

Tolar; by spike length – in Dzherelo, Granal and Vitrazh; by spikelet number per spike – in Dzherelo; by straw weight – in Badioryy; by plant height – in Dzherelo and Granal; by grain/straw ratio – in Dzherelo. Unequal ratios of GCA and SCA variances in F_1 were detected for 11 quantitative traits of awned and awnless varieties. Strong effects of SCA on productivity in F_1 of some hybrid combinations were noticed upon crossing certain varieties, in the offspring of which forms with high levels of traits can be effectively selected.

Key words: *spring barley, variety, quantitative trait, diallel crosses, F_1 , general (GCA) and specific (SCA) combining abilities, GCA and SCA variances, additive and nonadditive effects of genes*

УДК633.854.78 : 631.527 : 575⁷

УСПАДКУВАННЯ КІЛЬКОСТІ СУХИХ ТА ЖОВТИХ ЛИСТКІВ ПІСЛЯ ЦВІТІННЯ У СОНЯШНИКУ ОДНОРІЧНОГО

Макляк К. М., Шарипіна Я. Ю., Кириченко В. В.
Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, Україна

Наведено результати вивчення успадкування ознаки «кількість сухих та жовтих листків після цвітіння» у соняшнику однорічного. Проаналізовано кореляційний зв'язок та встановлено незалежне успадкування з ознаками «кількість листків на рослині», «висота рослини», «тривалість періоду «сходи–цвітіння». Гени, що контролюють досліджені ознаки, у більшості випадків взаємодіють за типом дуплікатного епістазу.

Ключові слова: *соняшник, самозапилена лінія, кількісна ознака, абіотичний чинник, стійкість, успадкування*

Вступ. Для адекватного застосування методів селекційного добору і ефективного досягнення його цілей необхідно детально вивчати закономірності успадкування цінних господарських ознак. Особливу значущість набувають ознаки, які пов'язані зі стійкістю до несприятливих абіотичних чинників, зокрема високої температури повітря, посухи.

Аналіз літературних джерел, постановка проблеми. Більшість господарських ознак соняшнику відносяться до кількісних і характеризуються безперервною мінливістю. Дослідниками різних країн проаналізовано успадкування окремих кількісних ознак соняшнику у поколіннях схрещувань [1, 2, 3, 4, 5]. Описано успадкування висоти рослини, тривалості вегетаційного періоду, маси 1000 насінин, продуктивності рослини, довжини та ширини листка. У той же час кількісні ознаки, які можна запропонувати як ознаки селекційного добору на стійкість до несприятливих абіотичних чинників, зокрема високих температур повітря, наприклад «відмирання листової поверхні після цвітіння», не вивчено. Рівень прояву таких ознак повинен прогнозовано змінюватися за несприятливих умов для забезпечення можливості ідентифікації чутливих до жару генотипів. Успадкування цих ознак має відбуватися незалежно від інших цінних господарських ознак соняшнику або позитивно корелювати з ознаками продуктивності.

На тісний зв'язок між урожайністю сільськогосподарських культур та площею листової поверхні вказували багато дослідників [6, 7, 8, 9, 10]. Установлено від'ємну кореляційну залежність між площею листової поверхні та температурним режимом періоду її росту на інших культурах, зокрема пшениці ярій [11]. Роль величини площі листової поверхні, швидкості її росту та скорочення вперіод формування врожаю соняшнику висвіт-

лено у багатьох дослідженнях [12]. Важливим був висновок про сортові особливості швидкості відмирання листкової поверхні [13]. Встановлено, що максимум площі листкової поверхні соняшнику приходить на період цвітіння, а через 20 діб після цвітіння вона скорочується в середньому майже на 40 % [14]. Відмирання нижніх листків відбувається після закінчення цвітіння соняшнику і суттєво залежить від умов середовища [15].

У попередніх роботах нами визначено відсоток відмирання листкової поверхні після цвітіння, пов'язаний з температурним режимом періоду наливу. Зростання відсотку відмирання листкової поверхні обумовлює зменшення маси 1000 насінин [16]. Складовою частиною цієї ознаки є «кількість сухих та жовтих листків після цвітіння» [17].

Ознаками, які можуть бути пов'язані з відмиранням листкової поверхні після цвітіння, є «кількість листків на рослині», «висота рослини», «тривалість періоду «сходи–цвітіння» (ТПСЦ). Загальна кількість листків на рослині – важлива ознака, опосередковано пов'язана із рівнем урожайності соняшнику. Так, у досліджах В. В. Бурлова [18] встановлено позитивну кореляційну залежність між кількістю листків і кількістю квіток у кошику. Оскільки продуктивність на пряму пов'язана із кількістю насінин у кошику [19], можливо ведення добору високопродуктивних форм за кількістю листків на рослині. Також ця ознака визначає площу листкової поверхні на рослині, тісно пов'язану з урожайністю.

Висота рослини соняшнику – один з найважливіших критеріїв добору у селекційній практиці, тісно пов'язаний із посухостійкістю, стійкістю проти вилягання, придатністю до механізованого збирання, показником екологічної пристосованості та адаптивних можливостей генотипу. Як елемент архітекtonіки рослини, висота корелює з кількістю листків на рослині, площею листкової поверхні, тривалістю міжфазних періодів та іншими ознаками [20]. З висотою рослин гібридів соняшнику позитивно корелює кількість насінин у кошику [21] та врожайність гібридів [22, 23, 24]. У багатьох досліджах спостерігали позитивну кореляцію між висотою рослини і урожайністю в стресових умовах посухи [25, 26, 27, 28, 29].

Активні дослідження щодо успадковування кількісних ознак соняшнику стримуються, в першу чергу, складністю та трудомісткістю обліку й аналізу ознак з полігенним контролем. Такий аналіз передбачає визначення типів міжгальських та міжгенних взаємодій, які здійснюють найбільший внесок у фенотиповий прояв ознаки [30]. Для опису та оцінки даних взаємодій використовують ряд математичних моделей, найбільш простою з яких є адитивно-домінантна. Модель характеризує відсутність взаємодії між генами, що контролюють кількісні ознаки. Для визначення відповідності даних моделі використовують тести шкалювання [31]. Найбільш зручним та інформативним є обчислювання параметрів за тестом сумісного шкалювання Каваллі, який дозволяє встановити вклад ефектів неалельних взаємодій генів у прояв ознаки.

Перевагою методу сумісного шкалювання є можливість визначення максимально правдоподібних оцінок параметрів та їх стандартних похибок завдяки залученню до аналізу кількох поколінь з різними стандартними похибками [32]. При плануванні схрещувань у разі адекватності адитивно-домінантної моделі можливо досить точно прогнозувати майбутній результат. У разі неадекватності адитивно-домінантної моделі припускають наявність епістатичних ефектів. Наявність епістазу в генетичній системі надає можливість визначити відносну значимість кожного типу ефектів генів в експресії кількісної ознаки. Неалельні міжгенні взаємодії розглядаються як найбільш вірогідна причина такого важливого загальнобіологічного явища, як гетерозис [33]. Тому визначення типів взаємодії генів кількісних ознак має як теоретичне, так і практичне значення.

Нами було використано тест сумісного шкалювання Каваллі для дослідження успадковування ознак: «кількість сухих та жовтих листків після цвітіння», «кількість листків на рослині», «висота рослини», «тривалість періоду «сходи–цвітіння».

Мета і задачі досліджень. Метою наших досліджень було проведення генетичного аналізу успадковування ознаки добору в селекції на стійкість до несприятливих абіотичних чинників середовища – «кількості сухих та жовтих листків після цвітіння» та морфологічних і біологічних ознак, які можуть з нею корелювати: «кількість листків на рослині», «висота рослини», «тривалість періоду «сходи–цвітіння».

Матеріали та методи. До схрещувань, проведених у 2005 році, були залучені ліній-закріплювачі стерильності соняшнику, створені в лабораторії селекції та генетики соняшнику Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, контрастні за ознаками, що вивчали: кількістю сухих та жовтих листків після цвітіння, загальною кількістю листків на рослині, висотою рослини, тривалістю періоду «сходи–цвітіння» (ТПСЦ). Схему схрещувань наведено у таблиці 1.

Схрещування та отримання BC_1 на кожного з батьків проведено на фертильній основі за загальноприйнятою методикою [34]. Шляхом самозапилення під пергаментними ізоляторами отримано гібридні популяції F_2 .

Ознаку «кількість сухих та жовтих листків після цвітіння» вивчали через 20 діб після цвітіння шляхом підрахунку сухих та жовтих листків, починаючи з нижнього ярусу.

Сім комбінацій, дві з яких зворотні, вивчали впродовж 2007 року. Дві комбінації було вивчено впродовж двох років (2007, 2010 рр.), що дозволило проаналізувати стабільність прояву ознак. Вивчали популяції P_1 , P_2 , F_1 , F_2 і BC_1 за участю кожного з батьків.

Таблиця 1

Схема схрещувань самозаплених ліній соняшнику, 2005 р.						
Лінія	X 0107 Б	X 0207 Б	X 0307 Б	X 0407 Б	X 0507 Б	X 0607 Б
X 0107 Б	–	так	так	так	так	так
X 0207 Б	так	–	так	так	так	так
X 0307 Б	так	ні	–	так	так	так
X 0407 Б	ні	ні	ні	–	так	так
X 0507 Б	ні	ні	ні	ні	–	так
X 0607 Б	ні	ні	ні	ні	ні	–

Відповідність кількісних ознак нормальному розподілу визначали, використовуючи метод порівняння показників асиметрії та ексцесу з їх похибками репрезентативності [35]. Контрастність батьківських форм підтверджено порівнянням середніх з використанням t -критерію Ст'юдента [35]. Стандартні значення критерію ($t_{табл.}$) визначали згідно розміру кожної вибірки. Об'єднаний тест Каваллі відтворено за описом, наданим у роботі [36].

Розраховано параметри моделі:

[m]– спільне середнє значення між гомозиготами;

[d]– відмінність між гомозиготами, обумовлена адитивними ефектами генів;

[h] – відхилення гетерозиготи від середньої m за локусами, обумовлене домінантними ефектами генів.

Ефекти неалельної взаємодії поділяють на:

[i]– адитивно-адитивна взаємодія (гомозиготно-гомозиготна);

[j]– адитивно-домінантна взаємодія (гомозиготно-гетерозиготна);

[l]– домінантно-домінантна взаємодія (гетерозиготно-гетерозиготна)

Погодні умови років проведення досліджень суттєво різнилися. У 2007 році погодні умови, що склалися протягом третьої декади червня та першої декади липня (тепла погода та достатня кількість вологи), сприяли прискоренню росту та розвитку рослин соняшнику. Цвітіння скоростиглих зразків почалося на два тижні раніше, ніж у середньому за багаторічними спостереженнями (10 липня). Посушлива погода протягом другої декади липня прискорила цвітіння соняшнику, що призвело до скорочення різниці в строках цвітіння зразків різних груп стиглості. Практично за тиждень цвітіння соняшнику закінчилось. Максимальна добова температура в середньому за другу декаду серпня склала 32,4 °С. За вегетаційний період (травень–вересень) середня температура повітря склала 21,1 °С (за багаторічну норму 18,5 °С), кількість опадів була меншою за норму на 3,2 %.

Умови вегетаційного періоду 2010 року склалися як несприятливі для соняшнику через аномально високі температури (до 39,8 °С) у період цвітіння і наливу насіння (чер-

вень–серпень), на тлі суттєвої ґрунтової та повітряної посухи. Проте у цілому за вегетаційний період середня температура повітря склала 21,2 °С, кількість опадів перевищила норму на 22 % за рахунок опадів травня та вересня.

Обговорення результатів. Згідно з аналізом середніх значень ознак у поколіннях, що не розщеплюються (P_1 , P_2 , F_1), встановлено контрастність ліній за ознаками (табл. 2). Лінія X 0207 Б характеризувалася мінімальною кількістю сухих та жовтих листків після цвітіння ($11,0 \pm 0,48$ шт.), мінімальною загальною кількістю листків ($24,2 \pm 0,50$ шт.), мінімальною висотою рослини ($78,6 \pm 1,20$ см) і мінімальною ТПСЦ ($50,6 \pm 0,28$ діб). Максимальна кількість листків була в лінії X 0107 Б ($32,3 \pm 0,29$ шт.). Максимальною висотою рослини характеризувалася лінія X 0407 Б ($152,9 \pm 0,53$ см). Найбільш тривалий період «сходи–цвітіння» мали лінії X 0107 Б ($58,3 \pm 0,19$ діб) і X 0507 Б ($58,3 \pm 0,19$ діб.). Між гібридними комбінаціями кількість сухих та жовтих листків після цвітіння варіювала від $11,1 \pm 0,37$ шт. (X 0107 Б / X 0307 Б) до $13,6 \pm 0,22$ шт. (X 0107 Б / X 0507 Б); кількість листків від $30,3 \pm 0,53$ шт. (X 0107 Б / X 0507 Б) до $34,5 \pm 0,44$ шт. (X 0107 Б / X 0207 Б); висота рослини від $114,0 \pm 1,02$ см (X 0107 Б / X 0207 Б) до $193,6 \pm 1,38$ см (X 0107 Б / X 0307 Б); ТПСЦ від $49,1 \pm 0,17$ діб (X 0107 Б / X 0207 Б) до $54,5 \pm 0,20$ діб (X 0107 Б / X 0307 Б).

Таблиця 2

Середні значення досліджених ознак у поколіннях, що не розщеплюються (P_1 , P_2 , F_1), 2007 р.

Покоління	Лінія, комбінація схрещування	Кількість листків, шт.		Висота рослини, см	ТПСЦ, діб
		сухих та жовтих після цвітіння	загальна		
P_1	X 0107 Б	$13,1 \pm 0,22$	$32,3 \pm 0,29$	$122,6 \pm 0,72$	$58,3 \pm 0,19$
P_2	X 0207 Б	$11,0 \pm 0,48$	$24,2 \pm 0,50$	$78,6 \pm 1,20$	$50,6 \pm 0,28$
F_1	X 0107 Б / X 0207 Б	$12,2 \pm 0,27$	$34,5 \pm 0,44$	$114,0 \pm 1,02$	$49,1 \pm 0,17$
P_2	X 0307 Б	$13,7 \pm 0,31$	$27,0 \pm 0,39$	$142,4 \pm 1,13$	$58,4 \pm 0,13$
F_1	X 0107 Б / X 0307 Б	$11,1 \pm 0,37$	$33,0 \pm 0,42$	$193,6 \pm 1,38$	$54,5 \pm 0,20$
P_2	X 0407 Б	$14,0 \pm 0,39$	$28,4 \pm 0,37$	$152,9 \pm 0,53$	$56,7 \pm 0,28$
F_1	X 0107 Б / X 0407 Б	$11,8 \pm 0,19$	$30,9 \pm 0,22$	$197,7 \pm 1,33$	$50,6 \pm 0,15$
P_2	X 0507 Б	$15,1 \pm 0,26$	$26,1 \pm 0,25$	$142,2 \pm 1,14$	$58,3 \pm 0,19$
F_1	X 0107 Б / X 0507 Б	$13,6 \pm 0,22$	$30,3 \pm 0,53$	$184,5 \pm 1,53$	$53,0 \pm 0,17$
P_2	X 0607 Б	$12,7 \pm 0,27$	$24,5 \pm 0,26$	$127,1 \pm 1,10$	$52,7 \pm 0,15$
F_1	X 0107 Б / X 0607 Б	$12,9 \pm 0,26$	$33,2 \pm 0,50$	$192,2 \pm 1,10$	$53,6 \pm 0,28$
F_1	X 0207 Б / X 0107 Б	$12,4 \pm 0,34$	$34,7 \pm 0,47$	$119,7 \pm 1,17$	$49,9 \pm 0,14$
F_1	X 0307 Б / X 0107 Б	$13,3 \pm 0,25$	$32,2 \pm 0,25$	$176,0 \pm 1,49$	$53,8 \pm 0,29$

Кореляційний аналіз між дослідженими ознаками, проведений на рослинах покоління, що не розщеплюються (лінії та їх гібриди F_1) дозволив встановити, що обрана за «ключову» ознака – «кількість сухих та жовтих листків через 20 діб після цвітіння» – не пов'язана з висотою рослини і загальною кількістю листків на рослині, та має слабку позитивну залежність від тривалості періоду «сходи–цвітіння» ($r=0,185^*$, рівень $P=0,001$) (табл. 3). Висота рослини корелювала з кількістю листків ($r=0,384^*$) та ТПСЦ ($r=0,131^*$), але невисокі значення коефіцієнтів кореляції свідчать про можливість незалежного добору за чотирма ознаками. Лінії соняшнику, залучені до схрещування, та їх гібриди F_1 досліджено на фенотипову однорідність за ознаками, що вивчали. За значеннями показників асиметрії та ексцесу, встановлено відповідність закону нормального розподілу відхилень варіант від середнього значення кожної з ознак (значення $t_{\text{факт.}}$ не перевищувало значення $t_{\text{табл.}}$).

Коефіцієнти кореляції та рівень їх достовірності між дослідженими ознаками у ліній соняшнику та їх гібридів F₁

Ознака	Кількість листків		ТПСЦ
	сухих та жовтих після цвітіння	загальна	
Висота рослини	$r=0,073$ $P=0,177$	$r=0,384^*$ $P=0,000$	$r=0,131^*$ $P=0,015$
Загальна кількість листків	$r=-0,173$ $P=0,749$	–	$r=-0,032$ $P=0,552$
ТПСЦ	$0,185^*$ $P=0,001$	$r=-0,032$ $P=0,552$	–

Примітка. * – достовірно на 5%-вому рівні істотності.

Другим етапом генетичного аналізу кількісних ознак соняшнику з використанням тесту сумісного шкалювання була перевірка відповідності дії генів адитивно-домінантній моделі. У результаті проведених підрахунків не виявлено відповідності дії генів адитивно-домінантній моделі (значення χ^2 перевищували стандартні за $df=3$) за всіма ознаками в семи гібридних комбінаціях (табл. 4).

Отже адитивно-домінантна модель не підходить для опису фенотипових відмінностей за дослідженими ознаками між батьківськими формами гібридів, як у прямих, так і зворотних комбінаціях схрещування.

Більш повну інформацію про успадкування досліджених ознак соняшнику можна отримати шляхом підрахунку моделі для шести параметрів. У цьому випадку можливо розглянути просту модель, визначивши характер взаємодії між двома генами. Висновки про неалельну взаємодію генів робили за значущістю генетичних параметрів [h], [i], [j], [l].

Класифікацію ефектів генів установлювали в тому випадку, якщо параметр достовірно відрізнявся від нуля.

Значущість параметрів [h], [i], [j], [l] установлювали за величиною стандартної помилки, яку параметр у разі достовірності повинен перевищувати більш ніж у два рази. Обчислені значення параметрів демонструють, що залежно від розглянутої ознаки та комбінації ефекти генів виявились різними (табл. 5, табл. 6).

За ознакою «кількість сухих і жовтих листків після цвітіння» було встановлено наявність епістатичної взаємодії в усіх комбінаціях, за винятком двох, зокрема X 0107 Б / X 0407 Б (за два роки досліджень) і X 0107 Б / X 0607 Б. Показано взаємодію генів за типом дуплікатного епістазу. Дуплікатний епістаз діє при наявності хоча б одного алеля у локусі, який заставляє другий локус працювати за домінантним типом [37]. Адитивні ефекти [d] були значущими в п'яти гібридних комбінаціях X 0107 Б / X 0207 Б, X 0107 Б / X 0307 Б, X 0107 Б / X 0407 Б, X 0107 Б / X 0507 Б, X 0207 Б / X 0107 Б.

Домінантні ефекти [h] – у шести гібридних комбінаціях X 0107 Б / X 0207 Б, X 0107 Б / X 0307 Б, X 0107 Б / X 0407 Б, X 0107 Б / X 0507 Б, X 0207 Б / X 0107 Б, X 0307 Б / X 0107 Б. Зважаючи на незначущий рівень одного з параметрів ([h], [l]), тип взаємодії неможливо було встановити в комбінаціях X 0107 Б / X 0407 Б, X 0107 Б / X 0607 Б. Серед проаналізованих пар схрещування лише в одній комбінації X 0107 Б / X 0407 Б параметр [h] був негативним (як у 2007 р., так і у 2010 р.). Зважаючи на те, що батьківську лінію X 0107 Б було залучено до інших комбінацій схрещування, у яких не встановлено зменшення листової поверхні, ми вважаємо, що саме лінія X 0407 Б є носієм домінантних алелів генів, що зменшують кількість сухих листків на рослині. Інформацію підтверджено дворічним дослідженням. Саме лінію X 0407 Б слід розглядати як перспективну в даному селекційному напрямку.

Перевірка відповідності дії генів адитивно-домінантній моделі за трьома генетичними параметрами, 2007, 2010 рр.

Комбінація схрещування, генетичні параметри	Кількість листків				Висота рослини		ТПСЦ	
	загальна		сухих та жовтих листоків після цвітіння					
Х 0107 Б / Х 0207 Б								
	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.
m	20,0±0,62	27,8±0,28	15,2±1,19	13,0±0,17	103,2±0,63	98,8±0,57	54,2±0,15	56,7±0,15
[d]	6,1±0,50	3,5±0,28	12,5±0,19	0,9±0,16	3,8±0,24	17,1±0,57	3,5±0,16	3,8±0,15
[h]	54,2±0,15	5,5±0,49	3,5±0,16	2,5±0,31	0,5±0,36	13,8±1,07	-5,6±0,24	-6,2±0,23
χ^2	40,81	146,7	37,89	93,34	67,06	79,37	83,5	130,3
Х 0107 Б / Х 0407 Б								
	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.
m	31,7±0,21	30,3±0,22	14,4±0,17	15,4±0,17	138,8±0,43	130,9±0,32	56,5±0,14	59,3±0,13
[d]	1,4±0,21	1,4±0,23	-1,2±0,17	-1,6±0,17	-14,3±0,43	-15,2±0,32	1,1±0,15	1,2±0,13
[h]	0,4±0,32	0,6±0,40	-2,2±0,28	-0,7±0,29	66,2±1,21	47,1±1,33	-6,7±0,22	-7,5±0,23
χ^2	155,9	77,94	54,27	91,02	118,8	28,36	158,1	101,4
Х 0207 Б / Х 0107 Б (2007 р.)								
m	26,8±0,24		12,5±0,20		102,8±0,64		53,5±0,14	
[d]	-4,3±0,19		-0,4±0,18		-21,6±0,63		-4,1±0,15	
[h]	3,1±0,47		0,0±0,40		24,0±1,26		-4,3±0,22	
χ^2	149,7		31,9		96,3		209,8	
Х 0107 Б / Х 0307 Б (2007 р.)								
m	30,3±0,22		13,9±0,17		134,7±0,65		58,0±0,11	
[d]	1,7±0,20		-0,7±0,14		-12,1±0,65		-0,3±0,11	
[h]	4,1±0,44		-1,3±0,35		65,3±1,44		-4,7±0,21	
χ^2	60,88		194,4		219,5		143,2	
Х 0307 Б / Х 0107 Б (2007 р.)								
m	30,6±0,20		13,6±0,16		133,6±0,65		58,1±0,11	
[d]	-2,2±0,20		0,6±0,16		10,2±0,65		0,1±0,11	
[h]	2,6±0,34		-0,1±0,31		48,0±1,52		-5,9±0,26	
χ^2	60,86		64,32		73,46		106,6	
Х 0107 Б / Х 0507 Б (2007 р.)								
m	29,6±0,18		14,3±0,15		133,1±0,64		55,3±0,12	
[d]	3,4±0,17		-1,1±0,14		-13,0±0,61		2,1±0,11	
[h]	3,7±0,41		-0,4±0,27		47,1±1,40		-7,4±0,31	
χ^2	89,4		11,75		176,4		151,3	
Х 0107 Б / Х 0607 Б (2007 р.)								
m	28,9±0,19		13,3±0,16		123,8±0,62		55,3±0,11	
[d]	3,5±0,18		0,2±0,15		-3,0±0,62		2,5±0,11	
[h]	7,7±0,43		0,6±0,30		61,8±1,22		-2,5±0,25	
χ^2	111,9		43,06		144,2		75,43	

Примітка: $\chi^2_{\text{теор.}} = 5,99$

На основі лінії Х 0407 Б було створено простий стерильний гібрид Сх ІР1203 А, який з 2015 р. занесено до Державного Реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні [38]. Сх ІР1203 А – материнський компонент гібрида Лицар [39]. Лінії є носієм ознака тривалого збереження листової поверхні після цвітіння.

Оцінка ефектів дії генів кількісних ознак соняшнику за шістьма генетичними параметрами, 2007, 2010 рр.

Генетичні параметри	Кількість листків				Висота рослини		ТПСЦ	
	сухих та жовтих після цвітіння		загальна					
	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.	2007 р.	2010 р.
X 0107 Б / X 0207 Б								
m	9,6±0,91	9,3±0,91	40,1±1,96	45,8±1,68	108,1±5,50	93,2±5,81	54,1±1,31	58,3±1,43
[d]	1,2±0,25	0,9±0,22	4,0±0,28	4,1±0,34	21,8±0,69	19,0±0,66	3,7±0,17	3,8±0,16
[h]	10,5±2,37	14,9±2,25	-20,6±4,57	-34,7±4,15	21,9±13,7	49,3±13,45	-9,0±3,26	-14,9±3,60
[i]	2,4±0,87	3,1±0,88	-11,9±1,94	-18,7±1,64	-7,4±5,46	3,4±5,77	0,4±1,30	-1,3±1,42
[j]	2,0±0,76	3,3±0,66	-2,5±1,11	-3,8±1,19	-10,6±3,35	0,7±3,15	-6,0±0,89	-6,5±1,00
[l]	-7,8±1,56	-9,7±1,43	14,9±2,80	21,8±2,61	-16,0±8,07	-34,2±8,01	3,9±2,02	7,7±2,24
Тип усп.	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**	н/в*	ДЕ**	н/в	ДЕ**
X 0107 Б / X 0407 Б								
m	17,7±0,90	18,9±0,89	25,9±1,69	27,6±1,70	111,0±9,27	119,3±9,74	54,6±1,10	57,3±1,13
[d]	-0,7±0,20	-1,3±0,21	2,0±0,23	1,9±0,25	-15,0±0,44	-15,3±0,32	0,8±0,16	1,0±0,15
[h]	-8,0±2,23	-5,8±2,24	24,1±4,37	14,2±4,41	156,2±20,33	77,6±21,1	-8,5±2,66	-7,9±2,68
[i]	-4,0±0,87	-4,3±0,86	4,4±1,68	1,8±1,69	27,0±9,26	11,7±9,73	2,9±1,09	2,5±1,12
[j]	-2,2±0,65	1,1±0,67	-0,5±1,28	-1,7±1,30	19,7±3,73	16,7±3,51	-0,5±0,71	-1,4±0,68
[l]	2,1±1,41	0,7±1,43	-19,1±2,76	-12,3±2,82	-69,4±11,56	-21,7±12,08	4,5±1,62	3,3±1,63
Тип усп.	н/в	н/в	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**	н/в	ДЕ**	ДЕ**

Примітки: 1) н/в* – тип успадкування не визначений; тип взаємодії неможливо визначити у випадку, коли параметри [h] або [l] не є достовірними (не перевищують подвоєну похибку); 2) ДЕ** – дуплікатний епістаз. Епістаз вважають відсутнім при недостовірності чотирьох параметрів [h], [i], [j], [l].

Впродовж випробувань 2011–2012 рр., проведених в IP ім. В. Я. Юр'єва НААН, ліній СхIP1203 Азабезпечила врожайність 2,64 т/га, тривалість періоду «сходи–фізіологічна стиглість» 100 діб, масу 1000 насінин 45,8 г, уміст олії в насінні 47,0 %.

Щодо кількості листків встановлено, що ефекти взаємодії генів усіх проаналізованих комбінаціях обумовлені дуплікатним епістазом. Для двох реципрокних комбінацій X 0107 Б / X 0207 Б, X 0207 Б / X 0107 Б визначено від'ємне значення параметру [h], тобто батьківські лінії цих гібридів є носіями домінантних алелів генів, які діють у напрямку зменшення абсолютного значення ознаки. Для п'яти комбінацій X 0107 Б / X 0307 Б, X 0307 Б / X 0107 Б, X 0107 Б / X 0407 Б, X 0107 Б / X 0507 Б, X 0107 Б / X 0607 Б, встановлено позитивне значення параметру [h], тобто батьківські лінії є носіями домінантних алелів генів, які діють у напрямку збільшення абсолютного значення ознаки. Таким чином, у залежності від напрямку селекційного процесу є можливим добір таких батьківських форм, які є носіями домінантних алелів генів, що обумовлюють більш високий чи низький прояв даної ознаки.

За ознакою «висота рослин» підрахунком шести параметрів встановлено наявність епістатичної взаємодії майже в усіх випадках, окрім гібридних комбінації X 0107 Б / X 0207 Б у 2007 році, X 0107 Б / X 0407 Б у 2010 році, X 0307 Б / X 0107 Б у 2007 році. Встановлено дуплікатний тип епістазу, про що свідчать значущість параметрів [h], [l] та протилежність їх знаків. Встановлено значущі адитивні ефекти [d] в усіх проаналізованих комбінаціях. Домінантні ефекти [h] були значущими в чотирьох гібридних комбінаціях X 0107 Б / X 0307 Б, X 0107 Б / X 0407 Б, X 0107 Б / X 06407 Б, X 0207 Б / X 0107 Б. Для трьох гібридних комбінацій X 0107 Б / X 0207 Б, X 0107 Б / X 0507 Б, X 0307 Б / X 0107 Б тип неалельної взаємодії генів визначити було неможливо. Параметр [h] мав позитивний знак у схрещуваннях X 0107 Б / X 0307 Б, X 0107 Б / X 0407 Б, X 0107 Б / X 0207 Б, що свідчить про односпрямоване домінування за усіма або деякими генами, контролюючими ознаку, тобто домінантні гени діють у напрямку збільшення абсолютного значення ознаки.

Оцінка ефектів дії генів кількісних ознак соняшнику за шістьма генетичними параметрами, 2007 р.

Генетичні параметри	Кількість листків		Висота рослини	ТПСЦ
	сухих та жовтих після цвітіння	загальна		
Х 0207 Б / Х 0107 Б				
m	8,6±0,85	28,2±0,90	87,7±5,89	45,70±1,15
[d]	-0,8±0,23	-4,0±0,25	-22,1±0,68	-3,79±0,16
[h]	10,1±2,23	-7,5±2,27	82,4±13,58	8,55±2,97
[i]	3,6±0,81	0,1±0,86	13,0±5,85	8,73±1,14
[j]	1,5±0,68	0,0±0,68	-1,7±3,14	0,82±0,84
[l]	-6,3±1,54	14,0±1,64	-50,4±8,17	-4,36±1,87
Тип успадкування	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**
Х 0107 Б / Х 0307 Б				
m	3,7±0,78	26,41±1,37	72,1±9,56	53,8±1,17
[d]	-0,4±0,18	2,36±0,23	-10,2±0,67	-0,1±0,11
[h]	25,1±1,95	16,28±3,21	252,1±23,13	-1,1±2,84
[i]	9,7±0,76	3,32±1,35	60,6±9,53	4,6±1,16
[j]	-1,1±0,55	-4,35±0,79	-53,9±5,87	-2,9±0,74
[l]	-17,8±1,37	-9,72±2,04	-130,6±14,13	1,9±1,76
Тип успадкування	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**	н/в*
Х 0307 Б / Х 0107 Б				
m	3,3±1,34	28,3±1,64	164,3±10,34	49,9±1,88
[d]	0,2±0,18	-2,8±0,22	9,8±0,66	0,1±0,11
[h]	25,4±3,44	13,6±3,99	14,8±25,29	5,0±4,45
[i]	10,1±1,32	1,3±1,62	-31,8±10,31	8,4±1,88
[j]	-1,5±0,94	-1,1±0,98	-15,6±6,52	2,3±1,05
[l]	-15,4±2,19	-9,7±2,45	-3,1±15,54	-1,1±2,68
Тип успадкування	ДЕ**	ДЕ**	н/в*	н/в*
Х 0107 Б / Х 0507 Б				
m	12,0±1,07	22,6±1,33	162,8±8,64	57,5±1,51
[d]	-1,0±0,16	3,2±0,19	-11,0±0,65	2,5±0,12
[h]	6,2±2,50	27,0±3,41	-18,8±18,68	-17,5±3,29
[i]	2,1±1,06	6,6±1,32	-29,9±8,62	-1,9±1,51
[j]	0,1±0,61	5,0±0,96	-36,8±3,21	-4,4±0,56
[l]	-4,7±1,52	-19,3±2,33	40,5±10,62	11,9±2,04
Тип успадкування	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**	ДЕ**
Х 0107 Б / Х 0607 Б				
m	13,7±1,26	28,3±2,14	172,1±8,33	52,3±1,51
[d]	0,2±0,17	3,8±0,19	-2,6±0,65	2,7±0,12
[h]	3,6±2,97	16,5±4,78	-73,8±18,79	0,1±3,31
[i]	-0,8±1,24	0,1±2,13	-47,1±8,30	3,1±1,51
[j]	0,9±0,74	-5,2±0,96	-28,3±3,97	-4,3±0,61
[l]	-4,4±1,82	-11,6±2,85	91,8±10,90	1,2±1,91
Тип успадкування	н/в*	ДЕ**	ДЕ**	н/в*

Примітки: 1) н/в* – тип успадкування не визначений; тип взаємодії неможливо визначити у випадку, коли параметри [h] або [l] не є достовірними (не перевищують свою подвоєну похибку); 2) ДЕ** – дуплікатний епістаз. Епістаз вважають відсутнім при недостовірності 4 параметрів [h], [i], [j], [l]

Водночас для комбінації X 0107 Б / X 0607 Б параметр [h] мав від'ємне значення, що свідчить про зменшення значення ознаки під впливом домінантних генів (спостерігається від'ємне домінування). Однак завдяки наявності ефектів неалельної взаємодії генів зниження прояву ознаки в першому та наступних поколіннях не спостерігається.

Ще однією ознакою, яку досліджено в роботі, була тривалість періоду «сходи–цвітіння». За ТПСЦ зважаючи на незначущість параметрів [h], [I] тип неалельної взаємодії неможливо було визначити у чотирьох із семи гібридних комбінацій, а саме: X 0107 Б / X 0207 Б у 2007 році, X 0107 Б / X 0307 Б, X 0107 Б / X 0607 Б, X 0307 Б / X 0107 Б. В інших випадках за ТПСЦ встановлено наявність епістатичної взаємодії. В комбінаціях X 0107 Б / X 0207 Б у 2010 році, X 0107 Б / X 0407 Б у 2007, 2010 рр., X 0107 Б / X 0507 Б, X 0207 Б / X 0107 Б ідентифіковано дуплікатний тип епістазу.

Адитивні ефекти [d] не виявилися значущими в двох реципрокних комбінаціях X 0107 Б / X 0307 Б та X 0307 Б / X 0107 Б. Домінантні ефекти [h]–у трьох комбінаціях X 0107 Б / X 0307 Б, X 0307 Б / X 0107 Б, X 0107 Б / X 0607 Б.

Серед досліджених комбінацій лише в одній X 0207 Б / X 0107 Б показано позитивний знак для параметру [h], тобто відбувається збільшення прояву ознаки домінантними алелями генів. Цікавим є той факт, що в зворотній комбінації X 0207 Б / X 0107 Б значення параметру [h] є від'ємним. Тому в даному випадку ми не можемо чітко встановити, який саме вплив на прояв ознаки здійснюють домінантні алелі.

За порівнянням результатів 2007, 2010 рр. не виявлено зміну знаків генетичних параметрів, що свідчить про стабільний прояв вивчених ознак і можливість використання однорічних даних для аналізу їх успадкування.

Висновки. 1. Доведено можливість застосування методу сумісного шкалювання для генетичного аналізу успадкування кількісних ознак соняшнику однорічного: «кількість сухих та жовтих листків після цвітіння», «кількість листків на рослині», «висота рослини», «тривалість періоду «сходи–цвітіння»».

2. Ознака «кількість сухих та жовтих листків після цвітіння» не пов'язана з висотою рослини і загальною кількістю листків на рослині та має слабку позитивну залежність від тривалості періоду «сходи–цвітіння» ($r=0,185^*$, рівень $P=0,001$). Висота рослини корелює з кількістю листків ($r=0,384^*$) та ТПСЦ ($r=0,131^*$). Отже, не визначено генетичні системи, що контролюють більш ніж одну з вивчених ознак. Невисокі значення коефіцієнтів кореляції підтверджують можливість проведення селекційного добору одночасно за чотирма ознаками.

3. За моделлю успадкування кількісних ознак для трьох параметрів за вивченими ознаками не встановлено відповідності дії генів адитивно-домінантній моделі.

4. Обчислювання моделі для шістьох параметрів дозволило виявити наявність епістатичних ефектів. Гени, які визначають успадкування досліджених ознак, у більшості випадків взаємодіють за типом дуплікатного епістазу. Встановлено різноспрямовану дію генів у бік збільшення або зменшення рівня ознаки, що дозволяє залежно від напрямку селекційного процесу підбирати у схрещування більш перспективні генотипи.

5. За порівнянням результатів років досліджень не виявлено зміну знаків генетичних параметрів, що свідчить про стабільний прояв вивчених ознак і можливість використання однорічних даних для аналізу їх успадкування.

6. Наявність у батьківської лінії X 0407 Б домінантних алелів генів, які зменшують кількість сухих та жовтих листків після цвітіння, дозволило запропонувати її як перспективну для даного селекційного напрямку. З участю цієї лінії створено простий стерильний гібрид Sx IP1203 A, який з 2015 року зареєстрований у Державному Реєстрі сортів рослин, придатних для поширення в Україні, як материнський компонент гібрида Лицар. Стерильний гібрид Sx IP1203 A характеризується тривалим збереженням листкової поверхні та високими господарськими показниками.

Список використаних джерел

1. Гаврилова В. А., Есаев А. Л., Верещагина В. А. Генетический анализ высоты растения и длины междоузлия подсолнечника у короткостебельной линии ВИР 272. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1999. Т. 156. С. 9–14.
2. Leon A., Lee M., Andrade F. Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor. Appl. Gen. 2001. V. 102. P. 497–503.
3. Marincović R., Marjanović-Jeromela A. Assessment of components of genetic variance of mass 1000 seeds in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Genetika. 2005. Vol. 37, No. 2. P. 145–153.
4. Pooni H. S., Virk P. S. Genetic potential of selected sunflower crosses for producing early flowering recombinant inbred lines. J. Genet. & Breed. 1994. № 48. P. 47–54.
5. Шарыпина Я. Ю. Генетический анализ некоторых количественных признаков подсолнечника. Вісник ХНАУ: сер. Біологія. 2008. Вип. 3 (15). С. 66–67.
6. Нечипорович А. А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева. 1955. Т. X. С. 210–248.
7. Алексеенко Л. Н. Пути повышения фотосинтетической продуктивности многолетних луговых трав в агроценозах и естественных сообществах. Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. М.: Колос, 1970. С. 55–68.
8. Кравцова В. Е. Размер листовой поверхности и продуктивность ее работы. Вестник с.-х. науки. 1957. № 4. С. 73–82.
9. Орловский Н. И. Новый метод учета листовой поверхности растений при массовых исследованиях. Селекция и семеноводство. 1984. № 6. С. 21–24.
10. Рубін С. С., Данилевський О. П., Засць О. О. та ін. Методика визначення листової поверхні соняшника. Землеробство. 1974. Вип. 36. С. 55–58.
11. Стрижова Ф. М., Ожогина Л. В. Формирование площади листовой поверхности сортами яровой пшеницы. Вестн. Алтайского государственного аграрного университета. 2005. №4(5). С.16–19.
12. Шкорич Д. и др. Генетика и селекция подсолнечника. Х.: НТМТ, 2015. 520 с.
13. Ефремова В. В. Формирование и работа синтетического аппарата у разных сортов подсолнечника. Сб. научн.-иссл. работ по масличным культурам: Материалы научн. конф. молодых ученых и аспирантов. Майкоп, 1968. С. 98–103.
14. Жданова Л. П. Роль листьев в формировании урожая семян у некоторых масличных культур. Биохимия и физиология масличных растений. Майкоп, 1967. Вып. II. С. 158–176.
15. Анащенко А. В. Реакция растений подсолнечника на изменение условий влагообеспеченности в разные этапы онтогенеза. Вопросы физиологии. Краснодар, 1975. С. 77–82.
16. Макляк К. М. Особенности влияния температуры воздуха на отмирание листовой поверхности гибридов подсолнечника. Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. 2016. № 3. С. 100–103.
17. Pouzet A., Bugat F. Description d'une méthode simple et rapide pour l'estimation de la surface foliaire chez le tournesol. Proc. Intern. Sunflower Conf.: Mar del Plata (Argentine). 1985. Vol I. P. 21–26.
18. Бурлов В. В. Идеотип гибридов подсолнечника для степных засушливых районов. Масличные культуры. 1985. № 5. С. 29–32
19. Alvares D., Luduena P., Frutos E. Correlation and cancellation among sunflower traits. Proc. 13-th Int. Sunflower Conf. Pisa, Italia, 1992. P. 957–962.
20. Kovacik A., Skaloud V. The proportion of the variability component caused by the environment and the correlations of economically important properties and characters of the sunflower (*Helianthus annuus* L.). Sci. Agric. Bohemoslovaca. 1972. № 4. P. 263–273.
21. Petacov D. Correlation and heritability of some quantitative characters in sunflower diallel crosses. Symposium on breeding of oil and protein crops. 1994. Albena, Institute for wheat and sunflower near General Toshevo, Bulgaria. P. 162–164.

22. Ivanov P., Stoyanova Y. Studies on the genotypic variability correlation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). 9-th Intl. Sunflower Conf. Tooremolinos – Espana. 1980. P. 336–342.
23. Putt E. D. Association of seed yield and oil content with other characters in sunflower. Science Agricultural. 1943. № 23. P. 377–382.
24. Kovacik A., Skaloud V. The proportion of the variability component caused by the environment and the correlations of the economically important properties and characters of the sunflower (*Helianthus annuus* L.). Science Agricultural Bohemos Lov. 1972. № 4. P. 249–261.
25. Alza Y. O., Fernandez-Martines I. M. Genetic analysis of yield and related traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) in dryland and irrigated environments. Euphytica. 1997. Vol. 95. P. 243–251
26. Pathak P. S. Yield components in sunflower. Proc. of the 6th Int. sunflower conf. Bucharest, Romania. 1974. P. 271–281.
27. Shabana R. Genetic variability of sunflower varieties and inbred lines. Proc. of the 6th Int. sunflower conf. Bucharest, Romania. 1974. P. 263–269.
28. Fick G. N. Breeding and genetics. In: Jach F. Carter, editor. Sunflower science and Technology. Series Agronomy. 1978. № 19. P. 279–338.
29. Škorić D. Correlation among the most important characters of sunflower in F₁ generation. Proc. of the 6th Int. sunflower conf. Bucharest, Romania. 1974. P. 282–283.
30. Leon A., Lee M., Andrade F. Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor. Appl. Genet. 2001. V. 102. P. 497–503.
31. Mather K., Jinks J. L. Biometrical genetics. London, 1971. 382 p.
32. Зайцев С. А., Жужукин В. И. Оценка эффектов генов у кукурузы по всоте заложения верхнего початка. Зерновое хозяйство России. 2016. № 4. С. 25–27.
33. Тарутина Л. А., Хотылева Л. В. Взаимодействие генов при гетерозисе. Минск: Наука і техника, 1990. 176 с.
34. Частная селекция полевых культур. Под ред. Ю. Б. Коновалова. М.: Агропромиздат, 1990. 544 с.
35. Атраментова Л. А., Утевская О. М. Статистические методы в биологии. Горловка, 2008. 248 с.
36. Mather K., Jinks J. L. Biometrical genetics. London, 1971. 382 p.
37. Кочерина Н. В. Алгоритмы эколого-генетического улучшения продуктивности растений: дис... канд. биол. наук: 03.00.15. Санкт-Петербург, 2009. 130 с.
38. Соняшник однорічний Сх IP1203. Свідоцтво про Державну реєстрацію сорту рослин № 150231, заявка № 12017206; Реєстр сортів рослин України 2015 р.
39. Соняшник однорічний Лицар. Свідоцтво про Державну реєстрацію сорту рослин № 150242, заявка № 12017204; Реєстр сортів рослин України 2015 р.

References

1. Gavrilova VA, Yesaiev AL, Vereshchagina VA. Genetic analysis of the sunflower plant height and internode length in short-stemmed line VIR 272. Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii. 1999; 156: 9–14.
2. Leon A, Lee M, Andrade F. Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor. Appl. Gen. 2001; 102: 497–503.
3. Marincović R, Marjanović-Jeromela A. Assessment of components of genetic variance of mass 1000 seeds in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Genetika. 2005; 37(2):145–153.
4. Pooni HS, Virk PS. Genetic potential of selected sunflower crosses for producing early flowering recombinant inbred lines. I. Genet. & Breed. 1994; 48: 47–54.
5. Sharypina YaYu. Genetic analysis of some quantitative traits of sunflower. Visnyk KhAU. Ser. biologia. 2008; 3(15): 66–67.
6. Nechiporovich AA. On methods of accounting and studying photosynthesis as a yield factor. Trudy Instituta fiziologii rasteniy im. KA Timiriazeva. 1955; X: 210–248.

7. Alekseienco LN. Ways to increase the photosynthetic productivity of perennial meadow grasses in agrocenoses and natural associations. The most important problems of photosynthesis in plant production. Moscow:Kolos, 1970. P. 55–68.
8. Kravtsova VE. The size of the leaf surface and its productivity. Vestnik selskokhoziaystvennoy nauki. 1957; 4: 73–82.
9. Orlovskiy NI. A new method of accounting the leaf surface of plants during mass research. Seleksiya I semenovodstvo. 1984; 6: 21–24.
10. Rubin SS, Danylevskiy OP, Zaiets OO et al. Method of determination of the sunflower leaf surface. Zemlerobstvo. 1974; 36: 55–58.
11. Strizhova FM, Ozhogina LV. Formation of the leaf surface area in spring wheat varieties. Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2005;4(5):16–19.
12. Škorić D et al. Sunflower genetics and breeding. Kharkiv: NTMT, 2015. 520 p.
13. Yefremova VV. Formation and functioning of the synthetic apparatus in different varieties of sunflower. Collection of scientific papers on oil crops: Proceedings of scientific conference of young scientists and graduate students. Maykop, 1968. P. 98–103.
14. Zhdanova LP. Role of leaves in the seed yield formation in some oil crops. Biokhimiya I fiziologiya maslichnykh rasteniy. 1967; II: 158–176.
15. Anashchenko AV. Response of sunflower plants to changes in the water supply at different stages of ontogenesis. Issues of physiology. Krasnodar, 1975. P. 77–82.
16. Maklyak KM. Peculiarities of the air temperature effect on the leaf surface dying-off in sunflower hybrids. Vestnik Belorusskoy gosudarstvennoy selskokhoziaystvennoy akademii. 2016; 3: 100–103.
17. Pouzet A, Bugat F. Description d'une méthode simple et rapide pour l'estimation de la surface foliaire chez le tournesol. Proc. Intern. Sunflower Conf.: Mar del Plata (Argentine). 1985; 1: 21–26.
18. Burlov VV. Ideotype of sunflower hybrids for steppe arid regions. Maslichnye kultury. 1985; 5: 29–32
19. Alvares D, Luduena P, Frutos E. Correlation and cansation among sunflowers treats. Proc. 13-th Int. Sunflower Conf. Pisa, Italia, 1992. P. 957–962.
20. Kovacik A, Skaloud V. The proportion of the variability component caused by the environment and the correlations of economically important properties and characters of the sunflower (*Helianthus annuus* L.). Sci. Agric. Bohemoslovaca. 1972; 4: 263–273.
21. Petacov D. Correlation and heritability of some quantitative characters in sunflower diallel crosses. Symposium on breeding of oil and protein crops. 1994. Albena, Institute for wheat and sunflower near General Toshevo, Bulgaria. P. 162–164.
22. Ivanov P, Stoyanova Y. Studies on the genotypic variability correlation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). 9-th Intl. Sunflower Conf. Tooremolinos – Espana. 1980. P. 336–342.
23. Putt ED. Association of seed yield and oil content with other characters in sunflower. Science Agricultural. 1943; 23: 377–382.
24. Kovacik A, Skaloud V. The proportion of the variability component caused by the environment and the correlations of the economically important properties and characters of the sunflower (*Helianthus annuus* L.). Science Agricultural Bohemos Lov. 1972; 4: 249–261.
25. Alza YO, Fernandez-Martines IM. Genetic analysis of yield and related traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) in dryland and irrigated environments. Euphytica. 1997; 95: 243–251
26. Pathak PS. Yield components in sunflower. Proc. of the 6th Int. sunflower conf. Bucharest, Romania. 1974. P. 271–281.
27. Shabana R. Genetic variability of sunflower varieties and inbred lines. Proc. of the 6th Int. sunflower conf. Bucharest, Romania. 1974. P. 263–269.
28. Fick GN. Breeding and genetics. In: Jach F Carter, editor. Sunflower science and Technology. Series Agronomy. 1978; 19: 279–338.
29. Škorić D. Correlation among the most important characters of sunflower in F₁ generation. Proc. of the 6th Int. sunflower conf. Bucharest, Romania. 1974. P. 282–283.

30. Leon A, Lee M, Andrade F. Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2001; 102:497–503.
31. Mather K, Jinks JL. *Biometrical genetics*. London, 1971. 382 p.
32. Zaytsev SA, Zhuzhukin VI. Evaluation of gene effects in maize by height of the upper ear initiation. *Zernovoie khoziaystvo Rossii.* 2016; 4: 25–27.
33. Tarutina LA, Khotyleva LV. *Gene interaction in heterosis*. Minsk: Navuka I tekhnika, 1990. 176 p.
34. *Special breeding of field crops*. In: YuB Konovalov, editor. Moscow: Agropromizdat, 1990. 544 p.
35. Atramentova LA, Utevskaia OM. *Statistical methods in biology*. Gorlovka, 2008. 248 p.
36. Mather K, Jinks JL. *Biometrical genetics*. London, 1971. 382 p.
37. Kocherina NV. *Algorithms of ecological and genetic improvement of plant performance*. [dissertation]. Sankt-Peterburg, 2009. 130 p.
38. Common sunflower SKh IR1203. State registration certificate of the plant variety No 150231, application No 12017206; Register of Plant Varieties of Ukraine 2015
39. Common sunflower Lytsar. State registration certificate of the plant variety No 150242, application No 12017204; Register of Plant Varieties of Ukraine 2015

НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВА СУХИХ И ЖЕЛТЫХ ЛИСТЬЕВ ПОСЛЕ ЦВЕТЕНИЯ У ПОДСОЛЕЧНИКА ОДНОЛЕТНЕГО

Макляк Е. Н., Шарыпина Я. Ю., Кириченко В. В.
Институт растениеводства им. В. Я. Юрьева НААН, Украина.

Цель и задачи исследования. Целью исследования было проведение анализа наследования признака отбора в селекции на устойчивость к неблагоприятным абиотическим факторам среды – «количества сухих и желтых листьев после цветения», морфологических и биологических признаков, которые могут с ней коррелировать.

Материал и методика. Скрещивания проведены с использованием шести линий-закрепителей стерильности селекции ИР им. В. Я. Юрьева. Для изучения наследования признаков «количество сухих и желтых листьев после цветения», «количество листьев», «высота растения», «продолжительность периода «всходы–цветение» использовали тест совместного шкалирования Кавалли.

Обсуждение результатов. Признак «количество сухих и желтых листьев после цветения» не связан с высотой растения и общим количеством листьев на растении и слабо коррелирует с продолжительностью периода «всходы–цветение». Согласно модели наследования признаков для трех параметров по изученным признакам не установлено соответствия действия генов аддитивно-доминантной модели. Вычисление модели для шести параметров выявило наличие эпистатических эффектов. Гены, определяющие наследование изученных признаков, в большинстве случаев взаимодействуют по типу дубликатного эпистаза. При сравнении результатов за разные года исследований не выявлено изменение знаков генетических параметров. Наличие у линии X 0407 Б доминантных аллелей генов, уменьшающих количество сухих и желтых листьев после цветения, позволило предложить ее как перспективную для использования в данном селекционном направлении. С участием этой линии создан простой стерильный гибрид Сх ИР1203 А, с 2015 г. зарегистрированный в Государственном Реестре сортов растений, пригодных для распространения в Украины, материнский компонент гибрида Лыцар.

Выводы. Доказана возможность применения метода совместного шкалирования для генетического анализа наследования признаков подсолнечника однолетнего «количество сухих и желтых листьев после цветения». Характер наследования дает возможность вести селекционный отбор на уменьшение уровня проявления признака.

Ключевые слова: подсолнечник однолетний, самоопыленная линия, количественные признаки, наследование

INVESTIGATION OF DRY AND YELLOW LEAF NUMBER AFTER ANTHESIS IN COMMON SUNFLOWER

Maklyak K. M., Sharypina Ya. Yu., Kyrychenko V. V.
Plant Production Institute nd. a V. Ya. Yuriev of NAAS, Ukraine

The aim and tasks of the study. The study objective was to conduct analysis of the inheritance of a selection criterion in breeding for resistance to unfavorable abiotic factors of the environment - "the number of dry and yellow leaves after anthesis" and morphological and biological traits that can correlate with it.

Materials and methods. Crossing involved 6 lines - sterility fixers bred at the PPI nd. a VYa Yuryev. To study the inheritance of the traits of "the number of dry and yellow leaves after anthesis", "the leaf number", "plant height", and "the length of sprouting-flowering period", Cavalli joint scaling test was used.

Results and discussions. The trait of "the number of dry and yellow leaves after flowering" is not associated with the plant height or with the total number of leaves per plant and has a weak correlation with the length of sprouting-flowering period. The model of trait inheritance for 3 parameters established no conformity of gene action to the additive-dominant type for the traits under investigation. Calculation of the model for 6 parameters revealed epistatic effects. Genes that determine the inheritance of the studied traits interact by duplicate epistasis in most cases. When comparing the results of different years of research, we found no reversion of signs of the genetic parameters. The presence of dominant alleles of genes that reduce the number of dry and yellow leaves after anthesis in Kh 0407 B line made it possible to propose it as a promising one for use in this breeding direction. Simple sterile hybrid SKh IR1203 A, the female component of hybrid Lytsar, which has been registered in the State Register of Plant Varieties Suitable for Dissemination in Ukraine since 2015, was created with the involvement of this line.

Conclusions. A possibility of using the joint scaling method for genetic analysis of the inheritance of the common sunflower trait of "the dry and yellow leaf number after anthesis" was proved. The nature of inheritance makes it possible to conduct selection for reduction in the trait expression.

Key words: sunflower, self-pollinated lines, quantitative traits, abiotic factors, resistance, inheritance