

Таран Наталія Юрьевна, доктор біологічних наук, професор, кафедра фізіології та екології рослин, Учебно-образовательний центр «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ул. Владимирская, 64/13, г. Киев, Україна, 01601
E-mail: ny_taran@ukr.net

Айдосова Сауле Сагидуллаевна, доктор біологічних наук, професор, кафедра ботаніки та екології, Казахський національний університет ім. аль-Фарабі, пр. аль-Фарабі, 71, г. Алматы, Республіка Казахстан, 050040

Сарсенбаев Канат Нуруллаевич, доктор біологічних наук, професор, кафедра біотехнології та мікробіології, Євразійський національний університет імені Л.Н. Гумілева, ул. Кажымукана, 13, г. Астана, Республіка Казахстан, 010008
E-mail: kanat-50@mail.ru

УДК 633.854.78:575

УСПАДКУВАННЯ ФОРМИ КРАЙОВИХ КВІТОК ВІДНОСНО ЯКІСНИХ ТА КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК СОНЯШНИКУ (*HELIANTHUS ANNUUS* L.)

© Я. Ю. Шарипіна, В. М. Попов, Т. А. Долгова, В. В. Кириченко

Досліджено успадкування довгої трубкоподібної (tu) та дзвіночкоподібної (hb₂) форми крайових квіток соняшнику. Встановлено рецесивний характер успадкування мутантних варіантів відносно нормальної форми, розщеплення в F₂ склало 3:1. Проведено аналіз сумісного успадкування форми (tu, hb₂), забарвлення (ap,l) крайових квіток, гіллястості (b), здатності до відновлення фертильності пилку (rf) та кількісних ознак соняшнику. Показано, що генетична асоціація між якісними генами та QTL певної агрономічної ознаки відсутня

Ключові слова: *Helianthus annuus* L., успадкування, крайові квітки, форма, забарвлення, гіллястість, цитоплазматична чоловіча стерильність, кількісні ознаки

It is investigated inheritance of ray flowers long tubular (tu) and bell (hb₂) forms in sunflower. It is determined recessive character of inheritance mutant variants on normal form with a segregation ratio of 3:1 in the F₂ generation. The linkage of ray flowers form (tu, hb₂), color (ap,l), branching (b), male fertility restoration (rf) and quantitative traits in sunflower is analyzed. It is shown that genetic association between qualitative genes and QTL of a particular agronomical trait is absent

Keywords: *Helianthus annuus* L., inheritance, ray flower, form, color, branching, cytoplasmic male sterility, quantitative traits

1. Вступ

Основним напрямом генетичних досліджень будь-якої культури є визначення сумісності успадкування генів певних ознак та конструювання об'єднаної генетичної карти. Генетичні та цитогенетичні карти дозволяють вивчати взаємодію генів та регуляцію їх експресії, а також цілеспрямовано застосовувати різні біотехнології. Залежно від методу, який було використано з метою побудови генетичної карти, на цей час для більшості культур існує декілька карт у вигляді груп зчеплення певних маркерів (морфологічних, біохімічних та молекулярних).

Соняшник – одна з провідних олійних культур. Світова колекція ВІР нараховує 2230 зразків культурного соняшника та 630 дикорослих видів [1]. З метою більш ефективного її використання в генетичних дослідженнях та практичній селекції були створені ознакові колекції, до яких входять лінії та сорти з максимальним спектром мінливості за певними ознаками [2]. За морфологічними ознаками соняшнику сформовано найбільшу колекцію (140 ліній з різноманітними мутаціями). Показано, що деякі з

мутацій можуть бути використані у якості ефективних маркерів в гетерозисній селекції при контролі за гібридизацією, а також з метою підтримки чистоти лінійного матеріалу [3–5]. І хоча на цей час зібрано значну інформаційну базу щодо варіантів мутацій за певними ознаками та успадкування більшості з них [6–9] наявні данні вимагають уточнення та доповнення, а для прогресу в певних напрямках дослідження вже отриманої на цей час інформації недостатньо. Одним з таких напрямків є побудова генетичних карт зчеплення соняшнику та поєднання їх у єдину карту культури.

2. Аналіз літературних джерел

Вивчення успадкування мутантних варіантів форми крайових квіток соняшнику розпочато роботою G. N. Fick [7], в якій описано та проаналізовано успадкування довгої та короткої трубкоподібної форми. Встановлено рецесивне успадкування відповідних ознак, однак гени не було позначено.

Kovacik, V. Skaloud [4] ідентифікували два рецесивні гени *fl*, *ft*, які контролюють відповідно довгу та коротку трубкоподібну форму квіток. В подаль-

шому було описано ще декілька генів мутантних варіантів форми крайових квіток.

Першин А. Ф. та Першина І. М. [9] виділили 4 типи мутацій крайових квіток: довгу та коротку трубкоподібну форму, дзвіночкоподібну та конічну форму з відкритим кінцем.

М. Fambrini зі спів. повідомляють про можливість реверсу, тобто повернення до дикого типу, коли в лініях – носіях гену трубкоподібної форми квіток з'являються рослини з квітками нормальної форми. [10]

Толмачовим В. В. [11] залучено до дослідження різноманітні генетичні зразки з різних колекцій, досліджено успадкування генів мутантної форми крайових квіток (*tu₁*, *tu_{2a}*, *tu_{2b}*, *hb_a*, *hb_b*, *lr*, *shs*) та проаналізовано сумісність їх успадкування. Встановлено моногенний контроль кожної мутації та незалежне успадкування визначених генів. Тип взаємодії різнився залежно від дослідженої пари мутантних генів. Також Толмачовим В. В. з спів. [12] вперше проаналізовано можливість сумісного успадкування генів форми та забарвлення крайових квіток. Встановлено зчеплення гена лимонного забарвлення крайових квіток (*l*) з геном довгої трубкоподібної форми (*tu₁*). Повідомляється, що відстань між генами складала 4,2 % кросинговера.

Роботу в цьому напрямку продовжено Лобачовим Ю. В., Курасовою Л. Г. зі спів. Авторами складено найбільш повний на цей час список досліджених генів мутантної форми крайових квіток соняшнику [13], досліджено успадкування кількох генів, розглянуто їх взаємодію з генами кількісних ознак соняшнику [14], проаналізовано можливість зчеплення гену короткої трубкоподібної форми з 4 генами мутантних типів забарвлення квіток [15].

В попередніх дослідженнях [16, 17] ми проаналізували успадкування та можливість зчеплення генів, які детермінують забарвлення крайових квіток, гіллястість, здатність до відновлення фертильності пилку, поліморфні ізоферментні системи та кількісні ознаки соняшнику. Залучення до вивчення сумісного успадкування інших якісних та кількісних ознак є актуальним завданням, виконання якого збільшує можливості щодо доповнення інформації про вже відомі групи зчеплення та поєднання їх у єдину генетичну карту важливої промислової культури *Helianthus annuus* L.

3. Мета та задачі дослідження

Метою роботи було проведення генетичного аналізу успадкування гібридами соняшнику мутантних варіантів форми крайових квіток та визначення можливості сумісного успадкування детермінуючих форму генів з генами морфологічних та кількісних ознак.

Для досягнення поставленої мети вирішувалися наступні задачі:

- визначити кількість генів, детермінуючих довгу трубкоподібну та дзвіночкоподібну форму крайових квіток;
- провести генетичний аналіз сумісного успадкування ознак з моно- та полігенним контролем;
- сформувати генетичну колекцію ліній-носіїв кількох морфологічних рецесивних мутацій у гомозиготному стані.

4. Матеріали та методи дослідження

4.1. Рослинний матеріал

Як вихідний рослинний матеріал в роботі були використані інбредні лінії культурного соняшнику (*H. annuus* L.), отримані шляхом хімічного мутагенезу в лабораторії генетики і селекції соняшнику Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, контрастні за якісними та кількісними ознаками. Різноманітний за проявом ознак мутантний матеріал отримували шляхом обробки насіння соняшнику водним розчином хімічного мутагену N-нітрозо-N-етилсечовина (НЕС) при температурі 18–20 °C у концентрації 0,05 % при експозиції 18 годин.

Список залучених до дослідження ліній: **Мх 1829 В** – абрикосове забарвлення крайових квіток (ЗКК) (*ap*), нормальна форма крайових квіток (ФКК), гілляста, відновник фертильності пилку соняшнику (рис. 1); **Мх 4 В** – лимонне ЗКК (*l*), нормальна ФКК, гілляста, відновник (рис. 1); **Мх 2122 Б** – жовте ЗКК, довга трубкоподібна ФКК (*tu*), однокошикова, закріплювач стерильності пилку соняшнику (рис. 2); **Мх 1091 Б** – жовте ЗКК, дзвіночкоподібна ФКК (*hb*), однокошикова, закріплювач (рис. 2); **Мх 107 В** – нормальне ЗКК, нормальна ФКК, гілляста, відновник (рис. 2).



а



б

Рис. 1. Забарвлення крайових квіток: а – абрикосове (*ap*); б – лимонне (*l*)

Для вивчення успадкування ознак, а також проведення тесту на наявність зчеплення між генами, які їх контролюють, було застосовано метод гібридологічного аналізу. Проведено полігібридні циклічні схрещування на фертильній основі. Гібридизацію здійснювали згідно загальноприйнятій методиці [18]. Популяції F₂ та F₃ отримували шляхом самозапилен-

ня під пергаментним ізолятором індивідуальних рослин F_1 та F_2 відповідно.



a



б



в



г

Рис. 2. Форма крайових квіток: *a* – дзвіночкоподібна (*hb*); *б* – довга трубкоподібна (*tu*); *в* – розсічена; *г* – нормальна

4. 2. Фенотиповий опис рослин та визначення біометричних показників

Оцінку морфологічних ознак (ФКК, ЗКК, гіллястість), а також такої біологічної властивості як здатність до відновлення фертильності пилку соняшнику (ЗВФП), здійснювали візуально у період повного цвітіння рослин.

Проводили також визначення прояву кількісних ознак: «висота рослин», «діаметр кошика», «довжина листкової пластинки», «ширина листкової пластинки».

Дослідження можливості сумісного успадкування генів якісних та кількісних ознак здійснювали таким чином: у польових умовах оцінювали прояв морфологічних та кількісних ознак. На підставі проведеної оцінки було створено базу фенотипових даних, яка характеризувала лінії та популяції F_1 , F_2 , BC_1 .

4. 3. Статистичні методи обробки результатів досліджень

Перевірку нульової гіпотези щодо відповідності фактично отриманого розщеплення теоретично очікуваному, а також тест на зчеплення між генами якісних ознак проводили з використанням критерію χ^2 [19].

Контрастність батьківських ліній за кількісними показниками в межах комбінації, а також мінливість прояву полігенної ознаки по роках визначали шляхом попарного порівняння середніх з використанням t – критерія Стьюдента [19].

Можливість асоціації генів якісних та кількісних ознак визначали, поділяючи рослини популяції F_2 кожного схрещування на групи особин з певною градацією якісної ознаки. Далі їх аналізували за кожною з вивчених кількісних ознак шляхом розрахунку групових середніх значень з похибками середніх та порівняння середніх значень отриманих груп між собою за t – критерієм Стьюдента [19]. Кореляцію між якісними та кількісними ознаками оцінювали бісеріальним коефіцієнтом кореляції [19].

5. Результати досліджень успадкування якісних та кількісних ознак соняшнику

Успадкування мутантних варіантів ФКК досліджували в першу чергу відносно нормальної ФКК. В F_1 , отриманому в результаті проведених реципрокних схрещувань, в усіх гібридних комбінаціях спостерігали нормальну форму та забарвлення квіток, усі рослини також були фертильними та однокошиковими. В популяціях F_2 фактичне розщеплення за формою, забарвленням квіток, гіллястістю та здатністю до відновлення фертильності пилку відповідало 3:1 (табл. 1, χ^2 теор.=3,84).

В зворотних схрещуваннях (Мх 2122 Б/Мх 1829 В, Мх 2122 Б/Мх 4 В, Мх 1091 Б/Мх 1829 В, Мх 1091 Б/Мх 4 В) не відбувалось розщеплення на стерильні/фертильні рослини. Впливу материнського компоненту схрещування на успадкування інших ознак не виявлено.

Також проаналізовано аallelність мутацій. Лінії – носії генів довгої трубкоподібної та дзвіночко-

подібної ФКК (Мх 1091 Б, Мх 2122 Б) схрещено та отримано гібриди першого та другого покоління. В першому поколінні спостерігали нову форму квіток –

розщеплену (рис. 2). В F₂ наявними були чотири форми квіток (довга трубкоподібна, дзвіночкоподібна, нормальна та розщеплена).

Таблиця 1

Розщеплення за морфологічними ознаками соняшнику

Комбінація	Ознака	Розщеплення				Оцінка гіпотези 3:1, χ^2
		теоретичне		фактичне		
		А-	аа	А-	аа	
Мх 1829 В/ Мх 2122 Б	абрикос. ЗКК	83,25	27,75	91	20	2,89
	дзвіноч. ФКК	83,25	27,75	86	25	0,36
	гіллястість	83,25	27,75	89	22	1,59
	ЗВФП	83,25	27,75	80	31	0,51
Мх 1829 В/ Мх 1091 Б	абрикос. ЗКК	98,25	32,75	98	33	0,003
	довга труб. ФКК	98,25	32,75	100	31	0,13
	гіллястість	98,25	32,75	100	31	0,13
	ЗВФП	98,25	32,75	104	27	1,35
Мх 4 В/Мх 1091 Б	лимон. ЗКК	98,25	32,75	104	27	1,35
	довга труб. ФКК	98,25	32,75	105	26	1,86
	ЗВФП	98,25	32,75	102	29	0,57
Мх 2122 Б/ Мх 1829 В	абрикос. ЗКК	54,75	18,25	58	15	0,77
	дзвіноч. ФКК	54,75	18,25	53	20	0,23
	гіллястість	54,75	18,25	54	19	0,04
Мх 2122 Б/Мх 4 В	лимон. ЗКК	86,25	28,75	89	26	0,35
	дзвіноч. ФКК	86,25	28,75	87	28	0,03
	гіллястість	86,25	28,75	91	24	1,05
Мх 1091 Б/ Мх 1829 В	абрикос. ЗКК	75	25	78	22	0,48
	довга труб. ФКК	75	25	83	17	3,41
	гіллястість	75	25	72	28	0,48
Мх 1091 Б/ Мх 4 В	лимон. ЗКК	90	30	92	28	0,19
	довга труб. ФКК	90	30	82	38	2,84
	гіллястість	90	30	90	30	100%
Мх 107 В/ Мх 1091 Б	дзвіноч. ФКК	116,25	38,75	113	42	0,35
	гіллястість	116,25	38,75	110	45	1,35
	ЗВФП	116,25	38,75	114	41	0,18
Мх 2122 Б/ Мх 107 В	довга труб. ФКК	108	36	110	34	0,15
	гіллястість	108	36	107	37	0,04

Аналіз розщеплення на фенотипові класи показав не відповідність теоретично очікуваному 9:3:3:1, тому рослини з нормальною та розщепленою формою було об'єднано в один клас та розраховано 2 варіанти розщеплення для F₂ (табл. 2, χ^2 теор.=5,99):

1) 9 (норм.+розщеп.):3 (довг. труб.):4 (дзвіноч.);
2) 9 (норм.+розщеп.):3 (дзвіноч.):4 (довг. труб.).
Розщеплення відповідало теоретично очікуваному для варіанту 2.

Також для 2 гібридів F₁ здійснено беккросування на кожну з батьківських ліній.

Таблиця 2

Розщеплення за формою крайових квіток соняшнику

Комбінація	Розщеплення	Рік	ФКК			χ^2
			норм.+ розщ.	дов. тр.	дзвін.	
Мх 2122 Б/ Мх 1091 Б	9:3:4	2005	33	14	11	1,75
	9:3:4	2006	80	31	34	0,70
Мх 1091 Б/ Мх 2122 Б	9:3:4	2005	37	22	33	9,86
	9:3:4	2006	72	43	37	9,54
–	–	–	норм.+ розщ.	дзвін.	дов. тр.	–
Мх 2122 Б/ Мх 1091 Б	9:3:4	2005	33	11	14	0,023
	9:3:4	2006	80	34	31	2,50
Мх 1091 Б/ Мх 2122 Б	9:3:4	2005	37	33	22	18,63
	9:3:4	2006	72	37	43	5,33

В схрещування Мх 2122 Б/Мх 107 В, де один з батьківських компонентів мав нормальну ФКК, і лінії відрізнялись за наявністю гілля, в ВС поколінні встановлено розщеплення 1:1 за кожною з ознак (табл. 3, χ^2 теор.=3,84).

Беккросування на батьківські лінії рослин F₁ Мх 1091 Б/Мх 2122 Б продемонструвало відмінність результатів. В залежності від компоненту схрещування саме рослини цього типу ФКК зустрічалися майже на рівні з кількістю рослин з нормальною ФКК, однак були присутніми й рослини ще 2 фенотипів (табл. 4, χ^2 теор.=3,84).

Надалі проаналізовано можливість зчеплення генів морфологічних ознак. В усіх розглянутих комбінаціях схрещування для ознак «форма крайових квіток», «забарвлення крайових квіток», «гіллястість», «здатність до відновлення фертильності пилку» розщеплення

відповідало теоретично очікуваному 9:3:3:1 (табл. 5, χ^2 теор.=7,82).

Також здійснено порівняння середніх значень кількісних ознак між групами рослин, відмінними за формою крайових квіток та гіллястістю (табл. 6). За галузженням стебла показано, що в F₂ гібридів група однокошикових рослин значно перевищувала за діаметром кошика групу гіллястих рослин.

В за висотою рослин статистично значущу різницю між групами середніми відзначено в обидва роки дослідження, однак гени діють у протилежному напрямку щодо збільшення або зменшення прояву ознаки.

Щодо форми квіток, то отримані дані продемонстрували відмінність результатів в залежності від року дослідження та розглянутої пари варіантів ознаки. Результати, отримані порівнянням середніх підтверджено бісеріальним аналізом кореляції між ознаками.

Таблиця 3

Розщеплення на фенотипові класи в беккросних поколіннях

Комбінація	Схрещування	Ознака	Розщеплення		χ^2
			теоретичне	фактичне	
Мх 2122 Б/ Мх 107 В	BC ₁	довга тубкоп.ФКК	–	–	–
		гіллястість	1:1	63:51	1,26
	BC ₂	довга тубкоп.ФКК	1:1	36:37	0,02
		гіллястість	–	–	–

Таблиця 4

Розщеплення на фенотипові класи в беккросних поколіннях

Комбінація	Покоління	Прояв ознаки в батьківській лінії	Фенотипові класи			
			норм.	розщ.	дзвін.	дов. труб.
Мх 1091 Б/ Мх 2122 Б	BC ₁	довга тубк. ФКК	54	11	4	56
	BC ₂	дзвіночкоп. ФКК	47	16	33	9

6. Обговорення результатів дослідження успадкування генів мутантних варіантів форми крайових квіток соняшнику

Відсутність в F₁ прояву генів мутантних варіантів ФКК демонструє їх рецесивний тип успадкування щодо нормальної форми квіток. Також рецесивно успадковуються гіллястість та здатністю до відновлення фертильності пилку соняшнику. Відповідність фактичного розщеплення за формою теоретично очікуваному 3:1 демонструє моногенний тип успадкування відповідних генів. Отримані нами данні співпадають з результатами інших авторів (8, 18, 20, 23).

В зворотних схрещуваннях не відбувається розщеплення на стерильні/фертильні рослини, що підтверджує залежність прояву ознаки від типу цитоплазми.

Аналіз F₁ рослин, отриманих схрещуванням ліній, відмінних за ФКК, показав, що відбувається компліментація, тобто за прояв мутантних ФКК не відповідають алелі одного гена. Однак, вона є не повною, бо рослини мали розщеплену форму квіток. Тобто наявність в генотипі 2 мутантних алелів різних генів впливає на експресивність ознаки в фенотипі.

В F₂ ідентифіковано чотири варіанти форми квіток (довга трубкоподібна, дзвіночкоподібна, нормальна, розщеплена). Розрахунок розщеплення F₂ після об'єднанні рослин двох типів ФКК (нормальної та розщепленої форми) в один фенотиповий клас, продемонстрував відповідність 9:3:4, що свідчить про дигенне успадкування мутантних типів ФКК та взаємодію генів по типу рецесивного епістазу. Тобто ген довгої трубкоподібної ФКК пригнічує ген дзвіночкоподібної ФКК.

В комбінації Мх 1091 Б/Мх 2122 Б в 2005 році розрахований χ^2 перевищував теоретичний, фактичне розщеплення не відповідало 9:3:4. Можливо на експресивність генів також впливають і умови навколишнього середовища.

Аналіз ВС поколінь комбінації, де одна з батьківських ліній має нормальну ФКК, підтвердив рецесивне успадкування довгої трубкоподібної форми квіток соняшнику. Наявність в комбінації Мх 1091 Б/Мх 2122 Б в першому беккросному поколінні 2 додаткових типів ФКК в різних співвідношеннях на наш погляд пов'язана з впливом на експресивність ознаки алельного складу за кожним з розглянутих генів (модифікаційною мінливістю).

Таблиця 5

Оцінка зчеплення генів якісних ознак соняшнику

Комбінація	Ознака	Розщеплення		Розщеплення		Розщеплення	
		фактичне	χ^2	фактичне	χ^2	фактичне	χ^2
		ФКК		гіллястість		ЗВФП	
Мх 1829 В/ Мх 2122 Б	–	дзвіночкоподібна	–	–	–	–	–
	абрикос. ЗКК	71:20:15:5	3,37	72:19:17:3	4,56	64:27:16:4	4,24
	форма	–	–	68:18:21:4	2,12	61:25:19:6	1,16
	гіллястість	–	–	–	–	65:24:15:7	2,22
–	–	довга трубкоподібна	–	–	–	–	–
Мх 1829 В/ Мх 1091 Б	абрикос. ЗКК	73:25:27:6	0,84	78:20:22:11	2,33	80:18:24:9	2,39
	форма	–	–	76:24:24:7	0,27	79:25:21:6	1,49
	гіллястість	–	–	–	–	78:26:22:5	1,85
Мх 4 В/Мх 1091 Б	лимонне ЗКК	77:27:18:9	2,23	84:20:21:6	3,4	81:23:21:6	1,93
	форма	–	–	75:30:20:6	2,66	77:25:18:11	2,89
	гіллястість	–	–	–	–	81:21:24:5	2,5
–	–	дзвіночкоподібна	–	–	–	–	–
Мх 2122 Б/ Мх 1829 В	абрикос. ЗКК	44:14:9:6	2,29	44:14:10:5	1,27	–	–
	форма	–	–	39:14:15:5	0,29	–	–
Мх 2122 Б/ Мх 4 В	лимонне ЗКК	65:24:22:4	1,71	71:18:20:6	1,52	–	–
	форма	–	–	67:20:24:4	1,9	–	–
–	–	довга трубкоподібна	–	–	–	–	–
Мх1091 Б/ Мх 1829 В	абрикос. ЗКК	67:11:16:6	5,67	57:21:15:7	1,12	–	–
	форма	–	–	61:22:11:6	4,17	–	–
Мх1091 Б/ Мх 4 В	лимонне ЗКК	59:33:23:5	6,81	72:20:18:10	2,31	–	–
	форма	–	–	60:22:30:8	3,37	–	–

Таблиця 6

Оцінка різниці середніх значень ознак

Ознака	Висота рослин		Довжина лист. пласт.		Ширина лист. пласт.		Діаметр кошика	
	2005	2006	2005	2006	2005	2006	2005	2006
Мх 2122 Б/Мх 107 В								
Гіллясті	166,87±2,00	123,89±1,76	13,67±0,38	13,9±0,39	15,10±0,49	14,72±0,45	10,18±0,30	11,78±0,27
Однокошикові	161,13±1,5	128,13±1,16	14,08±0,26	14,24±0,22	14,91±0,34	14,88±0,25	14,47±0,36	15,73±0,30
<i>t</i>	2,30	-2,01	-0,89	-0,76	0,32	-0,31	-9,15	-9,79
Довга труб.ФКК	162,09±2,91	127,90±1,84	14,15±0,46	13,45±0,40	14,75±0,60	14,02±0,46	13,37±0,64	13,55±0,45
Нормал.ФКК	162,52±1,38	126,56±1,15	13,93±0,25	14,36±0,22	15,02±0,32	15,09±0,25	13,56±0,39	14,87±0,33
<i>t</i>	-0,13	0,62	0,42	-1,99	-0,40	-2,04	-0,25	-2,37
Мх 2122 Б / Мх 1091 Б								
Довга труб.ФКК	136,21±3,25	102,46±2,93	14,11±0,39	14,5±0,53	14,50±0,49	14,15±0,72	14,43±0,61	15,77±1,02
Розщепл. ФКК	138,94±2,82	115,50±1,87	14,91±0,33	15,00±0,38	15,44±0,46	15,03±0,54	14,45±0,56	17,35±0,65
<i>t</i>	-0,63	-3,75	-1,57	-0,77	-1,40	-0,98	-0,02	-1,31
Довга труб.ФКК	136,21±3,25	102,46±2,93	14,11±0,39	14,50±0,53	14,5±0,49	14,15±0,72	14,43±0,61	15,77±1,02
Нормал.ФКК	135,47±2,39	109,00±1,46	14,28±0,41	14,54±0,26	15,30±0,51	14,77±0,37	13,93±0,58	16,73±0,46
<i>t</i>	0,18	-2,00	-0,30	-0,07	-1,13	-0,77	0,59	-0,86
Довга труб.ФКК	136,21±3,25	102,46±2,93	14,11±0,39	14,50±0,53	14,50±0,49	14,15±0,72	14,43±0,61	15,77±1,02
Дзвіноч. ФКК	137,72±3,16	104,83±2,23	14,52±0,43	15,00±0,29	15,07±0,57	15,00±0,40	13,86±0,58	16,55±0,59
<i>t</i>	-0,33	-0,64	-0,71	-0,83	-0,76	-1,03	0,68	-0,66
Розщепл. ФКК	138,94±2,82	115,50±1,87	14,91±0,33	15,00±0,38	15,44±0,46	15,03±0,54	14,45±0,56	17,35±0,65
Нормал.ФКК	135,47±2,39	109,00±1,46	14,28±0,41	14,54±0,26	15,30±0,51	14,77±0,37	13,93±0,58	16,73±0,46
<i>t</i>	0,94	2,74	1,20	1,00	0,20	0,40	0,64	0,78
Розщепл. ФКК	138,94±2,82	115,50±1,87	14,91±0,33	15,00±0,38	15,44±0,46	15,03±0,54	14,45±0,56	17,35±0,65
Дзвіноч. ФКК	137,72±3,16	104,83±2,23	14,52±0,43	15,00±0,29	15,07±0,57	15,00±0,40	13,86±0,58	16,55±0,59
<i>t</i>	0,29	3,67	0,72	0,00	0,51	0,04	0,73	0,91
Нормал.ФЛЦ	135,47±2,39	109,00±1,46	14,28±0,41	14,54±0,26	15,30±0,51	14,77±0,37	13,93±0,58	16,73±0,46
Колокол.ФЛЦ	137,72±3,16	104,83±2,23	14,52±0,43	15,00±0,29	15,07±0,57	15,00±0,40	13,86±0,58	16,55±0,59
<i>t</i>	-0,57	1,56	-0,40	-1,18	0,30	-0,42	0,09	0,24

Відсутністю асоціації між генами морфологічних ознак показано їх приналежність до різних груп зчеплення, що дозволяє розглядати їх у якості потенційних маркерів цих груп. Роботами інших авторів встановлено асоціацію між генами *tu* та *l* [8]. Відмінність отриманих нами результатів можливо пов'язана з різним набором генів, залучених до досліджень.

В дослідженні не встановлено статистично значущої різниці між груповими середніми для груп з різною ФКК. Таким чином існує можливість вводити досліджені гени *tu*, *hb₂* в селекційні лінії, не привносячи при цьому кількісні гени з певним проявом у фенотипі.

Результатом інбридингу рекомбінантних роєлин F₂, які поєднували у фенотипі мутантні забарвлення та форму крайових квіток соняшнику, а також у деяких випадках і гіллястість, стало отримання ліній, які у генотипі мали відповідні алелі у рецесивному гомозиготному стані. А зважаючи на те, що батьківські лінії також відрізнялися за здатністю до відновлення фертильності пилку соняшнику та цитоплазмою (фертильною або стерильною), практичним результатом роботи стало отримання генетичної колекції ліній, які поєднували відповідні алелі генів у різних комбінаціях. Лінії колекції є зручними генетичними тестерами, які дозволяють, здійснивши лише одне схрещування, аналізувати успадкування будь-якої ознаки одночасно відносно 2 або 3 морфологічних. Важливим є рецесивне успадкування морфологічних мутацій, що надає можливість чітко контролювати процес гібридизації. Колекцію передано до Національного центру генетичних ресурсів рослин України (Запит 165 від 10.03.2009 «Генетична за маркерними ознаками»).

7. Висновки

Проведеним дослідженням щодо сумісності успадкування генів, які детермінують абрикосове (*ap*) та лимонне (*l*) забарвлення крайових квіток, довгу трубкоподібну (*tu*) та дзвіночкоподібну (*hb₂*) форму крайових квіток, гіллястість, здатність до відновлення фертильності пилку соняшнику, а також такі кількісні ознаки, як «висота рослин», «діаметр кошика», «довжина листової пластинки», «ширина листової пластинки» встановлено незалежність їх успадкування. Таким чином, кожна з проаналізованих морфологічних мутацій може бути використана у якості зручного фенотипового маркера різних груп зчеплення.

Література

1. Гаврилова, В. А. Генетика культурних рослин. Подсолнечник [Текст] / В. А. Гаврилова, И. Н. Анисимова. – СПб.: ВИР, 2003. – 209 с.
2. Анащенко, А. В. Самоопыленные маркированные линии подсолнечника. Каталог мировой коллекции [Текст] / А. В. Анащенко, В. А. Гаврилова, И. Н. Анисимова, В. Т. Рожкова, Н. Г. Смирнова. – СПб.: ВИР, 1992. – 26 с.
3. Бочкарев, Н. И. Маркерные признаки растений и семян: Биология, селекция и возделывание подсолнечника [Текст] / Н. И. Бочкарев, В. В. Толмачев, Л. Г. Цухло. – М.: Агропромиздат, 1991. – С. 39–44.
4. Kovacik, A. Collection of sunflower marcer genes available for genetic studies [Text] / A. Kovacik, V. Skaloud // *Helia*. – 1980. – Vol. 3. – P. 27–28
5. Ведмедева, К. В. Створення колекції джерел морфологічних маркерних ознак соняшнику і вивчення їх генетичного контролю : автореф. дис. на здоб. наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.15 «Генетика» [Текст] / К. В. Ведмедева. – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення УААН, 2004. – 16 с.
6. Першина, И. М. Генетическая база селекции декоративного подсолнечника [Текст]: автореф. ... канд. с.-х. наук / И. М. Першина. – Институт масличных культур УААН, 2000. – 16 с.
7. Fick, G. N. Genetics of floral colour and morphology in sunflower [Text] / G. N. Fick // *Journal of Hereity*. – 1976. – Vol. 67, Issue. 4. – P. 227–230.
8. Ведмедева, Е. В. Сцепленное наследование окраски и формы краевых цветков подсолнечника [Текст] / Е. В. Ведмедева, В. В. Толмачев // *Вісник Запорізького державного університету*. – 2001. – С. 150–152.
9. Першин, А. Ф. Исходный материал для селекции декоративного подсолнечника [Текст] / А. Ф. Першин, И. М. Першина // *Научно-техн. бюл. Института олшйних культур УААН*. – 1998. – № 3. – С. 106–111.
10. Fambrini, M. The unstable tubular ray flower allele of sunflower: inheritance of the reversion to wild-type [Text] / M. Fambrini, V. Michelotti, C. Pugliesi // *Plant breeding*. – 2007. – Vol. 126, Issue 5. – P. 548–550. doi: 10.1111/j.1439-0523.2007.01410.x
11. Толмачев, В. В. Генетический контроль формы краевых цветков подсолнечника [Текст] / В. В. Толмачев // *Масличные культуры*. – 2006. – № 2 (135). – С. 50–60.
12. Толмачев, В. В. Сцепленное наследование окраски и формы краевых цветков подсолнечника [Текст] / В. В. Толмачев, Е. В. Ведмедева, Н. И. Бочкарев, Н. Н. Толмачева // *Науч.-техн. бюл. ВНИИМК*. – 2001. – № 125. – С. 26–29.
13. Лобачев, Ю. В. Генетический контроль формы язычковых цветков у почти изогенных линий подсолнечника [Текст] / Ю. В. Лобачев, Л. Г. Курасова, В. М. Лекарев, Е. А. Константинова // *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. – 2010. – № 2. – С. 144–145.
14. Курасова, Л. Г. Генетический контроль и селекционная оценка формы язычковых цветков у подсолнечника [Текст]: дис. ... канд. биол. наук / Л. Г. Курасова. – Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока, 2009. – 145 с.
15. Лобачев, Ю. В. Наследование окраски и формы язычковых цветков и окраски листа у подсолнечника [Текст] / Ю. В. Лобачев, Л. Г. Курасова, Д. И. Иманова // *Международный журнал экспериментального образования*. – 2013. – № 3. – С. 63–64.
16. Sharypina, Ya. Yu. A study of the inheritance of morphological characters in sunflower. 1. Genetic control of coloration of pseudo-ligulate flowers, branchiness, and restoration of pollen fertility [Text] / Ya. Yu. Sharypina, V. N. Popov, T. A. Dolgova, V. V. Kirichenko // *Cytology and Genetics*. – 2008. – Vol. 42, Issue 5. – P. 329–334.
17. Шарипіна, Я. Ю. Аналіз сумісного успадкування маркерних та кількісних ознак соняшнику [Текст] / Я. Ю. Шарипіна, В. М. Попов, В. В. Кириченко // *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Біологія»*. – 2015. – № 1 (34). – С. 55–61.
18. Частная селекция полевых культур [Текст] / под ред. Ю. Б. Конавалова. – М.: Агропромиздат, 1990. – 544 с.
19. Атраментова, Л. О. Статистика для біологів [Текст]: підручник / Л. О. Атраментова, О. М. Утевська. – Харків: Вид-во «НТМТ», 2014. – 331 с.

References

1. Gavrilova, V. A., Anisimova I. N. (2003). Genetika kulturnyih rasteniy. Podsolnechnik. Saint Petersburg: VIR, 209.
2. Anaschenko, A. V., Gavrilova, V. A., Anisimova, I. N., Rozhkova, V. T., Smirnova, N. G. (1992). Samoopylennyye markirovannyye linii podsolnechnika Katalog mirovoy kolleksii, Saint Petersburg: VIR, 26.
3. Bochkarev, N. I., Tolmachev, V. V., Tshlo, L. G. (1991). Markernyye priznaki rasteniy i semyan: Biologiya, selektsiya i vzdelyivanie podsolnechnika Moscow: Agropromizdat, 39–44.
4. Kovacik, A., Skaloud, V. (1980). Collection of sunflower marcer genes available for genetic studies. Helia, 3, 27–28.
5. VedmedEva, K. V. (2004). Stvorennaya kolektsiYa dzherel morfologichnih markernih oznak sonyashniku I vivchennya Yih genetichnogo kontrolyu. Natsionalniy tsentr nasinneznastva ta sortovivchennya UAAAN, 16.
6. Pershina, I. M. (2000). Geneticheskaya baza selektsii dekorativnogo podsolnechnika. Institut maslichnyih kultur UAAAN, 16.
7. Fick, G. N. (1976). Genetics of floral colour and morphology in sunflower Journal of Hereity, 67 (4), 227–230.
8. Vedmedeva, E. V., Tolmachev, V. V. (2001). Stseplennoe nasledovanie okraski i formy kraevyih tsvetkov podsolnechnika. Visnik Zaporizkogo derzhavnogo universitetu, 150–152.
9. Pershin, A. F., Pershina, I. M. (1998). Ishodnyiy material dlya selektsii dekorativnogo podsolnechnika. Naukovotehn. byul. Institutu olshynih kultur UAAAN. 3, 106–111.
10. Fambrini, M., Michelotti, V., Pugliesi, C. (2007). The unstable tubular ray flower allele of sunflower: inheritance of the reversion to wild-type. Plant Breeding, 126 (5), 548–550. doi: 10.1111/j.1439-0523.2007.01410.x
11. Tolmachev, V. V. (2006). Geneticheskii kontrol formy kraevyih tsvetkov podsolnechnika. Maslichnyie kulturnyi, 2 (135), 50–60.
12. Tolmachev, V. V., Vedmedeva, E. V., Bochkarev, N. I., Tolmacheva, N. N. (2001). Stseplennoe nasledovanie okraski i formy kraevyih tsvetkov podsolnechnika. Nauch.-tehn. byul. VNIIMK, 125, 26–29.
13. Lobachev, Yu. V., Kurasova, L. G., Lekarev, V. M., Konstantinova E. A. (2010). Geneticheskii kontrol formy yazyichkovyih tsvetkov u pochti izogennyih liniy podsolnechnika. Maslichnyie kulturnyi. Nauchno-tehnicheskii byulleten Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta maslichnyih kultur, 2, 144–145.
14. Kurasova, L. G. (2009). Geneticheskii kontrol i selektsionnaya otsenka formy yazyichkovyih tsvetkov u podsolnechnika. Nauchno-issledovatel'skii institut selskogo hozyaystva Yugo-Vostoka, 145.
15. Lobachev, Yu. V., Kurasova, L. G., Imanova, D. I. (2013). Nasledovanie okraski i formy yazyichkovyih tsvetkov i okraski lista u podsolnechnika Mezhdunarodnyiy zhurnal eksperimental'nogo obrazovaniya, 3, 63–64.
16. Sharypina, Ya. Yu., Popov, V. N., Dolgova, T. A., Kirichenko, V. V. (2008). A study of the inheritance of morphological characters in sunflower. 1. Genetic control of coloration of pseudo-ligulate flowers, branchiness, and restoration of pollen fertility. Cytology and Genetics, 42 (5), 329–334.
17. Sharypina, Ya. Yu., Popov, V. M., Kirichenko, V. V. (2015). Analiz sumisnogo uspadkuvannya markernih ta kilkisnih oznak sonyashniku. Visnik Harkivskogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya «Biologiya», 1 (34), 55–61.
18. Konovalova, Yu. B. (Ed.) (1990). Chastnaya selektsiya polevyih kultur Moscow: Agropromizdat, 544.
19. Atramentova, L. O., Utevska, O. M. (2014). Statistika dlya biologiv. Kharkiv: Vid-vo «NTMT», 331.

Дата надходження рукопису 19.10.2016

Шарипіна Ярослава Юрійвна, молодший науковий співробітник, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, пр. Московський, 142, м. Харків, Україна, 61060,
E-mail: myu77@mail.ru

Попов Віталій Миколайович, кандидат біологічних наук, ТОВ «Агроген», вул. Івана Камишева, 57А, м. Харків, Україна, 61110
E-mail: vnpor@ukr.net

Долгова Тетяна Анатоліївна, кандидат біологічних наук, доцент, Харківський національний аграрний університет ім. В. В. Докучаєва, п/в Докучаєвське, Україна, 62483
E-mail: tadolga@ukr.net

Кириченко Віктор Васильович, академік, доктор сільськогосподарських наук, професор, заслужений діяч науки і техніки України, директор, Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, пр. Московський, 142, м. Харків, Україна, 61060
E-mail: yuriev1908@gmail.com