентифікацію раси *Pl. helianthi* проводили за реакцією на ураженість збудником несправжньої борошністої роси тест - набору ліній - диференціаторів [15]. Добір стійких генотипів в поколіннях I_5 – I_7 проведено за допомогою експрес-метода у лабораторних умовах до 730 раси патогена.

Для визначення характеру успадкування гібридами стійкості до несправжньої борошністої роси, проведено гібридологічний аналіз 25 гібридних комбінацій F_1 та F_2 , отриманих за схемою тестерних схрещувань у 2014 році. Визначали ступінь домінування (*hp*) в гібридів F_1 та відповідність характеру розщеплення гіпотетичному у гібридів F_2 за χ^2 [16, 17]. Стійкість рослин материнських, батьківських ліній та їх потомств першого і другого покоління оцінено в умовах провокаційного фону у 2016 р. Обґрунтування впливу метеорологічних показників подано з використанням загальноприйнятих методик [18]. Для аналізу експериментальних даних використано пакет аналізу даних «Microsoft Office Excel».

Обговорення результатів. Поширеність несправжньої борошністої роси по зразках соняшнику, які випробовували на провокаційному фоні коливалась від 20,0 % до 100,0 % уражених рослин, у середньому – 29,0 %. Такі показники поширеності є найбільш високими за останнє десятиріччя і оцінені як епіфітотія. Високому рівню розвитку інфекційного фону збудника сприяла надмірна кількість опадів у травні, на 42,4 мм більше від середнього багаторічного показника. За ураженістю рослин збудником несправжньої борошністої роси ліній – диференціаторів визначено появу 732 раси несправжньої борошністої роси соняшнику.

За даними польової оцінки 2016 р. стерильні материнські лінії Сх 1 А (66,6 % уражених рослин), Сх 3 А (36,4 %), Сх 5 А (78,3 %) віднесено до сприйнятливих до збудника несправжньої борошністої роси, лінії - відновники фертильності пилку, використані як батьківські компоненти БИ 51 В, БИ 26 В, БИ 27 В, БИ 198 В (0,0 % уражених рослин) – до високостійких, решта п'ять (БИ 5 В, БИ 7 В, БИ 10 В, БИ 37 В, БИ 39 В) – до сильносприйнятливих.

Для визначення ступеню домінування F_1 гібридами соняшнику стійкості до несправжньої борошністої роси порівнювали показники стійкості батьківських компонентів зі стійкістю їх гібридів, створених за їх участю (табл. 1).

У F_1 гібридів виділяли генотипи з різною імунологічною реакцією на ураження збудником несправжньої борошністої роси. Загалом стійкість рослин F_1 варіювала в межах від 31,7 % до 91,0 %.

Таблиця 1

Стійкість до несправжньої борошнистої роси батьківських компонентів і F₁ гібридів соняшнику, 2016 р.

Номер кошику у схрещуванні	Гібридна комбінація	Частка стійких рослин, %			Ступінь домінування, hr	
		♀	♂	F ₁	значення	тип
192/3	Cx 1 A / БИ 10 В	44,4	66,7	67,7	1,09	позитивне наддомінування
193/1	Cx 1 A / БИ 39 В	44,4	80	66,7	0,25	проміжне успадкування
193/2	Cx 1 A / БИ 39 В	44,4	80	56,4	-0,33	проміжне успадкування
193/3	Cx 1 A / БИ 39 В	44,4	80	85,3	1,30	позитивне наддомінування
194/1	Cx 1 A / БИ 51 В	44,4	80	68,5	0,35	проміжне успадкування
194/3	Cx 1 A / БИ 51 В	44,4	80	53,2	-0,51	негативне домінування
195/2	Cx 1 A / БИ 26 В	44,4	100	39,0	-1,19	негативне наддомінування
198/1	Cx 1 A / БИ 27 В	44,4	100	67,4	-0,17	проміжне успадкування
198/2	Cx 1 A / БИ 27 В	44,4	100	51,0	-0,76	негативне домінування
199/2	Cx 1 A / БИ 27 В	44,4	100	31,7	-1,46	негативне наддомінування
201/1	Cx 1 A / БИ 198 В	44,4	100	46,7	-0,92	негативне домінування
201/3	Cx 1 A / БИ 198 В	44,4	100	54,2	-0,65	негативне домінування
202/2	Cx 3 A / БИ 7 В	73,6	78,9	84,6	3,16	позитивне наддомінування
202/3	Cx 3 A / БИ 7 В	73,6	78,9	84,1	2,96	позитивне наддомінування
203/1	Cx 3 A / БИ 7 В	73,6	78,9	91,0	5,58	позитивне наддомінування
203/2	Cx 3 A / БИ 7 В	73,6	78,9	75,6	-0,24	проміжне успадкування
203/3	Cx 3 A / БИ 7 В	73,6	78,9	68,3	-3,02	негативне наддомінування
204/2	Cx 3 A / БИ 37 В	73,6	78,9	68,8	-2,83	негативне наддомінування
207/2	Cx 3 A / БИ 26 В	73,6	100	60,0	-2,03	негативне наддомінування
209/1	Cx 3 A / БИ 198 В	73,6	100	53,2	-2,54	негативне наддомінування
209/2	Cx 3 A / БИ 198 В	73,6	100	56,8	-2,28	негативне наддомінування
210/1	Cx 5 A / БИ 5 В	31,7	66,7	32,7	-0,95	негативне домінування
210/2	Cx 5 A / БИ 5 В	31,7	66,7	34,8	-0,82	негативне домінування
210/3	Cx 5 A / БИ 5 В	31,7	66,7	47,6	-0,09	проміжне успадкування
211/3	Cx 5 A / БИ 7 В	31,7	87,5	57,0	-0,09	проміжне успадкування

За результатами аналізу ступеня домінування стійкості до несправжньої борошністої роси у гібридів F_1 (h_r від 1,09 до 5,58) виявлено, що у гібридній комбінації Сх 1 А / БИ 39 В (193/3) та гібридної комбінації Сх 3 А / БИ 7 В (202/2, 202/3, 203/1) стійкість перевищувала кращого батьківського компонента, а саме батьківську лінію, що передбачає наявність генетичних факторів даної ознаки. У гібридної комбінації Сх 1 А / БИ 10 В стійкість гібрида була на рівні стійкості батьківського компоненту.

Проміжне успадкування (h_r від -0,09 до 0,35) стійкості встановлено у семи гібридних комбінацій F_1 – Сх 5 А / БИ 7 В (211/3), Сх 5 А / БИ 5 В (210/3), Сх 3 А / БИ 7 В (203/2), Сх 1 А / БИ 27 В (198/1), Сх 1 А / БИ 51 В (194/1), Сх 1 А / БИ 39 В (193/1 і 193/2).

Негативне домінування ознаки менш стійкого батьківського компоненту, а саме материнської лінії, виражене значеннями показника ступеня домінування від -0,51 до -0,95, виявлено у шести гібридних комбінацій – Сх 1 А / БИ 51 В (194/3), Сх 1 А / БИ 27 В (198/2), Сх 1 А / БИ 198 В (201/1), Сх 1 А / БИ 198 В (201/3), Сх 5 А / БИ 5 В (201/1 і 201/2).

Негативне наддомінування сприйнятливої компоненти схрещування, а саме материнської лінії, визначено у шести F_1 гібридних комбінацій, зокрема Сх 3 А / БИ 7 В ($h_r = -3,02$), Сх 3 А / БИ 37 В ($h_r = -2,83$), Сх 3 А / БИ 198 В ($h_r = -2,54$) (209/1), ($h_r = -2,28$) (209/2), Сх 3 А / БИ 26 В ($h_r = -2,03$), Сх 1 А / БИ 27 В ($h_r = -1,46$), Сх 1 А / БИ 26 В ($h_r = -1,19$).

Для встановлення характеру успадкування стійкості до несправжньої борошністої роси і донорських властивостей ліній соняшнику, проведено гібридологічний аналіз 25 гібридних комбінацій F_2 шляхом порівняння фактичних класів розщеплення з одним із теоретично очікуваних співвідношень, на підставі чого зроблено припущення про кількість генів стійкості та можливі варіанти їх взаємодії (табл. 2).

Загалом, в популяції F_2 у 35,3 % гібридних комбінацій спостерігали моногенний контроль стійкості до даного патогена, у 41,2 % гібридних комбінацій розщеплення відповідало дигенному типу успадкування, у 23,5 % – тригенному.

Моногенний контроль стійкості у F_2 гібридів виявлено від схрещувань як зі стійкими, так і сприйнятливими батьківськими компонентами. Характер розподілу рослин F_2 гібридів за фенотипами «стійкі : сприйнятливі» (3:1) дозволив виявити наявність одного домінантного гена стійкості у залучених до схрещування стійких батьківських ліній БИ 27 В у гібридної комбінації Сх 1 / БИ 27 В (198/1) та БИ 51 В у гібридної комбінації Сх 1 / БИ 51 В (194/1). Подібний розподіл рослин за стійкістю до несправжньої борошністої роси встановлено і для F_2 гібридів із залученням сприйнятливих за даними оцінки 2016 року батьківських ліній у гібридної комбінації Сх 3 А / БИ 7 В (203/2, 203/3), Сх 1 А / БИ 10 В (192/3), Сх 3 А / БИ 37 В (204/2).

Більше половини (57,1 %) F_2 гібридів від схрещування зі стійкими батьківськими компонентами виявили розщеплення, яке достовірно відповідає співвідношенню 9 : 7, що вказує на те, що стійкість до несправжньої борошністої роси у них контролюється двома комплементарними домінантними генами. Такий характер розщеплення відмічено у гібридних комбінацій Сх 1 А / БИ 27 В (198/2), Сх 1 А / БИ 51 В (194/3), Сх 1 А / БИ 198 В (№ 201/3, 209/2) та Сх 3 А / БИ 198 В (№ 209/2). У гібридній комбінації F_2 Сх 3 А / БИ 26 В (207/2) розподіл фенотипів на стійкі та сприйнятливі співвідносяться як 37 : 27, що, можливо, вказує на тригібридне розщеплення і контроль стійкості до хвороби трьома рецесивними генами, з дуплікатною взаємодією. Характер розщеплення фенотипів на стійкі та сприйнятливі в F_2 гібридів за участі сприйнятливих до патогена батьківських ліній дозволив виявити моногібридне розщеплення (3:1) у двох сім'ях гібридної комбінації Сх 3 А / БИ 7 В (203/2, 203/3) та гібридних комбінаціях Сх 1 А / БИ 10 В (№ 192/3) та Сх 3 А / БИ 37 В (204/2). Дигібридне розщеплення (9 : 7), наявність якого забезпечує комплементарія двох домінантних генів стійкості виявлено у комбінації Сх 5 А / БИ 7 В (211/3) і Сх 1 А / БИ 39 В (193/2).

Два дублікатних домінантних факторів стійкості за теоретично очікуваним співвідношенням фенотипів 15 : 1 у F_2 гібридів виявлено у комбінації Сх 3 А / БИ 7 В (203/1).

Гібридологічний аналіз F₂ гібридів соняшнику за стійкістю до несправжньої борошнистої роси

Характеристика батьківських ліній	Номер кошика	Гібридна комбінація	Співвідношення стійких та сприйнятливих фенотипів у популяції F ₂ гібридів		Значення χ^2	Ймовірність, P	Кількість генів стійкості і їх взаємодія
			фактичне	теоретично очікуване			
стійкі	207/2	Cx 3 A / БИ 26 B	45:30	37:27	0,15	0,75–0,50	3 рецесивних гена взаємодіють дуплікатно
	198/1	Cx 1 A / БИ 27 B	31:15	3:1	1,42	0,25–0,20	1 домінантний
	198/2	Cx 1 A / БИ 27 B	26:25	9:7	0,58	0,50–0,25	комплементація
	194/1	Cx 1 A / БИ 51 B	37:17	3:1	1,21	0,50–0,25	2 домінантних генів
	194/3	Cx 1 A / БИ 51 B	42:37	9:7	0,31	0,75–0,50	1 домінантний
	201/3	Cx 1 A / БИ 198 B	32:27	9:7	0,10	0,75–0,50	комплементація
	209/2	Cx 3 A / БИ 198 B	42:32	9:7	0,01	0,95–0,90	2 домінантних генів
сприйнятливі	202/2	Cx 3 A / БИ 7 B	33:6	55:9	0,06	0,90–0,80	1 домінантний і 2 рецесивних гена взаємодіють дуплікатно
	202/3	Cx 3 A / БИ 7 B	74:14	55:9	0,25	0,75–0,50	1 домінантний і 2 рецесивних гена взаємодіють дуплікатно
	203/1	Cx 3 A / БИ 7 B	71:7	15:1	0,99	0,25–0,20	2 дуплікатних домінантних гена
	203/2	Cx 3 A / БИ 7 B	31:10	3:1	0,01	0,95–0,90	1 домінантний
	203/3	Cx 3 A / БИ 7 B	43:20	3:1	1,53	0,25–0,10	1 домінантний
	211/3	Cx 5 A / БИ 7 B	45:34	9:7	0,86	0,50–0,25	комплементація
	192/3	Cx 1 A / БИ 10 B	42:20	3:1	1,74	0,20–0,10	2 домінантних генів
	204/2	Cx 3 A / БИ 37 B	44:20	3:1	1,33	0,25–0,20	1 домінантний
	193/2	Cx 1 A / БИ 39 B	22:17	9:7	0,37	0,50–0,25	комплементація
	193/3	Cx 1 A / БИ 39 B	29:5	55:9	0,01	0,975–0,95	2 домінантних генів
							1 домінантний і 2 рецесивних гена взаємодіють дуплікатно

Тригібридне розщеплення і контроль стійкості до хвороби одним домінантним і двома рецесивними генами, з дуплікатною їх взаємодією виявлено за співвідношенням фенотипів на стійкі та сприйнятливі як 55 : 9 за участі сприйнятливих батьківських компонентів у трьох F₂ гібридних комбінацій Сх 3 А / БИ 7 В (202/2, 202/3) та Сх 1 А / БИ 39 В (193/3).

Таким чином, при багаторічному доборі стійких генотипів в лініях до 730 раси, і за оцінки за епіфітотійного рівня розвитку несправжньої борошнистої роси за появи 732 раси, виявлено, що обидва стійкі батьківські компоненти БИ 27 В та БИ 51 В мають гібриди як одним домінантним, так і двома комплементарними генами стійкості.

Стійкий відновник фертильності пилку БИ 198 В забезпечує нащадків двома домінантними комплементарними генами стійкості до хвороби.

Сприйнятливі за оцінки у 2016 році до 732 раси збудника несправжньої борошнистої роси батьківські компоненти БИ 10 В та БИ 37 В виявили за проявом стійкості у F₂ гібридів наявність в їх генотипах одного домінантного гена.

Наявність двох домінантних генів стійкості у F₂ гібридів забезпечує лінії БИ 7 В при комплементарній (9:7) та дуплікатній (15:1) їх взаємодії.

Сприйнятливий відновник фертильності БИ 39 В за співвідношенням фенотипів 9 : 7 та 55 : 9 у F₂ гібридів виявляє як комплементацию двох домінантних генів стійкості, так і наявність одного домінантного та двох рецесивних генів, що мають дуплікатну взаємодію.

Висновки. Таким чином, шляхом гібридологічного аналізу F₁ та F₂ гібридів соняшнику зроблено припущення про характер генетичного контролю стійкості до 732 раси збудника несправжньої борошнистої роси. У популяції F₂ гібридів моногенний, дигенний та тригенний контроль стійкості до даного патогена, спостерігали у гібридів, отриманих від схрещування як зі стійкими (до 730 і 732 раси), так і сприйнятливими (до 732 раси) батьківськими компонентами.

За отриманими у наших дослідженнях розщепленням фенотипів на стійкі і сприйнятливі у популяції F₂ гібридів з теоретично очікуваним моногенним контролем, і фактично отриманим розширеним спектром взаємодії генетичних факторів стійкості домінантного, домінантного комплементарного і домінантного дуплікатного, а також домінантного з двома рецесивними генами, можливо, пояснюється впливом більш вірулентної 732, ніж 730 раса, селекцію ліній до якої проводили у попередні роки. Але результати проведеного гібридологічного аналізу надають підстави рекомендувати до використання у селекційних програмах лінії – відновники фертильності пилку БИ 7 В, БИ 27 В, БИ 51 В, БИ 198 В як цінний вихідний матеріал з наявними домінантними факторами стійкості до збудника несправжньої борошнистої роси.

Список використаних джерел

1. Генетические основы селекции растений. В 4 т. Т.1. Общая генетика растений / науч. ред. А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева. Минск : Беларус. Наука, 2008. 551 с. Режим доступа: <https://books.google.com.ua/books>
2. Smykal P. Pea (*Pisum sativum* L.) in Biology prior and after Mendel's Discovery. Czech J. Genet. Plant Breed. 2014. № 50(2). P. 52–64.
3. Барилко М. Г. Деякі аспекти генетичного контролю основних кількісних ознак продуктивності вики ярої. Корми и кормовиробництво. 2013. Вип. 77. С. 20–23.
4. Бабаянц О. В., Бабаянц Л. Т. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней. Одесса, 2014. 401 с.
5. Gorgan N. O. Study of nature inheritance trait resilience against peronospora infection of onion bulb in hybrids F₁– F₂ in conditions of the northern part of Forest-Steppe of Ukraine. Науковий вісник НУБіП України. Серія : Агрономія. Режим доступу : <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Agronomija/article/view/3821/3740>.
6. Якуткин В. И., Ахтулова Е. М. Внутривидовая структура возбудителя ложной мучнистой росы и её значение для селекции подсолнечника на устойчивость к болезни. Ма-

- териалы I Всероссийской конференции по иммунитету растений к болезням и вредителям. С-Петербург, 2002. С. 130–131.
7. Jocić S., Cvejić S., Hladni N., Miladinović D., Miklić V. Development of sunflower genotypes resistant to downy mildew. *Helia*. 2010. 33. Nr. 53. P. 173–180.
 8. Ахтулова Е. М. Биоэкологические особенности возбудителя ложной мучнистой росы в связи с селекцией подсолнечника на устойчивость к болезни в условиях Центральной черноземной зоны России / специальность : 06.01.05. – селекция и семеноводство, 06.01.11 – защита растений. Автореф. канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2009. 24 с.
 9. Albourie J., Tourvieille J., Tourvieille D. Resistance to metalaxyl in isolates of the sunflower pathogen *Plasmopara halstedii*. *Eur. J. Plant Pathol.* 1998. № 104. P. 235–242.
 10. Aćimović M. Sunflower diseases (Bolesti suncokreta, in Serbian). Institute of Field and Vegetable Crops, Novi Sad, Serbia, 1998. 734 p.
 11. Бурлов В. В. Генетическое обоснование и результаты использования метода межлинейной гибридизации в селекции подсолнечника : дис. док. биол. наук. Одесса, 1987. 332 с.
 12. Бурлов В. В., Бабаянц Л. Т. Раси *Plasmopara halstedii* Berl. на півдні України та ефективність до них *Pl* генів. Селекція і насінництво. 2005. Вип. 90. С. 157-161.
 13. Спеціальна селекція і насінництво польових культур. Навчальний посібник [за ред. В. В. Кириченка]. Харків: ІР ім. В. Я. Юр'єва НААН, 2010. 462 с. Селекція і насінництво соняшнику. С. 382.
 14. Чумаков А. Е., Минкевич И. И., Власов Ю. И., Гаврилова Е. А. Основные методы фитопатологических исследований / под. ред. А. Е. Чумакова. Москва: Колос, 1974. 190 с.
 15. Gulya T. J., Tourvieille de Labrouhe D., S. Masirevic et al. Proposal for standardized nomenclature and identification of races of *Plasmopara halstedii* (sunflower downy mildew). Proceeding of ISA, symposium III, sunflower downy mildew. Fargo, ND, USA. P. 130–136.
 16. Идентификация генов устойчивости пшеницы к ржавчинным заболеваниям (методические указания) / сост. И. Г. Одинцова, Л. А. Смирнова, Л. А. Михайлова и др. Ленинград: ВИР, 1986. 32 с.
 17. Генетический анализ качественных признаков растений (методические указания) / сост. Н. И. Корсаков, Б. В. Ригин [под ред. Н. И. Корсакова]. Ленинград: ВИР, 1980. 30 с.

References

1. Genetic basis of plant breeding. In 4 t. Vol. 1. Total plant genetics. In: AV Kilchevskiy, LV Khotyleva, editors. Minsk: Belarus. Navuka, 2008. 551 p. Available from: <https://books.google.com.ua/books>
2. Smykal P. Pea (*Pisum sativum* L.) in Biology prior and after Mendel's Discovery. *Czech J. Genet. PlantBreed.* 2014; 50(2): 52–64.
3. Barilko MG. Some aspects of the genetic control of major quantitative traits of spring vetch performance. *Kormy i kormovyrobnytstvo.* 2013; 77: 20–23.
4. Babayants OV, Babayants LT. Fundamentals of selection and evaluation methodology of wheat resistance to pathogen. Odessa, 2014. 401 p.
5. Gorgan NO. Study of nature inheritance trait resilience against peronospora infection of onion bulb in hybrids F₁– F₂ in conditions of the northern part of Forest-Steppe of Ukraine. *Naukovyi visnyk NUBiP. Ser. Agronomiya.* Available from: <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Agronomija/article/view/3821/3740>.
6. Yakutkin VI, Akhtulova EM. Intraspecific structure of the pathogen of downy mildew and its importance for sunflower breeding for resistance to disease. Proceeding of I All-Russia conf. of Immunity of plants to diseases and pests. Sankt-Peterburg, 2002. P. 130–131.
7. Jocić S, Cvejić S, Hladni N, Miladinović D, Miklić V. Development of sunflower genotypes resistant to downy mildew. *Helia*. 2010; 33(53): 173–180.

8. Akhtulova EM. Bioecological particular pathogen downy mildew due to sunflower breeding for resistance to disease in the conditions of the Central Chernozem Zone of Russia. [dissertation]. Sankt-Peterburg, 2009. 24 p.
9. Albourie J, Tourvieille J, Tourvieille D. Resistance to metalaxyl in isolates of the sunflower pathogen *Plasmopara halstedii*. Eur. J. Plant Pathol. 1998; 104: 235–242.
10. Aćimović M. Sunflower diseases (Bolesti suncokreta, in Serbian). Institute of Field and Vegetable Crops, Novi Sad, Serbia, 1998. 734 p.
11. Burlov VV. Genetic studies and the results of using the method of interlinear hybridization in sunflower breeding. [dissertation]. Odessa, 1987. 332 p.
12. Burlov VV, Babayants LT. Races *Plasmopara halstedii* Berl. in southern Ukraine and efficiency to their genes *Pl*. Sel. nasinn. 2005; 90: 157–161.
13. Breeding and seed production of sunflower. In: Special breeding and seed production of field crops. In: VV Kyrychenko, editor. Kharkiv: IR im. V. Ya. Yurieva NAAN, 2010. P. 382.
14. Chumakov AE, Minkevich YY, Vlasov YuY, Gavrilova EA. Basic methods of phytopathological research. In: AE Chumakov, editor. Moscow: Kolos, 1974. 190 p.
15. Gulya TJ, Tourvieille de Labrouhe D, Masirevic S et al. Proposal for standardized nomenclature and identification of races of *Plasmopara halstedii* (sunflower downy mildew). Proceeding of ISA, symposium III, sunflower downy mildew. Fargo, ND, USA. P. 130–136.
16. Identification of the genes of wheat resistance to rust diseases. In: IG Odintsova, LA Smirnova, LA Mihaylova et al., editors. Leningrad: VIR, 1986. 32 p.
17. Genetic analysis of qualitative characteristics of plant. In: NI Korsakov, BV Rigin, editors. Leningrad: VIR, 1980. 30 p.

НАСЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЫ F_1 И F_2 ГИБРИДАМИ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Боровская И. Ю.

Институт растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН, Украина

Ложная мучнистая роса среди 40 самых распространенных в мире болезней подсолнечника, зарегистрированных как основные, встречается на посевах этой культуры по всему миру и является среди них наиболее вредоносной, так как этот возбудитель в благоприятных условиях для развития может поразить 100 % растений. Идентификация доминирующей расы возбудителя в условиях восточной части Лесостепи Украины и определение типа наследования для селекции гибридов подсолнечника обуславливают актуальность проведенных нами исследований.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы было определение генетического контроля устойчивости у F_1 и F_2 гибридов подсолнечника к возбудителю ложной мучнистой росы.

Материалы и методы. Учеты пораженности образцов подсолнечника возбудителем ложной мучнистой росы проводили на инфекционном участке лаборатории иммунитета растений к болезням и вредителям Института растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН. Провокационный фон создавали путем сокращенной ротации культуры (четырёхпольный севооборот), предшественник – просо, агротехника – общепринятая для зоны Лесостепи Украины. Устойчивость образцов подсолнечника определяли по распространенности болезни. Идентификацию *Pl. helianthi* проводили по пораженности возбудителем линий-дифференциаторов. Для определения донорских свойств родительских компонентов – материнских линий и линий-восстановителей фертильности пыльцы подсолнечника, созданных в предыдущие годы, и определения характера наследования устойчивости к данному патогену, проведен гибридологический анализ 25 гибридных комбинаций F_1 и F_2 , полученных от тестерных скрещиваний в 2014 году. Определяли степень фенотипического доминирования (h_p) у F_1 гибридов и соответствие характера расщепления гипотетическому у F_2 гибридов по χ^2 .

Обсуждение результатов. По результатам анализа степени доминирования устойчивости к ложной мучнистой росе у гибридов F_1 , выявлены все типы наследования, кроме отрицательного сверхдоминирования. В популяции F_2 гибридов обнаружен моногенный контроль устойчивости от скрещиваний как с устойчивыми, так и восприимчивыми родительскими компонентами. Характер распределения растений F_2 гибридов на устойчивые и восприимчивые (3:1) позволил выявить наличие одного доминантного гена устойчивости в гибридных комбинациях Сх 1 А / БИ 27 В, Сх 1 А / БИ 51 В, Сх 3 А / БИ 7 В (203/2, 203/3), Сх 1 А / БИ 10 В, Сх 3 А / БИ 37 В.

Более половины (57,1%) F_2 гибридов от скрещивания с устойчивыми родительскими компонентами выявили расщепление 9 : 7, что указывает на контроль устойчивости двумя комплементарными доминантными генами. Такой характер расщепления установлен в гибридных комбинациях Сх 1 А / БИ 27 В, Сх 1 А / БИ 51 В, Сх 1 А / БИ 198 В и Сх 3 А / БИ 198 В. В гибридной комбинации F_2 Сх 3 А / БИ 26 В распределение фенотипов 37 : 27 указывает на тригибридное расщепление и контроль устойчивости к болезни тремя рецессивными генами с дубликатным их взаимодействием. Характер расщепления фенотипов у F_2 гибридов с участием восприимчивых к патогену отцовских линий позволил выявить моногенное расщепление (3 : 1) в гибридных комбинациях Сх 3 А / БИ 7 В, Сх 1 А / БИ 10 В, Сх 3 А / БИ 37 В. Дигибридное расщепление (9 : 7) указывает на наличие в гибридах двух комплементарных доминантных генов устойчивости, выявленное в комбинациях Сх 5 А / БИ 7 В, Сх 1 А / БИ 39 В. Два дубликатных доминантных фактора устойчивости по теоретически ожидаемому соотношению фенотипов 15 : 1 у F_2 гибридов выявлено в гибридных комбинациях Сх 3 А / БИ 7 В. Тригибридное расщепление и контроль устойчивости к болезни одним доминантным и двумя рецессивными генами, с дубликатным их взаимодействием, выявлен по соотношению фенотипов устойчивые к восприимчивым 55 : 9 с участием восприимчивых отцовских компонентов в гибридных комбинациях Сх 3 А / БИ 7 В и Сх 1 А / БИ 39 В.

Итак, при многолетнем отборе генотипов в линиях по устойчивости к 730 расе возбудителя ложной мучнистой росы, а также по оценке в условиях эпифитотийного уровня развития патогена при появлении 732 расы, обнаружено, что оба устойчивых родительских компонента БИ 27 В и БИ 51 В имеют семьи гибридов как с одним доминантным, так и двумя комплементарными генами устойчивости. Устойчивый восстановитель фертильности пыльцы БИ 198 В проявился в потомстве двумя доминантными комплементарными генами устойчивости к болезни.

Восприимчивые к 732 расе возбудителя ложной мучнистой росы по оценке в 2016 году родительские компоненты БИ 10 В и БИ 37 В по проявлению устойчивости у F_2 гибридов выявили наличие в их генотипах одного доминантного гена. Проявление двух доминантных генов устойчивости у F_2 гибридов обеспечивает линия БИ 7 В при комплементарном (9 : 7) и дубликатном (15 : 1) их взаимодействии. Восприимчивый восстановитель фертильности пыльцы подсолнечника БИ 39 В по соотношению фенотипов 9 : 7 и 55 : 9 у F_2 гибридов выявил наличие как двух доминантных комплементарных генов устойчивости, так и наличие одного доминантного и двух рецессивных генов, с дубликатным их взаимодействием.

Выводы. Путем гибридологического анализа F_1 и F_2 гибридов подсолнечника определен характер генетического контроля устойчивости к возбудителю ложной мучнистой росы. В популяции F_2 гибридов моногенный, дигенный и тригенный контроль устойчивости к данному патогену, наблюдали у гибридов, полученных от скрещивания как с устойчивыми, так и с восприимчивыми родительскими компонентами.

По полученному в наших исследованиях расщеплению фенотипов на устойчивые и восприимчивые к возбудителю ложной мучнистой росы в популяции F_2 гибридов с теоретически ожидаемым моногенным контролем, и, фактически полученным расширенным спектром взаимодействия генетических факторов устойчивости доминантного, доминантного комплементарной и доминантного дубликатного, а также доминантного с двумя рецессивными генами, возможно, объясняется влиянием более

вирулентной 732, чем 730 раса, селекцию линий к которой проводили в предыдущие годы. Но результаты проведенного гибридологического анализа предоставляют основания рекомендовать к использованию в селекционных программах линии - восстановители фертильности пыльцы БИ 7 В, БИ 27 В, БИ 51 В, БИ 198 В как ценный исходный материал с имеющимися доминантными факторами устойчивости к возбудителю ложной мучнистой росы.

Ключевые слова: подсолнечник, селекция, линии, родительские компоненты, гибриды F_1 , F_2 , устойчивость, ложная мучнистая роса

INHERITANCE OF RESISTANCE TO DOWNY MILDEW BY F_1 AND F_2 SUNFLOWER HYBRIDS

Borovska I. Yu.

Plant production Institute a nd. V. Ya. Yuriev of NAAS, Ukraine

Downy mildew belongs to the 40 most common sunflower diseases in the world (which are registered as the main ones), is found on crops all over the world, and is the most harmful among them, since this pathogen can affect 100% of plants under favorable for development conditions. Identification of a dominant race of this pathogen in the Eastern Forest-Steppe of Ukraine and determination of an inheritance type for sunflower hybrid breeding make our study topical.

The aim and tasks of the study. Our objective was to determine the genetic control of resistance to downy mildew in F_1 and F_2 sunflower hybrids.

Materials and methods. Incidence of downy mildew on sunflower accessions was evaluated in an infectious site of the Laboratory of Plant Immunity against Diseases and Pests of the Plant Production Institute of nd a VYa Yuryev of NAAS. Provocative background was created by reduced crop rotation of (four-field crop rotation). The predecessor was millet. The agricultural technology was conventional for the Forest-Steppe of Ukraine. Resistance of sunflower accessions was determined by the disease incidence. *Pl. helianthi* was detected by assessing affection of lines-differentators. To determine donor properties of previously developed parents, female lines and lines - sunflower pollen fertility restorers, and to determine the inheritance type of resistance to this pathogen, hybridologic analysis of 25 F_1 and F_2 hybrid combinations obtained from test crosses in 2014 was performed. The degree of phenotypic dominance (hp) in F_1 hybrids was determined, and congruity between the observed segregation and the hypothetical one in F_2 hybrids was assessed by χ^2 .

Results and discussion. Analysis of the degree of dominance of resistance to downy mildew in F_1 hybrids demonstrated all types of inheritance, except for negative overdominance. In F_2 hybrid population, monogenic control of resistance was detected from crosses both with stable and with susceptible parents. Segregation of F_2 plants to resistant and susceptible ones (3:1) revealed one dominant resistance gene in hybrid combinations SKh 1 A / BI 27 V, SKh 1 A / BI 51 V, SKh 3 A / BI 7 V (203/2, 203/3), SKh 1 A / BI 10 V, SKh 3 A / BI 37 V.

More than half (57.1%) of F_2 hybrids from crosses with resistant parents showed the segregation of 9:7, indicating two complementary dominant genes controlling resistance. This type of segregation was observed in hybrid combinations SKh 1 A / BI 27 V, SKh 1 A / BI 51 V, SKh 1 A / BI 198 V and SKh 3 A / BI 198 SKh. In F_2 hybrid combination SKh3 A / BI 26 V, the segregation of phenotypes was 37:27, indicating trihybrid segregation and control of disease resistance by three recessive genes with duplicate interaction. The segregation of phenotypes in F_2 hybrids generated from susceptible to pathogen male lines revealed monogenic segregation (3:1) in hybrid combinations SKh 3 A / BI 7 v, SKh 1 A / BI 10 V, SKh 3 A / BI 37 V. Dihybrid segregation (9:7) suggests the presence of two complementary dominant resistance genes in hybrids combinations SKh 5 A / BI 7 V, SKh 1 A / BI 39 V. Two duplicate dominant re-

sistance factors were found by congruity to the theoretically expected phenotypic ratio of 15:1 in F₂ hybrids in combinations of SKh 3 A / BI 7 V. Trihybrid segregation and control of resistance to disease by one dominant and two recessive genes, with duplicate interaction between, were detected by the ratio of resistant phenotypes to susceptible ones of 55:9 in hybrid combinations SKh 3A / BI 7 V, SKh 1 A / BI 39 V from susceptible male lines.

Thus, the long-term selection of genotypes for resistance to race 730 of downy mildew pathogen among lines and evaluation on the epiphytous level of pathogen with race 732 occurring found that 2 resistant parents, BI 27 V and BI 51 V, produced hybrid families both with one dominant gene and with two complementary genes of resistance. Resistant pollen fertility restorer BI 198 V manifested itself in the offspring by two dominant complementary genes of resistance to the disease.

Parents BI 10V and BI 37V, which were susceptible to race 732 of downy mildew pathogen, as the assessment in 2016 showed, had one dominant gene according to resistance expression in F₂ hybrids. Two dominant resistance genes in F₂ hybrids are provided by line BI 7V, with complementary (9:7) and duplicate (15:1) interactions between them. As judged by the ratios of phenotypes of 9:7 and 55:9 in F₂ hybrids, susceptible sunflower pollen fertility restorer BI 39 V showed the presence both of two dominant complementary resistance genes and of one dominant and two recessive genes with duplicate interaction.

Conclusions. Hybridological analysis of F₁ and F₂ sunflower hybrids determined the nature of genetic control of resistance to downy mildew. In F₂ hybrid population, monogenic, digenic and trigenic control of resistance to this pathogen was observed in hybrids obtained from crosses both with resistant and with susceptible parents.

We compared the observed segregation into resistant and susceptible to downy mildew phenotypes in F₂ hybrid population with the theoretically expected monogenic control, and the real extended range of interactions between dominant, dominant complementary and dominant duplicate genes of resistance as well as between dominant and two recessive genes can be attributed to the influence of race 732 that is more virulent than race 730, and in previous years lines had been bred for resistance to race 730. However, the results of hybridologic analysis give grounds to recommend using lines - pollen fertility restorers BI 7 V, BI 27 V, BI 51 V, and BI 198 V as valuable starting material having dominant factors of resistance to downy mildew in breeding programs .

Key words: sunflower, breeding, lines, parents, F₁ and F₂ hybrids, resistance, downy mildew

УДК 631.527:633.16³

УРОЖАЙНІСТЬ ТА МАСА 1000 ЗЕРЕН СОРТІВ ЯЧМЕНЮ ЯРОГО І КОРЕЛЯЦІЯ МІЖ НИМИ

Васько Н. І.

Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, Україна

В Інституті рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН в 2006–2016 рр. досліджено врожайність та масу 1000 зерен 16 сортів ячменю ярого різного походження. Встановлено відмінності за цими показниками в залежності від умов року та сорту. Визначено роки з несприятливими (2009, 2013) та сприятливими (2008, 2014) умовами вирощування ячменю. За допомогою кореляційного аналізу встановлено слабку лінійну залежність між урожайністю та масою 1000 зерен ($r = 0,273$), істотну проти рівні значущості $p < 0,05$). Помірний