

УСПАДКУВАННЯ F_1 ТА F_2 ГІБРИДАМИ КВАСОЛІ СТІЙКОСТІ ДО ФУЗАРІОЗУ ТА ОКРЕМИХ ЕЛЕМЕНТІВ ПРОДУКТИВНОСТІ

Лучна І.С., Петренкова В.П.
Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН

Викладено результати вивчення успадкування F_1 та F_2 гібридами квасолі стійкості до фузаріозних кореневих гнилей, продуктивності рослини і кількості бобів на рослині. Встановлено складний характер успадкування ознаки стійкості до фузаріозу в F_1 і полігенний контроль в F_2 . Знайдено зв'язок між виділенням трансгресивних форм за ознаками кількості бобів з рослини і продуктивності насіння з рослини в F_2 і успадкуванням цих ознак в F_1 за типом наддомінування або часткового позитивного домінування.

Квасоля, селекція, гібриди, збудник, фузаріоз, продуктивність

В селекційних програмах підвищенню стійкості до хвороб та шкідників приділяється велика увага. Стратегія селекції заключається в доскональному вивченні і підборі вихідного матеріалу, визначенні його генетичної цінності і механізмів успадкування господарсько цінних ознак [1, 2]. Серед дослідників, які займаються селекцією на стійкість до хвороб, немає однозначного погляду на характер передачі та контролю ознак, що контролюють стійкість. Характер генетичного контролю стійкості до хвороб у більшості зернобобових культур вивчений недостатньо. Але дослідження по інших культурах у цьому напрямку дають підстави припустити, що концепція вертикальної та горизонтальної стійкості може бути з успіхом використана для розробки стратегічних цілей селекції [3]. Серед задач, які ставить перед собою селекціонер, стійкість до хвороб є лише однією із ознак майбутнього сорту, тому сорти, які створюються, повинні мати збалансований розвиток усіх елементів продуктивності і стійкості до хвороб, а не максимальне значення якоїсь окремої ознаки [4, 5, 6].

Польові дослідження проводили у науковій сівозміні Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН в умовах інфекційного розсадника. Агротехнічні прийоми та обліки ураженості рослин хворобами

загальноприйняті для культури [7, 8]. Показник фенотипового домінування h_r розраховували за формулою, запропонованою F. Petri та K. Frey (1966) [9]. Ступінь та частоту трансгресії визначали за методикою Воскресенської, Шпота [10]. Узагальнення отриманих даних проводили за допомогою стандартного пакету програми Microsoft Excel (ліцензійний № XJT36-B8T7W-9C3FV-9C9Y8-MJ226).

З метою вивчення особливостей успадкування стійкості до фузаріозу та окремих елементів продуктивності і створення вихідного матеріалу для селекції квасолі на стійкість до хвороб, в 2000 році проведено ряд прямих та обернених схрещувань з використанням трьох джерел стійкості до фузаріозу (Budai piaci, Gama, Універсальна 2) і зразків з середнім проявом ознаки стійкості до даної хвороби (Wachs Wunder Butter, Feher orias, Первомайська, Красноградська 5). З використанням показника ступеню домінантності встановлено характер успадкування ознак стійкості та окремих елементів структури урожаю F_1 гібридами квасолі в різних комбінаціях схрещувань (табл. 1).

Таблиця 1
Успадкування стійкості до фузаріозних кореневих гнилей та окремих елементів продуктивності F_1 гібридами квасолі, 2001 р.

| Гібридні комбінації | Схема схрещування | Значення показника домінантності | | |
|-----------------------------------|-------------------|----------------------------------|---------------------------|--------------------------------|
| | | стійкість до фузаріозу | продуктивність рослини, г | кількість бобів з рослини, шт. |
| Wachs Wunder Butter / Budai piaci | (RS/R) | -1,20 | -0,67 | 0,28 |
| Budai piaci / Wachs Wunder Butter | (R/RS) | 0 | 1,50 | 0 |
| Первомайська / Gama | (RS/R) | 0,60 | 1,00 | 3,80 |
| Gama / Первомайська | (R/RS) | 2,16 | 1,00 | 0,80 |
| Красноградська 5 / Feher orias | (RS/RS) | 1,70 | 5,70 | 0,27 |
| Feher orias / Красноградська 5 | (RS/RS) | 0,76 | 1,20 | 2,30 |
| Feher orias / Універсальна 2 | (RS/R) | -0,68 | 0,68 | 8,50 |
| Універсальна 2 / Feher orias | (R/RS) | 0,65 | -0,70 | 1,30 |

Примітка. R – стійкий зразок, RS – середньостійкий зразок

Як свідчать результати досліджень, у F_1 гібридів квасолі виявлено різні типи фенотипового домінування ознаки стійкості до фузаріозних кореневих гнилей (від $h_r = -1,20$ до $h_r = 2,16$), тобто від депресії до наддомінування. Успадкування стійкості до фузаріозних кореневих гнилей за типом наддомінування спостерігалось у комбінаціях Gama / Первомайська і Красноградська 5 / Feher orias. У обернених комбінаціях за участю цих же батьківських форм успадкування стійкості відбувалося за типом часткового позитивного домінування. У комбінації Wachs Wunder Butter / Budai ріасі відмічена депресія стійкості до кореневих гнилей у гібридів першого покоління. У оберненій комбінації Budai ріасі / Wachs Wunder Butter значення h_r свідчило про проміжний характер успадкування даної ознаки. У комбінації Feher orias / Універсальна 2 спостерігали часткове від'ємне домінування ознаки, у оберненій же комбінації за участю цих батьків воно змінилося на часткове позитивне.

Чіткої закономірності в успадкуванні стійкості до фузаріозних кореневих гнилей гібридами F_1 , виходячи з цінності батьківських форм, не виявлено. Вірогідною причиною цього може бути неоднозначна детермінованість стійкості до різних видів збудників, що складають патогенний комплекс і викликають фузаріозні захворювання. При поєднанні в гібридних комбінаціях середньостійких та стійких сортів квасолі в більшості комбінацій в F_1 спостерігається покращення імунних властивостей потомства.

За ступенем фенотипового домінування чотири комбінації (Первомайська / Gama, Feher orias / Красноградська 5, Feher orias / Універсальна 2, Універсальна 2 / Feher orias) успадковували кількість бобів з рослини за типом наддомінування, Gama / Первомайська – часткового позитивного домінування, Wachs Wunder Butter / Budai ріасі, Budai ріасі / Wachs Wunder Butter і Красноградська 5 / Feher orias – за типом проміжного успадкування.

За ознакою продуктивності насіння з рослини у трьох гібридних комбінацій успадкування відбувалося за типом наддомінування (Budai ріасі / Wachs Wunder Butter, Красноградська 5 / Feher orias і Feher orias / Красноградська 5), у обернених комбінаціях за участю батьківських форм Gama і Первомайська і комбінації Feher orias / Універсальна 2 спостерігали часткове позитивне домінування, в комбінаціях Wachs Wunder Butter / Budai ріасі і Універсальна 2 / Feher orias успадкування даної ознаки відбувалося за типом часткового негативного домінування.

Таким чином, більшість гібридних комбінацій успадковують вищезгадані елементи структури урожаю за типом наддомінування. Слід виділити комбінацію Feher orias / Красноградська 5, гібриди F_1 якої перевищу-

вали значення батьківських форм як за кількістю бобів на рослині, так і за продуктивністю насіння з рослини. Виділили дві комбінації: Gama / Первомайська і Красноградська 5 / Feher orias, у яких наддомінування в успадкуванні стійкості до фузаріозу поєднується з частковим позитивним домінуванням обох елементів продуктивності у першій комбінації і проміжним успадкування кількості бобів на рослині і наддомінуванням продуктивності насіння з рослини у другій комбінації.

За характером розщеплень у популяціях F_2 гібридів квасолі виділялися генотипи з різною імунологічною реакцією на ураження збудниками фузаріозних корневих гнилей (табл. 2).

Таблиця 2

Розподіл F_2 гібридів квасолі за балами ураженості корневими гнилями фузаріозного типу, 2006 р.

| № п/п | Комбінації, батьківські форми | Всього рослин, шт | Розподіл рослин за балами ураженості, шт. | | | | |
|-------|-----------------------------------|-------------------|---|----|----|----|---|
| | | | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 | Wachs Wunder Buter / Budai piaci | 99 | 29 | 15 | 45 | 10 | - |
| 2 | Budai piaci / Wachs Wunder Butter | 102 | 12 | 59 | 31 | - | - |
| 3 | Первомайська / Gama | 100 | 11 | 21 | 53 | 15 | - |
| 4 | Gama / Первомайська | 102 | 40 | 31 | 27 | 4 | - |
| 5 | Красноградська 5 / Feher orias | 100 | 8 | 37 | 36 | 14 | 5 |
| 6 | Feher orias / Красноградська 5 | 100 | - | 34 | 39 | 24 | 3 |
| 7 | Feher orias / Універсальна 2 | 126 | - | 46 | 48 | 32 | - |
| 8 | Універсальна 2 / Feher orias | 130 | 30 | 68 | 13 | 19 | - |

Найбільший розмах ураженості від 0 до 75 % (від 0 до 4 балів) відзначено у комбінації Красноградська 5 / Feher orias. Майже у всіх комбінаціях схрещувань (крім Feher orias / Універсальна 2 і Feher orias / Красноградська 5) виділяються форми імунні проти ураження корневими гнилями фузаріозного типу. Частка стійких рослин квасолі коливалася від 8 % у комбінації Красноградська 5 / Feher orias і до 39,2 % у комбінації Gama / Первомайська. Такий характер розподілу рослин F_2 за балами стійкості дозволив передбачити наявність складного полігенного контролю стійкості до

хвороби в прямих та обернених гібридних комбінаціях за участю зразків Wachs Wunder Butter і Budai piaci, Gama і Первомайська, Красноградська 5 і Feher orias, Універсальна 2 і Feher orias.

В науковій літературі недостатньо висвітлені питання щодо трансгресій ознаки стійкості до хвороб. Але існують факти появи більш стійких, ніж батьки, форм в результаті різної взаємодії генів стійкості при полігенном успадкуванні. Середні значення інтенсивності ураження фузаріозом кореневої системи гібридів та їх батьківських форм показали, що рослини гібридних комбінацій Первомайська / Gama, Красноградська 5 / Feher orias, Feher orias / Красноградська 5, Feher orias / Універсальна 2 були уражені збудниками фузаріозу в більшій мірі, ніж батьківські форми, дві комбінації Wachs Wunder Butter / Budai piaci і Універсальна 2 / Feher orias були за ураженістю на рівні середніх значень батьківських форм (табл. 3).

Таблиця 3
Ураженість фузаріозом батьківських форм і гібридів квасолі F₂, 2006 р.

| Гібридна комбінація | Площа ураженої поверхні кореня, % | | | |
|-----------------------------------|-----------------------------------|------------|------------------------------------|----------------|
| | батьківська форма | | середнє значення батьківських форм | гібрид |
| | ♀ | ♂ | P ₁ +P ₂ /2 | F ₂ |
| Wachs Wunder Butter / Budai piaci | 22,5±1,51 | 12,28±0,80 | 17,39 | 17,93±1,53 |
| Budai piaci / Wachs Wunder Butter | 12,28±0,80 | 22,5±1,51 | 17,39 | 13,38±0,82 |
| Первомайська / Gama | 19,71±1,48 | 10±0 | 14,86 | 22,85±1,44 |
| Gama / Первомайська | 10±0 | 19,71±1,48 | 14,86 | 11,73±1,26 |
| Красноградська 5 / Feher orias | 19,15±1,16 | 23,23±2,48 | 21,19 | 23,45±1,86 |
| Feher orias / Красноградська 5 | 23,23±2,48 | 19,15±1,16 | 21,19 | 27,40±1,73 |
| Feher orias / Універсальна 2 | 20,70±1,82 | 11,05±0,59 | 15,88 | 25,87±1,39 |
| Універсальна 2 / Feher orias | 11,05±0,59 | 20,70±1,82 | 15,88 | 15,15±1,41 |

У комбінаціях Budai ріасі / Wachs Wunder Butter і Gama / Первомайська ураженість рослин F_2 була нижчою за ураженість батьківських форм. Інтенсивність ураження фузаріозом коренів квасоли по гібридних комбінаціях коливалася від 11,73 % у Gama / Первомайська до 27,40 % у Feher orias / Красноградська 5. Але, не зважаючи на те, що подальше підвищення ознаки стійкості у гібридів було проблематичним, оскільки рівень ознаки у батьківських форм був досить високим, у більшості гібридних комбінаціях незалежно від цінності вихідних форм і характеру успадкування ознаки в F_1 , виділялися імунні генотипи.

Створення генотипів, які поєднують стійкість до хвороб з іншими цінними господарськими ознаками дуже важлива і складна задача сьогоднішньої селекції. Нами продовжено вивчення гібридів другого покоління за окремими елементами структури урожаю. Оскільки ознаки, які проаналізовано у гібридів мають кількісну генетичну природу, є підстави розраховувати на виділення трансгресивних форм.

Коефіцієнти варіації за ознакою кількості бобів з рослини в гібридних комбінаціях коливалася в межах 13,8 % - 25,5 % (табл. 4). Високою мінливістю характеризувалася ознака у комбінаціях Wachs Wunder Butter / Budai ріасі ($V = 20,1$ %), Первомайська / Gama ($V = 25,5$ %), Gama / Первомайська ($V = 22,7$ %), Feher orias / Універсальна 2 ($V = 22,4$ %), Універсальна 2 / Feher orias ($V = 21,6$ %). Середньою варіацією за ознакою відрізнялися комбінації Budai ріасі / Wachs Wunder Butter, Красноградська 5 / Feher orias, Feher orias / Красноградська 5, коефіцієнти варіації яких склали відповідно 13,8 %, 16,5 % і 18,0 %.

Найбільш явна тенденція до збільшення показника кількості бобів з рослини виявлена у комбінації Первомайська / Gama і прямій та оберненій комбінаціях схрещування за участю зразків Feher orias і Універсальна 2. У цих гібридних комбінаціях виділялися трансгресивні форми, які перевищували кращі батьківські форми за даною ознакою. Так, в F_2 від схрещування зразків Первомайська / Gama ступінь трансгресії становив 23,3 % і частота 11,3 %. В прямій комбінації за участю Feher orias і Універсальна 2 ступінь і частота трансгресії були відповідно - 11,8 % і 9,4 % і у зворотній комбінації – 5,4 % і 7,8 %.

За ознакою продуктивності насіння з рослини у всіх гібридних комбінаціях, крім Wachs Wunder Butter / Budai ріасі і Універсальна 2 / Feher orias, виділялися форми, що виходили за крайні межі кращої за ознакою батьківської форми: від 6,5 % у комбінації Budai ріасі / Wachs Wunder Butter за найнижчої частоти трансгресії – 4,5 % до 20,3 % у Первомайська / Gama з частотою 20,0 % (табл. 5).

Таблиця 4

Коефіцієнт варіації (V), ступінь та частота трансгресії (Тс, Тч) кількості бобів з рослини гібридів F₂ квасолі, 2006 р.

| Гібридна комбінація | Показник hp у гібридів F ₁ | Кількість бобів на рослині, шт. | | | | |
|-----------------------------------|--|---------------------------------|-------------------|------|------|------|
| | | Max ♀♂ | $\bar{x} \pm S_x$ | V, % | Тс | Тч |
| Wachs Wunder Butter / Budai ріасі | 0,28 | 33 | 19,37±0,38 | 20,1 | - | - |
| Budai ріасі / Wachs Wunder Butter | 0 | 33 | 23,48±0,35 | 13,8 | - | - |
| Первомайська / Gama | 3,8 | 30 | 23,13±0,66 | 25,5 | 23,3 | 11,3 |
| Gama / Первомайська | 0,8 | 30 | 20,33±0,49 | 22,7 | - | - |
| Красноградська 5 / Feher orias | 0,27 | 35 | 25,00±0,43 | 16,5 | - | - |
| Feher orias / Красноградська5 | 2,3 | 35 | 21,25±0,40 | 18,0 | - | - |
| Feher orias / Універсальна 2 | 8,5 | 32 | 23,35±0,53 | 22,4 | 11,8 | 9,4 |
| Універсальна 2 / Feher orias | 1,3 | 32 | 24,27±0,55 | 21,6 | 5,4 | 7,8 |

Гібриди F₂ комбінації Feher orias / Універсальна 2 перевищили кращу батьківську форму на 16,7 % з найвищою по дослідженню частотою трансгресії – 26,7 %. Коефіцієнти варіації ознаки коливалися в межах 16,1 % - 28,4 %. Мінливість ознаки була на середньому рівні в трьох комбінаціях - Wachs Wunder Butter / Budai ріасі, Gama / Первомайська і Універсальна 2 / Feher orias (відповідно V=16,1 %, 19,1 % та 19,1 %). В решті гібридних комбінацій мінливість ознаки продуктивність насіння з рослини була високою – V≥20 %.

З гібридного матеріалу F₂ нами виділено дві комбінації: Первомайська / Gama і Feher orias / Універсальна 2, в потомстві яких виділялися трансгресивні форми за обома ознаками (кількість бобів з рослини і продуктивність насіння з рослини). Трансгресивні форми виділялися в гібридних комбінаціях, у яких успадкування даних ознак в F₁ відбувалося за типом наддомінування або часткового позитивного домінування. В гібридних популяціях, в яких успадкування ознаки відбувалося за типом депресії або негативного домінування, позитивна трансгресія не проявлялась.

Таблиця 5

Коефіцієнт варіації (V), ступінь та частота трансгресії (Tc, Tч)
продуктивності насіння з рослини гібридів F₂ квасолі, 2006 р.

| Гібридна комбінація | Показник hp у гібридів F ₁ | Продуктивність насіння з рослини, г | | | | |
|---|--|-------------------------------------|-------------------|------|------|------|
| | | Max ♀♂ | $\bar{x} \pm S_x$ | V, % | Tc | Tч |
| Wachs Wunder Butter / Budai piaci | -0,67 | 18,5 | 14,74±0,23 | 16,1 | - | - |
| Budai piaci / Wachs Wunder Butter | 1,5 | 18,5 | 11,7±0,36 | 28,4 | 6,5 | 4,5 |
| Первомайська / Gama | 1,0 | 24,5 | 19,92±0,50 | 22,2 | 20,3 | 20,0 |
| Gama / Первомай- ська | 1,0 | 24,5 | 20,07±0,41 | 19,1 | 16,9 | 21,3 |
| Красноградська 5 / Feher orias | 5,7 | 26,4 | 20,15±0,45 | 20,2 | 11,6 | 13,4 |
| Feher orias / Красноградська5 | 1,2 | 26,4 | 20,64±0,49 | 22,5 | 9,7 | 13,5 |
| Feher orias / Універсальна 2 | 0,68 | 25,4 | 20,78±0,56 | 24,6 | 16,7 | 26,7 |
| Універсальна 2 / Feher orias | -0,7 | 25,4 | 20,49±0,44 | 19,1 | - | - |

Таким чином, нами встановлено складний характер успадкування ознаки стійкості до фузаріозних кореневих гнилей F₁ гібридами квасолі (від наддомінування до депресії ознаки), обумовлений мінливістю та нестабільністю патогенного комплексу збудників хвороби та їх способу життя. Виявлено, що успадкування окремих елементів продуктивності F₁ гібридами квасолі, а саме кількості бобів на рослині і продуктивності насіння з рослини, в більшості гібридних комбінацій відбуваються за типом наддомінування.

Встановлено наявність складного полігенного контролю стійкості до фузаріозних кореневих гнилей в F₂ прямих та обернених гібридних комбінацій за участю зразків Wachs Wunder Butter і Budai piaci, Gama і Первомайська, Красноградська 5 і Feher orias, Універсальна 2 і Feher orias. У більшості гібридних комбінацій виділялися імунні генотипи, тому можна проводити добори за вищезгаданою ознакою, починаючи з ранніх і в подальших поколіннях. Виділено дві гібридні комбінації: Первомайська / Gama і Feher orias / Універсальна 2, в потомст-

ві яких виділялися трансгресивні форми за кількістю бобів з рослини і продуктивністю насіння з рослини. Встановлено зв'язок між виділенням трансгресивних форм в F_2 і успадкуванням даних ознак в F_1 за типом наддомінування або часткового позитивного домінування.

Список використаних джерел

1. Федин М.А. Статистические методы генетического анализа / Федин М. А., Силис Д. Я., Смиряев А. В. – М.: Колос. – 1980. – 208 с.
2. Кириленко В. В. Ефективність створення вихідного селекційного матеріалу озимої м'якої пшениці з груповою стійкістю проти збудників хвороб у Лісостепу : автореф. дис. на соискание научной степени канд. с/х наук : 06.01.05. - селекция и семеноводство / В. В. Кириленко. – Київ, 2006. – 22 с.
3. Химия и биохимия бобовых растений / пер. с англ. К. С. Спектрова, под ред. М. Н. Запрометова. – М.: Агропромиздат, 1986. – 336 с.
4. Варлахов М. Д. Применение селекционно-генетических методов в оценке селекционного материала для селекции гороха : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : 06. 01. 05 «Селекція і насінництво» / М Д. Варлахов. – Ленинград, 1976. – 18 с.
5. Родин Е .А. Влияние крупности семян на урожай гороха / Е. А. Родин // Селекция и семеноводство. – 1971.– № 5. – С. 41–42.
6. Безуглий І. М. Створення вихідного матеріалу для селекції сортів гороху з детермінантним типом росту: дис...кандидата с.-г. наук : 06.01.05 / Ігор Миколайович Безуглий. – Х., 2004. – 128 с.
7. Методические указания по изучению коллекции зерновых бобовых культур : [методические указания]. – Л.: ВИР. – 1975. – 59 с.
8. Методические указания по изучению устойчивости зерновых бобовых культур к болезням : [методические указания]. – Л.: ВИР. – 1976. – 127 с.
9. Кобылянский В. Д. Рожь. Генетические основы селекции / В. Д. Кобылянский. – М. : Колос. – 1982. – 272 с.
10. Воскресенская Г.С. Трансгрессия признаков у гибридов *Brassica* и методика количественного учета этого явления / Г.С. Воскресенская, В. И. Шпота // Докл. ВАСХНИЛ. – 1967. – № 7. – С. 18-20.

Изложены результаты изучения наследования гибридами фасоли F_1 и F_2 устойчивости к фузариозным корневым гнилям, продуктивности растения и количества бобов на растении. Установлен сложный характер наследования признака устойчивости к фузариозу в F_1 и полигенный контроль в F_2 . Выявлена взаимосвязь между выделением трансгресивных форм по признакам количества бобов на

растении и продуктивности растения в F_2 и наследованием этих признаков в F_1 по типу сверхдоминирования или частичного позитивного доминирования.

The results on the study of inheritance of the resistance to *Fusarium* root rots by F_1 and F_2 hybrids of kidney beans, of plant productivity and pod number per plant are exposed. A complex character of the inheritance in the trait for resistance to fusarirose in F_1 and polygene control in F_2 is revealed. The relationship between the selection of transgressive forms for pod number per plant and plant productivity traits and the inheritance of these traits in F_1 by the type of overdominance or partial positive dominance is found.