

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
УМАНСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ САДІВНИЦТВА

На правах рукопису

НЕНЬКА ОЛЕКСАНДРА ВАСИЛІВНА

УДК 633.63:631.52:575.125

**КОМПЛЕКСНА ОЦІНКА ЗАПИЛЮВАЧІВ УМАНСЬКОЇ СЕЛЕКЦІЇ
ДЛЯ СТВОРЕННЯ ГЕНЕТИЧНИХ ДЖЕРЕЛ ГОСПОДАРСЬКО-
ЦІННИХ ОЗНАК ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ**

06.01.05 — селекція і насінництво

Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата сільськогосподарських наук

Науковий керівник — кандидат біологічних наук
Корнєєва Мирослава Олександрівна

Умань — 2015

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ ТА АБРЕВІАТУР.....	4
ВСТУП.....	5
РОЗДІЛ 1. СУЧАСНИЙ СТАН ДОСЛІДЖЕНЬ З ГЕНЕТИЧНОГО АНАЛІЗУ СЕЛЕКЦІЙНОГО МАТЕРІАЛУ ДЛЯ СТВОРЕННЯ ДЖЕРЕЛ ГОСПОДАРСЬКО-ЦІННИХ ОЗНАК І ОЦІНКИ ЛІНІЙ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ (ОГЛЯД НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ).....	11
1.1. Добір і оцінка вихідного матеріалу в селекції буряків цукрових.....	11
1.2. Гетерозис як метод підвищення продуктивності буряків цукрових.	17
1.3. Генетичний контроль господарсько-цінних ознак у буряків цукрових і методи його визначення.....	24
РОЗДІЛ 2. УМОВИ, МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	33
2.1. Місце і умови проведення досліджень.....	33
2.2. Вихідний матеріал та методика досліджень.....	39
РОЗДІЛ 3. ПОСІВНІ ЯКОСТІ НАСІННЯ БАГАТОНАСІННИХ ЗАПИЛЮВАЧІВ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ ТА ГІБРИДІВ, ОТРИМАНИХ ЗА ЇХ УЧАСТЮ.....	44
3.1 Посівні якості насіння та продуктивність вихідних матеріалів.....	44
3.2. Посівні якості насіння діалельних гібридів порівняно з батьківськими формами.....	46
3.3. Генетичний аналіз ліній запилювачів буряків цукрових за енергією проростання та фенотиповий прояв схожості насіння.....	52
3.4. Генетична обумовленість ознаки «маса 1000 насінин» діалельних гібридів буряків цукрових і комбінаційна здатність компонентів схрещування.....	62
РОЗДІЛ 4. СЕЛЕКЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНА ОЦІНКА ЗАПИЛЮВАЧІВ	

БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ ЗА ПРОДУКТИВНІСТЮ.....	72
4.1. Використання діалельних схрещувань для селекційної-генетичної оцінки урожайності запилювачів буряків цукрових.....	72
4.2. Генетичні особливості запилювачів буряків цукрових за ознакою врожайності у топкросних схрещуваннях.....	78
4.3. Генетичні особливості запилювачів буряків цукрових за ознакою цукристості у діалельних і топкросних схрещуваннях.....	81
4.4. Успадкування ознаки збір цукру топкросними гібридами F ₁ буряків цукрових.....	91
4.5. Добір генетичних джерел селекційно-цінних ліній запилювачів на основі діалельних гібридів буряків цукрових.....	97
РОЗДІЛ 5. ПЕРСПЕКТИВНІ ГІБРИДНІ КОМБІНАЦІЇ НА ОСНОВІ ГЕНЕТИЧНО-ЦІННИХ ЗАПИЛЮВАЧІВ БЗ 1 ТА БЗ 2.....	106
5.1. Добір кращих ЧС гібридів буряків цукрових за урожайністю.....	107
5.2. Високоцукристі перспективні ЧС гібриди, створені за участю комбінаційно-здатних запилювачів БЗ 1 та БЗ 2.....	112
5.3. Збір цукру як основний показник добору перспективних комбінацій на основі запилювачів БЗ 1 та БЗ 2.....	115
ВИСНОВКИ.....	122
РЕКОМЕНДАЦІЇ ДЛЯ СЕЛЕКЦІЙНОЇ ПРАКТИКИ.....	126
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	127
ДОДАТКИ.....	147

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ ТА АБРЕВІАТУР

ІБКіЦБ НААН — Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків
Національної академії аграрних наук.

ІКК НААН — Інститут коренеплідних культур Національної академії
аграрних наук.

УДСС — Уманська дослідно-селекційна станція.

БЗ1...БЗ6 — багатонасінний запилювач (умовні номери 1...6).

Т1...Т6 — тестери для топкросних схрещувань.

ЧС лінії — пилкостерильні лінії на основі цитоплазматичної чоловічої
стерильності.

ПСГ — простий стерильний гібрид.

ЗКЗ — загальна комбінаційна здатність.

СКЗ — специфічна комбінаційна здатність.

ГТК — гідротермічний коефіцієнт.

ТЕГОКО — теорія еколого-генетичної організації кількісних ознак.

ВСТУП

Актуальність теми. На сучасному етапі перед селекцією поставлено складні завдання зі створення високопродуктивних гібридів буряків цукрових на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності, що здатні конкурувати з кращими зразками на вітчизняному та світовому ринках. Для їх вирішення потрібно мати повну інформацію про вихідний матеріал, а також про компоненти гібридизації, які дозволять наблизитися до отримання біологічно-запрограмованої продуктивності гібридів, що сягає 10–12 т цукру з 1 га [1]. Селекціонери потребують знання закономірностей успадкування та мінливості господарсько-цінних селекційних матеріалів не лише за їх фенотиповим проявом, але й за генетичними особливостями. Тобто потрібна така система вивчення, яка б дозволила при дослідженні ліній найбільш повно виявити їх генотиповий потенціал з тим, щоб у селекційні програми залучати гени, які відіграють ключову роль при формуванні гетерозисного ефекту.

Останнім часом вагомим значенням для селекції сільськогосподарських культур, у тому числі і буряків цукрових, набувають ознакові колекції. Першим етапом на шляху до їх створення є виявлення генетичних джерел селекційно-цінних ознак та добір на їх основі комбінаційно-здатних ліній і формування перспективних гібридів [2, 3], що можливо при застосуванні селекційно-генетичних методів контрольованих схрещувань (полікроси, топкроси, сітпроси та діалельні схрещування). Найбільш інформативними є діалельні схрещування, за допомогою яких можна визначити генетичну цінність батьківського компонента ЧС гібридів — багатонасінних ліній-запилювачів буряків цукрових з тим, щоб свідомо підбирати генетичні джерела та експериментальні гібридні комбінації з певним (селектованим) високим рівнем ознак урожайності, цукристості, ефектів комбінаційної здатності, енергії проростання і схожості насіння.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційне дослідження виконано відповідно до тематичних планів Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України, що були частиною державної комплексної програми «Цукрові буряки» в рамках державних тем «Розробити генетичні основи вдосконалення селекційного процесу та створити гібриди буряків цукрових з високим потенціалом продуктивності, придатні для вирощування за біоадаптивною технологією» (номер державної реєстрації 0111U006246) та «Вивчити генотипову структуру мінливості та особливості успадкування технологічної якості коренеплодів та покращити багатонасінні запилювачі-компоненти ЧС гібридів буряків цукрових» (номер державної реєстрації 0111U000585).

Мета і завдання дослідження. Метою дослідження було визначення генетичної цінності багатонасінних запилювачів, особливостей успадкування, фенотипового прояву господарсько-цінних ознак, та створення на їх основі генетичних джерел підвищеної продуктивності і перспективних ЧС гібридів буряків цукрових.

Для досягнення цієї мети було поставлено наступні задачі:

- встановити особливості успадкування та мінливості ознак урожайності, цукристості, енергії проростання і схожості насіння у системі діалельних схрещувань;
- порівняти комбінаційну здатність багатонасінних запилювачів й ефективність застосування діалельних та топкросних схрещувань;
- визначити генетичну цінність у тестерних схрещуваннях досліджуваних генотипів за селекційно-цінними ознаками;
- встановити рівні комбінаційної здатності компонентів та генетичну детермінацію гетерозису у топкросних і діалельних гібридів на основі поєднання ефектів різних типів генних взаємодій;
- визначити вагомість материнських і батьківських компонентів та їх взаємодії при формуванні господарсько-цінних ознак у ЧС гібридів;

- створити генетичні джерела покращених селекційно-цінних ознак для майбутнього формування донорів як складових ознакових колекцій;

- створити перспективні ЧС гібриди буряків цукрових з використанням генетично цінних ліній-запилювачів.

Об'єкт дослідження: моніторинг комплексу господарсько-цінних ознак ліній-запилювачів уманської селекції для створення генетичних джерел і перспективних ЧС гібридів з високою продуктивністю.

Предмет дослідження: багатонасінні диплоїдні запилювачі буряків цукрових, їх діалельні і топкросні гібриди та продукти індивідуально-родинних доборів.

Методи дослідження. Для реалізації поставлених у дисертаційній роботі задач використовувалися наступні методи: польові (фенологічні спостереження, гібридизація, сортовипробування, розмноження селекційних зразків); лабораторні та вимірально-вагові (облік урожайності, визначення цукристості, посівних якостей насіння); статистичні (методика Хеймана, метод топкросів, дисперсійний аналіз, розрахунок ступеня фенотипового домінування, рівня комбінаційної здатності і компонент генотипової варіації ознак).

Наукова новизна одержаних результатів.

Вперше:

– теоретично-обґрунтовано принципи оцінювання та комплексного добору ліній-запилювачів на основі використання діалельних схрещувань для створення генетичних джерел і перспективних ЧС гібридів буряків цукрових із покращеними господарсько-цінними ознаками.

– виявлено генетичні особливості успадкування, мінливості та фенотипового прояву кількісних ознак на основі моделі Б.І. Хеймана, які визначили критерії добору ліній-запилювачів для створення гібридних зразків і їх використання в технології селекційного процесу при створенні рекомбінантних високопродуктивних матеріалів і ЧС гібридів буряків цукрових.

– на гібридах, створених за участю запилювачів уманської селекції, виявлено кількість генів (або груп генів), що зумовлюють такі ознаки, як енергія проростання та схожість насіння, маса 1000 насінин, урожайність та цукристість.

– виявлено частки впливу у генотиповій варіації складових посівних якостей насіння та елементів продуктивності, пов'язаних з адитивною і неадитивною дією та взаємодією генів з виділенням реципрокного ефекту діалельних гібридів буряків цукрових.

Здійснено порівняльний аналіз ефективності діалельних та топкросних схрещувань при визначенні рівня комбінаційної здатності компонентів і генетичних параметрів кількісних ознак та визначена перспектива використання кращих ліній для створення генетично-цінних джерел й експериментальних гібридів буряків цукрових з високою продуктивністю.

Виділено генетичні джерела і перспективні комбінації гібридів буряків цукрових з високою продуктивністю (112,5–120,2 % до групового стандарту).

Практичне значення одержаних результатів полягає у підвищенні ефективності ідентифікації і добору цінних ліній-запилювачів на основі методу Б.І. Хеймана, поповненні генофонду генетичними джерелами високої продуктивності перспективними ЧС гібридами буряків цукрових з підвищеним ефектом гетерозису.

У результаті селекційного опрацювання запилювачів уманської генплазми і їх міжлінійних гібридів виділено два генетичні джерела (БЗ 1×БЗ 2 та БЗ 1×БЗ 4) для покращення буряків цукрових урожайного та цукристого напрямів добору, а також 19 перспективних номерів з цінним комплексом генів, що зумовлюють покращення складових посівних якостей насіння та елементів продуктивності, які доцільно використовувати для створення рекомбінантних ліній з поєднанням селекційно-цінних ознак і гібридів з ефектом гетерозису. Розширено генофонд буряків цукрових Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН трьома комбінаційно-здатними номерами. Передано на Веселоподільську, Уманську

і Верхняцьку дослідно-селекційні станції 10 міжлінійних гібридів на фертильній основі для створення нових рекомбінантних ліній-запилювачів — компонентів ЧС гібридів буряків цукрових. Методи оцінювання генотипів з використанням діалельних схрещувань використано при створенні моделі покращення рівня кількісних ознак у селекції із застосуванням доборів і використанням схем гетерозисної селекції, описаної в методичних рекомендаціях з підвищення продуктивності буряків цукрових селекційно-генетичними методами, виданими за участю автора (Київ, 2015).

Особистий внесок здобувача. Дисертаційне дослідження є самостійно виконаною і завершеною працею здобувача. Зокрема, автором здійснено аналітичний огляд вітчизняної і світової літератури з проблем генетики господарсько-цінних ознак і використання сучасних методів селекції буряків цукрових, проведено експериментальні дослідження, статистичну обробку даних лабораторних і польових дослідів, написано та підготовано до друку наукові статті та дисертаційну роботу з висновками та рекомендаціями селекційній практиці, оприлюднено теоретичні й практичні розробки у матеріалах наукових конференцій.

Апробація результатів дисертації. Наукові положення і матеріали, викладені у дисертаційній роботі, було представлено на щорічних звітах лабораторії селекції і методичної комісії з селекції та насінництва Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН (2011–2014 рр.). Основні результати за темою наукового дослідження заслухано й обговорено на Міжнародній науково-практичній конференції молодих вчених «Молодежь и инновации – 2013» (Горки, 2013), на Міжнародній науково-практичній конференції «Перспективи розвитку рослинницької галузі в сучасних економічних умовах» (Скадовськ, 2013), на Міжнародній науково-практичній конференції «Научное обеспечение агропромышленного комплекса в современных экономических условиях» (Волгоград, 2014), на Міжнародній науковій конференції «Гетерозис: досягнення та проблеми» (Умань, 2015).

Публікації. За результатами досліджень, представлених у дисертації, опубліковано 11 наукових праць, з них шість – у фахових виданнях України, одна – в іноземному виданні та чотири тези доповідей матеріалів наукових конференцій.

Структура і обсяг дисертації. Дисертаційну роботу викладено на 167 сторінках машинописного тексту, містить, вступ, розділи: огляд літератури, матеріали й методи досліджень, три розділи експериментальних досліджень, їх обговорення й аналіз результатів, висновки, рекомендації для селекційної практики, список використаних джерел наукової літератури (196 найменувань, з них 30 латиницею); включає 29 таблиць, 37 рисунків та 22 додатки.

РОЗДІЛ 1

СУЧАСНИЙ СТАН ДОСЛІДЖЕНЬ З ГЕНЕТИЧНОГО АНАЛІЗУ СЕЛЕКЦІЙНОГО МАТЕРІАЛУ ДЛЯ СТВОРЕННЯ ДЖЕРЕЛ ГОСПОДАРСЬКО-ЦІННИХ ОЗНАК І ОЦІНКИ ЛІНІЙ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

1.1. Добір і оцінка вихідного матеріалу в селекції буряків цукрових

На сучасному етапі розвитку селекційної науки у зв'язку з підвищеними вимогами до ЧС гібридів буряків цукрових, які ставить ринок, ускладнилися і вимоги до повноти інформації про вихідний матеріал, який залучається до схрещування. Практика свідчить про те, що не завжди на основі селекційного матеріалу, який виділяється у польових дослідках, можна створити гібридні комбінації без низки негативних ознак. Дані ознаки впливають на продуктивність створених гібридів. Це вказує на те, що успадковуються не окремі ознаки, а комплекси ознак. Іншими словами, важливо знати всі аспекти дії і взаємодії генів у гібридних потомствах і цілеспрямовано керувати спадковою мінливістю через схрещування. У той же час не підлягає сумніву важливість окремих батьківських компонентів, які залучають до різних селекційних програм при створенні гетерозисних гібридів.

Важливим методом у селекції є добір кращих генотипів, на яких базується створення ліній — компонентів гетерозисних гібридів. Більш ефективним є індивідуальний добір порівняно із масовим, оскільки дозволяє вивчати успадкування ознак у потомстві, тобто не за фенотипом, а за генотипом. Інший метод селекції — гібридизація дозволяє комбінувати кращі ознаки батьківських форм і поєднувати їх у гібридних генотипах. Для цього,

підвищуючи ефективність індивідуальних доборів з селекційних зразків селекціонер виділяє окремі генотипи особливо цінних гібридних комбінацій, що володіють низкою необхідних, бажаних для селекціонера, корисних ознак і властивостей. У наступному році добори підлягають випробуванню щодо успадкованості цих ознак спеціальними методиками, і якщо у порівняльних умовах відібране потомство відповідає певним критеріям, вони залучаються до подальшої роботи [4].

У перехреснозапильних культур, до яких належать і буряки цукрові, потомство є наслідком перезапилення, тобто у результаті об'єднуються гени материнського та батьківського організмів. Нащадки відібраних рослин досить часто можуть не відповідати певним критеріям внаслідок перезапилення з небажаними батьківськими формами. Тому практична селекція перехреснозапильних культур спрямована не лише на добір кращих материнських рослин, але і на добір таких батьківських рослин — запилювачів, які б у потомстві покращували ознаки [5].

Як уже було зазначено вище, за індивідуального добору цінні коренеплоди вивчаються у потомстві, тобто за успадкуванням відібраних ознак. При повторному доборі стабілізуються бажані властивості. При цьому на практиці слід враховувати певні особливості, зокрема, залежність продуктивності потомства від ступеня гетерозиготності матеріалу, а також не виключається вплив вибіркості запліднення. Тому дуже важливо визначити, якими саме причинами зумовлена цінність продуктів добору [6].

Враховуючи те, що фенотип залежить не тільки від генотипу, але і від умов зовнішнього середовища, в якому розвивається ознака, стає зрозумілим, чому виділення рослин з бажаними ознаками необхідно проводити на основі оцінки за потомством. Причому модифікуючий вплив довкілля може бути дуже вираженим, внаслідок чого однакові фенотипи можуть мати різну генетичну цінність.

Особливого значення набуває і вивчення різних кореляційних співвідношень між ознаками. Так, для буряків цукрових добре описана

від'ємна кореляція між цукристістю і масою коренеплоду. Ще у минулому столітті селекціонери дійшли висновку про необхідність вивчення значень двох ознак, адже селекційна практика вказувала на те, що однобічний добір за цукристістю призводить до зниження врожайності, а добір високоурожайних форм може знижувати показники цукристості. Однак такі закономірності носять статистичний характер, а серед великого обсягу селекційних матеріалів можна відібрати такі рослини, потомство яких успадкує одночасно і високий врожай, і високу цукристість [7]. Тому деякі вчені вказували на необхідність комплексних доборів, де б рослини з високою масою коренеплоду були і високоцукристими, тобто у яких ці кореляційні залежності були виражені слабше [8].

Для точності оцінок важливими є і методичні аспекти. Необхідно вести контроль перезапилення, тобто не можна допускати, щоб відібрані кращі рослини запилювалися небажаними, гіршими за значеннями ознак, формами, оскільки можливе зниження господарсько-ціних ознак у потомстві. Для унеможливлення цього, для сумісного вирощування відбирають рослини з однаковими властивостями, висаджуючи (або висіваючи) їх окремо від інших масивів тієї ж культури [9].

Враховуючи те, що на початку ведення доборів гостро стоїть питання отримання достатньої кількості насіння відібраних генотипів родоначальників ліній, можна застосовувати і клони, тобто коренеплоди розрізати на кілька частин. І необхідною умовою при цьому є дотримання рекомендацій щодо просторової ізоляції, що дозволить уникнути небажаного перезапилення іншими рослинами [10]. Проте головним залишається оцінка успадкування відібраних ознак у потомстві, бо саме через їх вивчення можна правильно відібрати генотипи з закріпленими у потомстві ознаками.

Проте поєднання схрещування та індивідуального добору у селекції буряків цукрових дає кращий результат, тому що використовується при цьому явище рекомбігенезу ознак. Це дозволяє повною мірою використати спадкові можливості окремих елітних рослин, відібраних за певною ознакою,

і використовувати їх для безперервного добору популяцій за бажаним комплексом властивостей [11].

Ефективність доборів значною мірою залежить від ступеню гетерозиготності вихідного матеріалу. Загальновизнаним є той факт, що у лінійних матеріалів, де генотипова мінливість між генотипами є незначною, покращити матеріал доборами практично неможливо. Проте кожний відібраний генотип з нелінійного (гетерозиготного) матеріалу є за своєю суттю складною гетерозиготою, а кожне наступне перезапилення навіть у межах групи змінює параметри ознак відібраного потомства. Тому селекціонери застосовують безперервні, тривалі у часі добори, що доповнюються гібридизацією. Теоретичною основою при цьому є розширення меж генотипової мінливості, що може зумовити успіх у покращенні значень ознак. Проте за індивідуального добору регулювання запилення ізоляцією відібраних рослин і визначенням комбінаційної здатності груп добору чи компонентів гібриду залишаються також важливою ланкою у селекції культури [12].

Необхідно приймати до уваги і той факт, що проведення однобічних доборів за однією ознакою призводить до порушення балансу цілісного організму. У потомств можуть проявлятися небажані ознаки, які впливають на продуктивність, тобто збільшується частота прояву інших ознак, що корелятивно пов'язані з тими, що відбираються селекціонером [13].

На всіх етапах проведення доборів залишається основним визначення генетично-селекційної цінності батьківських форм, що досягається на сучасному етапі через тестерні схрещування [14, 15]. Саме «поведінка» ліній у схрещуваннях є вирішальною при вивченні здатності ліній до комбінування і при залученні цих ліній до подальшого селекційного опрацювання.

При цьому потрібно зважати також і на те, що гібриди створюються для конкретних умов (зон вирощування), в яких вони будуть існувати, тому і добір має здійснюватися на тому екологічному фоні, що максимально виявляє його генетичні особливості (норму реакції генотипу). Урахування

екологічної складової дозволить більш точно оцінити генотип, а отже і прогнозування гетерозису буде більш об'єктивним і точним [16].

Дослідження останніх років показали, що генетична цінність компонентів гібридизації, і, зокрема, запилювачів до чоловічостерильних форм досить точно оцінюється в моделі продуктивності гібридів. Такі моделі використовували для вивчення ліній буряку, кукурудзи, озимого жита і для інших сільськогосподарських культур [17-19]. Ними користувалися для інтерпретації своїх генетико-селекційних досліджень і зарубіжні вчені, зокрема, у Болгарії та Німеччині [20, 21].

Гібридизація виявляє значний вплив на всі кількісні ознаки. Оскільки це явище передбачає значно вищий ступінь гетерозиготності, то очікується, що гібридні потомства дають вище значення ознаки, ніж вихідні форми — компоненти схрещування «у чистоті». Так, порівняння батьківських форм і гібридів, створених на їх основі, показало, що деякі гібриди перевищували вихідні батьківські форми за вмістом цукру на 10% і збору цукру до 25%. Це були номери багатонасінних запилювачів буряків цукрових, відібрані із застосуванням індивідуального добору від близькородинного розмноження, які зберігають високу комбінаційну здатність у роки з різними погоднокліматичними умовами в нескінченному ряду поколінь [22].

Власна (базисна) продуктивність компонентів схрещування також має значення. За даними деяких авторів, гетерозис частіше зустрічається при схрещуванні компонентів, які є близькими за значеннями ознак, ніж з тими, що є контрастними [23, 24].

Випробування генетичної цінності компонентів схрещування саме у гібридних комбінаціях проводиться у системі екологічного сортовипробування «Бетакрос», яка дозволила мобілізувати генетичний потенціал кращих селекційних номерів, створених на дослідно-селекційних станціях Інституту буряків цукрових (нині Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН) [25-27]. Продуктивність кращих гібридів,

створених за цією системою, перевищує груповий стандарт на 5,0...20,0 % [28].

Успіх селекційного покращення буряків цукрових з застосуванням як доборів, так і гібридизації, був обумовлений тим, що елементи продуктивності — це ознаки, які генетично контрольовані [29]. Вперше застосований на цукрових буряках індивідуальний добір, який провів Л. Вільморен на початкових етапах селекції, збільшив цукристість з 7-8 до 16-18 %, а врожайність з 18,6 до 41,6 т/га. Він вважав, що маса коренеплоду і цукристість є спадковою властивістю, оскільки в іншому випадку добір був би не ефективний [30].

Внаслідок проведення доборів відбувається диференціація генофонду, у селекціонерів накопичуються матеріали з певними ознаками, які можуть слугувати донорами і джерелами при створенні нових вихідних форм і експериментальних гібридних комбінацій. Для правильної оцінки генетичних властивостей цих новостворених форм необхідно суворо дотримуватися вимог методики сортовипробування, посилити повторними доборами бажані ознаки, цілеспрямовано проводити гібридизацію їх з метою покращення ознак. Завдяки таким селекційним прийомам досягається дуже високий ефект у фертильних матеріалів, що закріплюється при наступних репродукуваннях [31, 32].

Покращення пилкостерильних форм здійснювали шляхом бекросування із запилювачами — закріплювачами стерильності. Цей метод дозволив значно підвищити масу і цукристість коренеплодів у наступних поколіннях [33, 34].

Метод бекросу при створенні генетично нових роздільноплідних матеріалів рамонської селекції (Росія), який є ефективним при поєднанні його з постійним індивідуальним доббором рослин за комплексом господарсько-цінних ознак, використовували і російські дослідники. Їм вдалося значно покращити рівень показників кількісних ознак [35].

Отже, практика селекції впродовж двохсотрічного покращення буряків цукрових як культури показала результативність індивідуального добору за основними господарсько-цінними ознаками. Статистичним підтвердженням цього є оцінювання селекційного покращення за регресією потомств до вихідних форм. Методи цього добору діють для популяційних матеріалів, проте значно вищий ефект від них можна отримати від гібридизації контрастних форм різної направленості селекції (або походження), адже рівень спадкової мінливості підвищується за рахунок перекомбінації генів [36].

Отже, добір сприяє формоутворюючому процесу, він спрямований на те, що добираються рослини за фенотипом як єдині системи, а не окремі ознаки чи гени [37].

1.2. Гетерозис як метод підвищення продуктивності буряків цукрових

Вперше як метод покращення ознак у гібридного покоління порівняно із самозапиленням досліджував Ч. Дарвін [38], однак перші висновки про перевагу гібридних форм належать І. Кельрейтеру [39], який працював із культурою тютюну.

У минулому столітті дослідники буряків цукрових також помічали, що гібридизація селекційних зразків призводить до підвищення врожаю у першому поколінні. Такі дослідження започаткував ще Л. Вільморен у вісімнадцятому столітті, а пізніше схрещування проводили вітчизняні вчені С.В. Гудвіл, І.І. Войткевич, Т.Ф. Гринько та ін. [30-32].

Проте результати емпіричних спостережень можна було пояснити на основі генетичних досліджень явища могутності гібридів першого покоління порівняно із батьківськими формами, якого ще на початку ХХ століття було названо гетерозисом [43]. Теоретичні пояснення гетерозисного ефекту було оформлено у низку теорій. Про вплив добросприятливих домінантних алелів

як основну причину гетерозису вказувала ціла низка зарубіжних авторів [44-47], однак ця теорія пояснювала не всі наукові факти.

Підтвердження наддомінування як наслідку дії гетерозиготних пар алелів було виявлено на прикладі «*monogene heterosis*» [45-49]. Проте ставало очевидним і те, що цитоплазматичні ефекти компонентів схрещування теж можуть впливати на гетерозис, про що описав К. Мазер [50], враховуючи сумарну взаємодоповнюючу дію всіх елементів клітини, обумовлюючих метаболізм гібридного організму.

Велика заслуга у створенні і розвитку найбільш повної на той час теорії гетерозису належить М.В. Турбіну [51]. Він створив модель, за якою гетерозис як складне біологічне явище пояснюється різними типами взаємодії генів. Запропонована ним теорія генетичного балансу враховувала різнонаправлену дію на гібридний організм всіх елементів спадкової основи генотипу (наддомінування, домінування, неалельні взаємодії генів), що є складовими генетичного балансу. За цією моделлю, найвищу продуктивність можна одержати тоді, коли алгебраїчна сума всіх ефектів генів компонентів гібридизації і їх взаємодія будуть найбільшими. На цю величину впливають і неалельні взаємодії генів, що знаходяться у різних геномах (теорія гетерогеномності) [52].

Генетичні аспекти гібридної сили вивчали також на основі теорії генетичної комплементации [53], а також на фізіолого-біохімічному і молекулярному рівнях [54-59].

Донині панівною теорією при поясненні механізмів формування гетерозису є гіпотеза В.А. Струнникова, що ґрунтується на існуванні компенсаційного комплексу генів [60-62]. Згідно з основними положеннями цієї теорії, проходить відбір генів у гетерозиготі F_1 , які забезпечують гібридну могутність у відповідь на негативні мутації, що пригнічують життєздатність у популяціях мутантів, тобто «компенсують» їх шкідливу

дію. На основі цієї теорії було розроблено схему одержання ліній, здатних добре комбінуватися з іншими лініями.

Теорія компенсаційного комплексу генів ґрунтувалася на дослідженнях домінантності-рецесивності ознак, які також сприяли поясненню гетерозису як явища. Домінантні ознаки, що проявлялися в нащадках першого покоління, були позитивними, тобто сприяли для росту і розвитку організму, натомість рецесивні мутації з несприятливими ефектами були прихованими. Природний добір елімінує несприятливі мутації домінантного характеру, у той час як рецесивні несприятливі мутації не проявляються у гетерозиготному стані, проте вони не зникають, а накопичуються [63].

Проте теорією домінування можна було пояснити значну частину наукових фактів, оскільки у гібридів першого покоління гетерозис проявлявся внаслідок накопичення сприятливих домінантних генів, що успадковувалися від обох батьківських форм. Саме обумовленість адитивною домінуючою взаємодією генів відповідала концепції домінування [64, 65]. Крім того, вона пояснювала процеси, які проходять унаслідок запилення [66]. Проте збільшення гетерозисного ефекту внаслідок гібридизації, який перевищує середнє популяційне значення батьків, лише однією цією теорією було важко пояснити. Г. Кроу підкреслював, що тільки невелика частина локусів повинна містити гени, які проявляють наддомінування у гетерозиготному стані [67].

Теорія наддомінування ґрунтується на уявленні про те, що при схрещуванні спеціально підібраних батьківських компонентів часто проявляється гетерозис у нащадків. Проте цей ефект перебільшення над середнім від обох батьків спостерігається за невеликої генетичної різниці між ними. Деякі вчені схильні до думки про те, що різнорідність компонентів, залучених до схрещування, це надто спрощений підхід до проблеми [68], оскільки було отримано експериментальні дані, зокрема, міжлінійні гібриди, ефект від гібридизації яких не може бути пояснений на основі цієї гіпотези. У перехреснозапильних культур ефект гетерозису найбільш чітко проявляється

за врожайністю, висока продуктивність гібридів пояснюється адитивним ефектом батьків. Кращі гібридні комбінації були створені на основі материнської форми, що характеризувалася високою загальною комбінаційною здатністю за врожайністю, а запилювач (батьківський компонент) — за цукристістю [69].

Гетерозиготність генів, які отримують при схрещуванні ліній, діє як стимулятор, а тому комбінування генів — компонентів гібридизації у нащадків, що спричиняють потужний ріст, обумовлюють підвищення продуктивності рослин [70].

Вчені Інституту цукрових буряків УААН (нині ІБКіЦБ НААН), проаналізувавши всі відомі теорії гетерозису, які розкривають окремі сторони складного прояву гібридів F_1 , визнали, що заслуговує на увагу теорія генетичного балансу [71]. Саме з позицій цієї теорії вони пояснюють перевищення значень господарсько-цінних ознак у гібридів порівняно з кращою із батьківських форм (істинний гетерозис) ефектом сумарної взаємодоповнювальної дії адитивних і неадитивних генних комплексів [17, 72-74]. Отже, складовими теорії генетичного балансу є: 1) взаємодія алелів в межах локусу Аа, що пояснює гіпотеза наддомінування; 2) взаємодія між алелями різних локусів типу АаВвСс, які лежать в основі гіпотези сприятливої дії домінантних факторів; 3) міжалельні (міжлокусні) взаємодії, що доповнюють ефект гетерозиготності за окремими генами (комплементарний ефект) або пригнічують ці ефекти при різних взаємодіях генів (епістаз). Отже, тільки на їх основі можливий оптимальний кінцевий результат максимального вираження гетерозису за цілим рядом ознак, які визначають структуру врожаю [75, 76].

Однак, на прояв гетерозису впливають не тільки адитивні і неадитивні ефекти генів. Складовою механізмом гетерозису можуть бути і епістатичні взаємодії генів, що було переконливо доведено методикою «доборів на генотиповому модифікаційному фоні». На основі цієї методики було

цілеспрямовано одержано генетично-цінні лінії для гетерозисної селекції [77].

Гетерозис — це наслідок взаємодії генів у системі цілісного організму. Кінцевим результатом його прояву є урожайність, як засіб отримання від рослин максимальної користі для людства [78]. Концепція гетерозису, як шлях від гена до ознаки, є також важливою для прояву гетерозисного ефекту, ніж самі зміни в генотипі [79].

Справедливо було відмічено, що поняття гетерозису не обмежується показниками гібриду, а охоплює будь яке підвищення властивостей його порівняно з батьками. Слід зазначити, що не є гетерозисними ті гібриди, які своїми характеристиками ознак становлять лише середнє арифметичне від властивостей батьків, а не переважають кращу батьківську форму. Гетерозис істинний, за Д.С. Омаровим, це перевищення показників гібрида порівняно з кращою батьківською формою, а гетерозис конкурсний передбачає її перевищення порівняно зі стандартом [80].

Вчені вважають, що всі відомі генетичні механізми (домінування, наддомінування, неалельна взаємодія і цитоплазматичний ефект) одночасно не можуть працювати при формуванні гетерозису. Важливо знати відносний внесок того чи іншого типу дії генів у покращення різних господарсько-важливих ознак, що є основою для складання ефективних селекційних програм [81]. Якщо в контролі розвитку ознаки переважаючим є часткове або повне домінування, то на найбільший ефект можна сподіватися тоді, коли селекціонер отримує гомозиготні за сприятливими домінантними алелями генотипи типу АА, а якщо переважаючим буде ефект наддомінування або епістазу, то сприятливими будуть гетерозиготи типу Аа.

Прихильники теорії сприятливих домінантних генів, які вказували на те, що перевищення значень у гібридів пояснюється наявністю у них максимальної кількості локусів з домінантними сприятливими алелями. Вони вважали, що лише домінантні сприятливі алелі кожного із локусів беруть участь у формуванні гібридної потужності. Виходячи з цього, гібридна

потужність і гетерозиготність пов'язані між собою опосередковано [82, 83]. Однак, ця теорія останнім часом не є панівною при поясненні різних проявів гетерозису. Більш всеохоплюючими є теорії, які пояснюють це явище більш комплексно, зокрема, дією гетерозисних генів, домінантністю і фізіологічною стимуляцією «гетерозиготність» [84-86]. Вона ґрунтується на положеннях, описаних ще в середині минулого століття [87], за якою гетерозиготні алелі здійснюють доповнювальну дію, що веде до підвищення потужності гетерозигот порівняно з гомозиготами. Ця теорія має відмінності з теорією домінування за двома положеннями: 1) активністю у гетерозиготної форми двох алелей даного локусу; 2) неможливістю закріплення потужності в F_1 . Більшість сучасних дослідників погоджуються, що гетерозис є одним із складних явищ кількісної спадковості, тому немає ніяких сумнівів, що всім теоріям, які запропоновані для пояснення його явищ, властиві деякі загальні риси. Прибічники будь якої з цих теорій добре пояснюють лише частину наукових фактів, тому необхідно шукати узагальнюючі положення, які б охоплювали весь спектр генних взаємодій. Про це писав R.E. Finkner, зазначаючи, що природу гетерозису можна зрозуміти лише за глибокого вивчення структури і дії генів, і що лише такий підхід дозволить більш результативно проводити дослідження [88].

У книзі «Принципы и методы селекции растений» С. Бороєвич описує складові генотипової варіанси, якими є адитивні, домінантні і епістатичні ефекти генів, що контролюють кількісні ознаки, при цьому не виключається і модифікуючий вплив факторів середовища на їх фенотиповий прояв [89]. Пояснюючи гібридну потужність, І.А. Шевцов зазначав, що між батьківськими формами і гібридами «...існують суттєві відміни за функціональною активністю генетичного апарату, саме з ними і ступенем активності генів пов'язані ефекти адитивності, взаємної компенсації та комплементарності генів у гетерозиготному стані, які в кінцевому підсумку призводять до створення збалансованих генотипів і гетерозисного ефекту» [90].

Свідоме управління продуктивністю рослин на основі оволодіння суттю гетерозису часто пов'язують із типами схрещувань, оскільки без знань генетичного контролю ознак дуже важко прогнозувати результати міжсортової (або міжлінійної чи сортолінійної) гібридизації. Одержання позитивного успіху у формуванні нових гібридів — це тривалий у часі процес, і більшість селекціонерів однією з причин вважають недостатню вивченість усіх факторів, які спричиняють виникнення підвищеної життєздатності та продуктивності гетерозисних гібридів [91]. Необхідно зазначити також і те, що максимальний гетерозис проявляється лише у першому поколінні F_1 , тобто за умови найвищого ступеню гетерозиготності. У наступних поколіннях, коли ступінь гетерозиготності знижується, гетерозис «затухає» [92].

Гібридні рослини, у яких відмічено гетерозис, характеризуються підвищеною енергією росту, більшим накопиченням за однаковий проміжок часу органічної маси порівняно із батьківськими формами, а також збільшення розмірів клітин. Зважаючи, що всі процеси в організмі контролюються генетично, прогноз кращих гібридів можна здійснювати на основі позитивних ефектів як специфічної взаємодії компонентів, так і позитивних адитивних ефектів материнських і батьківських форм на різних етапах селекційного процесу [93].

Для прояву гетерозису певне значення має і еколого-географічне походження компонентів. За даними деяких авторів, ступінь гібридної потужності збільшується внаслідок збільшення «генетичного неспівпадання» батьківських форм. У деяких видів максимальний гетерозис спостерігається в результаті схрещування рослин частково ізольованих популяцій, що пройшли інтенсивний добір і різняться між собою умовами вирощування [78, 94, 95].

Отже, на часі стояла розробка інтегральної теорії, яка б поєднувала не тільки генотипові механізми, але і екологічні впливи на формування

продуктивності. І така теорія була створена у 1984-2012 рр. В.А. Драгавцевим та його учнями з іншими дослідниками [96-98].

Це так звана теорія еколого-генетичної організації кількісних ознак, перші положення якої було закладено Г. Кексером у 1959 р. [99]. Було показано, що еколого-генетична природа складної, господарсько-важливої ознаки не може бути описана лише мовою менделівської, біометричної або ж молекулярної генетик. Тільки принципи ТЕГОКО найбільш точно описують поведінку складних кількісних ознак в еволюції і селекції [100]. Ця теорія, що визнає потужним важелем підвищення урожайності рослин взаємодією «генотип — середовище», знаходить на сучасному етапі все більше і більше прихильників.

1.3. Генетичний контроль господарсько-цінних ознак у буряків цукрових і методи його визначення

Свідоме використання селекційного матеріалу з його певними генетичними особливостями передбачає знання зумовленості ознак на рівні генотипу і фенотипу. Переважна більшість господарсько-цінних ознак контролюються полігенно і в своєму прояві мають безперервні ряди мінливості кількісних значень. Для буряків цукрових важливими ознаками на рослинах першого року життя є урожайність та цукристість, а на рослинах другого року життя — ознаки, які впливають на посівні якості насіння. Саме на ці основні ознаки і спрямовані зусилля селекціонерів з метою їх покращення або визначення селекційно-генетичної цінності, яку можна виявити у відповідних системах контрольованих схрещувань.

Генетичну обумовленість важливих господарсько-цінних ознак, що є метою селекції, вивчено недостатньо. Ці труднощі пов'язані з анатомо-фізіологічними особливостями культури — це дворічний цикл розвитку, тривалий термін цвітіння, дрібні гермафродитні квітки, полігенність контролю та відсутність інформативних маркерів, що пов'язані з ними.

Недостатня інформація про генетичний контроль ознак частково обумовлена тим, що кількісні ознаки характеризуються безперервністю і мають нечіткий фенотиповий прояв, доступний для генетичного аналізу [101].

Цукристість — це основна ознака, із-за якої вирощують цю культуру. З моменту вирощування буряків цукрових як технічної культури, що триває уже понад 200 років, проведено вивчення особливостей успадкування цукристості як ознаки.

Ще Ф. Ахард встановив, що цукристість як ознака проявляється по-різному, він надавав вагомому значення походженню вихідних форм [102]. Перші дослідження з вивчення цукристості було поставлено на початку ХХ ст., вони показали проміжний тип успадкування [103]. Було зафіксовано, що для проведення ефективних доборів за цією ознакою вагомому значення набувають межі генетичної мінливості ознаки і точність визначення генотипів, у яких ця ознака успадковується у поколіннях [104, 105].

У семидесятих роках минулого століття деякими вітчизняними вченими було висловлено думку, що за міжлінійної гібридизації у гібридів першого покоління може проявлятися домінування і наддомінування ознаки цукристості, однак це явище вони не називали гетерозисом [106]. Було виявлено низьку корелятивну залежність між цукристістю ліній і наявністю в них домінантних генів. Зазвичай у гібридів вчені спостерігали від'ємний коефіцієнт кореляції між урожайністю і цукристістю. У більшості схрещувань при прояві гетерозису за врожайністю ознака цукристості успадковувалася за проміжним типом. Але це не виключає наявності таких комбінацій, де гетерозис за врожайністю поєднувався з високою цукристістю, що призводило до значного збору цукру [34, 90, 104].

Було також визначено, що у формуванні гетерозису значна роль належить продуктивності батьківських форм і їх комбінаційній здатності, причому, за дослідженнями В.П. Петренко, комбінаційна здатність важливіша для врожаю коренеплодів, а величина вираження ознак у батьківських форм — для цукристості [107].

Взаємозв'язки між ознаками у системі цілісного організму є не менш важливими, оскільки однобічний добір за однією ознакою може спричинити до зниження значення іншої ознаки. Тобто може порушуватися фізіологічна злагодженість процесів, що впливає на формування цукристості і врожайності. Досить часто селекціонери стикалися з тим, що добір на збільшення маси коренеплоду в буряків цукрових призводить до зниження вмісту цукру [108, 109].

Селекцію на гетерозис можна вести лише за наявності у батьківських компонентів високої комбінаційної цінності. Саме ця специфічна здатність може забезпечувати отримання гетерозисного ефекту, тобто на перший план у схемах селекції висувається цілеспрямований підбір компонентів. При цьому не менш важливого значення набуває той факт, що ці компоненти мають бути генетично вирівняними і стабільними при розмноженні, що дозволить у нескінченному ряду поколінь стабільно відтворювати бажані комбінації, а за використання як материнського компоненту пилкостерильних ліній збільшувати частку гібридного потомства практично до 100% [110].

Методи селекції на комбінаційну здатність було апробовано на створенні гібридної кукурудзи. Різке підвищення продуктивності обумовило значний економічний ефект, що сприяло успіхам у використанні цієї культури у виробництві. Головними критеріями для добору стала не базисна врожайність лінії або сорту, а комбінаційна здатність за цими ознаками, тобто здатність при гібридизації одержувати значний гетерозисний ефект у потомстві. Через те, що у рослин не вдалося знайти такі ознаки, за якими б з достатньою точністю можна було судити про комбінаційну здатність батьківських форм при отриманні гібридів у першому поколінні, цінність компонентів визначають через схрещування з тестерами [111].

Найбільш поширеними аналізуючими схрещуваннями для перехреснозапильних культур є топкроси. Ієрархія систем схрещувань за точністю ідентифікації генотипів, їх недоліки і переваги описано

вітчизняними і зарубіжними вченими [112-116]. За повнотою генетичних параметрів, що визначаються за цими контрольованими системами схрещування, цей ряд включає: одностестерний топкрос, двотестерні та багатотестерні топкроси, однобічні циклічні схрещування, сітьові пробні схрещування (сітпроси) та гібридизація за діалельною схемою. Найчастіше для визначення генетичної цінності селекційних матеріалів буряків цукрових, які залучаються до створення компонентів ЧС гібридів, застосовують топкросні схрещування. Причому на початкових етапах селекції використовують один тестер з широкою генетичною основою, а на більш пізніх етапах, коли необхідно оцінювати «поведінку» компонентів при схрещуванні з багатьма лініями — набір ліній-тестерів. Слід зазначити, що залучення пилкостерильних тестерів дозволяє одночасно з оцінкою створювати перспективні гібридні комбінації [117].

Перевага контрольованих схрещувань полягає у тому, що за їх використання можливо застосовувати статистичні методи, які дозволяють визначити генетичні параметри досліджуваних ліній. До них належать: коефіцієнти успадкування у широкому і вузькому сенсі, загальну (ЗКЗ) та специфічну (СКЗ) комбінаційну здатність, типи і кількість генів (або груп генів), контролюючих кількісні і якісні ознаки, ефекти взаємодії генів, ступінь домінантності (рецесивності), вплив умов середовища на генотип, ступінь мінливості ознак і властивостей фенотипу і т.п. [118]. Весь спектр генетичних параметрів, у тому числі і вплив цитоплазми (за реципрокними комбінаціями), можна отримати лише за діалельних схрещувань, що було доведено на культурі жита озимого [119].

Комбінаційну здатність використовують також і для прогнозування гетерозисного ефекту. Як було зазначено вище, не існує таких морфологічних ознак, за якими можна було б встановити цінність за генотипом. Тому існує один метод — це метод гібридизації з тестером, та наступним випробуванням гібридного потомства. При вивченні гібридів основну увагу звертають на їх продуктивність [120, 121]. Проте має значення

не тільки схрещування, а і регуляція запилення. Крім того, важлива і комплексна оцінка за іншими (асоційованими) ознаками [122].

За будь якою кількісною ознакою відрізняють типи фенотипового успадкування. І.Я. Балков з вченими відмічали, що при схрещуванні незначно відмінних за значенням ознак, наприклад, середньо-цукристих форм, проявляється проміжне успадкування, домінування або гетерозис. Причому мінливість ознаки цукристості у гібридів залежить однаковою мірою від адитивних і неадитивних ефектів. При схрещуванні ЧС ліній з багатонасінними запилювачами внесок адитивних генів був вищим [23]. У буряків цукрових гетерозис у гібридів порівняно з батьківськими компонентами найчастіше проявляється за врожайністю коренеплодів і збором цукру. Проте є достатньо фактів, що вказують на гетерозис і за цукристістю. Гетерозис, зазвичай, добре виражений у F_1 , у зв'язку з чим схеми селекції і насінництва гетерозисних гібридів будуються так, що у виробництві використовується лише гібриди першого покоління як найбільш продуктивна генерація.

Однак на різних стадіях розвитку може змінюватися і ступінь прояву гетерозу. Діалельний аналіз, проведений на гібридах кукурудзи, показав зміну в онтогенезі характеру дії генів, що обумовлюють кількісні ознаки на різних етапах розвитку [123].

У селекційній практиці досить значну роль відіграє ступінь гомогетерозиготності залучених до гібридизації селекційних матеріалів [124]. При схрещуванні гетерозисних сортів-популяцій можна отримати як високий гетерозис окремих гібридних сімей, так і комбінації, які за своїми ознаками не відповідають вимогам, що ставить перед собою селекціонер [125]. Це пояснюється тим, що схрещування «подібного з подібним», зазвичай, ефекту гетерозису не дає, проте і не всі схрещування по типу «різного з різним» є проявляють гетерозис. Основним правилом при цьому є лише схрещування спеціально підібраних комбінаційно-цінних пар, виявити які можливо лише через пробні схрещування [126]. За таких умов є висока ймовірність добору

таких комбінацій, коли гібриди F_1 за досліджуваною ознакою виходять за межі середньої батьківської форми: $F_1 > P_1 + P_{2/2}$ — позитивний гетерозис (наприклад, ознаки, що формують продуктивність) і $F_1 < P_1 + P_{2/2}$ — негативний гетерозис (селекція на зниження ознак, наприклад, вміст шкідливих речовин) [127, 128].

За сучасними уявленнями, гетерозис обумовлюють генні взаємодії. Цим пояснюються випадки, коли одна лінія у схрещуванні з багатьма іншими дає високопродуктивне потомство, а інша проявляє себе тільки в окремих гібридних комбінаціях. Це свідчить про те, що гетерозис залежить від здатності ліній комплементарно взаємодіяти одна з одною, тобто вирішальна роль належить складній системі взаємодії складних факторів [129, 130].

Пояснення гетерозисного ефекту гібридів через дію і взаємодію генів, контролюючих ознаки продуктивності, доведено на прикладі селекції буряку цукрового як культури. Автори вказують на сприятливе поєднання компонентів схрещування, що є необхідним елементом гетерозисної селекції [131, 132]. Проте і рівень власної продуктивності селекційних номерів для схрещування повинен бути також достатнім, щоб не лише одержати гетерозисний ефект, а й перевищити його показники порівняно зі стандартом [133].

Необхідно зазначити, що управління генотиповою мінливістю у рослин можливе лише за умови чіткого розуміння генних взаємодій у системі цілісного організму. На фенотиповому рівні можна визначити типи успадкування ознак, як про це ще в минулому столітті зазначав В.Ф. Савицький, досліджуючи цукристість у буряків цукрових. Він виділив два типи успадкування цукристості: I–тип проміжний, коли в F_1 спостерігається середня цукристість порівняно з батьківськими формами; II–тип доміантний: він характеризується підвищеним вмістом цукру в коренеплодах гібридів, що наближається до рівня цукристості кращої батьківської форми. Перший тип спричинений гетерозиготністю за основними факторами цукристості, тому в F_2 спостерігається виділення форм

близьких до батьківських. При другому типі успадкування цукристість гібридного потомства наближається до рівня більш цукристого компонента [134]. Однак для складання ефективних схем гетерозисної селекції важливо знати генні взаємодії, взаємозв'язки складових, що формують продуктивність і, загалом, основні принципи селекції кількісних ознак [135-138].

Необхідно зазначити, що найбільш точні генетичні параметри про генетичні особливості компонентів схрещування можна отримати лише на основі діалельних схрещувань, які дозволяють оцінити генотип у всіх можливих варіантах схрещувань [139].

Слід зазначити що, на кінцеву продуктивність рослин впливають не лише «прямі» ознаки, що є її елементами (наприклад, на збір цукру впливають урожайність і цукристість), але і інші ознаки, які забезпечують функціонування рослин у ценозі, товарні якості насіння і т.п. Це так звані асоційовані ознаки, які необхідно розглядати в комплексі з основними. Вони мають також генетичну обумовленість, що залежить як від генотипу, так і від середовища [140, 141].

На буряках другого року життя селекційно важливими ознаками є елементи посівної якості насіння, адже тільки за їх високих значень якнайкраще реалізується потенціал сорту або гібриду. Дедалі більша увага приділяється енергії проростання насіння. Життєздатне та якісне насіння є невід'ємною умовою не лише розмноження рослин, а й має прямий вплив на реалізацію продуктивних властивостей конкретних генотипів, оскільки цей параметр, характеризуючи здатність до дружнього проростання, дозволяє на тиждень подовжити період вегетації культури. Насіння, що має високу енергію проростання, здатне давати врожай на 30-38% більший, ніж некондиційне насіння [142, 143]. Досягати високих значень цієї ознаки можна не лише селекційними методами, але і різними стимулюючими речовинами [144-146], однак перший метод ґрунтується на зміні генотипу

шляхом комбінування генів, а другий — на позитивному впливі модифікаційних чинників.

Маса 1000 насінин буряків цукрових є однією із складових посівних якостей насіння. Цей показник впливає на врожайність насіння, а також на масу посівної одиниці. У зв'язку з тим, що селекціонери більшу увагу приділяють вегетативному типу гетерозису у коренеплодів буряків цукрових, вивчення генетичної зумовленості цієї ознаки при формуванні гібридного насіння незаслужено залишалось поза увагою, у той час, як на сільськогосподарських культурах з репродуктивним типом гетерозису ця проблема досліджувалася. Так, виявлено, що у жита маса 1000 зерен обумовлена не лише адитивними ефектами, а й ефектами домінування і епістазу [148]. У соняшника ознака маса 1000 зерен вносить значний вклад у гетерозис за урожайністю, оскільки виявлено тісний позитивний зв'язок між абсолютною масою і врожаєм насіння з рослини [149], а її успадкування проходить як за проміжним типом, так і з домінуванням кращої батьківської форми, проте у окремих комбінаціях проявляються ефекти істинного гетерозису [149-150].

Генетичну детермінацію ознак посівної якості насіння у топкросних гібридів буряків цукрових визначали деякі вітчизняні автори, проте діалельні схрещування для цієї мети є більш інформативними [151].

При цьому гетерозис будь-якої ознаки у буряків цукрових залежить як від запилювача (батьківського компонента), так і від материнської форми, причому важливою є і взаємодія компонентів [152-154].

Загалом, сучасні підходи ґрунтуються на теорії і практиці селекції рослин, які пов'язані із системним підходом до вивчення функціональної цілісності макросистем рослин [155].

Аналіз літературних джерел свідчить про те, що серед напрямів селекційної роботи важливими і актуальними є створення генетичних джерел господарсько-цінних ознак буряків цукрових. Вони ґрунтуються на всебічному аналізі генетичного контролю кількісних ознак, які можна

отримати в системі діалельних схрещувань. Оскільки діалельний метод дозволяє виділити лінії з різним ступенем наявності домінантних (або рецесивних) генів, то можна на цій основі виділити певні генетичні джерела (або донори) ознак. За визначенням Т.Я. Зарубайло, «донори — це сорти або лінії з високими показниками тієї чи іншої ознаки, які можуть передавати цю ознаку іншим сортам порівняно легко і не передають разом з нею небажані ознаки, від яких важко або неможливо буде звільнитися без одночасної втрати іншої ознаки» [156]. Генетичні джерела ліній-запилювачів буряків цукрових та пилкостерильних форм за різними ознаками та способи їх покращення вивчали М.В. Роїк, С.Д. Орлов, М.О. Корнеєва та ін. [157-159].

У цілому, тільки комплексний підхід до проблеми гетерозису, адаптації, вивчення донорських властивостей вихідного матеріалу і узгодженість їх як елементів формоутворення макроознак дозволить реалізувати біологічний потенціал новостворених гібридів [160].

Підсумовуючи вищевикладене, можна стверджувати, що на сучасному етапі теорія гетерозису і її практичне втілення, незважаючи на вагомий розробки цього напрямку, потребує розширення і поглибленого вивчення деяких складових. Більш конкретних і глибоких знань потребують:

- дослідження генетичного контролю господарсько-цінних ознак на основі високоінформативних систем контрольованих схрещувань;
- диференціація інбредних ліній-запилювачів походженням з різних генплазм за комбінаційною здатністю і оцінка їх донорських властивостей;
- визначення впливу цитоплазми на основі реципрокних схрещувань і його частки в генотиповій детермінації елементів продуктивності і складових посівної якості насіння;
- закономірності формування гетерозису у гібридних комбінаціях, створених на основі генетично-цінних ліній-запилювачів і материнських форм уманської селекції.

Вирішенню вищеназваних питань присвячено дослідження і теоретичні узагальнення автора.

РОЗДІЛ 2

УМОВИ, ВИХІДНИЙ МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Місце і умови проведення досліджень

Дослідження проведено протягом 2011-2014 рр. у польових і лабораторних умовах Інституту коренеплідних культур НААН (нині Уманська дослідно-селекційна станція Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України) — далі УДСС. Земельний масив УДСС становить 256,4 га, в тому числі ріллі 243,75 га, розташований на південно-східній околиці м. Умані Черкаської області.

Ґрунтові умови і гідротермічний режим станції є типовими для південної частини Черкаської, Київської, північно-західної частини Кіровоградської й південно-східної частини Вінницької областей.

Зона характеризується слабо-хвилястим рельєфом поверхні ґрунту. Ґрунти в даній зоні – середньо-суглинкові, опідзолені та вилугувані, середньогумусні чорноземи, ґрунтові води розміщені на глибині від 1,7 до 22 м.

За зведеними даними агрометеорологічного щорічника зона, в якій знаходиться УДСС, характеризується такими кліматичними умовами:

- помірно-холодна зима зі значною амплітудою коливання температури повітря в окремі дні, з незначними опадами, невеликим сніговим покривом, іноді з сильними східними вітрами;

- помірно-тепла весна зі значним зниженням температури повітря в окремі дні, з холодними, інколи сухими вітрами та нерівномірним розподілом опадів;

- помірно-спекотне літо, в окремі роки з посушливим вегетаційним

періодом і нерівномірним розподілом опадів, часто у вигляді злив, з перевагою західних вітрів;

- помірно-тепла осінь, іноді зі значними коливаннями температури у кінці вегетаційного періоду.

У загальному – клімат помірно-континентальний, з середньорічною температурою повітря $+7,0-7,7^{\circ}\text{C}$. Найбільш холодним місяцем є січень з середньою температурою повітря $5,6-6,1^{\circ}\text{C}$ нижче нуля, а найбільш теплим — липень із середньою температурою $19,2-20,8^{\circ}\text{C}$ вище нуля. Абсолютний мінімум температури повітря буває $34-38^{\circ}\text{C}$ нижче нуля.

Абсолютна максимальна температура $+36-39^{\circ}\text{C}$ спостерігається в липні — серпні місяцях.

Постійний перехід середньодобової температури через 0°C відбувається 15–16 березня та 22–24 листопада. Днів з температурою вище 0°C нараховується 242–255 у рік.

Період вегетації в середньому починається 4–8 квітня, коли середньодобова температура повітря переходить через $+5^{\circ}\text{C}$ і закінчується 29 жовтня — 1 листопада.

Загальна кількість днів вегетаційного періоду 200–212. Сума плюсових температур за період з температурою вище $+10^{\circ}\text{C}$ становить $2550-2600^{\circ}\text{C}$ тепла. Перші осінні заморозки спостерігаються в першій декаді жовтня, а в окремі роки вони бувають і раніше — в кінці першої декади вересня, а пізніше — в першій декаді листопада. Весною заморозки припиняються в основному в кінці квітня, проте в окремі роки бувають і пізніше (в кінці травня).

Стійкий сніговий покрив утворюється у другій декаді грудня, а в окремі зими — на місяць раніше або пізніше. У першій декаді березня починає зникати сніговий покрив, найпізніше це буває у другій декаді квітня.

Температурний режим весни, особливо в окремі місяці, може змінюватися в широких межах. Лише в квітні спостерігається помітне підвищення температури, яке продовжується до липня — серпня.

Підвищення температури у ранньовесняний період створює в зоні сприятливі умови для проведення польових робіт. Крім цього, особливості фізико-географічного розміщення і атмосферних процесів обумовлюють і несприятливі явища погоди — засуху, суховії, високі температури, значні опади, бездощові періоди.

Складнощі кліматичних умов зони для сільського господарства проявляються також у тому, що немає гарантованого щорічно достатнього зволоження, крім того в окремі роки ресурси тепла бувають значно меншими від потреб сільськогосподарських культур. Через ці несприятливі явища елементів погоди зумовлено зниження врожаїв сільськогосподарських культур і їх нестабільність за роками.

Уманська дослідно-селекційна станція розміщена в зоні нестійкого зволоження. Середня кількість опадів за рік становить 470–490 мм, з яких на період з температурою більше +10 °С випадає тільки 300–310 мм.

Проте за роки сортовипробувань у 2011–2014 рр. кількість опадів була меншою, ніж середньобагаторічна: у 2011 р. — на 6,3 %, у 2012 р. — на 7,7 %, у 2013 р. — на 13,1%, а у 2014 р. була на рівні цього показника, що відповідає зоні нестійкого зволоження (Додаток А).

Середня багаторічна температура повітря за рік становила 7,4°C. Найбільш теплими були 2012 і 2014 роки (відповідно 9,1 та 9,0 °С), трохи нижча температура повітря була у 2011 р. (8,8 °С) і у 2013 р. (8,9°C) (Додаток А).

Відносна вологість повітря за роки досліджень несуттєво відрізнялася від середньої багаторічної. Відхилення становило (-2...1 %). Однак у розрізі місяців року вона постійно відхилялася від «норми».

За вегетаційний період 2011 року кількість опадів значно перевищувала середньобагаторічні дані. Так, у травні випало 68,5 мм, у червні – 129,2 мм, у липні – 150,7 мм, що перевищувало багаторічні показники відповідно на 13,5, 42,2 та 67,7 мм, і лише у вересні опадів було на 30,6 мм менше середньобагаторічних значень (рис. 2.1).

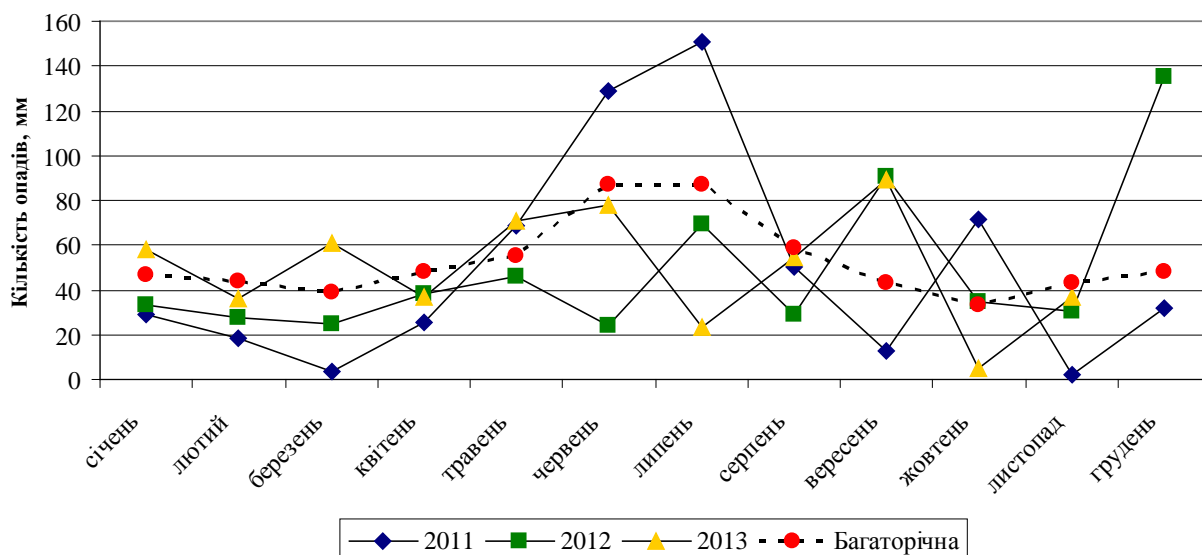


Рис. 2.1. Кількість опадів, 2011-2013 рр., мм

Вологість повітря у квітні і у вересні була нижчою за середньобагаторічні показники відповідно на 10,0 і 2,0 %, всередині вегетаційного періоду вона була дещо вищою, ніж норма (рис. 2.2).

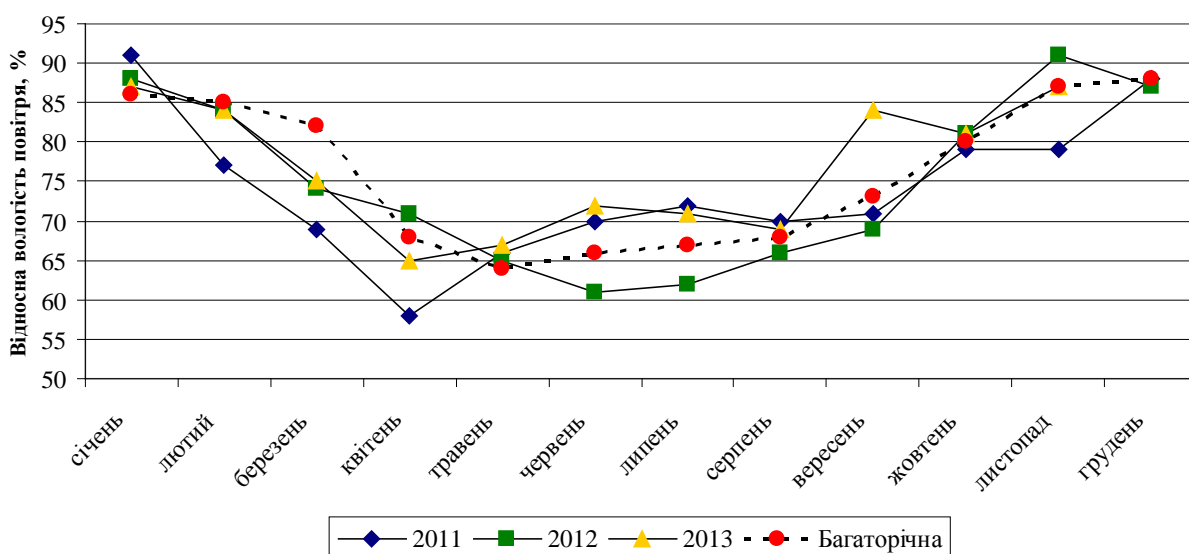


Рис. 2.2. . Відносна вологість повітря, 2011-2013 рр., %

Середньодобова температура 2011р. перевищувала середньобагаторічні значення протягом всього вегетаційного періоду, крім серпня (18,9 проти 18,2°C) (рис. 2.3).

Розрахунки гідротермічного коефіцієнту (ГТК), проведені за методикою, описаною Ю.І. Чиріковим [161], показали, що у 2011 р. він становив 1,54, тобто цей рік характеризувався збільшеною кількістю опадів, у той час, як цей показник у 2012 р. становив 0,87, що вказувало на їх недостатність (рис. 2.4).

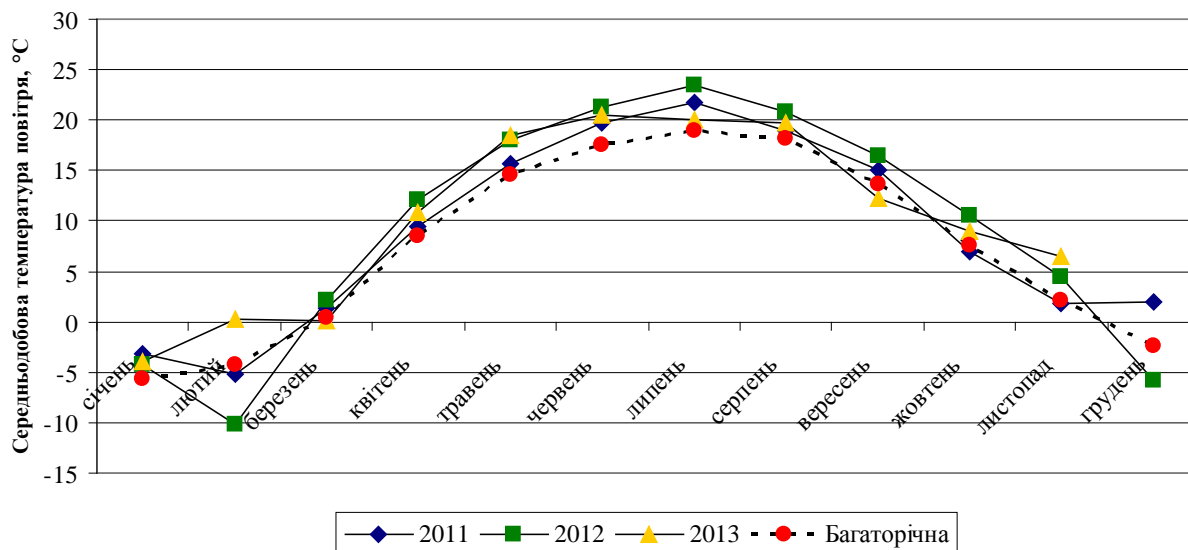


Рис. 2.3. Температура повітря, 2011-2013 рр., °C

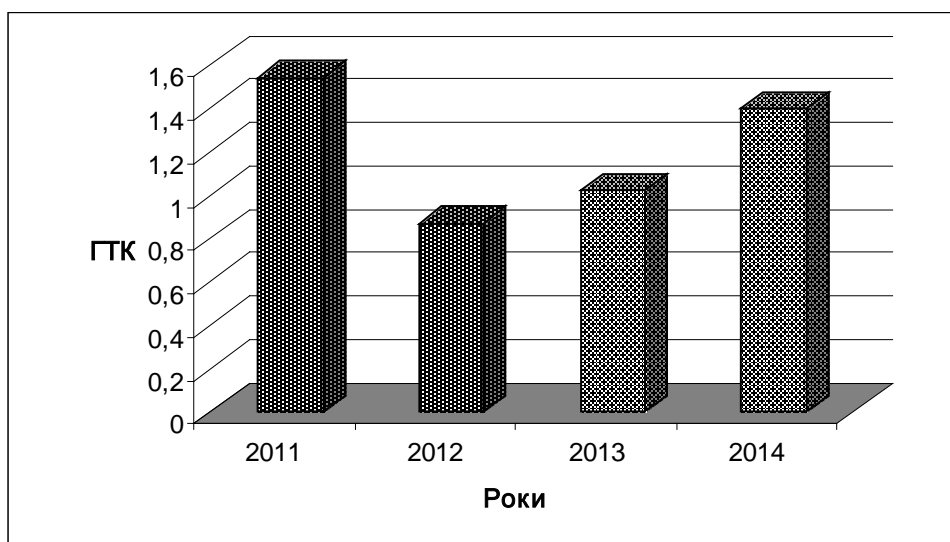


Рис. 2.4. Гідротермічний коефіцієнт вегетаційного періоду років досліджень, 2011-2014 рр.

Вегетаційний період 2012 року був посушливий. Опадів випало значно менше за середньобагаторічні значення і розподілялись у часі вони досить нерівномірно. Так, у березні випало 27 %, у квітні — на 20 %, а в травні — на 17 % менше норми опадів (рис. 2.1). Червень був аномально посушливим, оскільки випало опадів 24,2 мм проти 87 мм. У липні опадів було також менше норми, при цьому погода була нестійкою — із значними перепадами температур та періодичними зливовими дощами. Серпень у цілому видався помірно теплим та сухим, місячна норма опадів становила лише половину від середнього багаторічного значення. (рис. 2.1, Додаток А). Температурні показники літнього періоду перевищували середньобагаторічні відповідно на 1,6, 1,7 та 1,9 °С. Літо було теплим з дефіцитом опадів (рис. 2.1, 2.3). Вологість повітря у квітні-травні 2012 року була вищою (на 1...3 %), проте період літньої вегетації характеризувався нижчими показниками (на 2...5 %) порівняно із середніми багаторічними (рис. 2.2, Додаток А).

У період вегетації 2013 року значну кількість опадів, які перевищували середньо багаторічні дані, відмічали в березні, травні та вересні місяцях. Так, у березні випало на 20,7 мм більше за середньобагаторічні дані, в травні — на 14,9 мм і у вересні — на 40,9 мм (рис. 2.1). Температурні показники значно перевищували середньобагаторічні дані в квітні, травні, червні та серпні. Відносна вологість повітря у 2013 році, починаючи з травня і включно по вересень, була вищою, ніж середньобагаторічна (рис. 2.2). Середньодобова температура повітря у вересні місяці була на 1,3 °С нижча за середньобагаторічні дані (рис. 2.2, Додаток А). ГТК 2013 року становив 1,02 (рис. 2.4).

2014 рік характеризувався достатньою зволоженістю, оскільки ГТК вегетаційного періоду становив 1,40. Сумарна кількість опадів за рік була на рівні багаторічного показника, проте упродовж року розподілялася нерівномірно: у квітні, травні та вересні їх було удвічі більше, а у серпні — утричі менше, від норми (Додаток А).

Відносна вологість повітря 2014 року упродовж вегетаційного періоду (крім серпня) незначно відхилялася від норми у бік збільшення. Температура повітря була вищою від середньобагаторічного показника (крім червня місяця).

Погодні умови періоду проведення досліджень 2011–2014 рр. були контрастними, що дозволило виявити генетичні особливості та фенотиповий прояв кількісних ознак досліджуваних генотипів та в основному сприяли інтенсивному росту і розвитку рослин буряків цукрових.

2.2 Вихідний матеріал та методика досліджень

У роботі використовували шість багатонасінних ліній-запилювачів буряків цукрових уманської селекції, які було включено в загальну схему селекційного процесу, а також їх гібриди, отримані в системі діалельних схрещувань та топкросні ЧС гібриди, продукти індивідуального добору, пилкостерильні форми, гібридні зразки, отримані на основі рекомбігенезу (рис.2.5). Це лінії-запилювачі п'ятого інбредного покоління Б31...Б36 та їх селекційні номери.

1. Б31 (727/5) I₅;
2. Б32 (1729×1705)/1 I₅;
3. Б33 (70/90-201) I₅;
4. Б34 (76/4) I₅;
5. Б35 (Ю/83-84) I₅;
6. Б36 (146/63) I₅.

У 2011 році дані лінії (для їх характеристики як вихідного матеріалу) було випробувано за власною продуктивністю.

Схрещування для оцінки генетичної цінності ліній проводили за типом діалельних та топкросних схрещувань на просторовоізолюваних ділянках [162]. Кращі лінії використовували для створення перспективних ЧС гібридів (рис. 2.5), а також для формування генетичних джерел високої

продуктивності (табл. 2.1). За кожним номером та схемою в гібридизацію було залучено 300 коренеплодів (на кожну комбінацію припадало 50 коренеплодів кожного із досліджуваних зразків). Маточні коренеплоди висаджували за схемою 70×30. На ділянках гібридизації проводили такі роботи: ручне прополювання, механічне рихлення міжрядь, а також вели фенологічні спостереження. На материнських компонентах видаляли напівстерильні і фертильні форми. Зрізання насінників та обмолочування проводили вручну окремо за номерами. Зібране насіння очищали на селекційних гірках для первинного очищення насіння та на решетах. У лабораторних умовах визначали масу 1000 насінин, енергію проростання та схожість насіння запилювачів та їх гібридів за методикою згідно ДСТУ 2292-93 [163].

Експериментальні гібриди F_1 та їх батьківські форми випробовували у станційному сортовипробуванні на основі рендомізованих блоків за методикою у триразовій повторності [164]. Комбінаційну здатність та генетичні параметри (середній ступінь $\sqrt{H_1/D}$ та напрям домінування, домінантність H_1 , адитивність D , асиметрію домінантних та рецесивних генів $H_2/4H_1$, коефіцієнти успадкування, кількість генів, що обумовлюють кількісну ознаку h^2/H_2) визначали за допомогою моделі Б.І. Хеймана [165], обрахунки та інтерпретацію компонентів генетичної дисперсії проводили на основі методик [113, 147, 166], що ґрунтувалися на основі теоретичних концепцій біометричної генетики [167-170]. Частки впливу генотипових факторів на мінливість ознак визначали за допомогою дисперсійного аналізу, де фактором А була материнська форма, а фактором В — батьківська форма гібридів [171]. Кращі гібридні зразки F_1 , які повторили свої оцінки в F_2 , тобто були проведені через насіннєве покоління, було відібрано як джерела генів, що зумовлюють високу продуктивність буряків цукрових.

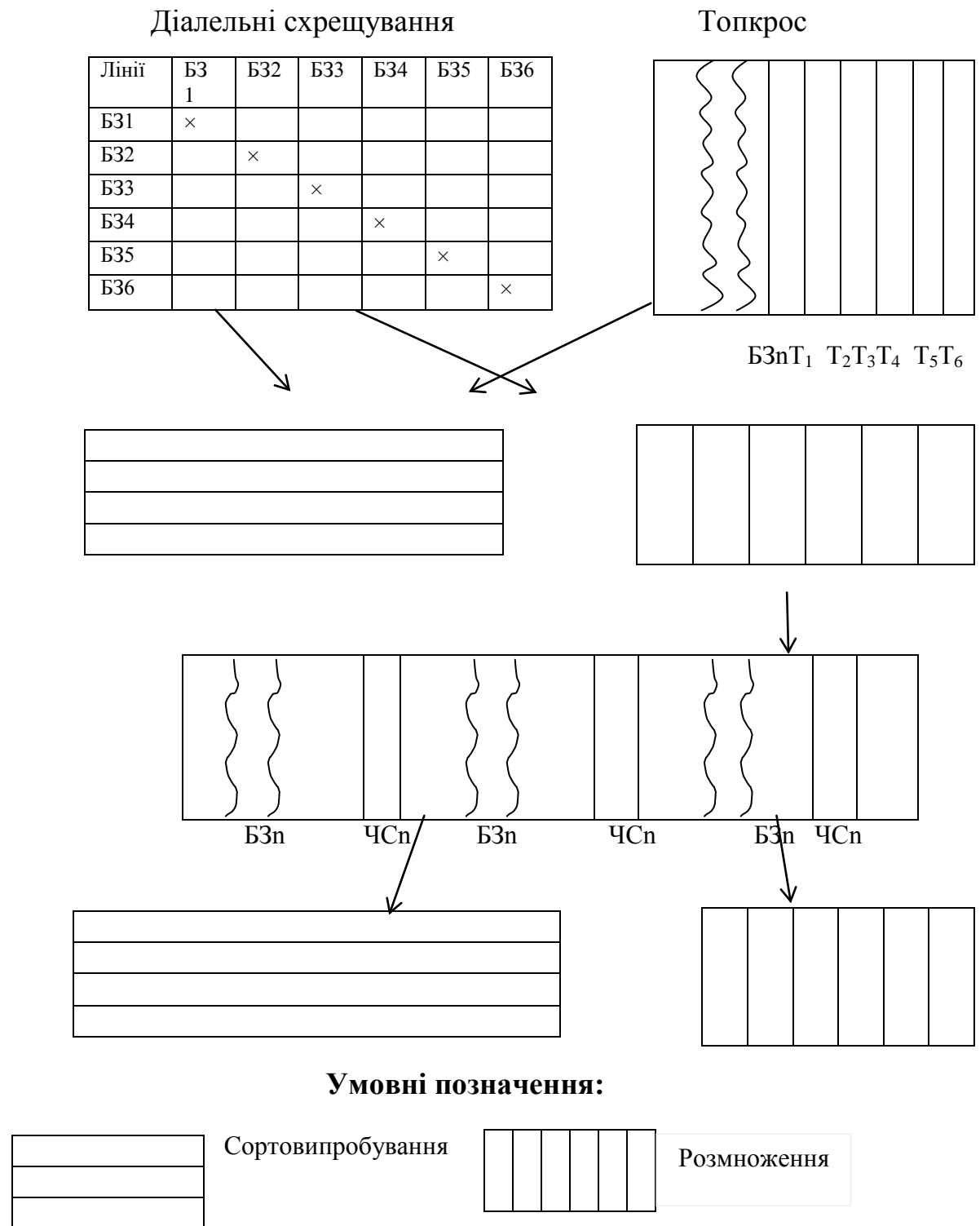


Рис. 2.5. Схема оцінки і добору кращих ліній-запилювачів для створення перспективних гібридів на ЦЧС основі

У 2011 році проводили схрещування за діалельною схемою з тим, щоб визначити реципрокні ефекти, які мають значення для того, яку із

батьківських форм брати за материнський компонент при формуванні джерел високої продуктивності. У 2012 році у сортовипробуванні вивчали продуктивність гібридів F_1 і їх батьківських компонентів, відбирали кращі міжлінійні гібриди, а також їх розмножували. У 2013 році ці гібриди провели через насінневе (F_2) покоління, а у 2014 р. проводили повторне сортовипробування з метою підтвердження оцінок за елементами продуктивності (табл. 2.1).

Таблиця 2.1.

Схема формування джерел високої продуктивності, 2011-2014 рр.

Рік досліджень	Селекційна мета
2011	Схрещування за діалельною схемою, n^2 комбінацій
2012	Сортовипробування гібридів F_1 , добір кращих із них, розмноження гібридних зразків
2013	Отримання гібридних комбінацій F_2
2014	Повторне сортовипробування і добір міжлінійних гібридів F_2 — джерел високої продуктивності (за врожайністю, цукристістю і збором цукру)

Кількісне вираження рівня ознак кожної гібридної комбінації розкладали за сумою середньопопуляційного значення та ефектів ЗКЗ та СКЗ компонентів:

$$x_{ijk} = m + g_i + g_j + s_i$$

де m — середня популяційна;

g_i, g_j — ЗКЗ батьківських форм;

s_{ij} — СКЗ компонентів схрещуванні [167].

Створення перспективних гібридних комбінацій та їх оцінку проводили на основі схрещування за типом топкрос [172] кращих виділених ліній-запилювачів Б31 та Б32 і 22 зразків ЧС форм — ліній і простих стерильних гібридів (ПСГ).

Ступінь фенотипового домінування кількісних ознак (hp), що характеризують складові посівних якостей насіння гібридних зразків порівняно з батьківськими формами, визначали за формулою:

$$hp = \frac{F_1 - \overline{MP}}{P - \overline{MP}}$$

— де hp — ступінь фенотипового домінування; F_1 — середнє арифметичне ознаки в першому поколінні гібрида; P — середнє арифметичне ознаки кращого з батьків; \overline{MP} — середнє арифметичне значення ознаки обох батьківських форм [173].

Вихідні матеріали та методики, які використовувалися при проведенні досліджень у 2011-2014 рр. згідно поставлених задач, дозволили повною мірою оцінити генетичні параметри досліджуваних ознак, відібрати кращі селекційні номери як джерела високої продуктивності та створити на основі комбінаційно-здатних компонентів перспективні гібридні комбінації буряків цукрових на ЦЧС основі.

РОЗДІЛ 3

ПОСІВНІ ЯКОСТІ БАГАТОНАСІННИХ ЗАПИЛЮВАЧІВ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ ТА ГІБРИДІВ, ОТРИМАНИХ ЗА ЇХ УЧАСТЮ

3.1. Посівні якості та продуктивність вихідних матеріалів

Багатонасінні запилювачі диплоїдного рівня, відібрані нами як вихідний матеріал для схрещувань, характеризувалися високими показниками посівних якостей насіння та продуктивності. У нашій роботі було важливо, щоб вихідний матеріал мав комплекс селекційно-цінних ознак. Це дозволить створити на основі рекомбігенезу генетичні джерела покращених ознак для майбутнього формування донорів як складових ознакових колекцій. Тому багатонасінні запилювачі відбиралися за цими критеріями.

Посівні якості вихідних ліній багатонасінних запилювачів, які було відібрано для програми діалельних схрещувань, наведено в таблиці 3.1.

Таблиця 3.1.

Посівні якості вихідних ліній багатонасінних запилювачів, УДСС 2011 р.

Вихідні лінії	Племінне позначення	Посівні якості		
		Енергія проростання, %	Схожість, %	Маса 1000 насінин, г
1	2	3	4	5
БЗ 1	БЗ 1727/5	89	95	28,0
БЗ 2	БЗ (1729 / 1705)/1	87	93	24,3
БЗ 3	БЗ 70/90-201	88	98	23,8

Продовження таблиці 3.1.

1	2	3	4	5
БЗ 4	БЗ 76/4	87	90	22,6
БЗ 5	БЗ Ю/83-84	91	96	24,7
БЗ 6	БЗ 146/63	88	89	28,1
Середнє		88	93	25,2
НІР _{0,05}		3,0	4,0	2,7

З табл. 3.1 видно, що за показниками енергії проростання між чотирма парами, що порівнюються (БЗ 5 із БЗ 2, БЗ 5 і БЗ 3, БЗ 5 і БЗ 4, БЗ 5 і БЗ 6) — різниця є суттєвою. За схожістю істотна різниця спостерігається між шістьма парами з усіх порівнювальних ліній (БЗ 1 і БЗ 4, БЗ 1 і БЗ 6, БЗ 3 і БЗ 4, БЗ 3 і БЗ 6, БЗ 4 і БЗ 5, БЗ 5 і БЗ 6). За ознакою маса 1000 насінин істотно відрізнялися пари: БЗ 1 і БЗ 4; БЗ 1 і БЗ 6; БЗ 2 і БЗ 3; БЗ 2 і БЗ 6; БЗ 3 і БЗ 4; БЗ 4 і БЗ 5; БЗ 5 і БЗ 6. Крупноплідними є лінії БЗ 1 (28,0 г) та БЗ 6 (28,1 г), що є наслідком відмінностей за генотипом.

Порівнявши вихідні лінії багатонасінних запилювачів за продуктивністю (табл. 3.2) встановили, що за урожайністю між лініями існує суттєва різниця (БЗ 2 із БЗ 1; БЗ 5 із БЗ 2). За показником цукристості є істотна різниця між парами — БЗ 1 із БЗ 3; БЗ 1 із БЗ 4; БЗ 1 із БЗ 6; БЗ 2 із БЗ 4; БЗ 2 із БЗ 6; БЗ 5 із БЗ 3; БЗ 5 із БЗ 4; БЗ 5 із БЗ 6. За ознакою збір цукру істотна різниця була між трьома парами вихідних ліній: БЗ 1 із БЗ 2; БЗ 1 із БЗ 5; БЗ 1 із БЗ 6.

Таблиця 3.2.

Продуктивність вихідних ліній багатонасінних запилювачів, УДСС 2011 р.

№ з/п	Вихід-на лінія	Племінне позначення	Урожайність		Цукристість		Збір цукру	
			т/га	% до St	%	% до St	т/га	% до St
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	БЗ 1	БЗ 1727/5	38,8	104	17,7	105	6,9	110

Продовження таблиці 3.2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	БЗ 2	БЗ (1729/1705)/1	35,1	94	17,5	104	6,1	97
3	БЗ 3	БЗ 70/90-201	38,8	104	17,1	101	6,6	105
4	БЗ 4	БЗ 76/4	38,9	105	16,9	100	6,6	105
5	БЗ 5	БЗ Ю/83-84	33,8	91	18,0	107	6,1	97
6	БЗ 6	БЗ 146/63	36,4	98	16,8	99	6,1	97
St	Білоцерківський ЧС 57		37,2		16,9		6,3	
НІР _{0,05}			2,5		0,5		0,5	

Отже, вихідні лінії відрізнялися між собою за посівними якостями та елементами продуктивності і збором цукру, що дало можливість провести рекомбінез ознак.

3.2. Посівні якості діалельних гібридів порівняно з батьківськими формами

Вивчення успадкування кількісних ознак показало, що у гібридів F_1 спостерігається, як правило, проміжна порівняно з батьківськими компонентами величина ознаки. Відхилення величини ознаки від середніх показників батьківських форм обумовлюється перш за все ступенем домінування спадкових факторів одного із батьків [172]. За С. Бороєвичем, якщо в генетичній формулі кількісної ознаки переважаючими були гени домінування, то середня величина ознаки покоління F_1 наближалася до середньої величини одного із батьків. За повної домінантності фенотипова цінність ознак у F_1 дорівнювала фенотиповій цінності кращого з батьків [174]. Гетерозис, в свою чергу, характеризувався як властивість гібридів переважати за певними ознакам батьківські форми, взяті для схрещування.

Для визначення домінування ознак у сортовипробування включали батьківські форми і гібриди, створені за їх участю. Як енергія проростання, так і схожість насіння, у середньому були високими — відповідно 95 і 97% (Додаток Б). Маса 1000 насінин у ліній-запилювачів коливалася у межах 22,8...27,9 г, а у гібридних зразків межі значень були більшими і становили 21,5...35,0 г. В основному у клубочку було 2-3 плода.

Визначаючи характер успадкування, гетерозис класифікували при $h_r > 1,0$, проміжне успадкування $-0,5 > h_r < 0,5$, позитивне і від'ємне домінування відповідно $1,0 > h_r > 0,5$ і $-1,0 < h_r < -0,5$, депресію $-1,0 < h_r$. Необхідно зазначити, що ці оцінки отримано на основі вивчення фенотипових показників у гібридів порівняно із батьківськими компонентами.

За енергією проростання насіння (табл. 3.3) 27 гібридів (90%) фенотипово проявили гетерозис (h_r коливалася від 1,5 до 19,0). У двох комбінацій схрещування (6,7 %) відзначено проміжний тип успадкування ($h_r = 0$). Гібрид БЗ 6×БЗ 4 показав депресію за енергією проростання насіння порівняно з батьківськими формами ($h_r = -2,0$) (табл. 3.3.).

Таблиця 3.3.

Ступінь фенотипового прояву та тип успадкування енергії проростання насіння у діалельних гібридів досліджуваних ліній буряків цукрових, УДСС, середнє за 2011-2013 рр.

Материнський компонент	Батьківський компонент	Ступінь домінантності, h_r	Тип успадкування
1	2	3	4
БЗ 1	БЗ 2	6	Гетерозис
	БЗ 3	11	Гетерозис
	БЗ 4	5	Гетерозис
	БЗ 5	5	Гетерозис
	БЗ 6	17	Гетерозис

Продовження таблиці 3.3.

1	2	3	4
БЗ 2	БЗ 1	8	Гетерозис
	БЗ 3	6,3	Гетерозис
	БЗ 4	3,7	Гетерозис
	БЗ 5	1,5	Гетерозис
	БЗ 6	19	Гетерозис
БЗ 3	БЗ 1	19	Гетерозис
	БЗ 2	6,3	Гетерозис
	БЗ 4	0	Проміжне успадкування
	БЗ 5	3	Гетерозис
	БЗ 6	8	Гетерозис
БЗ 4	БЗ 1	17	Гетерозис
	БЗ 2	4,3	Гетерозис
	БЗ 3	0	Проміжне успадкування
	БЗ 5	17	Гетерозис
	БЗ 6	6	Гетерозис
БЗ 5	БЗ 1	10	Гетерозис
	БЗ 2	4,5	Гетерозис
	БЗ 3	9	Гетерозис
	БЗ 4	17	Гетерозис
	БЗ 6	5	Гетерозис
БЗ 6	БЗ 1	15	Гетерозис
	БЗ 2	9	Гетерозис
	БЗ 3	7	Гетерозис
	БЗ 4	-2	Депресія
	БЗ 5	3,7	Гетерозис

Аналіз даних таблиці 3.4 показує різницю за типом успадкування схожості насіння у гібридів F₁. Так, за цією ознакою десять гібридів (33,3 %) фенотипово проявили гетерозис (h_p коливалася від 3,0 до 9,0). У двох комбінацій схрещування (6,7 %) тип успадкування кваліфікували як позитивне домінування ($h_p=1$), у 16 комбінацій (53,3 %) відзначений проміжний тип успадкування ($h_p=0$). У гібрида БЗ6×БЗ5 відмічено від'ємне домінування ($h_p = -1$). Гібрид БЗ 6×БЗ 4 показав депресію за схожістю порівняно з батьківськими формами ($h_p = -5$).

Таблиця 3.4.

Ступінь фенотипового прояву та тип успадкування схожості насіння у діалельних гібридів досліджуваних ліній буряків цукрових, УДСС, середнє за 2011-2013 рр.

Материнський компонент	Батьківський компонент	Ступінь домінантності, h_p	Тип успадкування
1	2	3	4
БЗ 1	БЗ 2	0	Проміжне успадкування
	БЗ 3	0	Проміжне успадкування
	БЗ 4	0	Проміжне успадкування
	БЗ 5	0	Проміжне успадкування
	БЗ 6	7	Гетерозис
БЗ 2	БЗ 1	3	Гетерозис
	БЗ 3	3	Гетерозис
	БЗ 4	0	Проміжне успадкування
	БЗ 5	0	Проміжне успадкування
	БЗ 6	9	Гетерозис
БЗ 3	БЗ 1	0	Проміжне успадкування
	БЗ 2	4	Гетерозис
	БЗ 4	0	Проміжне успадкування
	БЗ 5	0	Проміжне успадкування
	БЗ 6	5	Гетерозис

Продовження таблиці 3.4.

1	2	3	4
БЗ 4	БЗ 1	0	Проміжне успадкування
	БЗ 2	0	Проміжне успадкування
	БЗ 3	0	Проміжне успадкування
	БЗ 5	0	Проміжне успадкування
	БЗ 6	3	Гетерозис
БЗ 5	БЗ 1	0	Проміжне успадкування
	БЗ 2	3	Гетерозис
	БЗ 3	0	Проміжне успадкування
	БЗ 4	0	Проміжне успадкування
	БЗ 6	5	Гетерозис
БЗ 6	БЗ 1	1	Позитивне домінування
	БЗ 2	1	Позитивне домінування
	БЗ 3	3	Гетерозис
	БЗ 4	-5	Депресія
	БЗ 5	-1	Від'ємне домінування

За ознакою маса 1000 насінин (табл. 3.5) 13 або 43,3% гібридних комбінацій фенотипово проявили гетерозис (h_p коливалася від 1,3 до 77). У семи комбінацій, що становило 23,3%, відмічено проміжний тип успадкування (h_p був у межах від -0,6 до 0,8). У гібрида БЗ 1×БЗ 4 відмічено від'ємне домінування ($h_p = -1$). Дев'ять гібридів показали депресію за масою 1000 насінин порівняно з батьківськими формами (h_p коливалася від -7,9 до -1,2).

Таблиця 3.5.

Ступінь фенотипового прояву та тип успадкування маси 1000 насінин у діалельних гібридів досліджуваних ліній буряків цукрових, УДСС, 2011-2013 рр.

Материнський компонент	Батьківський компонент	Ступінь домінантності, <i>hp</i>	Тип успадкування
1	2	3	4
БЗ 1	БЗ 2	-2,1	Депресія
	БЗ 3	1,3	Гетерозис
	БЗ 4	-1	Від'ємне домінування
	БЗ 5	-1,3	Депресія
	БЗ 6	-7	Депресія
БЗ 2	БЗ 1	0,8	Проміжне успадкування
	БЗ 3	4,1	Гетерозис
	БЗ 4	10,3	Гетерозис
	БЗ 5	7	Гетерозис
	БЗ 6	-4,6	Депресія
БЗ 3	БЗ 1	0,6	Проміжне успадкування
	БЗ 2	4,5	Гетерозис
	БЗ 4	41	Гетерозис
	БЗ 5	1,8	Гетерозис
	БЗ 6	2,1	Гетерозис
БЗ 4	БЗ 1	0,3	Проміжне успадкування
	БЗ 2	-4,3	Депресія
	БЗ 3	77	Гетерозис
	БЗ 5	-0,3	Проміжне успадкування
	БЗ 6	-0,6	Проміжне успадкування

Продовження таблиці 3.5.

1	2	3	4
БЗ 5	БЗ 1	1,3	Гетерозис
	БЗ 2	-2,3	Депресія
	БЗ 3	0,4	Проміжне успадкування
	БЗ 4	3,3	Гетерозис
	БЗ 6	1,4	Гетерозис
БЗ 6	БЗ 1	-7,9	Депресія
	БЗ 2	-1,2	Депресія
	БЗ 3	0,5	Проміжне успадкування
	БЗ 4	1,1	Гетерозис
	БЗ 5	-2,2	Депресія

Отже, для переважної більшості гібридів складові посівної якості успадковувалися наступним чином:

- енергія проростання насіння — як гетерозис (90%);
- схожість насіння — як проміжний тип (53,3);
- маса 1000 насінин — як гетерозис (43,3%).

3.3. Генетичний аналіз ліній запилювачів буряків цукрових за енергією проростання та фенотиповий прояв схожості насіння.

На основі діалельних схрещувань було проведено генетичний аналіз ліній-запилювачів за ознакою енергія проростання насіння. Відібрано найбільш цінні з них для формування гібридів буряків цукрових з високими посівними якостями.

Як було зазначено у розділі один, метод діалельних схрещувань був розроблений Б.І. Хейманом [165], він успішно застосовувався у генетичних дослідженнях К. Мазером і Дж. Джинксом [175]. Цей метод, маючи високий ступінь інформативності, дозволяє визначити характер варіювання

домінантних і адитивних генів, наявність неалельної взаємодії, реципрокні ефекти, загальну і відносну домінантність і вибрати комбінації для схрещування під конкретну програму селекції [176].

Енергія проростання насіння ліній запилювачів, залучених до досліду, за середніми даними трьох років коливалася від 86 до 90%. Порівнюючи власне значення енергії проростання насіння ліній і середнє значення міжлінійних гібридів, створених за участю цих ліній, можна стверджувати, що гібридизація позитивно вплинула на підвищення цього показника. Перевищення становило від 4 до 7% (рис. 3.1).

Гібриди за діалельними схемами на основі багатонасінних запилювачів, схрещених у всіх можливих комбінаціях (n^2), які оцінювалися за комбінаційною здатністю за енергією проростання насіння, відрізнялися між собою генотипово ($F_{\text{факт}}=13,62 > F_{\text{теор}}=1,65$). Генотипова дисперсія багатонасінних ліній, тестерів і їх взаємодії також були значущими відповідно: $F_{\text{факт}}=15,67 > F_{\text{теор}}=2,37$; $F_{\text{факт}}=9,86 > F_{\text{теор}}=2,37$ і $F_{\text{факт}}=13,96 > F_{\text{теор}}=1,70$ (Додаток В).

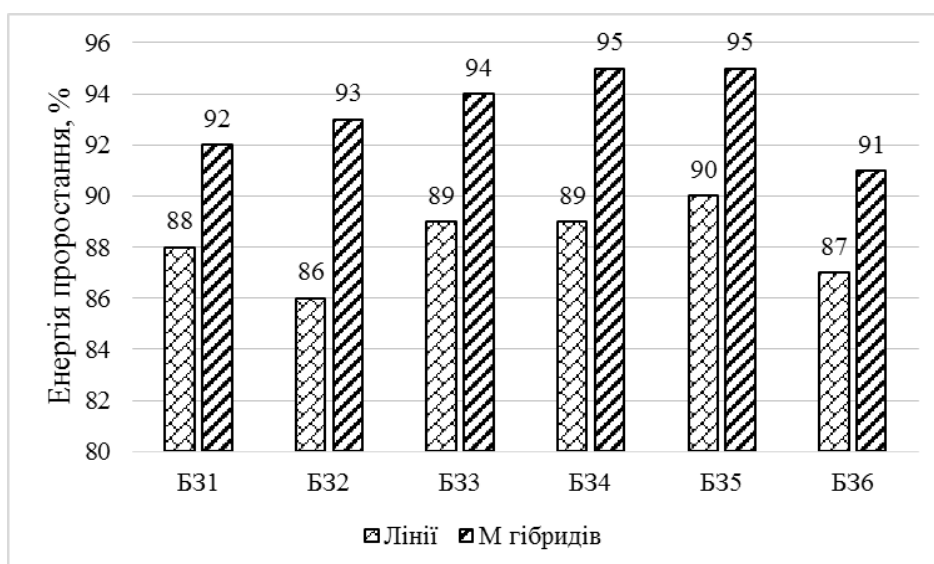


Рис. 3.1. Енергія проростання насіння ліній багатонасінних запилювачів буряків цукрових і середнє значення діалельних гібридів за їх участю, 2011-2013 рр.

Міжлінійні гібридні комбінації за участю багатонасінних запилювачів мали високу енергію проростання насіння. Гібриди за участю запилювача БЗ 6, у середньому мали енергію проростання 91 %, вона була найнижчою у даному наборі. Найвищі показники енергії проростання були у діалельних гібридів на основі БЗ 4 і БЗ 5 — відповідно по 95% (Додаток Б).

Застосований нами метод В.І. Науман дозволив визначити генетичні параметри полігенно контрольованої ознаки енергія проростання насіння, оскільки вона визначається адитивно-домінантною генетичною системою, і вибраний нами матеріал відповідає всім вимогам цієї моделі [165, 168, 170]. Графік регресії W_i/V_i для ознаки наведено на рис. 3.2.

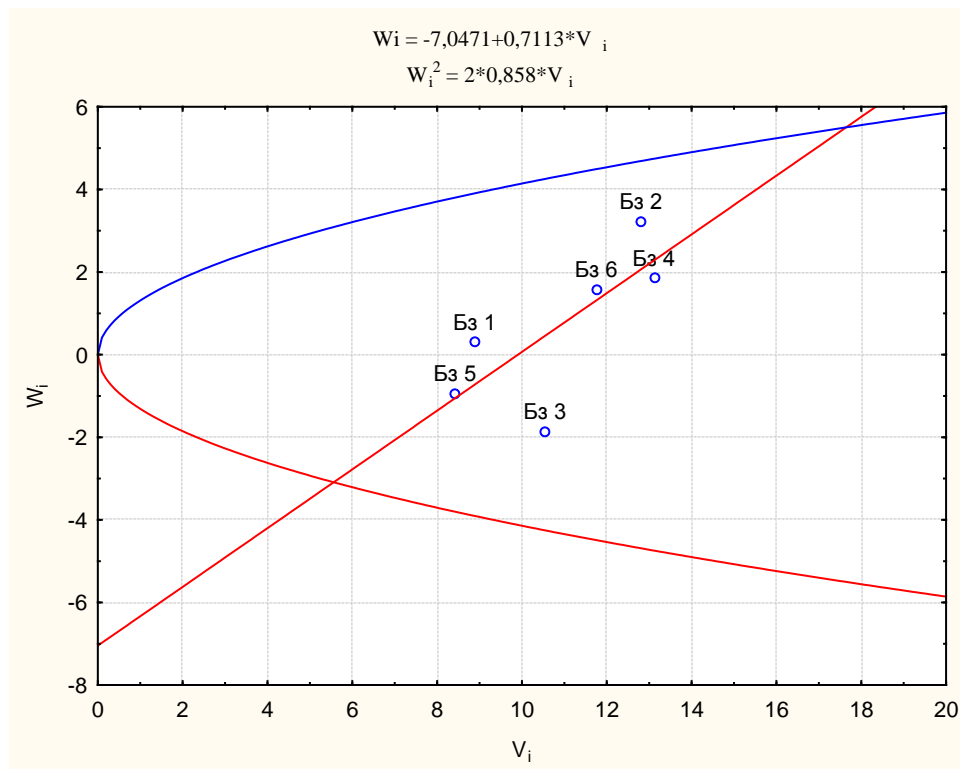


Рис. 3.2. Графік регресії W_i / V_i для ознаки енергія проростання насіння гібридів, 2011-2013 рр.

На основі визначення компонентів генетичної дисперсії і їх похибок, в інтерпритації складових — Т.І. Гопцій та М.В. Проскурніна [166], було виявлено, що складова варіації H_1 , обумовлена домінантними ефектами генів, була значно вищою за складову варіації, що детермінувалася адитивними

ефектами D. Це відношення ($H_1/D > 1$) становило величину 54,0, що свідчить про те, що середнім ступенем загальної домінантності є наддомінування (Додаток Д). На це вказує також і те, що лінія регресії на графіку перетинає вісь W_i нижче нульової точки. Досліджувані запилювачі розташовані повз лінії регресії, віддаляючись від осі W_i відповідно до їх ступеню домінантності. Лінії з більшою кількістю домінантних генів розташовані на початку (лінія БЗ 5 мала 100% домінантних генів), із середньою — посередині (це запилювачі БЗ 1 та БЗ 3, що мали 75% домінантних генів) і лінії з переважною кількістю рецесивних генів — у кінці лінії регресії (БЗ 2, БЗ 4 та БЗ 6).

За допомогою цієї моделі було виявлено розподіл домінантних і рецесивних алелів у гібридів. Відношення $H_2/4H_1$ вказує на частоту генів з домінантними і рецесивними ефектами. При відношенні, яке дорівнює 0,25 або близько до того, алелі з різними ефектами розподілені однаково між батьківськими формами. У нашому досліді ця величина становила 0,246, що дозволяє констатувати про відсутність асиметрії розподілу алелів у локусах, які показують домінантність.

Цінність методу Б.І. Хеймана полягає ще і у тому, що він дозволяє визначити кількість генів (олігогенів), які контролюють цю ознаку за відношенням h^2/H_2 .

За нашими даними, ця величина становила 49,992 (Додаток Д), тобто генетичний контроль енергії проростання насіння здійснюється 50 генами. Отже, у селекційному плані ця ознака для культури буряків є складною і потребує великих зусиль, спрямованих на її покращення.

Коефіцієнт успадкування у широкому сенсі становив 0,919, що вказує на високу генетичну детермінованість ознаки. Коефіцієнт у вузькому сенсі становив 0,085 і він показує, що вираженість ознаки у гібридів, в основному, залежить від неадитивної дії генів. Це підтверджується і структурою мінливості ознаки енергія проростання насіння, де частка СКЗ була переважаючою і оцінювалася у 74 % (рис. 3.3).

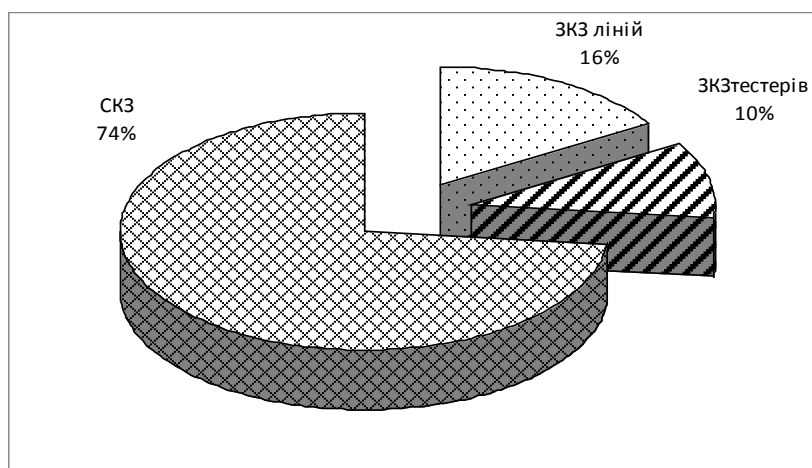


Рис. 3.3. Структура генотипової мінливості енергії проростання насіння діалельних гібридів буряків цукрових, 2011-2013 рр.

Внесок адитивних ефектів батьківської і материнської форм гібридів був значно нижчим, хоча і достовірним, і становив відповідно 16 і 10 %.

На основі аналізу комбінаційної здатності визначено, що достовірно високими ефектами ЗКЗ характеризувалися лінії БЗ 3 (+0,74*) та БЗ 5 (+0,51*) (рис. 3.4). За даними топкросних схрещувань оцінка співпала для лінії БЗ 5, для лінії БЗ 3 ефект ЗКЗ був позитивним, але не достовірним. Проте за топкросними схрещуваннями виділилася лінія БЗ 4 (ефект ЗКЗ був достовірним і становив 1,74*) (рис. 3.4), за діалельною схемою ця лінія не відрізнялася за ЗКЗ від середньопопуляційного значення.

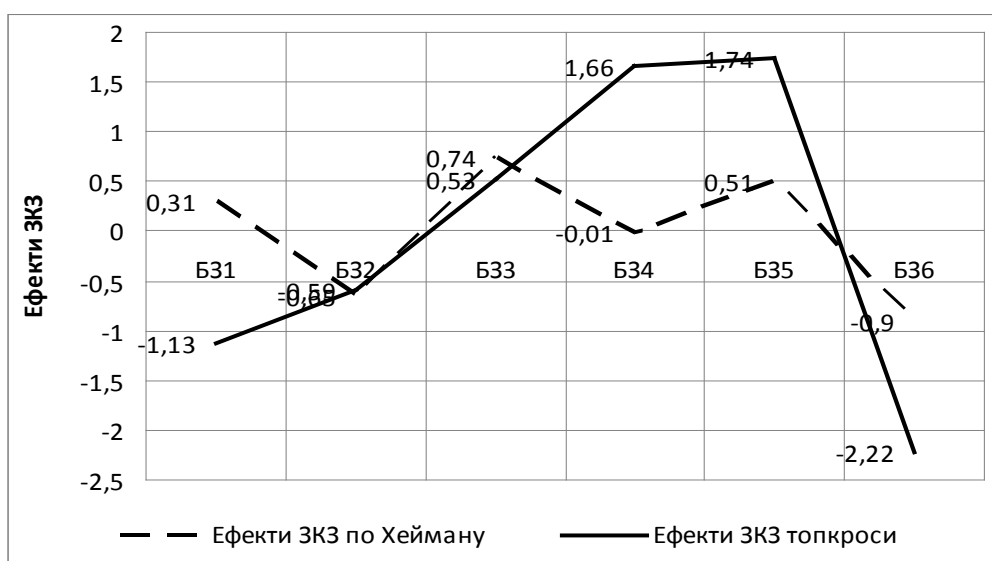


Рис. 3.4. Ефекти ЗКЗ ліній запилювачів за енергією проростання насіння на основі багатотестерного топкросу

Таку розбіжність можна пояснити тим, що у топкросних схрещуваннях не можна визначити вплив реципрокних ефектів батьківських форм, хоча вони можуть бути значущими, їх визначення можливе лише на основі діалельних гібридів (табл. 3.6). У табл. 3.6 наведено, крім реципрокних, і ефекти СКЗ для компонентів, що інтерпретують неадитивну дію генів у локусах.

Таблиця 3.6.

Ефекти специфічної комбінаційної здатності і реципрокні ефекти компонентів міжлінійних гібридів буряків цукрових за енергією проростання насіння, 2011-2013 рр.

Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 1	#	<u>0,97</u> -1,13	<u>1,07</u> -1,88	<u>-0,06</u> -0,13	<u>1,67*</u> -3,25	<u>2,47*</u> -0,25
БЗ 2	<u>0,97</u> -1,13	#	<u>3,03*</u> -2,13	<u>-0,40</u> -2,50	<u>0,26</u> -2,88	<u>1,55*</u> -1,50
БЗ 3	<u>1,07</u> -1,88	<u>3,03*</u> -2,13	#	<u>2,88*</u> 0,38	<u>-2,26*</u> 0,13	<u>1,78*</u> 2,50
БЗ 4	<u>-0,06</u> -0,13	<u>-0,40</u> -2,50	<u>2,88*</u> 0,38	#	<u>3,86*</u> 3,38	<u>-2,35*</u> 4,00
БЗ 5	<u>1,67*</u> -3,25	<u>0,26</u> -2,88	<u>3,86*</u> 0,13	<u>1,51*</u> 3,38	#	<u>1,51*</u> 0,88
БЗ 6	<u>2,47*</u> 0,25	<u>1,55*</u> -1,50	<u>1,78*</u> 2,50	<u>-2,35*</u> 4,00	<u>1,51*</u> 0,88	#

Примітка: у чисельнику — ефекти специфічної комбінаційної здатності, у знаменнику — реципрокні ефекти;

* — достовірні відмінності від середньої популяційної на 5 %-му рівні значущості.

Високий позитивний ефект взаємодії компонентів гібридизації був характерним для пар БЗ 1×БЗ 5, БЗ 1×БЗ 6, БЗ 2×БЗ 3, БЗ 2×БЗ 6, БЗ 3×БЗ 4, БЗ 3×БЗ 6, БЗ 4×БЗ 5, БЗ 5×БЗ 6, який суттєво вплив на гетерозисний ефект за цією ознакою.

Ефекти ЗКЗ і СКЗ батьківських форм і тестерів, оцінених у системі багатотестерного топкросу, наведено у табл. 3.7.

Таблиця 3.7.

Ефекти ЗКЗ та СКЗ компонентів топкросних гібридів за участю багатонасінних запилювачів буряків цукрових уманської селекції, 2011-2013 рр.

№ з/п	Лінії	ЗКЗ запилювачів	Ефекти взаємодії, тестери					
			Т 1	Т 2	Т 3	Т 4	Т 5	Т 6
1	БЗ 1	-1,13*	-6,12*	1,34	0,42	-0,20	1,84	2,72*
2	БЗ 2	-0,59	0,59	-6,20*	2,63*	1,76	-1,45	2,67*
3	БЗ 3	0,53	1,72	3,42*	-6,49*	2,63*	-2,33*	1,05
4	БЗ 4	1,66*	0,09	-0,95	3,13*	-4,74*	3,80*	-1,33
5	БЗ 5	1,74*	1,51	1,97*	-2,20*	3,92*	-5,03*	-0,16
6	БЗ 6	-2,22*	2,22*	0,42	2,51*	-3,37*	3,17*	-4,95*
ЗКЗ тестерів			1,74*	-0,72	0,95*	-1,67*	-0,72	0,41

* — достовірні відмінності від середньої популяційної на 5 %-му рівні значущості.

Визначена селекційно-генетична цінність не лише запилювачів, але і тестерів, які суттєво відрізнялися між собою. Найкращими серед них були тестер 1 (+1,74*) і тестер 3 (+0,95*), найгіршим — тестер 4 (-1,67*).

Достовірно високі ефекти неадитивної взаємодії були характерні для компонентів БЗ 6×Т 1 (+2,22), БЗ 3×Т 2 (+3,42), БЗ 5×Т 2 (+1,97), БЗ 2×Т 3(+2,63), БЗ 4×Т 3 (+3,13), БЗ 6×Т 3 (+2,51), БЗ 3×Т 4 (+2,63), БЗ 5×Т 4 (+3,92), БЗ 4×Т 5 (+3,8), БЗ 6×Т 5 (+3,17), БЗ 1×Т 6 (+2,72) та БЗ 2×Т 6 (+2,67).

У чотирьох гібридах енергія проростання насіння була обумовлена істотно високими ефектами як СКЗ, так і ЗКЗ. Це комбінації БЗ 5×Т 2, БЗ 4×Т 3, БЗ 5×Т 4 та БЗ 4×Т 5.

У комбінацій БЗ 4×Т 1 і БЗ 5×Т 1 достовірно високою була ЗКЗ при позитивному значенні СКЗ. Висока енергія проростання решти кращих комбінацій була детермінована істотно високими ефектами СКЗ, при ЗКЗ, ефекти якої не суттєво відрізнялися від середньопопуляційної. Це комбінації БЗ 3×Т 2 і БЗ 3×Т 4, що свідчить про складність явища гетерозису, вираження якого залежить від сумарного результату різнонаправлених дій і взаємодій генів.

За топкросних схрещувань, як і за діалельних, у структурі мінливості ознаки енергія проростання насіння переважала частка, пов'язана зі взаємодією компонентів, яка становила 60 % від усієї генотипової варіації значень. Роль адитивних ефектів батьківських форм була подібною, як і у діалельних гібридів — відповідно 13 і 9 %. (рис. 3.5).

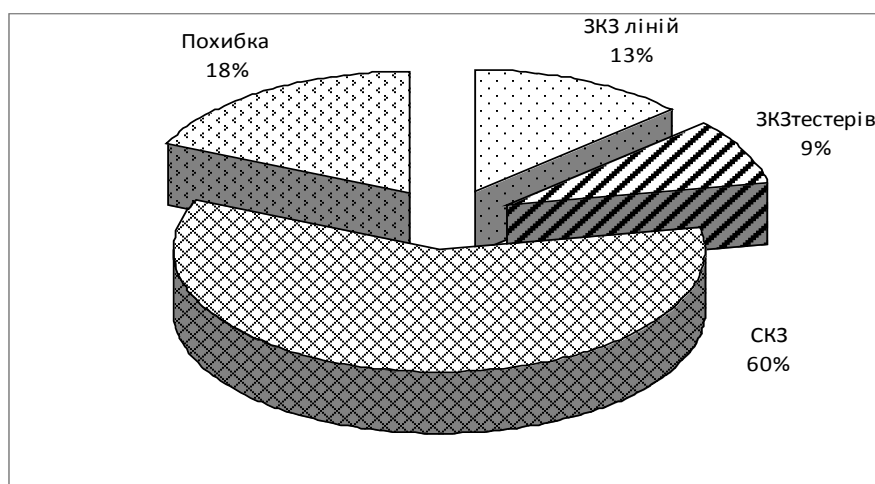


Рис. 3.5. Структура генотипової мінливості енергії проростання насіння топкросних гібридів буряків цукрових, середнє за 2011-2013 рр.

Таким чином, на основі наведених експериментальних даних, можна констатувати, що більш інформативним методом щодо визначення генетичного контролю ознаки енергія проростання насіння є метод діалельних схрещувань. Виявлено, що цей контроль здійснюється 50 генами (олігогенами), а в структурі генетичної мінливості ознаки переважать неадитивні ефекти генів.

Виділена лінія запилювач БЗ 5 з повністю домінуючими генами, яка може застосовуватися для селекційного покращення інших ліній за цією ознакою. Носіями цінних адитивних комплексів генів є також лінія БЗ 3.

Для формування гібридних комбінацій з високою енергією проростання добір компонентів для гібридизації необхідно здійснювати із врахуванням не тільки ЗКЗ та СКЗ-ефектів, але і реципрокних ефектів батьківських пар.

Порівняння лабораторної схожості ліній і міжлінійних гібридів показало, що у даному наборі гібридизація підвищила схожість насіння (крім лінії БЗ 6), її значення у гібридів коливалися від 95 до 98% , у ліній — від 94 до 96 % (рис. 3.6).

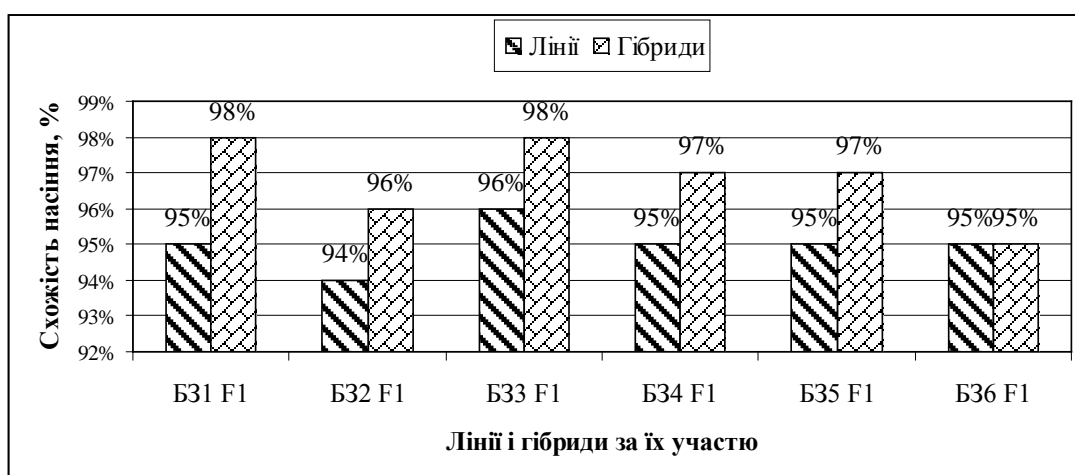


Рис. 3.6. Порівняння лабораторної схожості ліній і міжлінійних гібридів буряків цукрових, УДСС, 2011-2013 рр.

Як показали результати дисперсійного аналізу, різниця між гібридами за ознакою схожість насіння була достовірною: $F_{\text{факт}}=4,62 > F_{\text{теор}} = 1,65$. Аналіз генотипової варіанси вказував на те, що вплив ЗКЗ був значущим: $F_{\text{факт}}=3,46 > F_{\text{теор}} = 2,37$ на 5-% рівні. Істотний вплив на досліджувану ознаку виявила СКЗ батьківських форм і реципрокні ефекти — відповідно $F_{\text{факт}}=4,54 > F_{\text{теор}} = 1,84$ та $F_{\text{факт}}= 5,09 > F_{\text{теор}} = 1,84$ (Додаток Е).

Аналіз ефектів комбінаційної здатності показав, що лише одна лінія БЗ 3 характеризувалася істотно високим значенням ЗКЗ (+0,61*), а лінія БЗ 2 найгірше комбінувалася з іншими лініями з набору. Схожість насіння

міжлінійних гібридів, створених на основі лінії БЗ 3 була високою і коливалася у межах 96...100 % (Додаток Б).

Деякі пари запилювачів добре комбінувалися між собою, адже ефекти СКЗ у них були позитивними і достовірними. Це комбінації БЗ 1×БЗ 5 (+1,01*), БЗ 2×БЗ 3 (+1,41*), БЗ 2×БЗ 6 (+1,18*), БЗ 3×БЗ 4 (+1,70*), БЗ 4×БЗ 5 (+1,89*), що свідчить про неадитивну дію генів. Комбінації від схрещування пар БЗ 2×БЗ 4 та БЗ 3×БЗ 5 характеризувалися істотними і від'ємними значеннями взаємодії генів за ознакою схожість насіння.

Діалельний аналіз дозволив встановити також і вплив цитоплазми на значення досліджуваної ознаки. Позитивні реципрокні ефекти були у комбінацій БЗ 3×БЗ 5, БЗ 3×БЗ 6 та БЗ 4×БЗ 6 — вони були високими і однаковими (+1,88). (табл. 3.8).

Таблиця 3.8.

Комбінаційна здатність ліній і реципрокні ефекти гібридних комбінацій запилювачів, одержаних за діалельною схемою, середнє за 2011-2013 рр.

Лінії	БЗ1	БЗ2	БЗ3	БЗ4	БЗ5	БЗ6
БЗ 1	#	0,24	0,58	-0,59	1,01*	0,72
		-1,50	-1,50	-0,38	-2,38	0,25
БЗ 2	0,24	#	1,41*	-1,26*	-0,08	1,18*
	-1,50		-0,63	-1,38	-1,38	0,38
БЗ 3	0,58	1,41*	#	1,70*	-1,94*	-0,11
	-1,50	-0,63		0,25	1,88	1,88
БЗ 4	-0,59	-1,26*	1,70*	#	1,89*	-1,03
	-0,38	-1,38	0,25		0,75	1,88
БЗ 5	1,01*	-0,08	-1,94*	1,89*	#	0,08
	-2,38	-1,38	1,88	0,75		1,13
БЗ 6	0,72	1,18*	-0,11	-1,03	0,08	#
	0,25	0,38	1,88	1,88	1,13	
Ефекти ЗКЗ	0,40	-0,56*	0,61*	-0,10	0,05	-0,41
Константа СКЗ	-0,11	0,44	1,23	1,32	1,11	0,03

Примітка: У чисельнику — ефекти специфічної комбінаційної здатності, у знаменнику — реципрокні ефекти;

* — достовірні відмінності від середньої популяційної на 5 %-му рівні значущості.

Проте частіше спостерігалися від'ємні значення реципрокних ефектів. Це — комбінації з однаковим негативним впливом цитоплазми БЗ 1×БЗ 2, БЗ 1×БЗ 3 (-1,50), БЗ 2×БЗ 4, БЗ 5 (-1,38) та комбінація БЗ 4×БЗ 6 (-1,03), що вказує на важливість вибору як материнського компонента при формуванні генетичних джерел цієї ознаки.

Незважаючи на те, що енергія проростання насіння і схожість насіння можна розглядати як єдиний процес у динаміці, все ж співвідношення генних взаємодій (адитивних, неадитивних, епістатичних), а також кількість груп генів на різних етапах онтогенеза може бути різною, про що описано зарубіжними вченими. Наприклад, у контроль висоти рослин на різних етапах розвитку рослини може включатися від 5 до 12 груп генів, про що вказували К. Мазер і Дж. Джинкс [175], а також на інших ознаках описувала Л.А. Тарутіна і Л.В. Хотильова [72]. Дисперсійний аналіз схожості насіння і компоненти генетичної дисперсії цієї ознаки наведено відповідно у Додатках 3 і Ж. Кращі лінії БЗ 1 та БЗ 6 можуть бути використані як у практичній селекції.

3.4. Генетична обумовленість ознаки маса 1000 насінин діалельних гібридів буряків цукрових і комбінаційна здатність компонентів схрещування

Маса 1000 насінин у досліджуваних ліній багатонасінних запилювачів коливалася у межах 22,8...27,9 г, найвищою вона була у лінії БЗ 6 (рис. 3.8). Порівнюючи показники маси 1000 насінин ліній із середнім значенням гібридів, створених на основі кожної із цих ліній, виявлено неоднаковий тип успадковування цієї ознаки.

Так, у гібридів за участю ліній БЗ 2, БЗ 3, БЗ 4 та БЗ 5 середнє значення гібридів перевищувало значення цієї ознаки у ліній на 2,2...3,5 г. У гібридних комбінаціях за участю ліній БЗ 1 та БЗ 6 спостерігали депресію, оскільки показники маси 1000 насінин були вищими у запилювачів.

За допомогою дисперсійного аналізу було виявлено, що варіювання між гібридними зразками було обумовлене як генотипом батьківських форм — компонентів схрещування, так і їх взаємодією, причому всі джерела варіації (адитивні і неадитивні дії генів, а також реципрокні ефекти) були істотними ($F_{\text{фак}} > F_{05}$) (Додаток К).

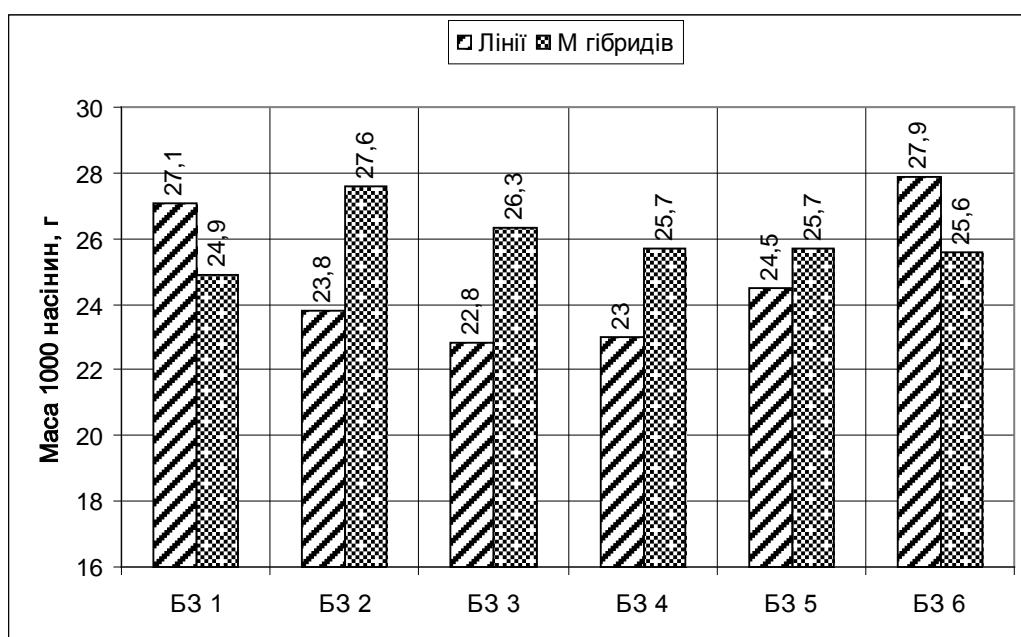


Рис. 3.8. Маса 1000 насінин ліній багатонасінних запилювачів буряків цукрових і гібридів за участю цих ліній, середнє за 2011-2013 рр.

Для досліджуваної ознаки маса 1000 насінин перевіряли достовірність відхилення коефіцієнта регресії від одиниці. Виявлено, що відмінності були неістотними, отже, значних ефектів неалельної взаємодії і залежного розподілу генів у батьківських форм немає. Це свідчить про те, що ця ознака визначається адитивно-домінантною генетичною системою і вибраний нами матеріал відповідає всім вимогам моделі Б.І. Хеймана.

Графік регресії W_i/V_i для ознаки маса 1000 насінин наведено на рис. 3.9.

Лінія регресії пересікла від'ємну частину вісі W_i , що свідчить про те, що детермінація цієї ознаки обумовлена наддомінуванням, показник ступеню домінування $H_1/D > 1$ і становив 3,14.

На основі графіка (рис. 3.9) можна визначити лінію, яка має найбільшу кількість домінантних генів. Це — лінії БЗ 1, БЗ 5 та БЗ 6, оскільки вони мають найменшу варіансу і коваріансу і знаходяться у лівому нижньому куту графіка. Лінія БЗ 3 мала найбільшу варіансу і коваріансу — відповідно 5,5 і 2,4 та знаходилася у верхній правій частині графіка.

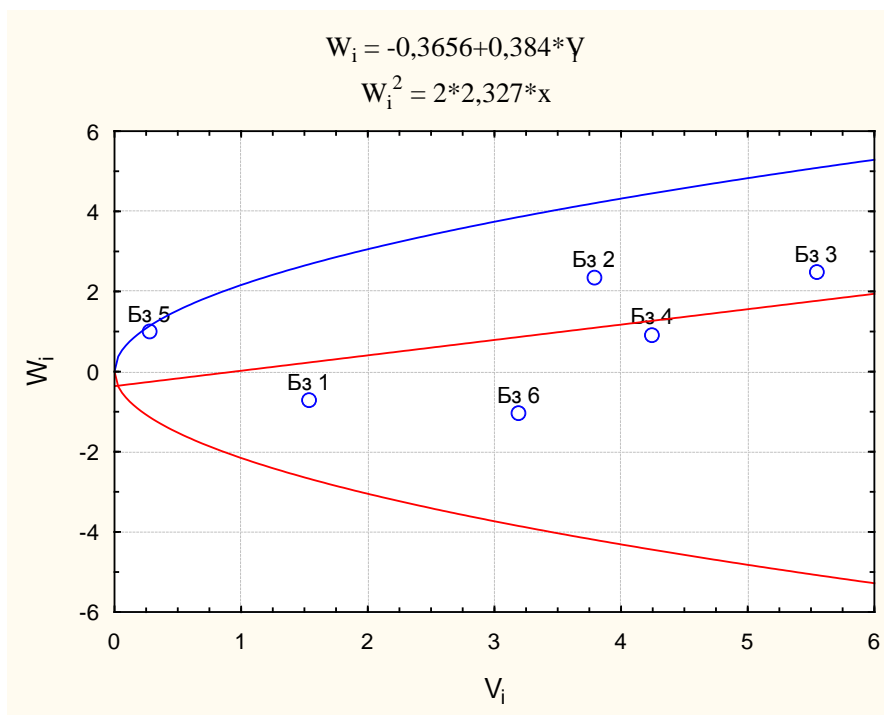


Рис. 3.9. Графік к регресії W_i/V_i для ознаки маса 1000 насінин у міжлінійних гібридів буряків цукрових, модель Хеймана

Відношення $H_2/4H_1$ вказує на частоту генів з домінантними і рецесивними ефектами. При відношенні, яке дорівнює 0,25 або близько до нього, алелі з цими ефектами розподілені однаково між батьківськими формами. Відхилення в бік менше або більше 0,25 вказує на асиметрію у розподілі алелів у локусах, які показують домінантність. За компонентами генетичної дисперсії, встановленими у нашому досліді, це значення було

0,18, тобто відмічена асиметрія розподілу. Визначення складової мінливості за величиною F , яка відображає напрям домінування окремих ліній, показало, що лінія БЗ 3 мала від'ємну величину, всі інші лінії мали позитивний (додатній) напрям (Додаток Л).

Метод діалельних схрещувань дозволив визначити кількість генів, яка контролює ознаку маса 1000 насінин. На основі статистичного аналізу виявлено, що генетичний контроль цієї ознаки здійснюється вісьмома генами (або групами генів). Коефіцієнт успадкування у широкому сенсі становив 0,8, що свідчить про високу генотипову складову у фенотиповому вираженні ознаки. Коефіцієнт у вузькому значенні становив 0,2, що свідчить про відносно невисоку частку впливу адитивних генів батьківських форм.

Аналіз генотипової структури мінливості ознаки 1000 насінин підтвердив невисоку частку адитивної дії генів, у досліджуваному наборі батьківських ліній вона становила 7 % — варіації ЗКЗ запилювачів і 28 % материнських форм, у той час як гени неадитивної дії (СКЗ-варіації) були переважаючими і становили 44 % від загальної генотипової дисперсії (рис. 3.10).

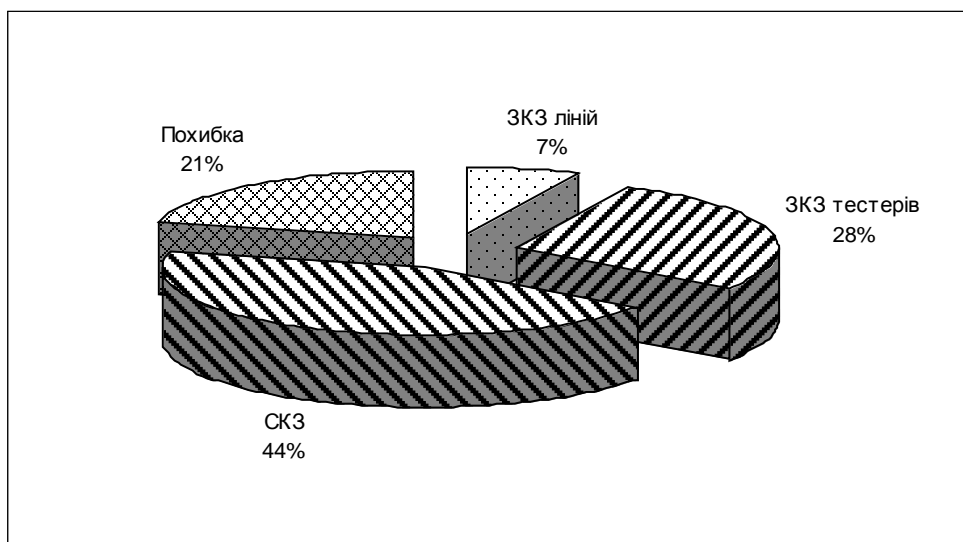


Рис. 3.10. Структура генотипової мінливості ознаки 1000 насінин гібридів за участю запилювачів буряків цукрових (діалельна схема), УДСС, 2011-2013 рр.

Визначення ефектів ЗКЗ за методом Б.І. Хеймана показало, що носієм цінних адитивних комплексів генів була лінія БЗ 6 (ефект ЗКЗ становив 1,09 і був достовірним). Позитивними, проте недостовірними ефектами характеризувалися також лінії БЗ 3 і БЗ 1 — відповідно +0,26 і +0,16 (рис. 3.11).



Рис. 3.11. Ефекти загальної комбінаційної здатності ліній запилювачів буряків цукрових, визначених за методом Хеймана і на основі багатотестерного топкросу, 2011-2013 рр.

Ефекти специфічної комбінаційної здатності і реципрокні ефекти компонентів міжлінійних гібридів наведено у табл. 3.9.

Таблиця 3.9.

Ефекти специфічної комбінаційної здатності і реципрокні ефекти компонентів міжлінійних гібридів буряків цукрових

Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 1	#	-1,22*	0,60	1,39*	0,63	-2,28*
		-2,31	0,75	-0,11	-4,32	3,32
БЗ 2	-1,22*	#	-0,07	-0,57	0,33	2,69*
	-2,31		-1,80	-1,76	1,43	0,60

Продовження таблиці 3.9.

Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 3	$\frac{0,60}{0,75}$	$\frac{-0,07}{-1,80}$	#	$\frac{2,71^*}{-1,37}$	$\frac{-0,77}{0,15}$	$\frac{1,28^*}{5,68}$
БЗ 4	$\frac{1,39^*}{-0,11}$	$\frac{-0,57}{-1,76}$	$\frac{2,71^*}{-1,37}$	#	$\frac{-0,02}{1,94}$	$\frac{-0,66}{-2,06}$
БЗ 5	$\frac{0,63}{-4,32}$	$\frac{0,33}{1,43}$	$\frac{-0,77}{0,15}$	$\frac{-0,02}{1,94}$	#	$\frac{-0,59}{3,02}$
БЗ 6	$\frac{-2,28^*}{3,32}$	$\frac{2,69^*}{0,60}$	$\frac{1,28^*}{5,68}$	$\frac{-0,66}{-2,06}$	$\frac{-0,59}{3,02}$	#

Примітка: у чисельнику — ефекти специфічної комбінаційної здатності, у знаменнику — реципрокні ефекти;

* — достовірні відмінності від середньої популяційної на 5 %-му рівні значущості.

Як показав аналіз табл. 3.9. високі ефекти СКЗ мали батьківські форми у комбінацій: БЗ 1×БЗ 4 (+1,39*), БЗ 2×БЗ 6 (+2,69*). Материнська форма БЗ 3 добре комбінувалася з лінією БЗ 4 (+2,71*) та БЗ 6 (+1,28*).

За допомогою діалельної схеми вдалося виявити і реципрокні ефекти, які були як позитивними, так і негативними, тобто підвищували або знижували значення ознаки маси 1000 насінин. Високими реципрокними ефектами характеризувалися комбінації БЗ 1×БЗ 6 (+3,32), БЗ 2×БЗ 5 (+1,43), БЗ 3×БЗ 6 (+5,68), БЗ 4×БЗ 5 (+1,94) та БЗ 5×БЗ 6 (+3,02). Негативно на масу 1000 насінин впливали реципрокні ефекти у схрещуваннях БЗ 1×БЗ 5 (-4,32), БЗ 1×БЗ 2 (-2,31), БЗ 2×БЗ 3 (-1,80), БЗ 2×БЗ 4 (-1,76), БЗ 3×БЗ 4 (-1,37) та БЗ 4×БЗ 6 (-2,06).

На основі виявлених ефектів ЗКЗ, СКЗ та реципрокних впливів було виявлено, що найвище значення маси 1000 насінин спостерігалось у гібридній комбінації БЗ 2×БЗ 6 (34,95 г) (табл. 3.10). Таке значення маси 1000 насінин зумовлено високою ЗКЗ батьківської форми (+1,09) (рис. 3.11) та високою СКЗ (+2,69*) (табл. 3.9). У гібридній комбінації БЗ 4×БЗ 1 маса 1000

насінин становила 31,67 г, що залежало виключно від СКЗ (+1,39*). У генетичній детермінації високого показника маси 1000 насінин у комбінації БЗ 3×БЗ 6 (30,55 г) ключову роль грали адитивні гени батьківського компоненту гібрида (+1,09*) (рис. 3.11) та неадитивні ефекти генів (+1,28*) (табл. 3.9). Проте у цій комбінації найвищий внесок у формування ознаки внесли реципрокні ефекти (+5,68), які були найвищими у досліджуваному наборі. Високе значення ознаки у гібрида БЗ 4×БЗ 3 було в основному зумовлено неадитивною дією генів (+2,71*) (табл. 3.9).

Отже, на фенотипове вираження ознаки маса 1000 насінин впливає сумарна дія різнонаправлених ефектів — адитивних, неадитивних та реципрокних. Це слугує підтвердженням гіпотези генетичного балансу М.В. Турбіна про те, що нормальний розвиток ознаки є результат певної рівноваги між протилежно направленими діями різних спадкових факторів [177].

Таблиця 3.10.

Маса 1000 насінин у міжлінійних гібридів буряків цукрових (діалельна схема), середнє за 2011-2013 рр.

Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 1	27,15	22,13*	27,75	23,03*	24,05	25,08
БЗ 2	26,75	23,88	25,60	28,10	26,33	34,95*
БЗ 3	26,25	25,83	22,80	27,00	25,15	30,55*
БЗ 4	31,67*	21,45*	30,60*	23,00*	23,48*	23,98
БЗ 5	27,58	23,48*	23,95	26,22	24,52	28,55*
БЗ 6	24,77	23,60	26,67	28,10	22,50*	27,90

$HP_{0,05} = 2,4$ г.

* — достовірні відмінності від середньої популяційної на 5 %-му рівні значущості.

Досліджувані багатонасінні запилювачі були схрещені також і за схемою багатотестерного топкросу. Дисперсійний аналіз даних показав, що

між топкросними гібридами існують істотні відмінності: $F_{\text{факт}}=11,35 > F_{\text{теор}}=1,65$. Вплив батьківських форм у формуванні ознаки маса 1000 насінин був також істотний, оскільки $F_{\text{факт}} > F_{\text{теор}}$ (Додаток М).

Внесок компонентів схрещування у гібридів був неоднаковим: частка материнської форми, як джерела мінливості становила 6,7 %, батьківської (тестерів) — 27,9 %, ефект взаємодії компонентів як джерело варіації становив 43,9 %.

ЗКЗ багатонасінних ліній у топкросних схрещуваннях наведено на рис. 3.11. Найвищий ефект ЗКЗ був у лінії БЗ 2 (+1,6*). Порівняння цих двох методів показало, що ранги у ліній БЗ 3 і БЗ 4 співпадали, однак були і відмінності між цими ЗКЗ — ефектами у ліній, виявлених за діалельної гібридизації і за топкросної (БЗ 6, БЗ 2). Такі відмінності можна пояснити тим, що за топкросними гібридами не можна виявити реципрокні ефекти. Вони виявляються лише у діалельних гібридах. У зв'язку з цим, найбільш точним та інформативним методом визначення селекційно-генетичної цінності ліній є метод діалельних схрещувань [167, 177, 178].

Значимі позитивні ефекти СКЗ у топкросних гібридів були у комбінаціях БЗ 1×БЗ 3 (+2,6*), БЗ 4×БЗ 3 (+4,6*), БЗ 3×БЗ 2 (2,1*), БЗ 6×БЗ 4 (2,6*) (табл. 3.11), тобто ці лінії добре проявляють себе у конкретних комбінаціях.

Таблиця 3.11.

Ефекти СКЗ компонентів багатонасінних запилювачів буряків цукрових за топкросними схрещувань

Лінії	Ефект взаємодії					
	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 1	0,9	-0,2	2,6*	-1,8*	0,8	-2,3*
БЗ 2	-2,3*	-1,2	-2,3*	0,5	0,3	4,8*
БЗ 3	-1,4	2,1*	-3,7*	0,8	0,5	1,7*
БЗ 4	4,6*	-1,7	4,6*	-2,6*	-0,6	-4,3*

Продовження таблиці 3.11.

Лінії	Ефект взаємодії					
	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 5	0,5	0,3	-2,0*	0,6	0,4	0,3
БЗ 6	-2,2*	0,6	0,8	2,6*	-1,5	-0,2
Ефекти фактора В	1,4*	-2,6*	0,3	-0,1	-1,6*	2,5*

* — достовірні відмінності на 5 % рівні значущості.

Таким чином, на основі застосування методу діалельних схрещувань і математичної обробки за Б.І. Хейманом, можна стверджувати, що генетичний контроль ознаки маса 1000 насінин здійснюється 8 генами (або групами генів). Визначено лінії, які мають найбільшу кількість домінантних генів (БЗ 1, БЗ 5, БЗ 6). У генотиповій мінливості ознаки маса 1000 насінин переважаючою була неадитивна частка генів (44 %), що свідчить про доцільність цілеспрямованого підбору пар для гібридизації. Носієм цінних адитивних комплексів генів є лінія БЗ 6. Виявлено комбінації з високою масою 1000 насінин, що перевищує 30 г (БЗ 6×БЗ 2, БЗ 4×БЗ 1, БЗ 4×БЗ 3, БЗ 3×БЗ 6). З урахуванням ефектів комбінаційної здатності визначено генетичну детермінацію гетерозисного ефекту за цією ознакою. Більш інформативним і точним методом для вивчення генетичної цінності ліній є метод діалельних схрещувань [165], який дозволяє, крім адитивних і неадитивних ефектів, виявити і реципрокні ефекти досліджуваних ліній.

Вище вказане в розділі три дозволяє відмітити наступне:

1. Ознаки «енергія проростання насіння», «схожість насіння» і «маса 1000 насінин» контролюються адитивно-домінантною генетичною системою із середнім ступенем домінування відповідно 54,0; 57,9 та 3,14 (наддомінування).

2. На основі аналізу за методом Б.І. Хеймана встановлена статистично достовірна значущість переважаючих ефектів генів: неадитивних — для енергії проростання насіння і маси 1000 насінин і

реципрокних ефектів — для схожості насіння у гібридів, одержаних за діалельною схемою.

3. Встановлена асиметричність розподілу домінантних і рецесивних генів для схожості насіння і маси 1000 насінин.

4. Виділено генетично цінні лінії за енергією проростання насіння БЗ 3 та БЗ 5, за схожістю насіння БЗ 1 та БЗ 6.

РОЗДІЛ 4

СЕЛЕКЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНА ОЦІНКА ЗАПИЛЮВАЧІВ БУРЯКІВ ЦУКРОВИХ ЗА ПРОДУКТИВНІСТЮ

Для отримання ефекту гетерозису у гібридів необхідною умовою є підбір комбінаційно-цінних батьківських пар, комплементарна взаємодія генів у яких призводить до перевищення значень кількісних ознак у потомстві порівняно з компонентами гібридизації (гіпотетичний гетерозис) або ж з кращою із батьків (істинний гетерозис) [179]. Оцінку загальної і специфічної комбінаційної здатності (ЗКЗ і СКЗ) здійснюють у різних системах контрольованих схрещувань, які відрізняються між собою обсягами експериментальних гібридів та ступенем інформативності одержаних параметрів, за якими можна прогнозувати гетерозис [122, 167, 172].

4.1. Використання діалельних схрещувань для селекційно-генетичної оцінки врожайності запилювачів буряків цукрових

Сучасні гібриди буряків цукрових на основі цитоплазматичної чоловічої стерильності спроможні давати у виробництві високий урожай — 70–80 т/га. Потенціал урожайності культури є досить високим, він оцінюється у 80–100 т/га [17, 29, 74, 81, 93]. Для стабільного відтворення гетерозису у кінцевих (товарних) ЧС-гібридів у схрещування необхідно вводити батьківські компоненти з високою комбінаційною здатністю, яку виявляють у полікросах, топкросах, діалельних схрещуваннях [180-182]. Останній із них дає можливість найповніше виявити генетичні параметри досліджуваних ліній.

За результатами сортовипробування було визначено врожайність гібридів у діалельних схрещуваннях, яку наведено у додатку Н.

На рис. 4.1. наведено врожайність ліній-запилювачів і середні показники міжлінійних гібридів, створених на основі кожної із них. Як показав аналіз, міжлінійні гібриди за участю запилювачів БЗ 2 та БЗ 3 у результаті гібридизації (у середньому) не підвищили врожайність, яка становила відповідно 39,8 і 39,6 т/га та 40,2 і 40,8 т/га. За фактором А (лінії) у середньому найкращу реакцію на гібридизацію мали запилювачі БЗ 1 (44,9 т/га) та БЗ 4 (43,5 т/га).

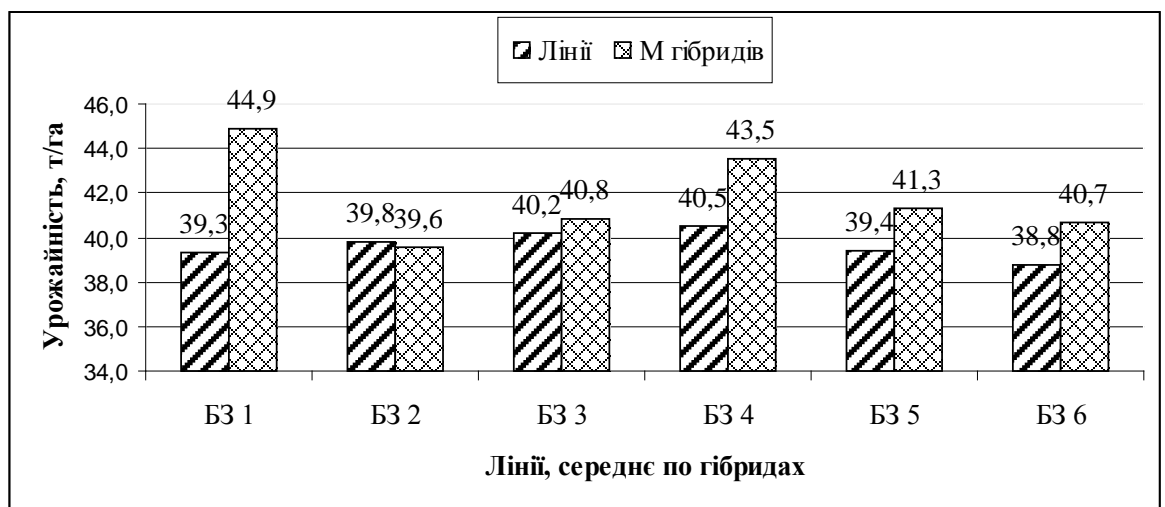


Рис. 4.1. Урожайність ліній-запилювачів буряків цукрових і діалельних гібридів, середнє за 2012–2014 рр.

За участю ліній БЗ 2 та БЗ 4 було отримано високоврожайну гібридну комбінацію (44,2 т/га), а за участю ліній БЗ 3 та БЗ 6 і БЗ 4 та БЗ 6 — гібриди з високим показником цієї ознаки — відповідно 47,4 та 46,5 т/га, що свідчить про значне варіювання генотипів (Додаток Н).

Решта ліній-запилювачів характеризувалися позитивною реакцією на гібридизацію, оскільки всі вони достовірно перевищували врожайність запилювачів «у чистоті». У запилювача БЗ 1 врожайність становила 39,3 т/га, а у гібридів, створених на основі цих ліній вона, збільшилась на 5,6 т/га і становила 44,9 т/га. Ця різниця була найбільшою у досліджуваному наборі селекційних матеріалів.

Причиною такої неоднозначної реакції на гібридизацію (за діалельною схемою) є різна комбінаційна здатність компонентів, яка виражається через ефекти адитивної (ЗКЗ) і неадитивної (СКЗ) дії генів. Проте тільки у діалельних гібридів можна виявити і реципрокні ефекти, що дозволяє більш точно встановити генетичну природу гетерозису і цілеспрямовано підбирати батьківські пари для формування високоврожайних гібридів.

Кращими лініями за урожайністю визнано лінії БЗ 1 та БЗ 4, у яких ефекти ЗКЗ були високо достовірними — +1,07* та 1,31* (рис. 4.2). У гібридів, створених на основі цих ліній, адитивні ефекти генів є переважаючими у формуванні гетерозису. Проте, як відомо, у детермінації будь-якої кількісної ознаки, у тому числі врожайності, беруть участь крім адитивних ефектів, неадитивні і реципрокні ефекти компонентів, які можуть підвищувати або знижувати ознаку у гібриді.

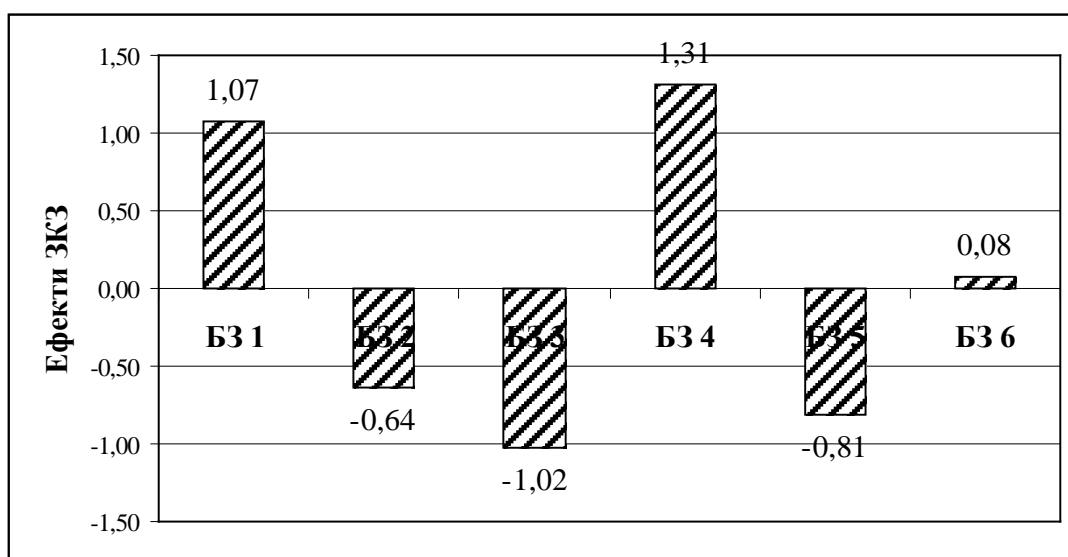


Рис. 4.2. Ефекти ЗКЗ багатонасінних запилювачів буряків цукрових, 2012–2014 рр.

Істотний внесок у формування високих позитивних неадитивних ефектів генів урожайності внесли компоненти БЗ 2 і БЗ 1, БЗ 5 і БЗ 1, БЗ 2 і БЗ 4, БЗ 6 і БЗ 4. Прояву гетерозису сприяли також позитивні реципрокні ефекти гібридних комбінацій БЗ 2×БЗ 1, БЗ 3×БЗ 1, БЗ 3×БЗ 4, БЗ 3×БЗ 5 та

БЗ 4×БЗ 5. Сумарне вираження всіх позитивних ефектів дій і взаємодій генів сприяли формуванню гетерозису у гібридів F₁ (табл. 4.1).

У досліджуваному наборі 30 діалельних гібридів на основі шести ліній-запилювачів методом дисперсійного аналізу встановили внесок кожного із типів генних взаємодій. Найбільша частка генотипової дисперсії припадала на адитивні ефекти — 39,8 %.

Таблиця 4.1.

Ефекти специфічної комбінаційної здатності ліній і реципрокні ефекти гібридів буряків цукрових, одержаних за діалельною схемою, середнє за 2012–2014 рр.

Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 1	#	2,08* ———— 2,40*	-0,84 ———— 3,20*	-0,06 ———— -0,13	1,67* ———— -3,25	2,47* ———— -0,25
БЗ 2	2,08* ———— 2,40*	#	-0,51 ———— -2,13	-0,40 ———— -2,50	0,26 ———— -2,88	1,55* ———— -1,50
БЗ 3	1,07 ———— -1,88	3,03* ———— -2,13	#	2,88* ———— 0,38	-2,26* ———— 0,13	1,78* ———— 2,50
БЗ 4	-0,06 ———— -0,13	-0,40 ———— -2,50	2,88* ———— 0,38	#	3,86* ———— 3,38	-2,35* ———— 4,00
БЗ 5	1,67* ———— -3,25	0,26 ———— -2,88	3,86* ———— 0,13	1,51* ———— 3,38	#	1,51* ———— 0,88
БЗ 6	2,47* ———— 0,25	1,55* ———— -1,50	1,78* ———— 2,50	-2,35* ———— 4,00	1,51* ———— 0,88	#

Примітка: у чисельнику — ефекти специфічної комбінаційної здатності, у знаменнику — реципрокні ефекти;

* — достовірні відмінності на 5 % рівні значущості.

Реципрокні ефекти генів були також високими, хоча і дещо меншими — 36,4 %, а неадитивні ефекти генів у генотиповій мінливості ознаки урожайності становили 23,8 % (рис. 4.3).

Метод діалельних схрещувань дозволяє виявити також і компоненти генетичної дисперсії, на основі яких встановлюють параметри генотипової мінливості полігенно контрольованих ознак. Так, загальна ступінь домінантності визначена як відношення H_1/D , тобто домінантного ефекту до складової варіації, зумовленої адитивними ефектами генів, було більше одиниці (8,261), тобто мало місце наддомінування (Додаток П).

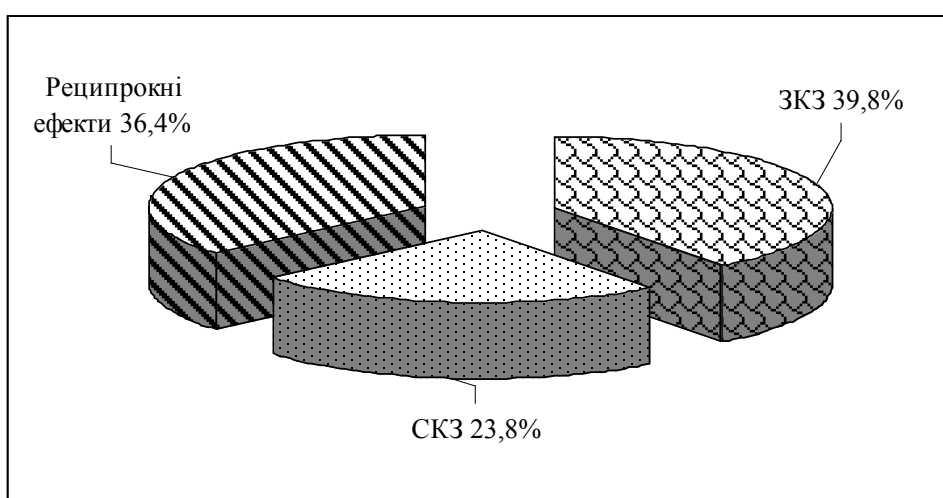


Рис. 4.3. Структура генотипової мінливості урожайності діалельних гібридів буряків цукрових, середнє за 2012-2014 рр.

Це також підтверджується і на графіку регресії, оскільки лінія регресії перетинає вісь W_i нижче нуля (рис. 4.4).

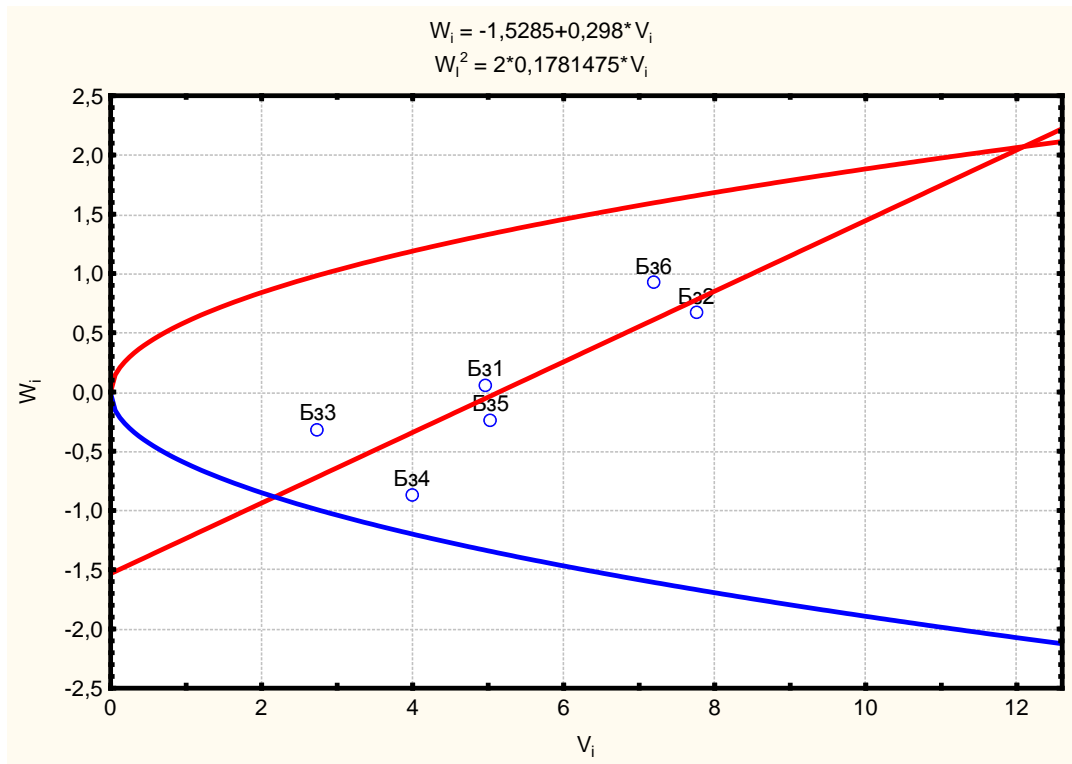


Рис. 4.4. Графік регресії W_i на V_i (графік Хеймана) для ознаки урожайності міжлінійних гібридів буряків цукрових, середнє за 2012–2014 рр.

На основі генетичного аналізу було виявлено також відносну частку домінантних і рецесивних генів, які контролюють ознаку у батьківських ліній. Лінії, які мають найбільшу кількість домінантних генів, знаходяться у нижньому лівому куті графіка (це лінії БЗ 3 і БЗ 4), а лінії з найбільшою кількістю рецесивних генів — у верхньому правому куті (БЗ 2 і БЗ 6). Визначено для кожної із шести ліній напрям домінування. Якщо числове його вираження більше нуля, то це вказує на домінування у бік збільшення ознаки (БЗ 3 та БЗ 4). У решти ліній напрям домінування був менше нуля (від -2,0 до -8,2), що свідчить про домінування ознаки у бік зменшення. Виявлено асиметрію у розподілі домінантних і рецесивних генів, оскільки отримане значення 0,18 суттєво відрізнялось від теоретичного 0,25.

Відношенням h^2/H_2 виявлено і кількість генів або груп генів, що зумовлюють ознаку врожайності у гібридів буряків цукрових. Їх виявилось 14 (Додаток П), що свідчить про полігенний контроль урожайності і вказує

на труднощі, пов'язані із селекцією ознаки, добором кращих ліній і формуванням високоврожайних гібридів на їх основі.

Коефіцієнти успадкування у широкому сенсі становили $H^2=0,7$, у вузькому — $h^2=0,3$, тобто генетичне покращення ознаки можливе ретельним підбором батьківських пар для гібридизації на основі прогнозування гетерозисного ефекту.

Отже, на основі генетичного аналізу ліній-запилювачів буряків цукрових виявлено успадкування ознаки урожайності, який здійснюється 14 генами (або групами генів). Відібрано лінії з високою ЗКЗ (БЗ 1 та БЗ 4), які характеризувалися істотними адитивними ефектами генів. Виявлено реципрокні ефекти та ефекти СКЗ, які суттєво впливали на гетерозис гібридів, їх частка впливу становила відповідно 36,4 та 23,8 %. Відібрано гібридні комбінації F_1 для добору джерел генів високої урожайності і їх повторного випробування у F_2 .

4.2. Генетичні особливості запилювачів буряків цукрових за ознакою врожайності у топкросних схрещуваннях

Як вже було зазначено у розділі 4.1, генотипову варіансу у діалельних схрещуваннях було розкладено на варіанси, пов'язані з адитивними, неадитивними та реципрокними ефектами.

У селекційній практиці найчастіше використовують топкросну гібридизацію. Проте реципрокні ефекти у такому генетичному аналізі «завуальовані», тобто адитивна дія генів і неадитивна їх взаємодія буде завищеною.

Це підтвердив аналіз генетичної цінності досліджуваних ліній. Достовірно високою ЗКЗ за врожайністю володіли запилювачі БЗ 1 (+3,07*) і БЗ 4 (+1,67*) (табл. 4.2). Порівняння ефектів ЗКЗ у діалельних (рис. 4.2) і топкросних схрещуваннях (табл. 4.2.) показав, що ці дві системи добре

диференціювали лінії за врожайністю, хоча ефекти були вищими у топкросах.

Таблиця 4.2.

Ефекти ЗКЗ та СКЗ багатонасінних ліній-запилювачів і тестерів буряків цукрових за врожайністю в топкросних схрещуваннях, УДСС, середнє за 2012-2014 рр.

Лінії	Ефекти ЗКЗ ліній	Ефекти СКЗ					
		Т 1	Т 2	Т 3	Т 4	Т 5	Т 6
БЗ 1	3,07*	-4,73*	0,89	0,34	2,92	0,34	0,24
БЗ 2	-2,22*	3,26*	-0,78	-0,66	3,58*	-1,33	-4,07
БЗ 3	-1,04	-2,02	-0,36	0,35	-2,17	-1,18	5,38*
БЗ 4	1,67*	-2,63	1,70	0,85	-4,08*	2,41	1,74
БЗ 5	-0,41	4,69*	-0,45	-0,97	-2,12	-1,00	-0,14
БЗ 6	-1,07	1,42	-0,99	0,09	1,87	0,76	-3,15*
Ефекти ЗКЗ тестерів			-0,93	0,95	-1,00	0,95	-1,20

Примітка: * — статистично значущі ефекти ЗКЗ та СКЗ на 5% рівні значущості.

На основі цих ліній з великою ймовірністю можна чекати формування кращих гібридів. Достовірно високими ефектами СКЗ володіли батьківські форми гібридів БЗ 5×Т. 1 (4,69*), БЗ 2×Т. 4 (3,58*) і БЗ 3×Т. 6 (5,38*).

Кращі гібридні топкросні комбінації перевищували середньопопуляційний показник врожайності на 7,9...16,5 % (табл. 4.3). Врожайність гібрида БЗ 1×Т 4 (48,8 т/га) була переважно зумовлена високою ЗКЗ запилювача БЗ 1, ефекти СКЗ і ЗКЗ тестера були високими і позитивними — відповідно +2,92 і +0,95 (табл. 4.2). У двох інших гібридів за участю запилювачів БЗ 1 високий рівень врожайності залежав від впливу адитивних генів батьківської форми. У детермінації високої врожайності гібрида БЗ 3×Т 6 (47,4 т/га) вирішальну роль грали достовірні адитивні ефекти генів батьківських форм (+5,38*).

Таблиця 4.3.

Урожайність кращих топкросних гібридів буряків цукрових, 2012-2014 рр.

№ з/п	Гібридні комбінації	Врожайність	
		т/га	% до середньої популяційної
1	БЗ 1×Т 4	48,8	116,5
2	БЗ 1×Т 6	46,4	110,7
3	БЗ 1×Т 2	46,8	111,7
4	БЗ 3×Т 6	47,4	113,1
5	БЗ 4×Т 2	46,1	110,0
6	БЗ 4×Т 6	46,5	110,9
7	БЗ 5×Т 1	45,2	107,9

Формування гетерозису гібрида БЗ 4×Т 6 залежало від достовірно високих ефектів ЗКЗ запилювача і тестера, а також позитивного ефекту СКЗ. Врожайність гібридної комбінації БЗ 5×Т 1 (107,9 % від середньопопуляційної) була переважно зумовлена високими достовірними неаддитивними ефектами обох батьківських форм (+4,69*).

У досліді з використання тестерних схрещувань у мінливість генотипів за врожайністю найбільший внесок мали неаддитивні ефекти генів (55,5 %). Вклад адитивних ефектів ліній оцінювався в 33,2 %, а тестерів — в три рази нижче (11,3 %) (рис. 4.5).

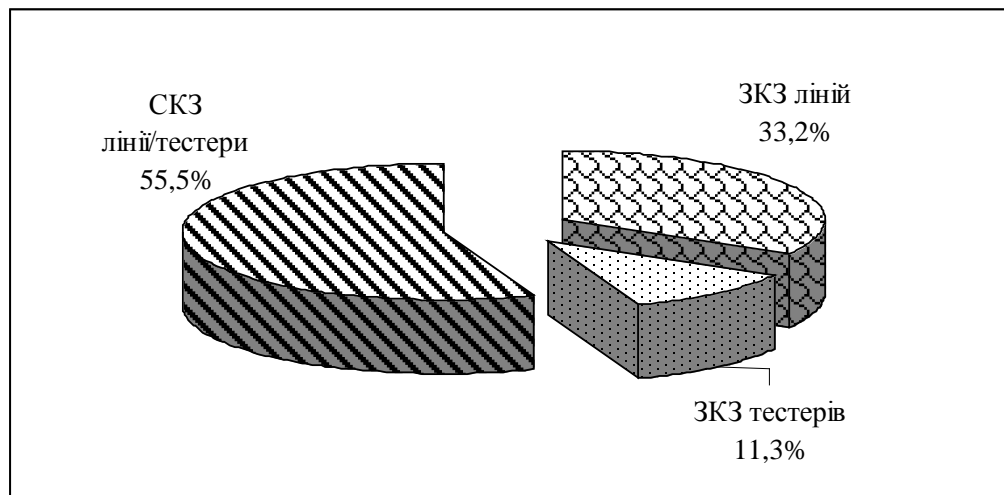


Рис. 4.5. Структура генотипової мінливості за топкросних схрещувань, УДСС, середнє за 2012-2014 рр.

Такий аналіз свідчить про необхідність ретельного підбору компонентів до формування гетерозисних гібридів на основі прогнозу за селекційно-генетичної цінності ліній на більш ранніх етапах селекції.

Таким чином, отримані дані підтверджують всю складність генетичної детермінації гетерозису (теорія генетичного балансу Н.В. Турбіна) [44, 71, 72]. Вона припускає, що розвиток ознаки — це результат певної рівноваги між протилежно спрямованими діями різних спадкових факторів на цю ознаку (адитивність, домінування, епістаз). Комбінаційно-цінними лініями за врожайністю визнані БЗ 1 і БЗ 4, кращими парами з високим неаддитивним (комплементарним) ефектом — БЗ 3×Т. 6 і БЗ 5×Т. 1. Ці лінії будуть використані для формування високоврожайних гетерозисних гібридів буряків цукрових.

4.3. Генетичні особливості запилювачів буряків цукрових за ознакою цукристості у діалельних і топкросних схрещуваннях

Ефективне ведення селекції буряків цукрових можливе лише за умови знання генетичної зумовленості господарсько-цінних ознак, за якими вона здійснюється. Продуктивність формують урожайність і цукристість, тому

інформація про генетичний контроль цих ознак сприятиме цілеспрямованому підбору пар для гібридизації.

Цукристість — важлива складова, що впливає на продуктивність буряків цукрових. Ця ознака є важливою при створенні гібридів на основі ЦЧС. Багато дослідників вказували на те, що цукристість як ознака у сортових популяціях характеризується значним коефіцієнтом варіації (від 15 до 21%). Його показник є значно нижчим порівняно із урожайністю [183, 184]. У популяції з однаковим коефіцієнтом мінливості можуть бути різні абсолютні значення цукристості і навпаки [23]. Описані потомства високоцукристих трансгресивних форм з низькою частотою (0,7-1,4 %) (В.А. Логвинов) [185].

Мінливість цукристості залежить як від генотипових факторів, так і від умов середовища та їх взаємодії. Крім того, генетична формула ознаки (співвідношення різних типів генних взаємодій) змінюється залежно від певних етапів онтогенезу [186]. Мінливість цієї ознаки в популяціях залежить в основному від адитивних ефектів генів, в міжлінійних гібридів — від адитивних і неадитивних ефектів [187-189]. Вплив на фенотипове вираження цукристості різних факторів (екологічних, агротехнічних та ін.), що маскують «генетичні параметри» ознаки, створюючи при цьому труднощі при відборах цінних генотипів, вивчено різними авторами достатньо повно [190-191]. Натомість, генетичний контроль цукристості у цукрового буряка вивчено значно менше.

Багато вчених вказували на проміжний тип успадкування цукристості. У дослідях М.В. Турбіна, С.Т. Бережко, В.Е. Бормотова, при схрещуванні буряків різного рівня плідності цукристість гібридів F_1 , була на рівні середніх значень батьківських форм [44, 192- 194].

У дослідях І.Я. Балкова, М.О. Корнєєвої, В.П. Перетятко за гібридизації популяційних матеріалів спостерігали успадкування цукристості за проміжним типом, проте при схрещуванні домінантних ліній проявлялося домінування кращої батьківської форми, а також наддомінування. За їх

даними, у міжсортних гібридів мінливість ознаки цукристості в основному залежала від адитивних ефектів генів, а в міжлінійних гібридів вона однаковою мірою залежала від адитивних і неадитивних ефектів [185].

При вивченні експресії комбінаційної здатності тетраплоїдних запилювачів білоцерківської селекції було виявлено, що у структурі фенотипової мінливості цукристості переважаючою часткою був вплив середовищних чинників, проте генотипова мінливість спричинена адитивною дією компонентів схрещування і їх взаємодію (неадитивна варіанса) були хоча і нижчими, але суттєвими, що вказує на необхідність добору високоадитивних форм для селекції гібридів з високим рівнем цукристості в конкретних екологічних умовах [195]. Загальноприйнятою точкою зору вважається його обумовленість багатьма генами. В.Г. Перетяцько посилається на дослідження І.І. Войткевича, що передбачали присутність 4-6 генів [106]. Про два типи успадкування і генетичний контроль не менше, ніж чотирма аллеломорфами, повідомляв В.Ф. Савицький [134, 183]. На контроль невеликою кількістю генів вказував І.А. Шевцов [129]. Гіпотезу про дигенне успадкування та вплив взаємодії множинних алелей знаходимо у В.Г. Перетяцька [195].

Отже, такі різні думки у вчених щодо кількості генів, що контролюють ознаку цукристості, спонукали застосувати діалельні схрещування, які дають найбільше генетичної інформації про цю складну ознаку. Для порівняння ефективності двох систем схрещування — діалельних і топкросних ми застосували також і багатотестерні топкроси.

Вивчення структури генотипової мінливості цукристості діалельних гібридів показало, що основна частка впливу належить неадитивним ефектам (40,7%). Адитивні ефекти генів батьків були майже рівними (18,4 і 18,1%). Реципрокні ефекти діалельних гібридів становили 22,7 %. (рис. 4.6).

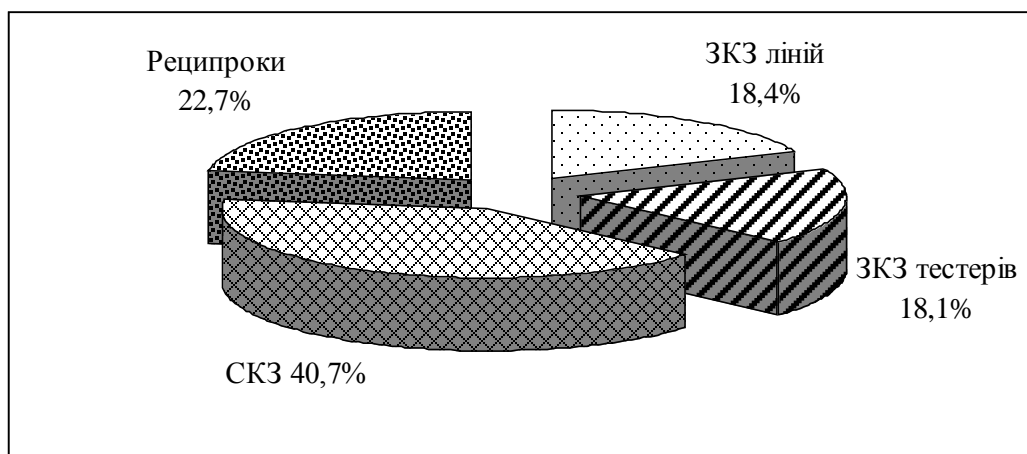


Рис. 4.6. Генотипова структура мінливості ознаки цукристості в діалельних схрещуваннях, середнє за 2012-2014 рр.

Порівняння внеску спадкових факторів за різних типів схрещувань показало, що у топкросних гібридів частка взаємодії компонентів гібридизації була більшою, ніж у діалельних і становила 52,3 проти 40,7%, вплив материнської і батьківської форм був майже рівним (24,4 і 23,3%), проте також більшим (рис. 4.7). Збільшену частку впливу цих факторів слід віднести на те, що у топкросів відомими математичними методами не ідентифікуються реципрокні ефекти, що, безумовно, знижує точність селекційно-генетичних характеристик.

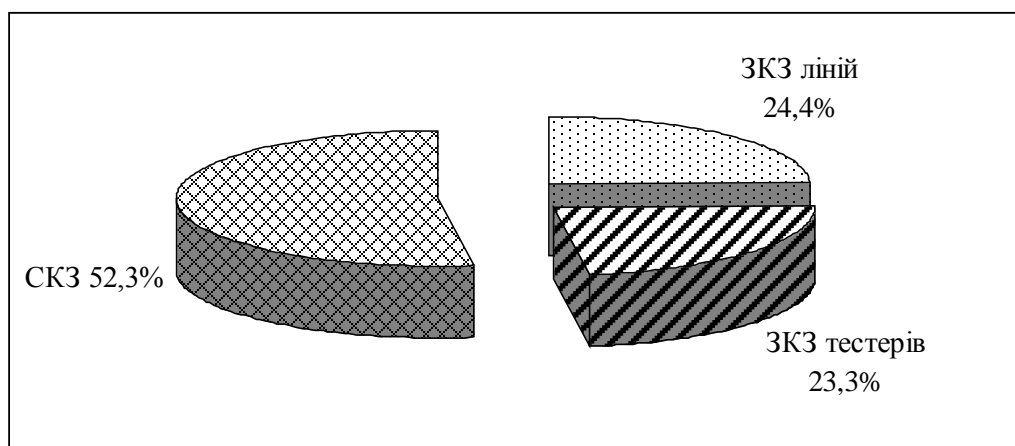


Рис. 4.7. Генотипова структура мінливості ознаки цукристості в топкросних схрещуваннях, середнє за 2012-2014 рр.

Дисперсійний аналіз виявив істотні відмінності за цукристістю між досліджуваними гібридами за участі багатонасінних запилювачів (для ліній $F_{\text{факт}}=11,65 > F_{\text{теор}}=2,37$; для тестерів $F_{\text{факт}}=11,13 > F_{\text{теор}}=2,37$; для взаємодії компонентів $F_{\text{факт}}=4,99 > F_{\text{теор}}=1,70$) (Додаток Р). Це дозволило диференціювати селекційні матеріали за генетичною цінністю і відібрати кращі із них для подальшого селекційного опрацювання. Як показали дослідження, цукристість гібридних комбінацій буряків цукрових за участю шести ліній запилювачів коливалася у широких межах. У середньому за участю ліній БЗ 2 та БЗ 1 одержано гібриди з найвищою цукристістю відповідно 17,57 та 17,5% (табл. 4.4).

Таблиця 4.4.

**Цукристість топкросних гібридів буряків цукрових, %. УДСС,
2012-2014 рр.**

Лінії (фактор А)	Темтери (фактор В)						Середні значення по фактору А
	Т 1	Т 2	Т 3	Т 4	Т 5	Т 6	
БЗ 1	17,07	18,23*	17,23	18,10*	16,77	17,60	17,50*
БЗ 2	17,50	17,93*	17,67	17,87*	17,00	17,43	17,57*
БЗ 3	17,13	17,00	16,63*	17,90*	16,60*	17,40	17,11
БЗ 4	16,80	17,50	17,60	16,20*	17,20	16,90	17,03*
БЗ 5	17,17	17,30	16,80	17,03	16,50*	17,10	16,98*
БЗ 6	17,07	17,40	17,17	16,53*	16,83	17,53	17,09
Середні значення по фактору В							Загальна середня
	17,12	17,56	17,18	17,27	16,82*	17,33	
							17,21

* — статистично значущі ефекти ЗКЗ та СКЗ на 5% рівні значущості.

Найнижча цукристість відмічена у комбінації БЗ4×Т4 (16,20%), найвища на фоні цього ж тестера — у комбінації БЗ1×Т4 (18,10%), а також в

комбінації БЗ1×Т2 (18,23%), що свідчить про взаємодію компонентів гібридизації.

Ефекти комбінаційної здатності наведено у Додатку С.

Визначення ефектів загальної комбінаційної здатності (ЗКЗ) за двох систем контрольованих схрещувань показало, що кращими лініями запилювачами виявилися лінії під умовними номерами БЗ2 і БЗ1 (ефекти ЗКЗ відповідно +0,35 і +0,29 — у топкросів і +0,1 та +0,35 у діалельних гібридів (рис. 4.8). Різниця між ними пояснюється впливом ефектів цитоплазми.

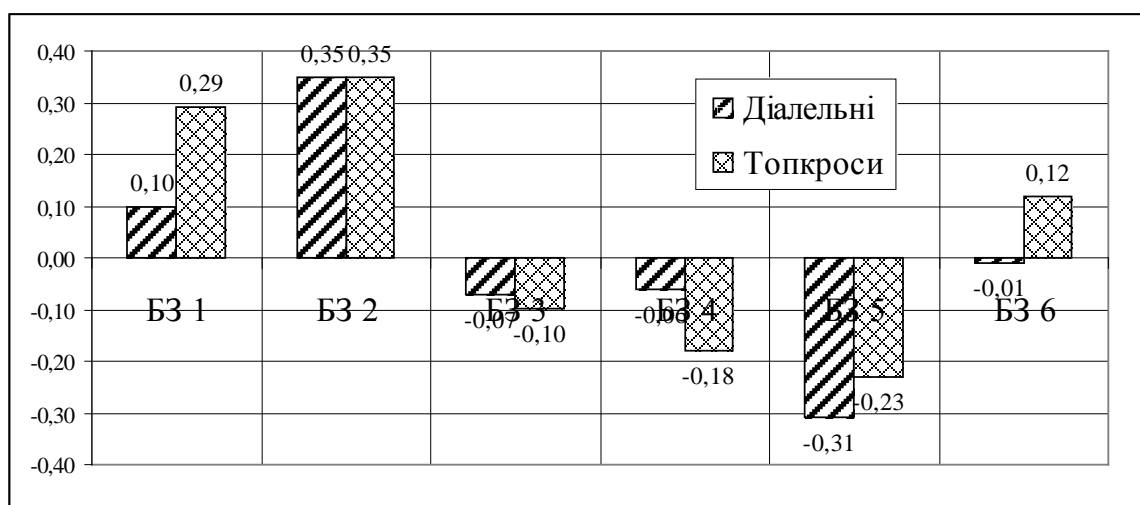


Рис. 4.8. Ефекти ЗКЗ ліній-запилювачів у топкросних і діалельних схрещуваннях, середнє за 2012-2014 рр.

Використання діалельних схрещувань дозволило визначити не лише ефекти специфічної комбінаційної здатності (СКЗ), але і реципрокні ефекти у кожної із досліджуваних гібридних комбінацій (табл. 4.5). Найвищими достовірними ефектами СКЗ характеризувалися комбінації БЗ3×БЗ4 (+0,66*) і БЗ5×БЗ4 (+0,28*). Реципрокні ефекти у комбінацій БЗ5×БЗ1, БЗ2×БЗ1 та БЗ1×БЗ4 були також суттєвими і становили відповідно 0,65, 0,37 та 0,33%.

Таблиця 4.5.

Ефекти специфічної комбінаційної здатності ліній і реципрокні ефекти гібридів буряків цукрових, одержаних за діалельною схемою, середнє за 2012-2014 рр.

Лінії	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6
БЗ 1	#	0,21 ———— 0,37*	-0,06 ———— 0,05	0,20 ———— 0,33*	-0,03 ———— 0,65*	0,03 ———— 0,18
БЗ 2	0,21 ———— 0,37*	#	-0,15 ———— 0,15	0,18 ———— -0,20	-0,10 ———— 0,15	-0,14* ———— -0,10
БЗ 3	-0,06 ———— 0,05	-0,15 ———— 0,15	#	0,66* ———— 0,08	-0,13* ———— 0,27	0,14 ———— 0,02
БЗ 4	0,20 ———— 0,33*	0,18 ———— 0,15	0,66* ———— 0,08	#	0,28* ———— 0,12	-0,43* ———— 0,18
БЗ 5	-0,03 ———— 0,65*	-0,10 ———— 0,15	-0,13 ———— 0,27	0,28* ———— 0,18	#	0,07 ———— 0,13
БЗ 6	0,03 ———— 0,18	-0,14* ———— -0,10	0,14 ———— 0,02	-0,43* ———— 0,18	0,07 ———— 0,13	#

Примітка: у чисельнику — ефекти специфічної комбінаційної здатності, у знаменнику — реципрокні ефекти;

* — статистично значущі ефекти ЗКЗ та СКЗ на 5% рівні значущості.

Значення ефектів специфічної комбінаційної здатності, розраховані за топкросами, є величинами більшими, оскільки топкросні схрещування не дозволяють ідентифікувати реципрокний ефект (Додаток Т).

З урахуванням сумарної дії адитивних і неадитивних ефектів генів, нами визначено три гетерозисні комбінації за ознакою цукристості, які істотно перевищили значення кращої батьківської форми.

Гетерозис істинний за цукристістю, який показує перевищення значення ознаки у гібридів порівняно з кращою батьківською формою), є

результатом сприятливої комбінації спадкових факторів, інтерпретованих ЗКЗ (адитивні ефекти) і СКЗ (неадитивні ефекти генів).

Гетерозис за цукристістю у гібридів порівняно з кращою батьківською формою виявлений у трьох з 36 гібридних комбінацій (рис. 4.9). Перевищення по відношенню до кращої батьківської форми (гетерозис істинний) було достовірним і склало від +0,3 (гібрид Б31×Б32) до +1,3% (Б33×Б34). Раніше про гетерозис за цукристістю повідомляли І.Я. Балков із співробітниками [185].

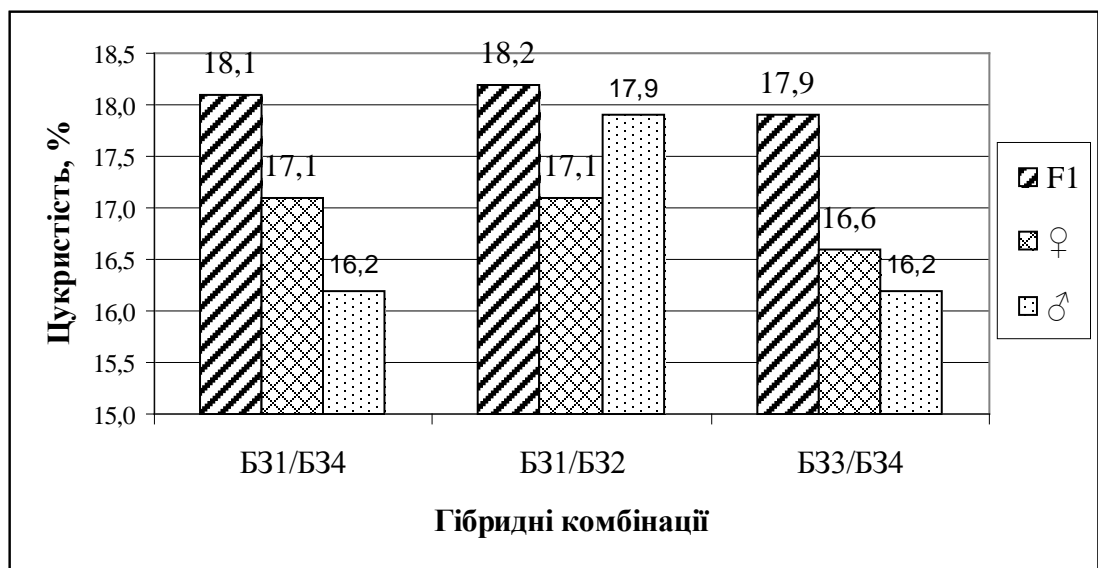


Рис. 4.9. Цукристість кращих діалельних гібридів порівняно з батьківськими формами, середнє за 2012-2014 рр.

На підставі моделі Б.І. Хеймана визначили компоненти генетичної дисперсії ознаки цукристості і їх співвідношення (табл. 4.6). Виявилось, що D (ефекти адитавності) менше H_1 (ефекти домінантності) відповідно 0,40 і 0,52, відношення $H_1/D = 1,297$.

Це вказує на те, що в прояві цієї ознаки ключова роль належить домінантним ефектам генів. Середня ступінь домінування була теж повною, оскільки $\sqrt{H_1/D} > 1$ і дорівнювала 1,139.

Співвідношення $H_2/4H_1$ вказує на розподіл домінантних і рецесивних алелей у батьківських форм. У нашому наборі гібридів воно дорівнювало 0,165, що істотно відрізнялося від показника 0,25, який вказує на

рівномірність розподілу їх між батьками. Домінантних алелів було в 2,4 рази більше, ніж рецесивних.

Таблиця 4.6.

Генетичні параметри і коефіцієнти успадкування ознаки цукристості у рослин буряків цукрових за результатами діалельних схрещувань

Генетичні параметри	Значення
Показник ступеню домінування, H_1/D	1,297
Середня ступінь домінування, $\sqrt{H_1/D}$	1,139
Асиметрія домінантних и рецесивних генів, $(0,25) H_2/4H_1$	0,165
Відношення домінантних генів до рецесивних у батьківських форм, $[\sqrt{4DH_1+F}] / \sqrt{4DH_1-F}$	2,413
Кількість генів, що контролюють ознаку, h^2/H_2	5,767
Коефіцієнт успадкування (у широкому сенсі)	0,851
Коефіцієнт успадкування (у вузькому сенсі)	0,459
Напрямок домінування лінії БЗ 1	0,447
Напрямок домінування лінії БЗ 2	0,517
Напрямок домінування лінії БЗ 3	0,481
Напрямок домінування лінії БЗ 4	-0,162
Напрямок домінування лінії БЗ 5	0,629
Напрямок домінування лінії БЗ 6	0,372

Показник h^2/H_2 вказує на кількість генів (або груп генів), контролюючих досліджувану ознаку. У нашому досліді ознака цукристості контролюється шістьма генами (цей показник дорівнював 5,767). Необхідно відзначити, що, виходячи з сучасної теорії еколого-генетичної організації кількісних ознак В.А. Драгавцева, «при зміні лімітуючого рист і розвиток фактора зовнішнього середовища змінюються спектр і число генів, що детермінують одну і ту ж кількісну ознаку», тобто «лім-фактор середовища»

змушує «впливати на ознаку продуктивності тих генів, які забезпечують найбільшу адаптивність даного генотипу до даного лім-фактору» [197, 198].

Велика різниця між коефіцієнтами успадкування у вузькому і широкому сенсі показує, що генетична мінливість обумовлена, головним чином, неадитивними ефектами, тобто простий добір за фенотипом не забезпечить очікуваних результатів, а поліпшення ознаки багато в чому буде залежати від підбору батьківських пар.

Позитивний показник всіх ліній (>0), крім лінії БЗ 4, вказує на те, що у лінії домінування спрямовано у бік підвищення значення досліджуваної ознаки у гібридів, створених за їх участю, тобто ці лінії є перспективними для подальшого селекційного опрацювання з метою створення експериментальних гібридів.

На підставі генетичного аналізу побудовано графік Б.І. Хеймана (рис. 4.10), який дає розподіл ліній за відносною часткою домінантних і рецесивних генів, що контролюють ознаку цукристості у батьківських ліній. Найбільшою кількістю домінантних генів характеризувалася лінія БЗ 5, що знаходиться в нижньому лівому кутку графіка, а найбільшою кількістю рецесивних генів — лінія БЗ4 (верхня права частина графіка). Така диференціація ліній цікава більшою мірою з точки зору генетичних досліджень, однак ці характеристики дозволяють більш свідомо вести підбір батьківських пар для гібридизації.

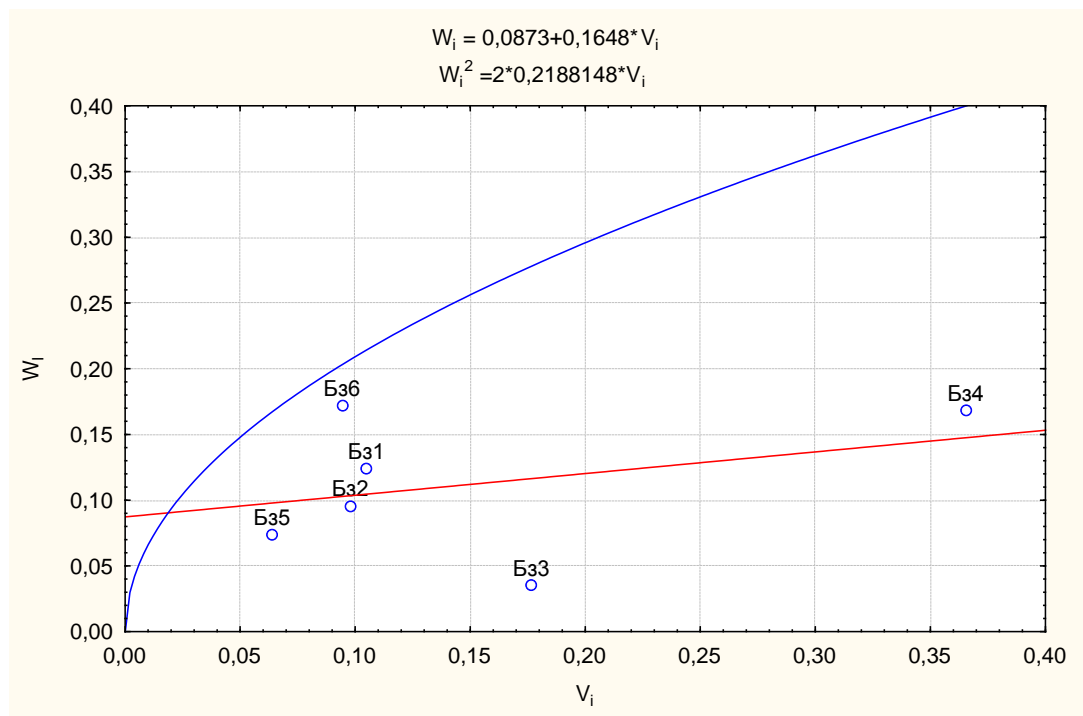


Рис. 4.10. Графік регресії W_i на V_i (за Хейманом) для ознаки цукристості у ліній буряків цукрових

Таким чином, при створенні високогетерозисних гібридів необхідно враховувати параметри генетичного контролю ознаки цукристості. За даними діалельного аналізу, встановлено адитивно-домінантна модель успадкування ознаки, в структурі якої переважаючими є неадитивні і реципрокні ефекти генів.

Достовірні ефекти ЗКЗ мали лінії БЗ1 та БЗ2, СКЗ — компоненти гібридів БЗЗ×БЗ4 і БЗ5×БЗ4. Виявлені реципрокні ефекти батьківських форм. Підтверджено полігенний контроль цукристості, ця ознака детермінується шістьма генами.

4.4. Успадкування ознаки збір цукру топкросними гібридами F_1 буряків цукрових

Ознака «збір цукру» є найважливішим інтегральним показником гібридів буряків цукрових, що складається із взаємодії таких елементів продуктивності, як урожайність і цукристість [17, 76, 81].

Як показав дисперсійний аналіз продуктивності топкросних гібридів F_1 , між генотипами існує суттєва відмінність ($F_{\text{факт.}}=5,25 > F_{\text{теор.}}=1,65$), що зумовлено істотним впливом як ліній ($F_{\text{факт.}}=10,23 > F_{\text{теор.}}=2,37$), тестерів ($F_{\text{факт.}}=6,44 > F_{\text{теор.}}=2,37$), так і їх взаємодією ($F_{\text{факт.}}=4,02 > F_{\text{теор.}}=1,70$) (Додаток У).

Продуктивність топкросних гібридів буряків цукрових змінювалася залежно від компонентів гібридизації (табл. 4.7). Так, найвищий збір цукру (у середньому 7,9 т/га) отримали у гібридів, створених за участю ліній Б31, а також на основі тестерів Т2 та Т6 (по 7,5 т/га). Кращими гібридними комбінаціями, у яких збір цукру перевищив рівень 8,0 т/га виявилися Б31×Т2 (8,83 т/га), Б31×Т4 (8,83т/га), Б31×Т6 (8,17 т/га), Б3 3×Т6 (8,23 т/га) та Б34×Т2 (8,07т/га). Висока продуктивність цих топкросних гібридів була обумовлена сумарною позитивною дією адаптивних і не адаптивних ефектів генів, які визначено через ефекти ЗКЗ та СКЗ.

Таблиця 4.7.

Продуктивність топкросних гібридів F_1 буряків цукрових створених на основі ліній-запилювачів уманської селекції, середнє за 2012-2014 рр.

№ з/п	Лінії-запилювачі	Тестери						Середні значення по лініям
		Т 1	Т 2	Т 3	Т 4	Т 5	Т 6	
1	Б3 1	6,70	8,53	7,63	8,83	7,40	8,17	7,9
2	Б3 2	7,37	7,17	6,70	7,90	6,30	6,40	7,0
3	Б3 3	6,47	7,07	6,70	7,10	6,37	8,23	7,0
4	Б3 4	6,70	8,07	7,63	6,57	7,67	7,87	7,4
5	Б3 5	7,73	7,27	6,63	6,83	6,47	7,30	7,0
6	Б3 6	7,07	7,07	6,87	7,23	6,77	6,83	7,0
Середні значення по тестерам		7,0	7,5	7,0	7,4	6,8	7,5	7,2

$HP_{0,05}$ — 0,56 т/га

Ефекти ЗКЗ багатонасінних ліній запилювачів, визначених у топкросних і для порівняння у діалельних схрещуваннях наведено на рис. 4.11.

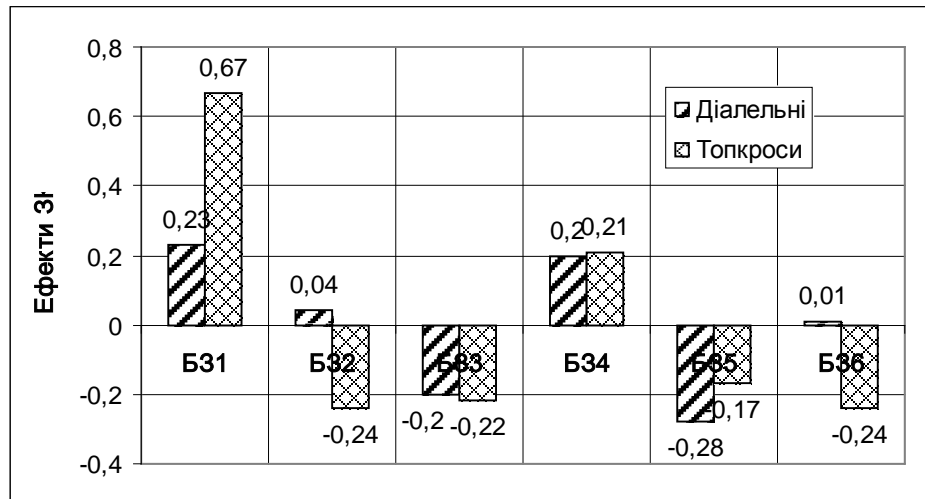


Рис. 4.11. Порівняльна оцінка ефектів ЗКЗ ліній-запилювачів буряків цукрових у топкросних і діалельних схрещуваннях

Високий ефект ЗКЗ, виявлений у двох системах контрольованих схрещувань, був характерним для запилювачів БЗ 1 (відповідно 0,23* та 0,67*) та БЗ 4 (0,20* та 0,21*). Ці лінії є носіями комплексу цінних адаптивних генів, які успадковуються гібридами у першому поколінні. Співпадання оцінок ЗКЗ свідчить про те, що для виявлення селекційно-цінних ліній за ознакою «збір цукру» можна з однаковою достовірністю використовувати як топкросні, так і діалельні схрещування, хоча останні дають більш повну інформацію про генетичну детермінацію цієї ознаки.

Серед тестерів комбінаційно-цінним виявили тестери Т2 (+0,32*) та Т6 (0,26*) (табл. 4.8).

Таблиця 4.8.

Ефекти СКЗ ліній-запилювачів і тестерів за ознакою збір цукру, середнє за 2012-2014 рр.

№ з/п	Лінії запилювачі	Ефект взаємодії					
		T1	T2	T3	T4	T5	T6
1	Б ₃ 1	-0.97	0.34	-0.06	0.75	-0.09	0.03
2	Б ₃ 2	0.60	-0.12	-0.09	0.73	-0.29	-0.83
3	Б ₃ 3	-0.32	-0.24	-0.11	-0.09	-0.24	0.99
	Б ₃ 4	-0.51	0.33	0.40	-1.05	0.63	0.19
	Б ₃ 5	0.90	-0.09	-0.22	-0.41	-0.19	0.01
	Б ₃ 6	0.30	-0.22	0.08	0.06	0.17	-0.39
	ЗКЗ тестерів	-0.21	0.32	-0.18	0.20	-0.38	0.25

* — Ефекти достовірні на 5% рівні значущості.

Високі достовірні ефекти неадитивної взаємодії генів проявили лінії Б31 (з тестером T4) — 0,76*, Б32 (з T1) — 0,60* та з T4 (0,73), Б3 3 (з T6) — 0,99, Б34 (з T5) — 0,63*, Б35 (з T1) — 0,90*. Високі ефекти СКЗ ліній свідчать про те, що вони добре комбінуються лише з конкретними тестерами.

В цілому по даному набору запилювачів генетична обумовленість ознаки «збір цукру» була в основному пов'язана з неадитивною взаємодією (54,7%), у той час, як адитивна частка генотипової варіації ліній була вдвічі нижчою і становила 27,8%, а тестерів — 17,5% (рис. 4.12).

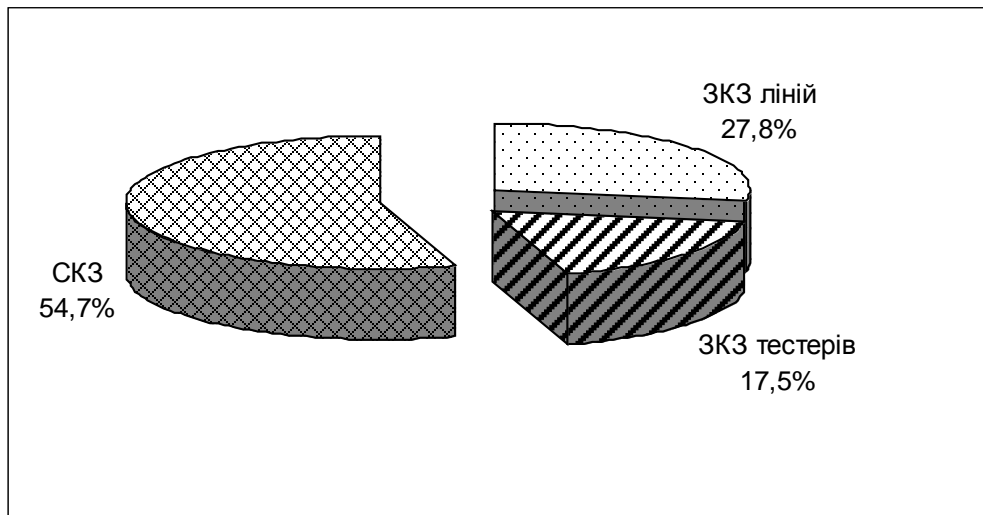


Рис. 4.12. Структура генотипової мінливості ознаки «збір цукру» у топкросних гібридів, 2011-2012 рр.

Це свідчить про те, що для одержання високо гетерозисних за продуктивністю гібридних комбінацій необхідно цілеспрямовано підбирати батьківські пари.

Кращі гетерозисні гібриди, у яких проявився достовірний ефект гетерозису порівняно із кращою батьківською формою, наведено на рис. 4.13.

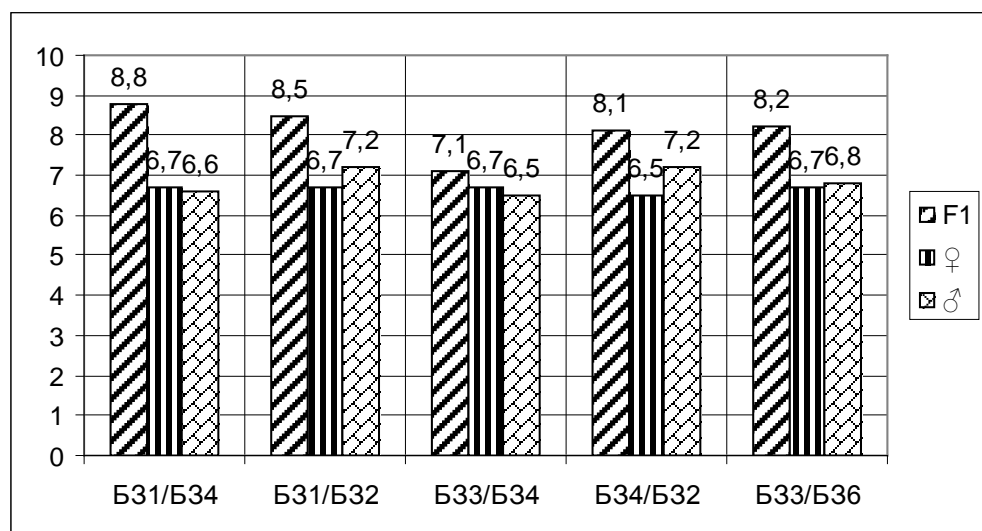


Рис. 4.13. Збір цукру у гетерозисних гібридів і їх батьківських форм, т/га, 2012-2014 рр.

Гетерозис за продуктивністю відносно кращого компонента у цих комбінаціях був достовірним і становив 106,0...130,0%.

Таким чином, на основі експериментальних даних встановлена переважаюча роль неадитивних ефектів генів (54,7%) у генетичній детермінації ознаки «збір цукру». Виявлено дві лінії-запилювачі з високими достовірними ефектами ЗКЗ. Встановлено гібридні комбінації з високими ефектами специфічної взаємодії, відібрано п'ять перспективних комбінацій з гетерозисним ефектом 106,0...130,0%.

Грунтуючись на моделі Б.І. Хеймана, було визначено оцінку середнього ступеню домінування $H_1/D = 36,066$, тобто вона є більшою одиниці і означає наддомінування. Графік Б.І. Хеймана (рис. 4.14) підтверджує це, оскільки лінія регресії проходить нижче нульової позначки по осі W_i .

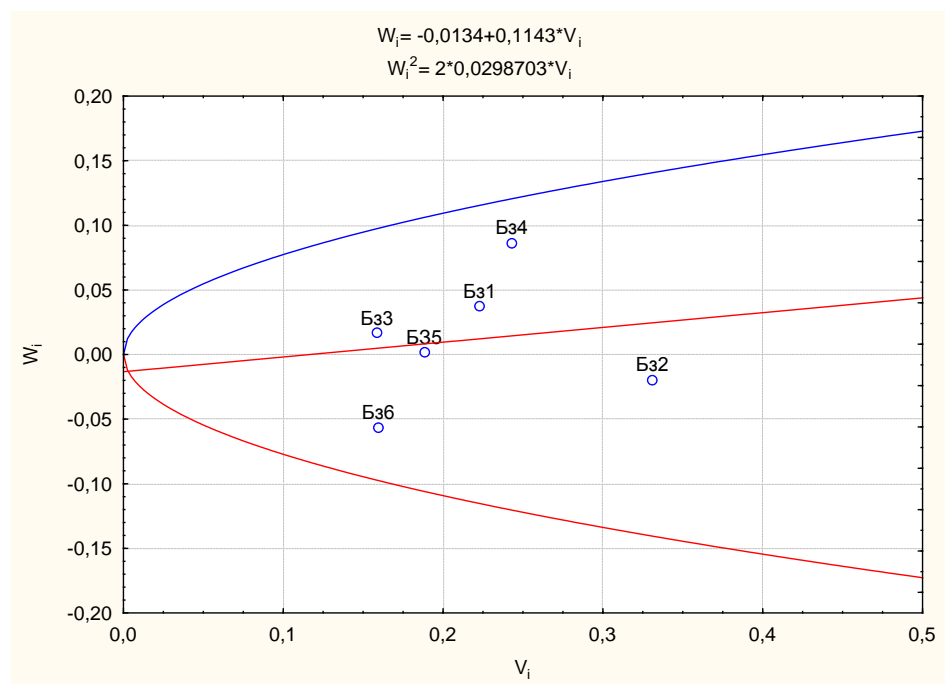


Рис. 4.14. Графік регресії W_i на V_i (графік Хеймана) для ознаки збір цукру міжлінійних гібридів буряків цукрових, 2012-2014 рр.

Коефіцієнт успадкування у широкому сенсі $H = 0,745$, у вузькому = 0,316, тобто успадкування ознаки збір цукру переважно залежало від неадитивних і реципрокних ефектів генів (рис. 4.15) (Додаток Ф).

Спостерігалася асиметрія домінантних і рецесивних генів у батьківських ліній, оскільки $H_2/4H_1 = 0,186$, що відрізняється від коефіцієнта 0,25. Кількість генів, що зумовлює контроль цієї ознаки, дорівнювало 15, тому що величина $R2/H1 = 14,863 \approx 15$ (Додаток Ф).

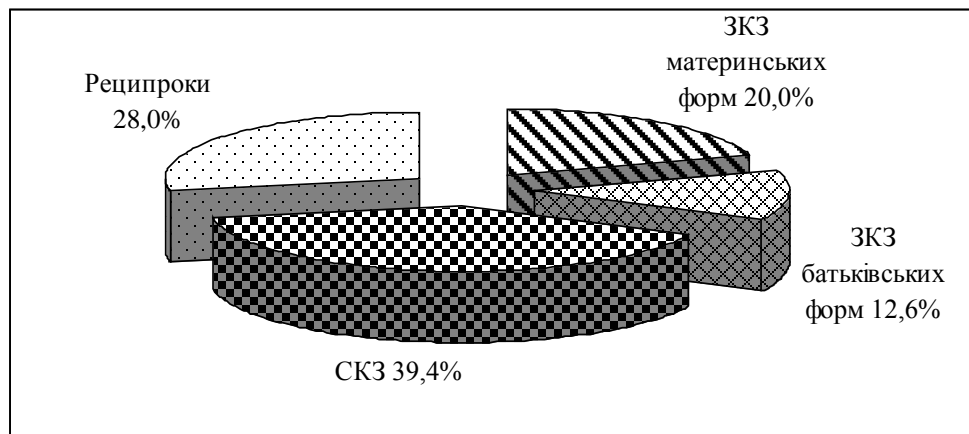


Рис. 4.15. Генотипова структура мінливості ознаки збір цукру у діалельних гібридів буряків цукрових, 2012-2014 рр.

Визначення генетичних параметрів досліджуваних ліній дозволить цілеспрямовано підбирати пари для створення як гібридних комбінації, так і для відбору гібридних зразків як джерел цінних ознак.

4.5. Добір генетичних джерел селекційно-цінних ліній запилювачів на основі діалельних гібридів буряків цукрових

Останнім часом вагомого значення для селекції сільськогосподарських культур, у тому числі і буряків цукрових, набувають ознакові колекції. Іншими словами — це донори господарсько-цінних ознак, тобто «лінії або зразки з високим значенням ознак, які здатні порівняно легко передавати їх іншим селекційним матеріалам, при цьому не передаючи разом з цим небажані ознаки, від яких важко або, навіть, неможливо позбутися без одночасної втрати переданої корисної ознаки» [3]. Першим етапом на шляху створення донорів є виявлення і створення генетичних джерел селекційно-цінних ознак. Джерелами називають такі зразки, які мають бажаний рівень

вираженості тієї чи іншої ознаки, які у подальшому досліджуються генетичними методами, доводячи їх до гомозиготного стану [5, 174,183]. Із цього визначення випливає необхідність знання їх генетичного контролю, особливостей успадкування і мінливості цих ознак при застосуванні адекватних методів їх вивчення.

Кращі гібридні зразки (міжлінійні гібриди), які повторили свої оцінки за урожайністю і цукристістю, ми вважали джерелами цінних генів. Генетико-статистичні параметри елементів продуктивності наведено у табл. 4.9.

Таблиця 4.9.

**Генетико-статистичні параметри діалельних гібридів буряків
цукрових, УДСС, середнє за 2012, 2014 рр.**

Ознаки	Серед- нє значе- ння	Довірчий інтервал на 95% рівні ймовірності		Міні- мум	Макси- мум	Дис- персія	Стандарт- нє відхилен- ня
		від	до				
Урожайність, т/га	41,8	40,8	42,9	36,8	48,8	10,1	3,18
Цукристість, %	17,2	17,0	17,4	16,2	18,2	0,22	0,47
Збір цукру, т/га	7,2	7,0	7,43	6,3	8,8	0,41	0,64

Як видно із табл. 4.9, урожайність діалельних гібридів коливалася у межах 36,8...48,8 т/га при середньому значенні 41,8 т/га, що є свідченням варіювання генотипів. Коефіцієнт варіації урожайності був найвищим серед ознак, з яких формується продуктивність, і становив 7,6%. Діапазон мінливості гібридів за ознакою цукристість за середнього значення по досліді – 17,2% коливався від 16,2 до 18,2%. Оскільки діалельні гібриди

випробовувалися за однакових умов, то можна стверджувати, що їх мінливість також залежала в основному від генотипу схрещуваних форм. Коефіцієнт варіації за цукристістю завжди є нижчим, ніж за урожайністю. У даному досліді він становив 2,8%. Збір цукру за довірчого інтервалу – 7,0...7,43 т/га і середньопопуляційного значення – 7,2 т/га змінювався у широкому діапазоні — 6,3...8,8 т/га. Коефіцієнт варіації був найвищим і становив 8,9%.

Необхідно зазначити, що власна урожайність ліній була нижчою (38,9...40,4 т/га), ніж середнє значення по діалельних гібридах, що свідчить про ефект, обумовлений гібридизацією компонентів. За ознакою цукристість такої тенденції не відмічено, тобто лінії Б32 та Б36 характеризувалися значенням ознаки, що перевищувала середнє по всім гібридам. Значення цукристості цих ліній становили відповідно 17,9 і 17,5 проти 17,2 %. Проте перевищення за окремими гібридними комбінаціями було досить суттєве і становило 0,9...1,0 % (за абсолютним значенням). За ознакою збір цукру на рівні середньопопуляційного значення знаходилася лише лінія Б32 (7,2 т/га), всі інші лінії за цією ознакою характеризувалися нижчими значеннями. Це свідчить про те, що за урожайністю і збором цукру джерелами високих значень можуть бути міжлінійні гібриди, а за цукристістю — як між лінійні гібриди, так і самі високоцукристі лінії.

Групу добору селекційних матеріалів за урожайністю, цукристістю та збором цукру формували відповідно з крайніми «правими» значеннями емпіричного розподілу (рис. 4.16-4.18).

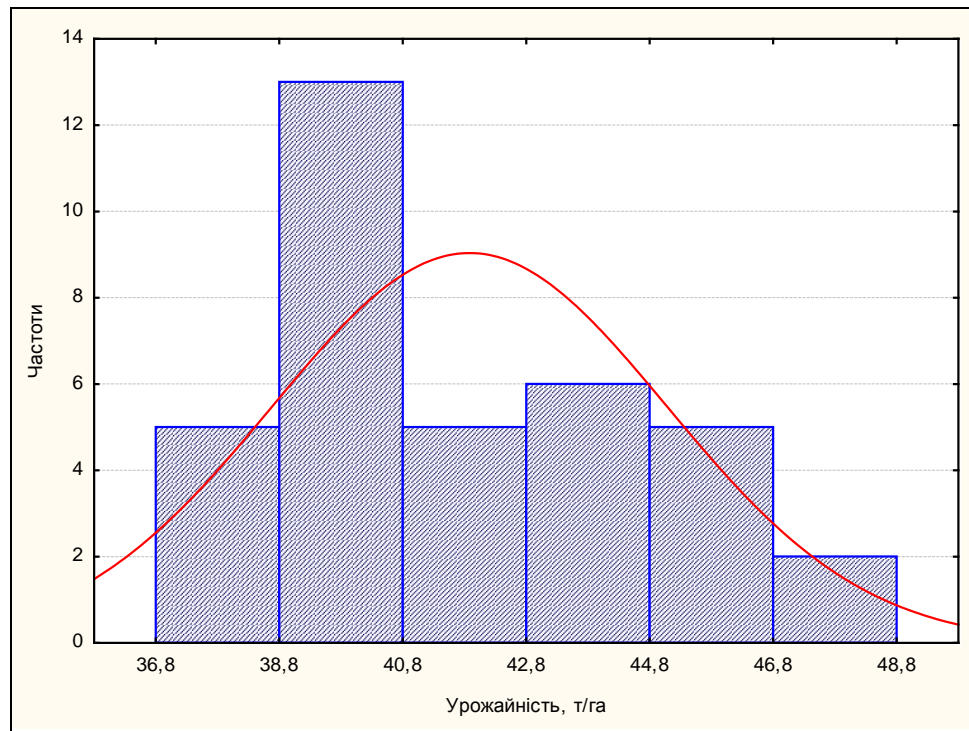


Рис. 4.16. Відповідність теоретичного і емпіричного розподілу діалельних гібридів за урожайністю, середнє за 2012-2014 рр.

Як видно з рис. 4.16, відібрано всього сім високоврожайних гібридних комбінацій, урожайність п'яти із них знаходилася у межах 44,8...46,8 т/га, два інших — перевищували ці значення. Проте за більш суворого добору нами було відібрано два міжлінійні гібриди, значення урожайності яких знаходилися у класі 46,8...48,8 т/га. Це були гібриди Б31×Б32 та Б31×Б34.

Урожайність цих гібридів була обумовлена високою загальною комбінаційною здатністю (ефект ЗКЗ=+1,07*) лінії Б31, яка слугувала їх материнською формою. Ефекти взаємодії компонентів були або достовірно високими, або такими, що істотно не відрізнялися від середньопопуляційного значення. Цікаво зазначити, що джерелами високої урожайності відібрано прямі гібриди, зворотні ж гібриди були низьковрожайними — відповідно 41,9 та 39,9 т/га. Це є свідченням впливу цитоплазми на фенотип гібридів. Використання діалельних схрещувань дозволило виявити реципрокний ефект. Для гібридів Б31×Б32 та Б31×Б34 він становив відповідно +2,4 та +4,4 (табл. 4.10).

Таблиця 4.10.

Генетична обумовленість господарсько-цінних ознак діалельних гібридів, відібраних як джерела високої продуктивності, УДСС,

Середнє за 2012, 2014 рр.

Гібрид	Напря́м добору	ЗКЗ компонентів		СКЗ компотне-нтів	Реципрокний ефект гібридів	
		материнського	батьківського		прямих	зворотніх
Б31×Б32	Е	1,07*	-0,64	2,08*	2,40	-2,40
Б31×Б34	Е	1,07*	0,31*	-0,84	4,40	-4,40
Б31×Б32	Z	0,10*	0,35*	0,21*	0,37	-0,37
Б31×Б34	Z	0,10*	0,0	0,0	0,65	-0,65
Б31×Б32	N	0,23*	0,0	0,47*	0,58	-0,58
Б31×Б34	N	0,23*	0,20*	0,40*	1,07	-1,07

Примітка: * — достовірно високі значення на 5% рівні значущості

За ознакою цукристості у групу добору 17,9...18,2% потрапили 5 селекційних номерів (рис. 4.17). Проте кращими міжлінійними гібридами, цукристість яких перевищила позначку 18,0%, виявилися ці ж самі гібриди, які було відібрано як джерела високої урожайності. Висока цукристість гібридної комбінації Б31×Б32 була зумовлена переважно достовірно високими ефектами адитивної і неадитивної дії генів (ЗКЗ-ефекти компонентів становили відповідно 0,10* та 0,35*, СКЗ-ефект 0,21*), в той час, як у комбінації Б31×Б34 був досить високий позитивний ефект цитоплазми прямої комбінації (0,65) (табл. 4.10). Необхідно зазначити, що у відібраних джерел високої цукристості спостерігався гетерозисний ефект за цукристістю. У комбінації Б31×Б32 батьківські форми мали цукристість відповідно 17,1 та 17,9%, у гібридів цукристість виявилася 18,2%, тобто тип успадкування — гетерозис (ступінь домінування $h_p = 1,75$). Інший міжлінійний гібрид — Б31×Б34 теж проявив гетерозис, батьківські форми

мали середню цукристість відповідно 17,1 та 16,2%, а гібрид — високу 18,1% ($h_p = 3,0$).

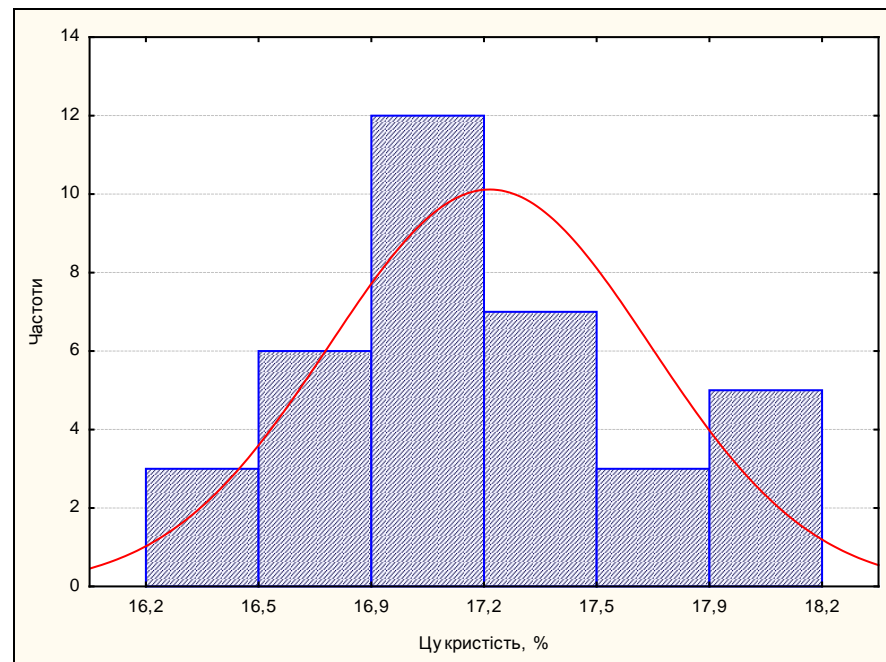


Рис. 4.17. Відповідність теоретичного і емпіричного розподілу діалельних гібридів за цукристістю, середнє за 2012-2014 рр.

Враховуючи генетичну цінність ліній-компонентів відібраних джерел високої урожайності і цукристості, цілком природно можна допустити, що ці міжлінійні гібриди будуть виділятися і за високим збором цукру. Найбільш чисельний клас (11 гібридів) припадає на низьку продуктивність (6,30...6,72 т/га), проте дві комбінації знаходяться у крайньому правому класі 8,38...8,80 т/га і характеризуються найвищим показником (рис. 4.18). У генетичному контролі збору цукру основну роль відігравали адитивні ефекти материнської форми, неадитивні ефекти взаємодії і позитивний ефект цитоплазми (табл. 4.11).

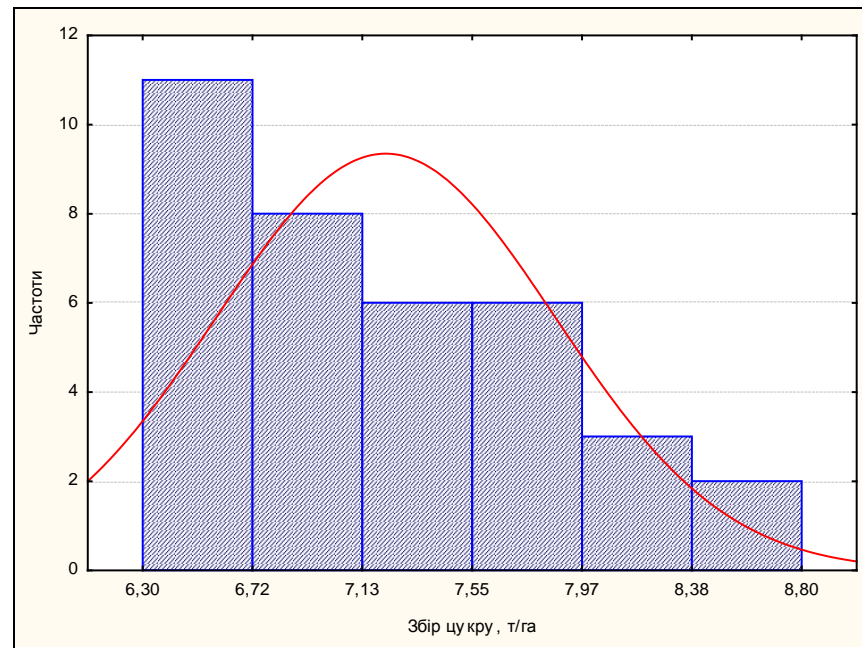


Рис. 4.18. Відповідність теоретичного і емпіричного розподілу діалельних гібридів за збором цукру, середнє за 2012-2014 рр.

Сортовипробування відібраних міжлінійних гібридів у 2014 р. підтвердило високі оцінки як елементів продуктивності, так і комплексного показника — збору цукру порівняно із груповим стандартом (табл. 4.11).

Таблиця 4.11.

Продуктивність кращих міжлінійних гібридів F_2 як джерел високих значень господарсько-цінних ознак, УДСС, 2014 р.

Джерела високої продуктивності	Продуктивність гібридів (абс. знач.)			Продуктивність гібридів, % до групового стандарту		
	Урожайність, т/га	Цукристість, %	Збір цукру, т/га	Урожайність	Цукристість	Збір цукру
Б31×Б32	59,6	18,9	11,3	115,2	103,8	120,2
Б31×Б34	57,3	19,3	11,1	110,8	106,0	118,1
Груповий стандарт	51,7	18,2	9,4	100	100	100

Як видно із табл. 4.11, міжлінійні гібриди Б31×Б32 та Б31×Б34 за досить високих значень групового стандарту перевищували його за урожайністю відповідно на 10,8 і 15,3%, за цукристістю — на 3,8 і 6,0%. Збір цукру у цих гібридів становив відповідно 120,2 і 118,1% до групового стандарту, що дає підстави використовувати їх у селекційному процесі як джерела високої продуктивності.

Отже, на основі отриманих результатів, можна констатувати, що серед діалельних гібридів виділено зразки Б31×Б32 та Б31×Б34, які поєднують одночасно високу урожайність і високу цукристість, вони можуть слугувати джерелами генів високої продуктивності. Материнський компонент гібридних комбінацій — лінія Б31 відрізнялася високою загальною комбінаційною здатністю за урожайністю, а лінія Б32 і Б34 — відповідно за цукристістю і збором цукру. Неадитивні ефекти генів були або високими, або ж істотно не відрізнялися від середньопопуляційного значення. Високий фенотиповий прояв елементів продуктивності прямих гібридів значно підсилювався позитивними ефектами цитоплазми материнської форми. Виділені джерела генів високої продуктивності доцільно використовувати у селекційному процесі при створенні генетично цінних ліній-запилювачів буряків цукрових.

Вище вказане в розділі чотири дозволяє відмітити наступне:

1. На основі аналізу компонент генотипової дисперсії ознак урожайності і цукристості встановлено, що загальним ступенем домінування для цих ознак є над домінування ($H_1/D > 1$, відповідно 8,261 та 1,297).

2. Підтверджено полігенний контроль урожайності і цукристості, який здійснюється відповідно 14 та 6 генами (або групами генів).

3. У структурі генотипової мінливості ознаки урожайність переважаючими були адитивні (39,8%) та реципрокні (36,4%) ефекти генів, а ознаки цукристість — неадитивні (40,7%) та адитивні ефекти обох батьківських форм (сумарно 36,5 %).

4. Встановлено три гібридні комбінації (БЗ1×БЗ4, БЗ1×БЗ2 та БЗ3×БЗ4) з достовірним ефектом гетерозису за цукристістю (+0,3...+1.3%).

5. Диференціація ліній за селекційною цінністю по урожайності і цукристості, визначена у системах діалельних і топкросних схрещувань, в основному співпадала, однак для добору міжлінійних гібридів як джерел високої продуктивності важливо враховувати реципрокні ефекти, тобто яку лінію слід брати за матиеринську форму.

6. Кращими лініями за ЗКЗ по урожайності визначено БЗ 1 та БЗ 4, а за цукристістю — БЗ 1 та БЗ 2.

7. Відібрано 5 перспективних міжлінійних гібридів з гетерозисним ефектом за збором цукру 7,1...8,8 т/га або 106,0...130,0 % до групового стандарту.

8. Виділено генетичні джерела високої продуктивності БЗ 1×БЗ 2 та БЗ 1×БЗ 4, які доцільно використовувати при створенні селекційно-цінних ліній-запилювачів буряків цукрових.

РОЗДІЛ 5

ПЕРСПЕКТИВНІ ГІБРИДНІ КОМБІНАЦІЇ НА ОСНОВІ ГЕНЕТИЧНО-ЦІННИХ ЗАПИЛЮВАЧІВ БЗ 1 ТА БЗ 2

Використовуючи випадкові парні схрещування компонентів селекціонери отримують багато гібридів, проте селекційна практика показує, що перспективні гібриди у цьому випадку зустрічаються досить рідко. Прогнозування гетерозису здійснюється на основі підбору батьківських пар за комбінаційною цінністю, здатних реалізувати генетичний потенціал у конкретних гібридах.

Для одержання перспективних гібридів було схрещено багатонасінні лінії-запилювачі БЗ 1 та БЗ 2, які виділялися за ефектами ЗКЗ за урожайністю і цукристістю. Так лінія БЗ 1 характеризувалася високим ефектом ЗКЗ за урожайністю, який був найвищим у досліджуваному наборі діалельних гібридів і становив +3,07 т/га. Цукристість цієї лінії також достовірно відрізнялася від середньопопуляційного значення, ЗКЗ становила +0,29 % (табл. 4.5).

Запилювач БЗ 2 був комбінаційно цінним за цукристістю з найвищим ефектом ЗКЗ серед ліній, що становив +0,35 %. Урожайність цієї лінії у гібридних комбінаціях була на рівні — ефект ЗКЗ -0,64. Ці ефекти комбінаційної здатності були достовірними на 5% рівні значущості.

Саме ці лінії запилювачі були відібрані для формулювання кращих гібридів. Пилкостерильними формами до них слугували 16 зразків (5 ЧС ліній і 11 ПСГ), які були схрещенні з ними за схемою двотестерного топкросу. ЧС форми для пошуку перспективних гібридних комбінацій було передано селекціонером М.М. Ненькою.

5.1. Добір кращих ЧС гібридів буряків цукрових за урожайністю

За результатами дисперсійного аналізу відмінністю за урожайністю ЧС гібридів були високодостовірними: $F_{\text{факт}}=221,17 > F_{\text{теор}}=1,59$ (Додаток X).

У тестерних схрещуваннях з двома наборами (перший набір — ЧС ліній, другий набір — запилювачі) пилкостерильні зразки є аналізаторами для фертильних, і навпаки.

На фоні двох тестерів виділялися сім гібридних комбінацій, де материнськими формами слугували ЧС4 (51,7 т/га) і ПСГ (ЧС1×ОТ5, ЧС2×ОТ5, ЧС3×ОТ1, ЧС3×ОТ5, ЧС5×ОТ2 та ЧС5×ОТ4), з урожайністю 50,8...56,8 т/га (Додаток Ц).

Проте з кожною лінією-запилювачем ЧС гібриди буряків цукрових за урожайністю мали різні статистичні параметри ознаки з «плюс» або «мінус» відхиленнями щодо середнього значення по досліді (М) і щодо групового стандарту (табл 5.1).

Таблиця 5.1.

Урожайність ЧС гібридів буряків цукрових, створених на основі кращих запилювачів БЗ1 та БЗ2, УДСС, 2014 р.

Материнський компонент	Урожайність ЧС гібридів на основі запилювача БЗ1 та відхилення від статистичних параметрів					Урожайність ЧС гібридів на основі запилювача БЗ2 та відхилення від статистичних параметрів				
	т/га	Від М (абс.)	% від М	від St	% від St	т/га	Від М (абс.)	% від М	від St	% від St
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЧС 1	44,0	-5,9*	-11,8	-7,7*	-14,9	42,3	-7,6*	-15,2	-9,4*	-18,2
ЧС 2	47,5	-2,4*	-4,8	-4,3*	-8,2	36,3	-13,6*	-27,2	-15,4*	-29,8
ЧС 3	46,9	-3,0*	-6,0	-4,8*	-9,3	49,7	-0,2	-0,4	-2,0*	-3,9
ЧС 4	55,2	5,3*	10,7	3,5*	6,7	48,1	-1,8*	-3,6	-3,6*	-7,0
ЧС 5	54,6	4,7*	9,5	2,9*	5,5	42,2	-7,7*	-15,5	-9,6*	-18,5
ЧС 1×ОТ 2	58,1	8,1*	16,4	6,3*	12,2	44,2	-5,7*	-11,5	-7,6*	-14,6

Продовження таблиці 5.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЧС 1×ОТ 4	51,5	1,6*	3,2	-0,3	-0,5	45,9	-4,0*	-8,0	-5,8*	-11,3
ЧС 1×ОТ 5	56,9	7,0*	14,0	5,1*	9,9	48,8	-1,1*	-2,2	-2,9*	-5,7
ЧС 2×ОТ 1	52,4	2,5*	5,1	0,7	1,4	48,9	-1,0*	-1,9	-2,8*	-5,4
ЧС 2×ОТ 3	49,1	-0,8*	-1,6	-2,6*	-5,1	52,4	2,5*	5,1	0,7	1,4
ЧС 2×ОТ 4	46,5	-3,4*	-6,9	-5,3*	-10,2	44,0	-5,9*	-11,9	-7,8*	-15,0
ЧС 2×ОТ 5	55,3	5,4*	10,8	3,5*	6,8	57,8	7,9*	15,9	6,1*	11,8
ЧС 3×ОТ 1	48,7	-1,2*	-2,4	-3,1*	-5,9	58,9	9,0*	18,1	7,2*	13,9
ЧС 3×ОТ 2	55,2	5,3*	10,7	3,5*	6,7	44,7	-5,2*	-10,3	-7,0*	-13,5
ЧС 3×ОТ 5	59,2	9,3*	18,6	7,4*	14,4	54,4	4,5*	9,1	2,7*	5,2
ЧС 4×ОТ 1	47,0	-2,9*	-5,8	-4,7*	-9,1	49,0	-0,9*	-1,8	-2,7*	-5,3
ЧС 4×ОТ 3	46,3	-3,6*	-7,3	-5,5*	-10,6	49,8	-0,09	-0,2	-1,9*	-3,7
ЧС 4×ОТ 5	46,5	-3,4*	-6,9	-5,3*	-10,2	50,6	0,7*	1,4	-1,1*	-2,2
ЧС 5×ОТ 1	51,7	1,8*	3,6	-0,03	-0,1	44,9	-5,0*	-9,9	-6,8*	-13,1
ЧС 5×ОТ 2	50,4	0,5	1,1	-1,3*	-2,5	48,3	-1,6*	-3,2	-3,5*	-6,7
ЧС 5×ОТ 3	59,7	9,8*	19,6	7,9*	15,3	47,7	-2,2*	-4,3	-4,0	-7,7
ЧС 5×ОТ 4	49,6	-0,3	-0,6	-2,1*	-4,1	52,1	2,2*	4,4	0,4	0,7
St	51,7	1,8	3,7	–	–	51,7	1,8	3,7	–	–

Примітка: * — статистично достовірно на 5% рівні значущості

Як видно із таблиці 5.1, достовірним перевищенням на 1,8...9,8 т/га порівняно із середньо популяційним показником характеризувалися 11 або 50% ЧС гібридів, створених за участю ліній БЗ1.

Серед ЧС гібридів на основі запилювача БЗ2 істотне перевищення урожайності спостерігали лише у 6 із 22 комбінацій, що становило 27,3%. Така відмінність у частоті перспективних (високоврожайних) комбінацій пояснюється тим, що запилювач БЗ1 був відібраний як комбінаційно-здатний за цією ознакою, у той час як запилювач БЗ2 був на рівні середнього значення у досліді, маючи невисокий (-0,64) ефект ЗКЗ. Це свідчить про те, що лінії з високою ЗКЗ з більшою частотою формують перспективні гібриди за їх участю.

Дев'ять ЧС гібридів створені на основі запилювача БЗ 2, перевищували за урожайністю груповий стандарт, на 1,1...15,3%.

Гетерозис конкурсний (перевищення 1,4...13,9%) був лише у чотирьох гібридних комбінаціях, створених за участю БЗ2.

Враховуючи те, що для формування ЧС гібридів за участю кращих ліній-запилювачів було залучено різні за генетичною цінністю пилкостерильні форми, їх внесок у загальну мінливість ознаки значно більше впливав на мінливість урожайності — вона оцінювалася у 50,2 % від усієї генотипової варіації. Внесок у мінливість урожайності запилювачів був нижчим (10,0%), оскільки БЗ1 був комбінаційно-цінним, а БЗ2 був на рівні середньопопуляційного значення. Проте взаємодія материнського і батьківського компонентів гібридів була достатньо високою і становила 39,8% (рис 5.1).

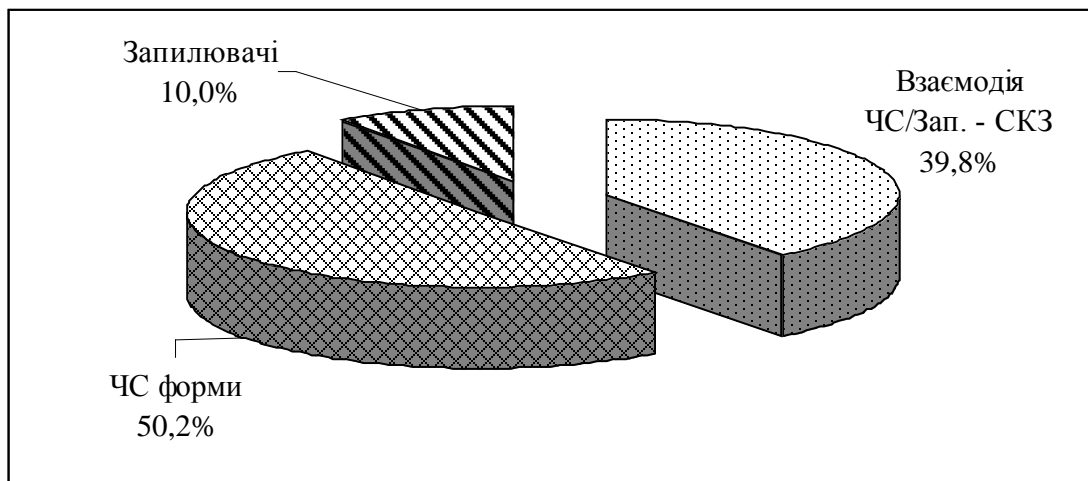


Рис. 5.1. Внесок у мінливість ЧС гібридів за ознакою урожайність батьківських компонентів і їх взаємодії, УДСС, 2014р.

Найвищими ефектами ЗКЗ характеризувалися ЧС форми ЧС3×ОТ5 та ЧС2×ОТ5 — відповідно 6,94* та 6,71*, перша із яких у гібриді на основі БЗ1 (СКЗ = +0,77*) перевищила за урожайністю груповий стандарт на 14,4%, а друга — із запилювачем БЗ2 (СКЗ=+2,89*) — на 11,8% (табл. 5.2). Необхідно зазначити, що позитивними достовірними ефектами як ЗКЗ, так СКЗ одночасно відмічено батьківські форми гібрида ЧС4×БЗ1 (ЗКЗ=1,81;

СКЗ=1,94) ЧС1×ОТ2×БЗ1 (ЗКЗ=1,27; СКЗ=5,34) та ЧС1×ОТ5×БЗ1 (ЗКЗ=2,99;СКЗ=2,42). Ці гібриди були високоврожайними, їх показники перевищували груповий стандарт за урожайністю відповідно на 12,2, 6,7 та 9,9% (табл 5.1).

Таблиця 5.2.

Ефекти ЗКЗ та СКЗ запилювачів і ЧС форм

№ з/п	ЧС форми	Ефекти ЗКЗ ЧС форм	Ефекти СКЗ		Константи (варіанси)	
			БЗ1	БЗ2	СКЗ ЧС форм	ЗКЗ ЧС форм
1	2	3	4	5	6	7
1	ЧС 1	-6,69*	-0,76*	0,76*	0,40	44,63
2	ЧС 2	-7,94	3,96*	-3,96*	15,46	62,92
3	ЧС 3	-1,54*	-3,01*	3,01*	8,89	2,21
4	ЧС 4	1,81*	1,94*	-1,94*	3,58	3,09
5	ЧС 5	-1,46*	4,61*	-4,61*	21,03	1,96
6	ЧС 1×ОТ 2	1,27*	5,34*	-5,34*	28,32	1,45
7	ЧС 1×ОТ 4	-1,16*	1,17*	-1,17*	1,19	1,17
8	ЧС 1×ОТ 5	2,99*	2,42*	-2,42*	5,69	8,77
9	ЧС 2×ОТ 1	0,84*	0,14	-0,14	-0,16	0,53
10	ЧС 2×ОТ 3	0,92*	-3,28*	3,28*	10,57	0,68
11	ЧС 2×ОТ 4	-4,63*	-0,36*	0,36*	-0,05	21,23
12	ЧС 2×ОТ 5	6,71*	-2,89*	2,89*	8,20	44,81
13	ЧС 3×ОТ 1	3,94*	-6,73*	6,73*	45,09	15,35
14	ЧС 3×ОТ 2	0,12	3,62*	-3,62*	12,94	-0,16
15	ЧС 3×ОТ 5	6,94*	0,77*	-0,77*	0,42	47,99
16	ЧС 4×ОТ 1	-1,84*	-2,61*	2,61*	6,64	3,23
17	ЧС 4×ОТ 3	-1,81*	-3,38*	3,38*	11,23	3,10
18	ЧС 4×ОТ 5	-1,31*	-3,68*	3,68*	13,35	1,54
19	ЧС 5×ОТ 1	-1,53*	1,77*	-1,77*	2,96	2,16
20	ЧС 5×ОТ 2	-0,49*	-0,53	0,53	0,10	0,07
21	ЧС 5×ОТ 3	3,86*	4,36*	-4,36*	18,79	14,70

Продовження таблиці 5.2.

1	2	3	4	5	6	7
22	ЧС 5×ОТ 4	1,01*	-2,86*	2,86*	8,01	0,84
Ефекти ЗКЗ запилювачів			1,61*	-1,61*	Середні константи	
Константи (варіанти) ЗКЗ запилювачів			2,59	2,59	СКЗ ЧС форм=10,12	
Константи (варіанти) СКЗ запилювачів			9,96	9,96	СКЗ запилювачів=9,96	

Примітка: * — статистично достовірно на 5% рівні значущості

Поєднання достовірно високих ефектів комбінаційної здатності ЗКЗ і СКЗ у компонентів чоловічостерильних гібридів на основі запилювача БЗ2 було характерним для наступних комбінацій: [ЧС2×ОТ3]×БЗ2 (ЗКЗ=0,92; СКЗ=3,28), [ЧС2×ОТ5]×БЗ2 (ЗКЗ=6,71; СКЗ=2,89), [ЧС3×ОТ1]×БЗ2 (ЗКЗ=6,71;СКЗ=2,89), [ЧС3×ОТ1]×БЗ2 (ЗКЗ=3,94, СКЗ=6,73) та [ЧС5×ОТ4]×БЗ2 (ЗКЗ=1,01;СКЗ=2,86). Ці гібриди були високоврожайними. Вони перевищували груповий стандарт відповідно на 1,4...13,9%.

Отже, на основі станційного сортовипробування експериментальних гібридів, створених за участю 16 пилкостерильних форм і двох кращих багатонасінних запилювачів БЗ1 таБЗ2, виділених на основі застосуванням діалельних схрещувань, виявлено:

- частота високоврожайних комбінацій, де батьківським компонентом був комбінаційно-цінний запилювач БЗ1, була вищою порівняно із БЗ2 і становила 50,0% проти 27,3%;

- найбільший вклад у мінливість урожайності ЧС гібридів буряків цукрових вносили адитивні дії материнських форм (50,2%) і неадитивних ефектів генів, пов'язаних зі взаємодією компонентів (39,8);

- виділено перспективні гібридні комбінації з достовірно високим перевищенням урожайності порівняно із цукровим стандартом: [ЧС5×ОТ3]×БЗ1 (115,3%), [ЧС3×ОТ5]×БЗ1 (114,4%), [ЧС1×ОТ4]×БЗ1 (112,2%), [ЧС3×ОТ1]×БЗ2 (113,9%).

5.2. Високоцукристі перспективні ЧС гібриди, створені за участю комбінаційно-здатних запилювачів Б31 та Б32

За схемою діалельних схрещувань було відібрано два запилювача з достовірно високим ефектом ЗКЗ: Б31 (+0,35%) та Б32 (0,29%), які були введені в топкросну гібридизацію з 16 ЧС формами. За оцінками по двох тестерах виділялося сім гібридних комбінацій, які перевищували середнє значення (контроль) по 44 гібридним зразкам на 0,4...0,7% (рис. 5.2). Ці гібриди або були на рівні групового стандарту (19,4%), або перевищували його.

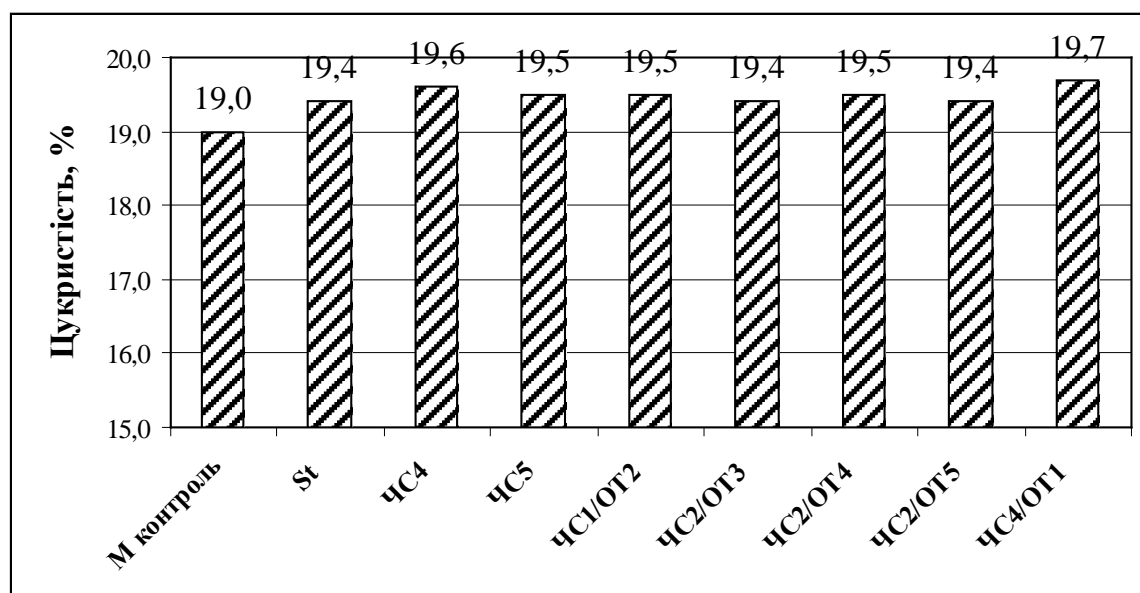


Рис. 5.2. Кращі гібриди на основі двох тестерів-запилювачів Б31 та Б32, УДСС, 2014р.

Необхідно зазначити, що оскільки у топкросні схрещування було залучено дві генетично-цінні лінії, то і тестерні гібриди за середнім значенням по всім номерам недостовірно не відрізняються один від одного (Додаток Ц, Ш). Їх середнє значення становило по тестеру Б31 — 19,1%, по тестеру Б32 — 18,9%.

Рівноцінні значення запилювачів вплинули на низьку мінливість цукристості, пов'язану із їх внеском у загальну варіацію ознаки, проте взаємодія батьківських компонентів була значною і становила 29,8%

За результатами сортовипробування у 2014 р. серед усіх гібридів, одержаних на основі запилювача Б31, виділялося 11 із 22 гібридних комбінацій, що достовірно перевищували стандарти за цукристістю. У зв'язку з тим, що цукристість групового стандарту була також на досить високому рівні (19,4%), то до високоцукристих комбінацій можна віднести гібриди [ЧС4×ОТ1]×Б31 та [ЧС5×ОТ4]×Б31 з перевищенням його відповідно на 1,9 та 3,9% (табл. 5.3). Із запилювачем Б32 було виділено 10 гібридів, що істотно переважають середньопопуляційне значення на 0,3..0,7% (абс. значення), а кращі із них ЧС4×Б32 та [ЧС4×ОТ1]×Б32 — на 0,7..1,2% відповідно.

Дисперсійним аналізом виявлено статистично достовірну відмінність між гібридами: $F_{\text{факт.}}=25,42 > F_{\text{теор.}}=1,59$ (Додаток Ю).

Ця відмінність була обумовлена суттєвим впливом ефектів як адитивних генів (для ЧС ліній $F_{\text{факт.}}=35,19 > F_{\text{теор.}}=1,75$, для тестерів $F_{\text{факт.}}=27,83 > F_{\text{теор.}}=4,00$), так і неадитивних ($F_{\text{факт.}}=15,53 > F_{\text{теор.}}=1,75$), що дало можливість визначити математичні величини комбінаційної здатності, що наведено у таблиці 5.4.

Таблиця 5.4.

Ефекти ЗКЗ та СКЗ запилювачів і ЧС форм

№ з/п	ЧС форми	Ефекти ЗКЗ ЧС форм	Ефекти СКЗ		Константи (варіанси)	
			Б31	Б32	СКЗ ЧС форм	ЗКЗ ЧС форм
1	2	3	4	5	6	7
1	ЧС 1	-0,20*	0,26*	-0,26*	0,05	0,02
2	ЧС 2	-0,55*	-0,33*	0,33*	0,09	0,29
3	ЧС 3	-0,54*	-0,54*	0,54*	0,27	0,27

Продовження таблиці 5.4.

1	2	3	4	5	6	7
4	ЧС 4	0,58*	-0,09	0,09	-0,01	0,32
5	ЧС 5	0,55*	-0,09	0,09	-0,01	0,28
6	ЧС 1×ОТ 2	0,51*	-0,13	0,13	-0,00	0,24
7	ЧС 1×ОТ 4	-0,55*	0,01	-0,01	-0,02	0,29
8	ЧС 1×ОТ 5	-0,07	-0,28*	0,28*	0,06	-0,01
9	ЧС 2×ОТ 1	-0,67*	-0,08	0,08	-0,01	0,43
10	ЧС 2×ОТ 3	0,38*	-0,13	0,13	-0,00	0,13
11	ЧС 2×ОТ 4	0,46*	-0,21	0,21	0,02	0,20
12	ЧС 2×ОТ 5	0,40*	-0,11	0,11	-0,01	0,14
13	ЧС 3×ОТ 1	0,01	-0,03	0,03	-0,02	-0,02
14	ЧС 3×ОТ 2	-0,02	-0,09	0,09	-0,01	-0,02
15	ЧС 3×ОТ 5	0,28*	-0,13	0,13	-0,00	0,06
16	ЧС 4×ОТ 1	0,75*	-0,03	0,03	-0,02	0,54
17	ЧС 4×ОТ 3	0,25*	-0,29*	0,29*	0,07	0,04
18	ЧС 4×ОТ 5	-1,07*	0,32*	-0,32*	0,08	1,12
19	ЧС 5×ОТ 1	-0,24*	0,42*	-0,42*	0,16	0,04
20	ЧС 5×ОТ 2	-0,39*	0,01	-0,01	-0,02	0,13
21	ЧС 5×ОТ 3	-0,19*	0,71*	-0,71*	0,48	0,02
22	ЧС 5×ОТ 4	0,31*	0,81*	-0,81*	0,63	0,08
Ефекти ЗКЗ запилювачів			0,09*	-0,09*	Середні константи	
Константи (варіанти) ЗКЗ запилювачів			0,01	0,01	СКЗ ЧС форм=0,08	
Константи (варіанти) СКЗ запилювачів			0,06	0,06	СКЗ запилювачів=0,06	

Примітка: * — статистично достовірно на 5% рівні значущості.

Висока цукристість кращого гібрида [ЧС4×ОТ1]×Б31 (19,8%) була обумовлена переважно адитивною дією генів (ефект ЗКЗ +0,75*), а гібрида [ЧС5×ОТ4]×Б31(20,2%) сумарною дією адитивних і особливо неадитивних ефектів генів (ефект ЗКЗ=0,31*; ефект СКЗ=0,81*) (табл.5.4).

Генетична детермінація високої цукристості гібрида ЧС4×ОТ1×Б32(19,7%) залежала виключно від високого ефекту ЗКЗ, який становив +0,75*, оскільки ефект СКЗ не ухилився від усереднених даних по досліді ($\pm 0,03$).

Якщо порівнювати запилювачі Б31 і Б32, то за даними діалельних гібридів вищий ефект ЗКЗ був у Б31 (0,35 проти 0,29). На фоні однакового набору ЧС форм у тестерних схрещуваннях цей запилювач підтвердив свою оцінку — він виявився кращим порівняно із Б32, Ефект ЗКЗ його становив +0,09* проти -0,09*%.

Отже, на основі вивчення цукристості експериментальних ЧС гібридів у станційному сортовипробуванні відібрано:

- високоцукристі гібриди [ЧС4×ОТ1]×Б31; [ЧС4×ОТ1]×Б32 та [ЧС5×ОТ4]×Б31;
- підтверджено генетичну цінність запилювачів Б31 та Б32 за цукристістю у тестерних схрещуваннях;
- виявлено переважаючий вплив материнських форм на мінливість ознаки цукристості у ЧС гібридів, створених за їх участю, порівняно із запилювачами.

5.3. Збір цукру як основний показник добору перспективних комбінацій на основі запилювачів Б31 та Б32

На основі діалельних та топкросних схрещувань нами було виділено як високоврожайні, так і високоцукристі гібридні комбінації. Перші із них урожайного напрямку (Е) мають перевагу при вирощуванні буряків цукрових, побічні продукти переробки яких використовують у тваринництві другі

(напряму Z) — у виробництві біопалива. Хоча найвищий збір цукру можливо отримати з гібридів напряму N, які поєднують високі показники урожайності і цукристості. Проте формування високого збору цукру генетично детерміновано переважаючою позитивною дією адитивних, або неадитивних ефектів генів, що інтерпретують відповідно рівень за урожайністю і цукристістю ЗКЗ і СКЗ, компонентів гібридизації. Кращі результати дає їх позитивна сумісна дія, коли до гібридизації залучаються генетично цінні лінії за обома ознаками.

Із 44 гібридів, одержаних на фоні двох тестерів-запилювачів, виділили кращі комбінації: на фоні запилювача БЗ1 їх було 8 з перевищенням по досліді на 12,5...23,3%, на фоні запилювача БЗ2 — їх було менше трьох з перевищенням відповідно на 10,7...18,3% (табл. 5.5). Необхідно зазначити, що запилювач БЗ1 характеризувався як достовірно комбінаційно-здатний одночасно за урожайністю і цукристістю, а БЗ2 — лише за цукристістю. Ці дані добре узгоджуються з дослідом М.В. Роїка із співробітниками [81, 132], В.Г. Перетятка із співробітниками [154] та М.О. Корнеєвої [153].

Таблиця 5.5.

Збір цукру ЧС гібридів буряків цукрових, створених на основі кращих запилювачів БЗ1 та БЗ2, УДСС, 2014 р.

Материнський компонент	Збір цукру ЧС гібридів на основі запилювача БЗ1 та відхилення від статистичних параметрів					Збір цукру ЧС гібридів на основі запилювача БЗ2 та відхилення від статистичних параметрів				
	т/га	Від М (абс.)	% від М	від St	% від St	т/га	Від М (абс.)	% від М	від St	% від St
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЧС 1	8,4	-1,1*	-11,2	-1,6*	-16,3	7,8	-1,7*	-17,8	-2,3*	-22,4
ЧС 2	8,6	-0,8*	-8,9	-1,4*	-14,1	6,8	-2,7*	-28,5	-3,3*	-32,5
ЧС 3	8,4	-1,0*	-11,0	-1,6*	-16,0	9,4	-0,1	-0,9	-0,7*	-6,5
ЧС 4	10,8	1,3*	13,9	0,8*	7,5	9,4	-0,1	-0,8	-0,6*	-6,4
ЧС 5	10,6	1,2*	12,5	0,6*	6,1	8,2	-1,2*	-13,1	-1,8*	-18,1

Продовження таблиці 5.5.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ЧС 1×ОТ 2	11,3	1,8*	19,2	1,3*	12,5	8,6	-0,9*	-9,0	-1,4*	-14,2
ЧС 1×ОТ 4	9,5	0,1	0,6	-0,5*	-5,1	8,4	-1,1*	-11,2	-1,6*	-16,3
ЧС 1×ОТ 5	10,6	1,2*	12,3	0,6*	5,9	9,3	-0,2	-1,7	-0,7*	-7,3
ЧС 2×ОТ 1	9,6	0,1	1,4	-0,4*	-4,4	9,0	-0,5*	-5,6	-1,1*	-11,0
ЧС 2×ОТ 3	9,5	0,01	0,1	-0,6*	-5,6	10,2	0,7*	7,3	0,1	1,2
ЧС 2×ОТ 4	9,0	-0,5*	-5,3	-1,1*	-10,6	8,6	-0,9*	-9,3	-1,4*	-14,4
ЧС 2×ОТ 5	10,7	1,2*	12,9	0,7*	6,5	11,2	1,7*	18,3	1,2*	11,6
ЧС 3×ОТ 1	9,2	-0,2*	-2,2	-0,8*	-7,7	11,1	1,7*	17,6	1,1*	10,9
ЧС 3×ОТ 2	10,5	1,0*	10,4	0,4*	4,1	8,5	-1,0*	-10,5	-1,6*	-15,6
ЧС 3×ОТ 5	11,4	1,9*	20,0	1,3*	13,2	10,5	1,0*	10,7	0,4*	4,4
ЧС 4×ОТ 1	9,3	-0,2*	-1,9	-0,7*	-7,4	9,6	0,2	1,6	-0,4*	-4,1
ЧС 4×ОТ 3	8,8	-0,7*	-7,1	-1,2*	-12,4	9,7	0,2	2,0	-0,4*	-3,7
ЧС 4×ОТ 5	8,5	-1,0*	-10,1	-1,5*	-15,3	8,9	-0,6*	-6,6	-1,2*	-11,9
ЧС 5×ОТ 1	9,9	0,5*	5,0	-0,1	-0,9	8,2	-1,3*	-13,6	-1,9*	-18,5
ЧС 5×ОТ 2	9,4	-0,1	-0,5	-0,6*	-6,2	8,9	-0,6*	-5,8	-1,1*	-11,2
ЧС 5×ОТ 3	11,6	2,2*	23,3	1,6*	16,3	8,6	-0,9*	-9,4	-1,5*	-14,5
ЧС 5×ОТ 4	10,0	0,5*	5,7	-0,03	-0,3	9,6	0,1	1,1	-0,5*	-4,6
St	10,0	0,6*	6,0	–	–	10,0	0,6*	6,0	–	–

Примітка: * — статистично достовірно на 5% рівні значущості.

Конкурсний гетерозис, або перевищення збору цукру над стандартом, у гібридних комбінацій із запилювачем БЗ1, спостерігали на рівні 6,1...16,3%, а із запилювачем БЗ2 відповідно на 10,7...18,3%. Ці показники були генетично обумовлені високими ефектами комбінаційної здатності (табл. 5.6). Детермінація гетерозисного ефекту у досліджуваних гібридів пояснюється теорією генетичного балансу М.В.Турбіна [44].

Високий збір цукру гібридів був детермінований комбінаційною здатністю компонентів гібридизації за урожайністю і за цукристістю з переважаючим впливом або адитивних, або неадитивних генних взаємодій (табл. 5.6).

Таблиця 5.6.

**Кращі ЧС гібриди за збором цукру та генетична обумовленість
ознаки**

Гібридна комбінація	Збір цукру		Істотно висока комбінаційна здатність за:						
			урожайністю			цукристістю			
	т/га	% до St	ЗКЗ ♀	ЗКЗ ♂	СКЗ ♀/♂	ЗКЗ ♀	ЗКЗ ♂	СКЗ ♀/♂	
ЧС4×БЗ1	10,8	107,5	+*)	+	+	+	+	+	-
ЧС5×БЗ1	10,6	106,1	-**)	+	+	+	+	+	-
[ЧС1×ОТ2]×БЗ1	11,3	112,5	+	+	+	+	+	+	-
[ЧС1×ОТ5]×БЗ1	10,6	105,9	+	+	+	-	+	+	+
[ЧС2×ОТ5]×БЗ1	10,7	106,5	+	+	-	+	+	+	-
[ЧС3×ОТ2]×БЗ1	10,5	104,1	-	+	+	-	+	+	+
[ЧС3×ОТ5]×БЗ1	11,4	113,2	+	+	+	+	+	+	-
[ЧС5×ОТ4]×БЗ1	11,7	116,3	+	+	-	+	+	+	+
[ЧС2×ОТ5]×БЗ2	11,2	111,6	+	-	+	+	+	+	-
[ЧС3×ОТ1]×БЗ2	11,1	110,9	+	-	+	-	+	+	-
[ЧС3×ОТ5]×БЗ2	10,5	110,4	+	+	-	+	+	+	-

Примітка:

*(+)
— істотно висока комбінаційна здатність;

**(-)
— комбінаційна здатність не відрізняється від середньопопуляційного значення.

З цього випливає, що у схрещування для одержання перспективних комбінацій краще залучити генетично-цінні як материнські, так і батьківські форми. При цьому на фенотиповий прояв збору цукру вплив мають адитивні та неадитивні ефекти генів.

Джерелами цінних адитивних компонентів генів слугували 9 материнських форм, у яких ефект ЗКЗ був достовірним з коливанням значень ефектів від 0,33* до 1,49*. На гетерозис комбінацій з запилювачем БЗ1

впливає СКЗ компонентів, позитивні достовірні ефекти якої знаходилися в межах 0,31....1,20, а з запилювачем Б32 0,52...1,29 (табл. 5.7).

Таблиця 5.7.

Ефекти СКЗ та ЗКЗ запилювачів і ЧС форм

№ з/п	ЧС форми	Ефекти ЗКЗ ЧС форм	Ефекти СКЗ		Константи (варіанси)	
			Б31	Б32	СКЗ ЧС форм	ЗКЗ ЧС форм
1	2	3	4	5	6	7
1	ЧС 1	-1,36*	-0,04	0,04	-0,01	1,85
2	ЧС 2	-1,76*	0,57*	-0,57*	0,32	3,09
3	ЧС 3	-0,55*	-0,83*	0,83*	0,68	0,29
4	ЧС 4	0,64*	0,34*	-0,34*	0,11	0,40
5	ЧС 5	-0,02	0,86*	-0,86*	0,73	-0,01
6	ЧС 1×ОТ 2	0,50*	0,98*	-0,98*	0,96	0,24
7	ЧС 1×ОТ 4	-0,49*	0,21*	-0,21*	0,03	0,23
8	ЧС 1×ОТ 5	0,52*	0,31*	-0,31*	0,09	0,26
9	ЧС 2×ОТ 1	-0,19*	-0,02	0,02	-0,01	0,02
10	ЧС 2×ОТ 3	0,36*	-0,69	0,69*	0,47	0,12
11	ЧС 2×ОТ 4	-0,68*	-0,16	0,16	0,02	0,45
12	ЧС 2×ОТ 5	1,49*	-0,61*	0,61*	0,36	2,21
13	ЧС 3×ОТ 1	0,75*	-1,29*	1,29*	1,66	0,55
14	ЧС 3×ОТ 2	0,01	0,64*	-0,64*	0,40	-0,01
15	ЧС 3×ОТ 5	1,47*	0,09	-0,09	-0,00	2,15
16	ЧС 4×ОТ 1	0,00	-0,52*	0,52*	0,26	-0,01
17	ЧС 4×ОТ 3	-0,23*	-0,79*	0,79*	0,61	0,04
18	ЧС 4×ОТ 5	-0,78*	-0,52*	0,52*	0,26	0,60
19	ЧС 5×ОТ 1	-0,39*	0,53*	-0,53*	0,27	0,14
20	ЧС 5×ОТ 2	-0,29*	-0,10	0,10	-0,00	0,07

Продовження таблиці 5.7.

1	2	3	4	5	6	7
21	ЧС 5×ОТ 3	0,67*	1,20*	-1,20*	1,42	0,44
22	ЧС 5×ОТ 4	0,33*	-0,14	0,14	0,01	0,10
Ефекти ЗКЗ запилювачів			0,35*	-0,35*	Середні константи	
Константи (варіанти) ЗКЗ запилювачів			0,12	0,12	СКЗ ЧС форм=0,39	
Константи (варіанти) СКЗ запилювачів			0,38	0,38	СКЗ запилювачів=0,38	

Примітка: * — статистично достовірно на 5% рівні значущості.

В цілому, на мінливість ознаки збір цукру найбільший вплив мали адитивні гени материнських форм (53,6%) і взаємодія компонентів (35,4%) (рис. 5.3).

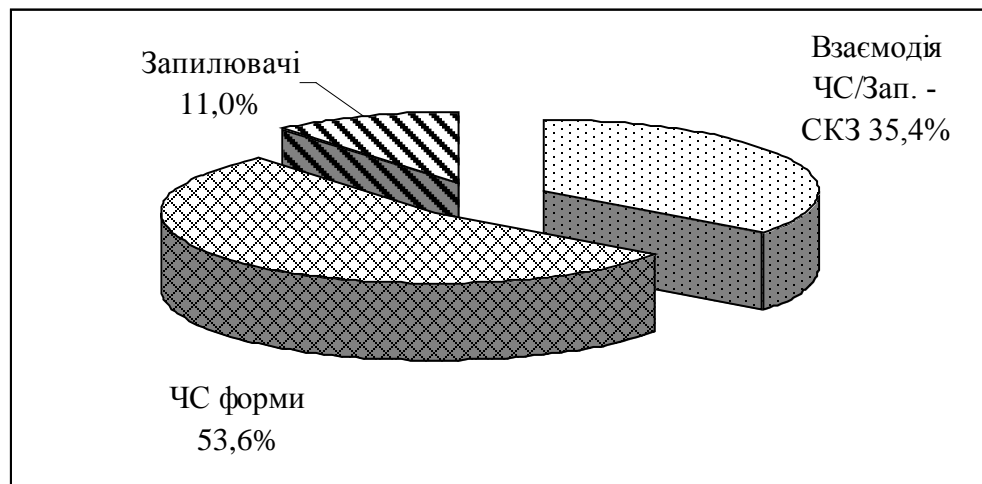


Рис. 5.3. Внесок у мінливість ЧС гібридів за ознакою збір цукру батьківських компонентів, та їх взаємодії, УДСС,2014р.

Отже, на основі експериментальних даних збору цукру у топкросних гібридів, створених за участю запилювачів Б31 та Б32 можна констатувати наступне:

- прогноз гетерозису за збором цукру підтверджується залученням у гібридизацію комбінаційно-здатних за елементами продуктивності компонентів;

- ефекти взаємодії компонентів схрещування у детермінації збору цукру гібридів оцінюється у 35,4%;

- три перші місця за продуктивністю посіли створені нами кінцеві ЧС гібридиза участю комбінаційно-цінного за урожайністю і цукристістю запилювача БЗ1: [ЧС5×ОТ4]×БЗ1 (116,3%), [ЧС1×ОТ2]×БЗ1 (112,5%), [ЧС3×ОТ5]×БЗ1 (113,2%). Генотиповий ефект материнських форм цих гібридів був позитивним за даними оцінки адаптивності, зроблені селекціонером М.М. Ненькою [196], який надав ці компоненти для створення перспективних ЧС гібридів буряків цукрових.

Вище вказане в розділі п'ять дозволяє відмітити наступне:

1. Прогнозування гетерозисного ефекту ЧС гібридів підтверджується залученням у гібридизацію комбінаційно-цінних за елементами продуктивності компонентів, що відповідає теорії генетичного балансу М.В. Турбіна. Кращими лініями-запилювачами для створення ЧС гібридів визнано БЗ 1 та БЗ 2.

2. Виявлено, що внесок ефектів взаємодії компонентів схрещування за продуктивністю є достовірним і оцінюється у 35,4 %.

3. Виділено кращі за продуктивністю гібридні комбінації на ЦЧС основі. Перевищення збору цукру порівняно із стандартом у ЧС гібридів, створених за участю лінії-запилювача БЗ 1 становило 6,1...16,3 %, а за участю БЗ 2 — 10,7...18,3 %.

ВИСНОВКИ

У дисертації наведено теоретичне узагальнення і нове вирішення наукового завдання, яке полягає у виявленні закономірностей успадкування і особливостей мінливості елементів продуктивності і складових посівних якостей насіння у міжлінійних діалельних та топкросних гібридів буряків цукрових на основі запилювачів уманської генплазми, внаслідок чого створені джерела покращених господарсько-цінних ознак та перспективні ЧС гібриди буряків цукрових.

1. На основі порівняння різних систем контрольованої гібридизації виявлено перевагу методу діалельних схрещувань перед топкросними внаслідок можливості визначення впливу реципрокних ефектів цитоплазми при формуванні ознак — складових посівних якостей насіння. За ступенем фенотипового домінування ознаки енергія проростання насіння 90 % діалельних гібридів проявили гетерозис (h_p 1,5...19,0).

2. У структурі генотипової мінливості енергії проростання насіння переважали неадитивні ефекти генів (74 %). Як носії цінних адитивних комплексів генів виділено лінії БЗ 5 та БЗ 3, які можуть застосовуватися для селекційного покращення інших ліній. За генетичними параметрами ознаки енергія проростання насіння, встановленими на основі моделі Б.І. Хеймана, її генетична детермінація здійснюється 50 генами.

3. З'ясовано, що генетична обумовленість ознаки схожості насіння у діалельних гібридів обумовлена наддомінуванням ($H_1/D = 57,964$). Лінії БЗ 1 та БЗ 6 мають домінантні алелі у всіх локусах, що контролюють цю ознаку, і можуть бути використані як у практичній селекції, так і генетичних дослідженнях. Комбінації БЗ 1×БЗ 5, БЗ 2×БЗ 3, БЗ 2×БЗ 6, БЗ 3×БЗ 4, БЗ 4×БЗ 5 характеризувалися достовірно високими ефектами СКЗ, а комбінації БЗ 3×БЗ 5, БЗ 3×БЗ 6 та БЗ 4×БЗ 6 — достовірно високими реципрокними ефектами. Генетичний контроль схожості насіння здійснюється адитивно-домінантною системою і не менше, ніж 20 генами.

4. Найбільш вагомим генетичним фактором впливу на формування маси 1000 насінин була неадитивна дія генів (44 %), що свідчить про доцільність цілеспрямованого підбору пар для гібридизації. На основі методу Б.І. Хеймана виявлено, що генетичний контроль ознаки маса 1000 насінин здійснюється восьма генами (або групами генів). Визначено лінії з найбільшою кількістю домінантних генів (БЗ 1, БЗ 5, БЗ 6). Виявлено комбінації з високою масою 1000 насінин (понад 30 г) — БЗ 6×БЗ 2, БЗ 4×БЗ 1, БЗ 4×БЗ 3, БЗ 3×БЗ 6, на фенотипове вираження ознаки яких впливала сумарна дія позитивних адитивних, неадитивних та реципрокних ефектів генів.

5. Диференційовано лінії-запилювачі за генетично-селекційною цінністю за врожайністю. Відібрано лінії з істотно високою ЗКЗ (БЗ1 та БЗ4) та батьківські компоненти кращих гібридів з істотно високими СКЗ (БЗ 1×БЗ 2, БЗ 1×БЗ 6, БЗ 3 ×БЗ 4, БЗ 4×БЗ 3 БЗ 5×БЗ 3 та БЗ 6×БЗ 3). З'ясовано внесок кожного із типів генних взаємодій на формування ознаки урожайності: на адитивні ефекти генів припадала частка 39,8 %, на реципрокні і неадитивні — відповідно 36,4 та 23,8 %. На основі моделі Б.І. Хеймана підтверджено полігенний контроль ознаки урожайності, що обумовлений 14 генами або їх групами. У тестерних схрещуваннях виявлено сім топкросних гібридів, урожайність яких становила 107,9...116,5 % відносно середньої популяційної.

6. За результатами діалельного аналізу виявлено генетичні параметри і коефіцієнти успадкування ознаки цукристості у гібридів буряків цукрових: наддомінування ($H_1/D = 1,297$), коефіцієнт успадкування H^2 широкому сенсі 0,851, у вузькому $h^2 = 0.459$, кількість генів, що відповідають за ознаку — шість ($h^2 / H_2 = 5, 767$), напрям домінування ліній (крім БЗ 3) — позитивний. Достовірні ефекти ЗКЗ мали лінії БЗ1 та БЗ2, СКЗ — компоненти гібридів БЗ3×БЗ4 і БЗ5×БЗ4. Виявлені реципрокні ефекти батьківських форм (22,7 %), неадитивні ефекти становили 40,7 %, адитивні ефекти батьківських форм

були майже рівними (18,4 і 18,3 %). Виявлено гетерозис істинний за цукристістю у трьох комбінацій (0,3...1,3 % — абс. зн.).

7. Виявлено співпадання доборів кращих запилювачів на основі оцінок ЗКЗ за збором цукру, визначених у діалельних і топкросних схрещуваннях — для лінії БЗ 1 достовірно високі адитивні ефекти становили відповідно 0,23 та 0,67, для лінії БЗ 4 — відповідно 0,20 та 0,21 т/га. Переважаюча частка у генотиповій структурі мінливості ознаки збір цукру належала неадитивним (39,4%) та реципрокним (28,0%) ефектам генів, частка впливу адитивних ефектів генів материнських форм становила 20,0 %, батьківських — 12,6 %. Кількість генів, що відповідає за ознаку збір цукру становило 15 ($h^2/H_1 = 14,863$). Відібрано 5 перспективних гібридних комбінацій з гетерозисним ефектом 106,0...130,0% (БЗ 1×БЗ 4, БЗ1 ×БЗ 2, БЗ 3×БЗ 4, БЗ 4×БЗ 2, БЗ 3×БЗ 6).

8. На основі підбору батьківських пар за ефектами ЗКЗ і СКЗ та з урахуванням впливу ефектів цитоплазми виділено джерела покращених ознак — міжлінійні гібриди F_2 БЗ 1×БЗ 2 та БЗ 1×БЗ 4, які поєднують одночасно високу урожайність і високу цукристість; збір цукру у них становив відповідно 120,2 та 118,1 % до групового стандарту. Їх доцільно використовувати при створенні рекомбінантних селекційно-цінних ліній-запилювачів буряків цукрових.

9. За результатами станційного сортовипробування виділено перспективні гібридні комбінації з достовірно високим перевищенням урожайності порівняно із груповим стандартом: [ЧС5×ОТ3]×БЗ1 (115,3%), [ЧС3×ОТ5]×БЗ1 (114,4%), [ЧС1×ОТ4]×БЗ1 (112,2%), [ЧС3×ОТ1]×БЗ2 (113,9%). Частота високоврожайних комбінацій, де батьківським компонентом був комбінаційно-цінний запилювач БЗ1, була вищою порівняно із БЗ2 і становила 50,0% проти 27,3%. Мінливість урожайності ЧС гібридів буряків цукрових на 50,2% залежала від адитивні дії материнських форм і на 39,8% — від неадитивних ефектів генів, пов'язаних зі взаємодією компонентів.

Підтверджено генетичну цінність запилювачів Б31 та Б32 за цукристістю у тестерних схрещуваннях на фоні 16 материнських форм. Середнє значення цукристості ЧС гібридів становило по тестеру Б31 — 19,1%, по тестеру Б32 — 18,9%.

10. Відібрано для подальшої селекційної роботи високоцукристі комбінації на основі запилювача Б31 — зразки [ЧС4×ОТ1]×Б31 та [ЧС5×ОТ4]×Б31 та на основі запилювача Б32 — зразки ЧС4×Б32 та [ЧС4×ОТ1]×Б32 з перевищенням групового стандарту відповідно на 0,7...3,9%.

11. Прогноз гетерозису за збором цукру згідно з теорією генетичного балансу М.В. Турбіна підтверджувався залученням у гібридизацію комбінаційно-здатних за елементами продуктивності компонентів. Значущість ефектів материнських форм була ключовою (55,0%), а ефекти взаємодії компонентів у детермінації збору цукру гібридів досліджуваної групи оцінювалися у 35,4%; що свідчить про доцільність підбору батьківських пар на основі ЗКЗ- та СКЗ-ефектів. Три перші місця за продуктивністю посіли створені нами кінцеві ЧС гібриди за участю комбінаційно-цінного за урожайністю і цукристістю запилювача Б31: [ЧС5×ОТ4]×Б31 (116,3%), [ЧС1×ОТ2]×Б31 (112,5%), [ЧС3×ОТ5]×Б31 (113,2%).

РЕКОМЕНДАЦІЇ ДЛЯ СЕЛЕКЦІЙНОЇ ПРАКТИКИ

Селекційним науково-дослідним установам у селекційних програмах рекомендовано:

1. Для створення рекомбінантних ліній-запилювачів з поєднанням ознак високої урожайності і цукристості використовувати джерела покращених господарсько-цінних ознак міжлінійні гібриди F_2 БЗ 1×БЗ 2 та БЗ 1×БЗ 4.

2. Виділені перспективні номери за енергією проростання насіння БЗ 5 та БЗ 3, за схожістю насіння БЗ 1 та БЗ 6, за масою 1000 насінин БЗ 6×БЗ 2, БЗ 4×БЗ 1, БЗ 4×БЗ 3, БЗ 3×БЗ 6, за урожайністю [ЧС5×ОТ3]×БЗ1, [ЧС3×ОТ5]×БЗ1, [ЧС1×ОТ4]×БЗ1, [ЧС3×ОТ1]×БЗ2, цукристістю [ЧС4×ОТ1]×БЗ1, [ЧС5×ОТ4]×БЗ1, ЧС4×БЗ2, [ЧС4×ОТ1]×БЗ2, за збором цукру [ЧС5×ОТ4]×БЗ, [ЧС1×ОТ2]×БЗ1, [ЧС3×ОТ5]×БЗ1 використовувати в селекції високопродуктивних ЧС гібридів буряків цукрових.

3. Для удосконалення селекційного процесу використовувати Методичні рекомендації «Підвищення продуктивності буряків цукрових селекційно-генетичними методами», розроблені за участю автора.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Роїк М.В. Буряки / М.В. Роїк — Київ, XXI вік — РІА «Труд-Київ», 2001. — 320 с.
2. Роїк М.В. Досягнення та перспективи розвитку селекції сільськогосподарських культур та тварин в Україні / М.В. Роїк., М.О. Корнеєва // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. — Т.5. № 1–2, 2007. — С. 133–140.
3. Зарубайло Т.Я. Генетические предпосылки создания продуктивных сортов зерновых культур / Т.Я Зарубайло // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Т.58, Вып. 1, 1976. — С. 3–1.
4. Мандзій С.А. Застосування комплексних відборів в селекції однонасінних буряків цукрових / С.А. Мандзій, В.Г. Перетяцько // Збірник наукових праць ІЦБ УААН (Ювілейний випуск ЯДСС). — К., 1998. — С. 41–53.
5. Гуляев В.Т. Генетика / В.Т. Гуляев. — [3-е изд. перераб и доп.]. — М.: Колос, 1984. — С. 282–289.
6. Мазлумов А.Л. Селекция сахарной свеклы / А.Л. Мазлумов. — М.: Колос, 1970. — С. 69–76.
7. Лавриненко А.П. Новые сорта сахарной свеклы Львовской ДСС / А.П. Лавриненко // Сборник научных трудов. — К., 1973. — С. 16–20.
8. Лебединский Б.М. Индивидуальный и массовый отбор в селекции сахарной свеклы / Б.М. Лебединский (Работы Ивановской ДСС). — К., 1923. — С. 13–19.
9. Неговский Н.А. Сахарная свекла / Н.А. Неговский, В.Г. Перетяцько, С.Т. Бережко; под ред. Кузменко // Селекция технических культур. — К., 1978. — С. 16–19.
10. Лобашов М.Е. Генетика / М.Е. Лобашов — Л., 1967. — С. 673–677.

11. Роїк М.В. 100-літній ювілей / М.В. Роїк, В.М. Назарчук, Г.В. Красовський // Збірник наукових праць ІЦБ УААН. (Ювілейний вип. ЯДСС) — К., 1998. — С. 3–12.
12. Балков И.Я. Селекция сахарной свеклы на гетерозис / И.Я. Балков. — М.: Россельхозиздат, 1978. — С. 42–46.
13. Чалыш С.Т. О некоторых закономерностях проявления гетерозиса у гибридов кукурудзы / С.Т. Чалыш // Сельськохозяйственная биология. — 1987. — №5. — С. 30–33.
14. Гриб С.И. Технология селекционного процесса и резервы селекции / С.И. Гриб // Селекция и семеноводство. — 1983. — №7. — С. 15–17.
15. Роїк М.В. Комбінаційна здатність ліній-компонентів гібридів буряків цукрових / М.В. Роїк, М.О. Корнеєва, І.В. Власюк // Зб. наук. праць Вип.2, кн. 1, ІЦБ. — Київ: Дума, 2000. — С. 3–12.
16. Литун П.П. Гетерозис как проявление системной организации и функционирование генетической формулы количественного признака / П.П. Литун, В.А. Драгавиев // Физиолого-биохимические и биофизические основы гетерозиса и технологии гетерозисной селекции у растений: тезисы всесоюзн. сов. — Харьков, 1983. — С. 21–24.
17. Роїк М.В. Використання моделі продуктивності при оцінці генетичної цінності ЧС гібридів буряків цукрових / М.В. Роїк, М.О. Корнеєва, М.В. Власюк, І.В. Власюк // Зб. наук. пр., Вип. 10, 2008. — С. 46–52.
18. Полонецкая Л.М. Анализ вариантов компонентов урожайности у линии первого и второго циклов от сортов Глория Янецкого и ВИР 1094 / Л.М. Полонецкая // Генетика продуктивности скльськохозяйственных культур. — Минск: Наука и техника, 1978. — С. 146–150.
19. Мазур З.О. Продуктивність топкросних ЧС гібридів озимого жита / З.О. Мазур, М.О. Корнеєва // Цукрові буряки, № 4, — 2007. — С. 18–20.

20. Кикиндонов Т. Исследования в связи с использованием гетерозиса в селекции сахарной свеклы / Т. Кикиндонов, И. Попов, Д. Кулунев, А. Захариев, И. Антонов // Современные методы селекции современных сортов сахарной свеклы. — София: Издательство Болгарской Академии Наук, 1971. — С. 11–25.

21. Олтманн В. Селекция сахарной свеклы на улучшение количественных признаков / В. Олтманн, М. Бурба, Г. Больц — М.: Агропромиздат, 1986. — 175 с.

22. Корнеева М.О. Генні взаємодії та їх вплив на гетерозис у буряків цукрових / М.О. Корнеева, І.В. Власюк, Е.Р. Ермантраут // Збірник наукових праць ІЦБ УААН; Вип. 2. — К., 2000. — С. 24–29.

23. Балков И.Я. Гетерозис сахарной свеклы по признаку сахаристости / И.Я. Балков, В.П. Петренко, М.А. Корнеева // Вестник сельскохозяйственной науки, 1986. — № 10. — С. 55–60.

24. Власюк І.В. Генотипова мінливість елементів продуктивності ЧС гібридів буряків цукрових, створених з використанням запилювачів весело подільської селекції. — Автореф. канд. дис.: 06.01.05 — селекція і насінництво, К: Інститут землеробства УААН, 2000. — 20 с.

25. Кулік О.Г. Оцінка ЧС ліній та запилювачів Ялтушківської дослідно-селекційної станції — компонентів гібридів буряків цукрових за програмою Бетаінтеркрос у 2002–2006 рр. / О.Г. Кулік, В.В. Литвинюк, Г.С. Гончарук, В.І. Старосуд, Л.Г. Кирилюк // Зб. наук. пр., Вип. 10. — Київ, 2008. — С. 39–46.

26. Корнеева М.А. Продуктивность экспериментальных гибридов сахарной свеклы, созданных с участием диплоидных и тетраплоидных опылителей / М.А. Корнеева, М.Б. Мацук, Л.Н. Чемерис // Сб. научн. трудов «Научное обеспечение картофелеводства, овощеводства и бахчеводства: достижения и перспективы», КазНИИ картофелеводства и овощеводства. — Алматы. — 2013. — С. 286–289.

27. Корнєєва М.О. Продуктивність триплоїдних ЧС гібридів буряку цукрового (*B. vulgaris* L.) і комбінаційна здатність їхніх компонентів / М.О. Корнєєва, М.Б. Мацук // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. — № 1. — 2012. — С. 18–20.
28. Сорока В.І. Стан кваліфікаційної експертизи сортів буряків цукрових на придатність до поширення та аналіз сортових ресурсів / В.І. Сорока, О.І. Рудник-Іващенко // Цукрові буряки, №5, 2011. — С. 10–13.
29. Роїк М.В. Оцінка генетичного потенціалу вітчизняних буряків цукрових / М.В. Роїк, М.О. Корнєєва // Зб. наук. пр., Вип. 8, Київ, 2005. — С. 17–28.
30. Vilmorin L. Note sur la creation d'une nouvelle race de Betterave à Sucre. Considéréité dans les végétaux. Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences / L. Vilmorin. — 1856. — 871 p.
31. Шахбазов В.Г. Гетерозис — явление общебиологическое / В.Г. Шахбазов. — М.: Знание, 1972. — 16 с.
32. Гринько Т.Ф. Новые сорта сахарной свеклы и методы их выведения / Т.Ф. Гринько // Селекция сахарной свеклы на повышение сахаристости. — М., 1957. — С. 133–145.
33. Орлов С.Д. Мінливість ознак маси коренеплоду і цукристості у запилювачів закріплювачів стерильності ЧС ліній буряків цукрових / С.Д. Орлов // Цукрові буряки. — 2006. — №4. — С. 9–10.
34. Орлов С.Д. Поліпшуюча селекція запилювачів О-типу їх ЦЧС аналогів за врожайністю та їх цукристістю в подальших поколіннях буряків цукрових / С.Д. Орлов, С.Г. Труш // Збірник наукових праць ІЦБ УААН; Вип. 1. — К., 1996. — С. 35–37.
35. Голев И.Ф. Исследование методов селекции генетически новых форм раздельноплодной сахарной свеклы / И.Ф. Голев // Селекция, генетика и физиология сахарной свеклы ВНИИ. — К., 1972. — С. 27–28.

36. Девликамов К.С. Методы отбора при создании новых исходных материалов / К.С. Девликамов // Сахарная свекла. — М.: Колос, 1983. — №5. — С. 25–26.
37. Молчан И.М. Спорные вопросы в селекции растений / И.М. Молчан, Л.Г. Ильина, П.И. Кубарев // Селекция и семеноводство. — 1996. — №1–2. — С. 36–51.
38. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. — М.—Л.: Огиз-Сельхозизд. — 1939. — 339 с.
39. Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. — М.—Л.: Огиз-Сельхозизд. — 1940. — С. 215–240.
40. Шліппе П.Ф. Історія фірми Вільморенів / П.Ф. Шліппе // Праці по прикладній ботаніці, генетиці і селекції. — Т. XXII. — Вип. 5. — 1929. — С. 129–137.
41. Гудвіл С.В. Попередні результати дослідів по схрещуванню різних рас буряків цукрових / С.В. Гудвіл // Праці ВЦІНС. — Вип. 2. — 1929. — М.: — С. 14–20.
42. Войткевич І.І. Деякі дані по відношенню інцухт-методу при селекції буряків цукрових / І.І. Войткевич // Матеріали Всесоюзної наради. — М.: Вип. 2. — 1929. — С. 190–193.
43. Шелл Дж. Возникновение концепции гетерозиса / Дж. Шелл // Гибридная кукуруза. М.: изд. иностр. литературы. — 1955.— С. 28–73.
44. Турбин Н.В. Гетерозис и генетический баланс / Н.В. Турбин // Гетерозис.— Минск: АН БССР. — 1961. — С. 3–34.
45. Dierks W. Untersuchungen zum Heterosis problem / W. Dierks // Zsitschr. f. Pflanzenzuchtung. — 1958. — Bd. 40. H.1. — P. 67–102.
46. Richey F. Corn breeding / F. Richey // Adv. Genet. — 1950. — 3. — 1. — P. 159–192.
47. Sprague G.F. An estimation of the number top-crossed plants required for adequate representation of a corn variety / G.F. Sprague // Agron. I.— 1939. — Vol. 31, №1. — P. 11–16.

48. Hayes H. K. Development of the heterosis / H. K. Hayes — I. Iowen. — P. 49–65.
49. Тетерятченко К.Г. Гетерозис и его использование в селекции растений / К.Г. Тетерятченко. — Харьков. — 1980. — 28 с.
50. Marther K. The genetical basis of heterosis / K. Marther // Proc. Roy. Soc., Ser. B. — 1955. — 144. — P. 915.
51. Турбин Н.В. Гетерозис и количественная наследственность / За ред. Н.В. Турбина // Сб. научн. трудов. — Минск: Наука и техника, 1977. — 207 с.
52. Мирюта Ю.П. Теория гетерозиса и формы гибридного состояния организмов / Ю.П. Мирюта // Генетика и селекция на Украине , Ч.I. — К.: Наукова думка, 1971. — С. 118.
53. Мельничук М.Д. Біотехнологія рослин / М.Д. Мельничук, Т.В. Новак, В.А. Кунах — Поліграфконсалтнг. — 2003. — 514 с.
54. Шахбазов В.Г. Механизмы гетерозиса: история и современное состояние проблемы / В.Г. Шахбазов — Харьков. — 1990. — 320 с.
55. Природа, проявление и прогнозирование гетерозиса (отв. ред. Шахбазов В.Г.) Харьков. — 1992. — 295 с.
56. Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть: у 4 т. — К.: Лотос, 2001. — Т. 1, 2.
57. Шумный В.К. Некоторые общие методические принципы селекции на гетерозис / В.К. Шумный // Генетические методы в селекции растений. — М.: Колос, 1974. — С. 6–18.
58. Тищенко Е.Н. Єпигенетическая регуляція / Е.Н. Тищенко, О.В. Дубровная. — К.: Логос, 2004. — 236 с.
59. Doley W.P. Hormonefree medium will support callus production and subsequent shoot reneration from whole leaf explants in some sugar beet (*Beta vulgaris* L.) populations / W.P. Doley, Y.W. Soonders // Plant Cell Rep. — 1989. — № 4. — P. 224–229.

60. Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса — ее научное и практическое значение / В.А. Струнников // Вестник сельскохозяйственной науки. — 1983. — №1. — С. 34–40.
61. Струнников В.А. Природа и проблемы гетерозиса / В.А. Струнников // Природа. — № 5. — 1983. — С. 64–67.
62. Струнников В.А. Генетические методы селекции и регуляции пола тутового шелкопряда / Струнников В.А. — М.: 1987. — 302 с.
63. Bruce A.B. The Vevedelian theory of heredity and the augmentation of vigor Science / A.B. Bruce. — 1910. — P. 32, 627–628.
64. Keeble H.Z. A genetic study of 17 F₁ hybrid and their inbred parents / H.Z. Keeble // Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. — 1953. — P. 165–170.
65. Crow G.F. Alternative Hypotheses of Hybrid Vigor, Genetics / G.F. Crow. — 1948. — P. 33, 477–487.
66. Crow G.F. Dominance and Overdominance, Chap. 18, «Heterosis», ed by G.W. Gowen, Iowa State College Press. Ames, Iowa / G.F. Crow. — 1952. — P. 491–499.
67. Chull G.H. Experiment with Maize, Botan. Car. / G.H. Chull. — 1911. — P. 52, 480–485.
68. Перетяцько В.Г. Комбинационная способность и продуктивность простых гибридов сахарной свеклы, полученные на стерильной основе / В.Г. Перетяцько, И.Я. Балков, А.В. Макогон, А.В. Корниенко // Вестник с/х науки. — 1982. — № 11 (314) — С. 70–75.
69. Турбин Н.В. Периодический отбор в селекции растений / Н.В. Турбин, Л.В. Хотылёва, Л.Н. Каминская. — Минск: Наука и техника, 1976. — 144 с.
70. Дубинин Н.П. Генетика / Н.П. Дубинин. — М., 1970. — 368с.
71. Турбин Н.В. Гетерозис / Н.В. Турбин, В.Г. Конарёв, Л.В. Хотылёва. — Минск, 1982. — 244 с.

72. Тарутина Л.А. Взаимодействие генов при гетерозисе / Л.А. Тарутина, Л.В. Хотылева — Минск: Наука и техника, 1990. — 173 с.
73. Корнєєва М.О. Генні взаємодії та їх вплив на гетерозис у буряків цукрових / М.О. Корнєєва, І.В. Власюк, Е.Р. Ермантраут // Зб. наук. пр., Книга 2, Веселоподільська ДСС ЩБ НААНУ, Веселий Поділ, 2010. — С. 101–105.
74. Корнєєва М.О. Продуктивність триплоїдних ЧС гібридів буряку цукрового (*B. vulgaris* L.) і комбінаційна здатність їхніх компонентів / М.О. Корнєєва, М.Б. Мацук // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. — № 1. — 2012. — С. 18–20.
75. Корнєєва М.О. Генетична детермінація гетерозису у чоловічостерильних гібридів озимого жита / М.О. Корнєєва, З.О. Мазур // Селекція, насінництво. — Випуск 94. — 2007. — С. 46–52.
76. Корнєєва М.О. Складові генотипової детермінації збору цукру триплоїдних ЧС гібридів буряків цукрових / М.О. Корнєєва, П.І. Вакуленко, Л.О. Андрєєва // Цукрові буряки, №3–4, 2008. — С. 15–17.
77. Соколов В.А. Изучение механизмов гетерозиса. Автореф. канд. дис.: 03.00.15 // Ин-т цит и ген. СО РАН. — Новосибирск, 1992. — 25 с.
78. East E.M. Heterosis, Genetics / E.M. East — 1936. — P. 21, 375–397.
79. Природа, проявление и прогнозирование гетерозиса (отв. ред. Шахбазов В.Г.). Харьков. — 1992. — 295 с.
80. Омаров Д.С. К методике учета и оценки гетерозиса у растений / Д.С. Омаров // Сельскохозяйственная биология, — Т.10. №1. 1975. — С. 123–127.
81. Роїк М.В. Формування елементів продуктивності у буряків цукрових залежно від типу генних взаємодій / М.В. Роїк, М.О. Корнєєва, Е.Р. Ермантраут // Вісник аграрної науки. — № 9. — 1996. — С. 53–56.
82. Jugenheimer R. Results of Cooperative Hybrid Maise Tests in European and Mediterranean Countries / R. Jugenheimer, J. Silow // FAO Development Paper. — № 31. 1952. — P. 317–359.

83. Hull F.H. Recurrent Selection and Overdominance / F.H. Hull // Heterosis, ed. Bu G. W. Gowen. Iowa State College Press, Ames, Iowa. — 1952. — chap. 28.
84. Jones D.F. Dominance of Lincend Factors as a Means of Accounting for Heterosis / D.F. Jones. — 1917. — P. 466–479.
85. Hull F.H. Overdominance and corn Breeding Where Hybrid Seed Is. Not. Feasible, G. Am. Soc. Agron. 38 / F.H. Hull — 1946. — P. 1100–1108.
86. Shull G.H. The Genotypes of Maize, Am. Naturalist / G.H. Shull. — 1911. — P. 45, 234–252.
87. Hull F.H. Recurrent Selection and Specific Combining Ability in Corn, J. Am. Soc. Agron. / F.H. Hull. — 1945. — P. 37, 134–145.
88. Finkner R.E. Correlation Studies of Festers and Parents for Combining ability in Lugar Beets. / R.E. Finkner, H.S. Redabaugh, C.W. Doxtator // Journ of the Amer. Soc. of Lugar Beet. Fechnologist. — 1966. — № 3. — 14 p.
89. Бороевич С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич. — М.: Колос, 1984. — 343 с.
90. Шевцов И.А. Проблемы гетерозиса и его использование для повышения продуктивности сахарной свеклы / И.А. Шевцов // Физиология и биохимия культурных растений. — 1996. — №3 — С. 156–165.
91. Хейс Г. Развитие представлений о гетерозисе / Г. Хейс // Гибридная кукуруза. — М., 1955. — С. 73–94.
92. Чашко В.Ф. История изучения природы гетерозиса сельскохозяйственных растений / В.Ф. Чашко // Физиолого-биохимические основы гетерозиса и технологии гетерозисной селекции. — Х., 1983. — С. 18.
93. Роїк М.В. Гібриди нового покоління буряку цукрового і їхня роль у процесі інтенсифікації галузі / М.В. Роїк, М.О. Корнеєва // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. — 2006. — №3. — С. 71–81.
94. Буренин В.И. Свекла / В.И. Буренин, В.Ф. Пивоваров — Санкт-Петербург. — 1998.— 211 с.

95. Балков И.Я. Селекция сахарной свеклы на гетерозис / И.Я. Балков — М.: Россельхозиздат, 1978. — 165 с.
96. Драгавцев В.А. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков / В.А. Драгавцев, П.П. Литун, Н.М. Шкель // Доклады АН СССР. — Т.274. — № 3. — 1984.— С. 720–723.
97. Кочерина Н.В. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов / Н.В. Кочерина, В.А. Драгавцев // АФИ. — СПб.:Изд. Центр «Дон Боско» — 1998. — 52 с.
98. Теория эколого-генетической организации количественных признаков // Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и прикладной генетике, ДЕН-технологии и биоинформатике. — М.: Академкнига. — Т.2. — 2008. — С. 308.
99. Кэксер Г. Кинетические модели развития и наследственности / Г. Кэксер // Моделирование в биологии. — М. — 1963. — С. 42–64.
100. Драгавцев В.А. Уроки эволюции генетики / В.А. Драгавцев // Журнал «Биосфера». — 2012. — СПб. — Т.4. №3. — С. 251–282.
101. Дубровна О.В. Генетика якісних ознак буряків / О.В. Дубровна, І.І. Лялько, О.М. Тищенко. — К.:Логос, 2010. — 246 с.
102. Achard F.C., Ausführliche. Beschreibung der Methode, nach Welchs bei der Kultur der Runkelrube verfahren verfahren werden mub / F.C. Achard. — Berlin, 1799.
103. Andrlik K. Übet die Variabilität des Gewichtes und des Zuckergehaltes der Zuckerrübenwurzel und über die gegenseitigen Beziehungen beiden Merkmäle. Blätter für Zuckerrübenbau / K. Andrlik, V. Bostos, J. Urban // № 12. — 1911. — S. 218–220.
104. Балков И.Я. Закономерности наследования сахаристости и принципы отбора высокосахаристых форм в селекции сахарной свеклы / И.Я. Балков, В.Г. Перетяцько, В.П. Петренко // Основы повышения сахаристости и технологических качеств свеклы. — К., 1986. — С. 70–76.

105. Роїк М.В. Методичні рекомендації по добору високоцукристих форм буряків цукрових на ранніх етапах онтогенезу / М.В. Роїк, Й.М. Федорошак, В.А. Борисюк. — К., 1998. — 4 с.

106. Перетяцько В.Г. Изучение комбинационной способности линейных материалов сахарной свеклы / В.Г. Перетяцько, Н.И. Орловський // Вопросы генетики, селекции и цитологии сахарной свеклы. — К., 1971. — С. 262–270.

107. Петренко В.П. Комбинационная способность и продуктивность простых гибридов сахарной свеклы, полученные на стерильной основе / В.П. Петренко, И.Я. Балков, А.М. Макогон, А. В. Корниенко // Вестник с/х науки. — 1982. — № 11 — С. 70–77.

108. Буренин В.И. О комбинационной способности образцов сахарной свеклы / В.И. Буренин, В.Т. Красочкин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции ВИР; Вып. 1. — Ленинград, 1977. — С. 117–141.

109. Корнєєва М.О. Кореляційні зв'язки між елементами технологічної якості коренеплодів у вихідних форм для рекурентної селекції запилювачів буряків цукрових / М.О. Корнєєва, Я.А. Мельник // Цукрові буряки, № 6, 2010. — С. 8–10.

110. Гуляев Г.В. Селекция и семеноводство полевых культур с основами генетики. / Г.В. Гуляев, А.П. Дунин. — [изд. 2-е, перераб. и доп.]. — М.: Колос, 1974. — С. 49.

111. Турбин Н.В. Периодический отбор в селекции растений / Н.В. Турбин, Л.В. Хотылёва, Л.Н. Каминская. — Минск: Наука и техника, 1976. — 144 с.

112. Шмальц Х. Селекция растений / Х. Шмальц. — М.: Колос, 1973. — С. 165–177, 86–92.

113. Савченко В.К. Метод оценки комбинационной способности генетически разнокачественных наборов родительських форм / В.К. Савченко // сб. Методики генетико-селекционного и генетического экспериментов. — Минск: Наука и техника, 1973. — С. 48–50.

114. Соколов Б.П. К вопросу выбора тестера для оценки комбинационной способности линий кукурузы в топкроссах / Б.П. Соколов, В.И. Костюченко — Сельскохозяйственная биология, 13, 1, 1978. — С. 44–48.

115. Корнєєва М.О. Використання двотестерного методу для оцінки вихідних популяцій буряків цукрових / М.О. Корнєєва, Н.П. Маковєєва // №19, Київ, Либідь, 1992. — с. 123–127.

116. Melzer R. Ergebnisse und Methoden der Schaffung neuen Ausgangsmaterials für die Zuckerrubenzüchtung / R. Melzer // Arch. Züchtungsforschung, Berlin — Bd 11. N 6.— 1981. — S. 331–339.

117. Корнєєва М.О. Системи контрольованих схрещувань при оцінці комбінаційної здатності селекційних матеріалів буряків цукрових / М.О. Корнєєва, М.В. Власюк // Фактори експериментальної еволюції організмів. К.: Аграрна наука. — 2004. — с. 227–233.

118. Гуляев Г.В. Селекция и семеноводство полевых культур / Г.В. Гуляев, Ю.Л. Гужов; [изд. 3-е перераб и доп]. — М., 1987. — С. 249.

119. Корнєєва М.О. Використання діалельних схрещувань для генетичного аналізу ліній озимого жита / М.О. Корнєєва, З.О. Мазур. Зб. наук. праць, Вип. 14. Київ. — 2012. — С. 452–455.

120. Литвинюк В.В. Оцінка експериментальних гібридів буряків цукрових / В.В. Литвинюк, Н.В. Гарматюк, О.М. Явнюк, Л.Г. Кирилюк, В.А. Грицишин // Збірник наукових праць ІЦБ УААН; Вип. 11. — К., 2010. — С. 133–135.

121. Власюк В.І. Рівень продуктивності і асоційованих ознак насінників багатонасінних запилювачів буряків цукрових Веселоподільської селекції / В.І. Власюк, М.О. Корнєєва // Збірник наукових праць ІЦБ УААН; Вип. 11. — К., 2010. — С. 225–231.

122. Федин М.А. О применении математико-статистических методов в селекционно-генетических исследованиях / М.А. Федин // Генетический

анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов. — М.: ВНИИТЭИсельхоз, — 1974. — С. 50–11.

123. Балков И.Я. Гетерозис сахарной свеклы по признаку сахаристости / И.Я. Балков, В.Г. Перетятко, М.А. Корнеева // Весник с/х науки. — М., 1986. — № 10. — С. 55–59.

124. Корнеева М.О. Продуктивність і комбінаційна здатність запилювачів буряків цукрових / М.О. Корнеева, М.В. Власюк // Цукрові буряки. №6 — 2004. — С. 10–11.

125. Бормотов В.Е. Экспериментальная полиплоидия и гетерозис сахарной свеклы / В.Е. Бормотов, Н.В. Турбин. — Минск, 1972. — С. 119–12.

126. Зеленський М.О. Селекція і насінництво сільськогосподарських культур / М.О. Зеленський. — К., 1960. — С. 112–131.

127. Федин М.А. Статистические методы генетического анализа / М.А. Федин, Д.Я. Силис, А.В. Смирязев — М.: Колос, 1980. — 207 с.

128. Орловский Н.И. Этапы развития отечественной селекции сахарной свеклы / Н.И. Орловский — К.: ВНИС, 1973. — С. 157.

129. Шевцов И.А. Проблемы гетерозиса и его использование для повышения продуктивности сахарной свеклы / И.А. Шевцов // Физиология и биохимия культурных растений. — 1996. — №3 — С. 156–165.

130. Турбин Н.В. Гетерозис. Теория и практика / Н.В. Турбин. — Л., 1968. — С. 46–86.

131. Роїк М.В. Селекція буряків цукрових / М.В Роїк, М.О. Корнеева // В кн : Спеціальна селекція польових культур. — Біла Церква, Білоцерківський національний аграрний університет 2011. — С. 276–314.

132. Роїк М.В. Комбінаційна здатність ліній — компонентів ЧС гібридів буряків цукрових / М.В. Роїк, М.О. Корнеева, І.В. Власюк // Збірник наукових праць ІЦБ УААН; Вип. 2, кн. 1. — К., 2000. — С. 3–12.

133. Власюк В.І. Рівень продуктивності і асоційованих ознак насінників багатонасінних запилювачів буряків цукрових веселоподільської

селекції. / В.І. Власюк, М.О. Корнєєва / Збірник наукових праць, Випуск 11, К.: Атопол — 2010. — С. 225–231.

134. Савицкий В.Ф. О двух типах наследования сахаристости у *Beta vulgaris* Z. / В.Ф. Савицкий // Основные выводы научно-исследовательских работ ВНИС за 1937г. — М.: Пищепромиздат, 1939. — С. 12–23.

135. Литун П.П. Генетика макропризнаков и селекционно-ориентированные генетические анализы в селекции растений / П.П. Литун, В.П. Коломацкая, А.А. Белкин, А.А. Садовой — Харьков, 2004. — 133 с.

136. Hasel L.N. The genetic basis for constructing selectijn indexes/ L.N. Hasel // Genetics. — v.28. № 4. 1945. — P. 476–490.

137. Драгавцев В.А. Феногенетический анализ изменчивости в растительных популяциях / В.А. Драгавцев // Вестник АН КазССР. — № 10. — 1983. — С. 33–42.

138. Семенов В.И. Методы искусственного отбора и их генетическое обоснование / В.И. Семенов // Генетические методы в селекции растений. — М.: Колос, 1974. — 207 с.

139. Федин М.А. Метод анализа количественных признаков растений с помощью диаллельных скрещиваний / М.А. Федин, Д.Я. Силис. // Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов. — М.: ВНИИТЭИсельхоз, — 1974. — С. 82–97.

140. Корнєєва М.О. Асоційований добір запилювачів- компонентів ЧС гібридів за збором цукру і елементами технологічної якості / М.О. Корнєєва, Е.Р. Ермантраут, Я.А. Мельник // Цукрові буряки, № 6, 2009. — С. 16–17.

141. Петренко В.П. Комплексный генетический анализ линий сахарной свеклы в связи с комбинационной способностью и наследованием полигенных признаков / В.П. Петренко // Управление генетической изменчивостью сельскохозяйственных растений. Тез. докл. Междунар. симпоз., Ялта 29 сентября–1 октября 1992 г. — Ялта: Магарач, 1992. — С. 62.

142. Корнеєва М.О. Комбінаційна здатність за схожістю насіння запилювачів при створення ЧС гібридів буряків цукрових / М.О. Корнеєва М.В. Власюк, Т.Г. Опанасенко // Зб. наук. пр., кн. 2, Веселоподільська ДСС ЩБ НААНУ. — Веселий Поділ, 2010. — С. 75–77.

143. Корнеєва М.О. Селекційне покращення схожості насіння експериментальних ЧС гібридів буряка цукрового / М.О. Корнеєва, П.І. Вакуленко // Збірник наукових праць Уманського державного аграрного університету. — Умань, 2008. — № 69 — С. 62–67.

144. Воинцева И.И. Полигуаниды — дезинфекционные средства и полифункциональные добавки в композиционные материалы / И.И. Воинцева, П.А. Гембицкий // М.: МКЛ-пресс. — 2009. — 304 с.

145. Лисиця А.В. Стимулювання проростання насіння полімерними похідними гуанідину / А.В. Лисиця // Наукові доповіді НУБіП. — 2010 — 3(19). — <http://www.nbuu.gov.ua/e-journals/Nd/2010-3/lavpdg.pdf>.

146. Плазмова технологія обробки насіння та плазмові насіння: <http://agrobiz.net/blog.php?blog=plazmova-tehnologiya-obrobki-nasinnya-ta-plazmovi-nasinnya>.

147. Федин М.А. Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов / За ред. М.А. Федина, В.А. Драговцева — М.: ВНИИТЭИ сельхоз 1973. — 113 с.

148. Скорик В.В. Генетичне вдосконалення методів селекції озимого жита (*Secale cereale* L.) : дис.. д-ра с.-г. наук / В.В.Скорик. — Київ. — 1994. — 470 с.

149. Бурлов В.В. Характер сопряженной изменчивости признаков, определяющих продуктивность и длину периода вегетации подсолнечника / В.В. Бурлов, В.В. Редько // Физиолого-биохимические и биофизические основы гетерозиса и технологи гетерозисной селекции у растений: Тез Всесоюзного совещания 21–24 сентября. — Х., 1983 — С. 19.

150. Бородулина А.А. Биологические особенности проявления гетерозиса у подсолнечника / А.А. Бородулина, Л.К. Воскобойник,

В.П. Шевцова // Весник сельскохозяйственной науки. — 1981. — 4. — С. 88–92.

151. Вольф В.Г. Гетерозисный эффект у подсолнечника / В.Г. Вольф, Л.П. Думачева // Селекция и семеноводство. — К., 1972. — 20. С. 64–70.

152. Дубчак О.В. Використання ЦЧС матеріалів буряків цукрових при створенні гетерозисних гібридів / О.В. Дубчак // Збірник наукових праць ІЦБ УААН; Вип. 11. — К., 2010. — С. 168–177.

153. Корнеева М.О. Роль багатонасінних запилювачів буряків цукрових у формуванні гетерозису гібридів на чоловічостерильній основі / М.О. Корнеева // Збірник наукових праць ІЦБ УААН; Вип.11. — К., 2010. — С. 197–208.

154. Перетяцько В.Г. Комбинационная способность и продуктивность простых гибридов сахарной свеклы, полученные на стерильной основе / В.Г. Перетяцько, И.Я. Балков, А.В. Макагон, А.В. Корниенко // Вестник с/х науки. — 1982. — № 11 (314) — С. 70–75.

155. Литун П.П. Генетика количественных признаков и селекционно-ориентированные анализы в селекции растений / П.П. Литун, В.П. Коломацкая, А.А. Белкин, А.А. Садовой. — Учебное пособие. — Харьков, 2004. — 134 с.

156. Зарубайло Т.Я. Генетические предпосылки создания продуктивных сортов зерновых культур / Т.Я. Зарубайло // Тр. прикл. бот., ген. и сел. — Л.: ВИР, 1976. — Т.38, Вып.1. — С. 3–11.

157. Роїк М.В. Генофонд буряків цукрових та генетичні особливості його складових / М.В. Роїк, М.О. Корнеева // Оброшино, — 2005, — с. 171–173.

158. Роїк М.В. Оцінка генетичного потенціалу вітчизняних буряків цукрових / М.В. Роїк, М.О. Корнеева // Збірник наукових праць, Вип.8. Київ: ПоліграфКонсалтинг. — 2005. — С. 11–27.

159. Корниенко А.В. Методы селекции сахарной свеклы на гетерозис / А.В. Корниенко, С.Д. Орлов. — М.:Родник, 1996. — 234 с.

160. Литун П.П. Адаптивная селекция. Теория и технология на современном этапе / П.П. Литун, В.В. Кириченко, В.П. Петренкова, В.П. Коломацкая — Харьков, 2007. — 362 с.

161. Чирков Ю.И. Агрометеорология / Ю.И. Чирков. — Л.: Гидрометеоиздат, 1986. — 296 с.

162. Корнєєва М.О. Системи контрольованих схрещувань при оцінці комбінаційної здатності селекційних матеріалів буряків цукрових / М.О. Корнєєва, М.В. Власюк // Фактори експериментальної еволюції організмів. К.: Аграрна наука. — 2004. — С. 227–233.

163. Насіння буряків цукрових. Методи визначення схожості, одноростковості та доброякісності: ДСТУ 2292–93. — [Чинний від 1996-01-01]. К.: Держспоживстандарт України, 1996. — 12 с. (Державний стандарт України).

164. Методика исследований по сахарной свекле. — К.: ВНИС, 1986. — 292 с.

165. Hayman В.І. The theory and analysis of diallel crosses / В.І. Hayman. Genetics. — 1954, v. 10. — P. 47–51.

166. Гопцій Т.І. Генетико-статистичні методи в селекції / Т.І. Гопцій, М.В. Проскурін — Харків: ХНАУ — 2003. — 103 с.

167. Тарутина Л.А. Взаимодействие генов при гетерозисе / Л.А. Тарутина, Л.В. Хотылева / Мн.: Наука і тэхніка. 1990. — 176 с.

168. Mather K. Biometrical genetics / K. Mather // Chapman and Hall Ltd. 11 New Fetter Lane. London, 1971. — 347 p.

169. Singh B.D. Chandhary Biometrical method in quantitative genetic analysis / B.D. Singh 1977, printed in India, P. 179–185.

170. Griffing B.A. Generalised treatment of diallel crosses in quantitative inheritance / B.A. Griffing. — Heredity, 1956. v. 31. P. 45–48.

171. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. — М.: Агропромиздат. — 1985. — 351 с.

172. Савченко В.К. Генетический анализ в сетевых пробных пробных скрещиваниях / В.К. Савченко — Минск: Наука и Техника. — 1984. — С. 223.
173. Beil G.M. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum / G.M. Beil, R.E. Atkins // J. Science. — Iowa State, 1965. — Vol. 39, № 3. — P. 165–179.
174. Бороевич С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич. — М.: Колос, 1984. — 343 с.
175. Мазер К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Дж. Джинкс. Пер. с англ. — М.: Мир, 1985. — 463 с., ил.
176. Гуляев Г.В. Селекция и семеноводство полевых культур с основами генетики / Г.В. Гуляев, А.П. Дунин. — М.: Колос, 1974. — С. 49.
177. Турбин Н.В. Гетерозис. Теория и практика / Н.В. Турбин. — Л., 1968. — С. 46–86.
178. Корнєєва М.О. Селекційне покращення схожості насіння експериментальних ЧС гібридів буряка цукрового / М.О. Корнєєва, П.І. Вакуленко // Збірник наукових праць Уманського державного аграрного університету. — Умань, 2008. — №69 — С. 62–67.
179. Омаров Д.С. К методике учета и оценки гетерозиса у растений / Д.С. Омаров // Сельскохозяйственная биология, 10, 1, 1975. — С. 121–127.
180. Соколов Б.П. К вопросу выбора тестера для оценки комбинационной способности линий кукурузы в топкроссах / Б.П. Соколов, В.И. Костюченко // Сельскохозяйственная биология, 13, 1978. — С. 44–48.
181. Корнєєва М.О. Використання двотестерного методу для оцінки вихідних популяцій буряків цукрових / М.О. Корнєєва, Н.П. Маковєєва / №19, 1992, Київ, Либідь, — с. 123–127.
182. Melzer R. Ergebnisse und Methoden der Schaffung neuen Ausgangmaterials für die Zuckerrubenzlichtung / R. Melzer // Arch. Zuchtungsforshung, Berlin — 1981. —Bd 11. N 6. — S. 331–339.

183. Савицкий В.Ф. Генетика сахарной свеклы / В.Ф. Савицкий К.: 1940. — С. 561–580.
184. Корнеева М.А. Селекционно-генетическое изучение исходных популяций сахарной свеклы с целью создания комбинационно-ценных линий-опылителей / Автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук Спец. 03.00.15 — генетика. Институт молекулярной биологии и генетики. К.: 1987. — 20 с.
185. Логвинов В.А. Изменчивость содержания сахара в коренеплодах сахарной свеклы и отбор высокосахаристых растений / В.А. Логвинов, Л.Л. Чеботарь // Повышение эффективности производства сахарной свеклы на Северном Кавказе, — Краснодар, 1985. — С. 48–53.
186. Butnaru G. Aspecte privind fekundarea la diferite linii cjsangvinizate de porumb / G. Butnaru // Lucr. Sti/ Snst Agrjn Timisoara Ser. Agron., vol.13, N 4. — 1970. — P. 483–491.
187. Роик Н.В. Комбинационная способность опылителей сахарной свеклы различной генетической структуры по элементам продуктивности / Н.В. Роик, М.А. Корнеева // Энциклопедия рода Beta: Биология, генетика и селекция свеклы. — Новосибирск, 2010. С. 525–541.
188. Корнеева М.О. Успадкування цукристості топкросними ЧС гібридами буряків цукрових / М.О. Корнеева, П.І. Вакуленко // Цукрові буряки. — №4. — 2006. — С. 7–8.
189. Корнеева М.О. Застосування адитивно-домінантної моделі для оцінки ліній буряків цукрових / М.О. Корнеева, Е.Р. Ермантраут, М.В. Власюк // Збірник наукових праць "Методика, механізація, автоматизація та комп'ютеризація досліджень у землеробстві, рослинництві, садівництві та овочівництві. — Вип. 9. К.: Тов. ПоліграфКонсалтинг — 2007. — С. 164–171.
190. Мазлумов А.Л. Селекция сахарной свеклы / А.Л. Мазлумов, М.: Колос, 1970. — 206 с.

191. Катаненко С.В. Изучение изменчивости гибридов сахарной свеклы в селекционном многофакторном эксперименте / С.В. Катаненко // Молодые ученые — интенсификации сельского хозяйства. — Рига, 1990. — С. 78–79.

192. Турбин Н.В. О принципах и методах селекции триплоидных гибридов сахарной свеклы./ Н.В.Турбин, В.Е. Бормотов.— В кн.: Полиплоидия и селекция. М.—Л.: Наука, 1965. — С. 24–27.

193. Бережко С.Т. Гетерозис и экспериментальная полиплоидия в селекции односемянной сахарной свеклы./ С.Т. Бережко, Л.М.Дидык. // В кн.: Селекция сахарной свеклы на повышение продуктивности и технологических качеств. К.: ВНИС, 1976. — С. 92–96.

194. Бормотов В.Е. Полиплоидия и изменчивость количественных признаков сахарной свеклы / [В.Е. Бормотов, В.К. Савченко, Б.Ф. Матросов, Л.А. Райфман].— В кн.: Полиплоидия сахарной свеклы. Минск. — 1966. — С. 3–42.

195. Перетяцько В.Г. Успадкування цукристості у *Beta vulgaris* / В.Г. Перетяцько // Цукрові буряки — №1. — 2003. — С. 10, 22.

196. Ненька М.М. Експресія комбінаційної здатності закріплювачів стерильності цукрових буряків залежно від генотипу та середовищних чинників: автореф. дис. канд. с.-г. наук: [спец.] 06.01.05 — селекція і насінництво / Ненька Максим Миколайович; Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків. — К., 2014. — 20 с.: іл., табл. — Бібліогр.: с. 16–17.

ДОДАТКИ

Додаток А

Основні елементи погоди при проведенні досліджень за даними метеостанції міста Умань, 2011–2014 рр.

Роки	Всього, або в середньому за рік	Місяці											
		Січень	Лютий	Березень	Квітень	Травень	Червень	Липень	Серпень	Вересень	Жовтень	Листопад	Грудень
Кількість опадів, мм													
Багато-річна	633	47	44	39	48	55	87	87	59	43	33	43	48
2011	593,2	28,8	18,7	3,7	25,2	68,5	129,2	150,7	50,4	12,4	71,6	2,2	31,8
2012	584,0	33,1	27,8	24,7	38,4	45,7	24,2	69,4	28,9	90,6	35,0	30,7	135,5
2013	548,7	58,1	35,9	60,7	36,5	70,9	77,8	23,2	54,4	89,1	5,3	36,8	33,6
2014	633,7	48,3	5,3	15,7	100,0	125,5	73,0	52,9	15,6	82,6	35,7	35,0	44,1
Температура повітря, °С													
Багато-річна	7,4	-5,7	-4,2	0,4	8,5	14,6	17,6	19,0	18,2	13,6	7,6	2,1	-2,4
2011	8,8	-3,1	-5,2	1,4	9,5	15,7	19,7	21,7	18,9	15,0	6,9	1,8	1,9
2012	9,1	-4,2	-10,2	2,2	12,1	18,0	21,3	23,4	20,8	16,5	10,6	4,5	-5,8
2013	8,9	-3,9	0,3	0,1	10,9	18,4	20,5	20,0	19,8	12,3	9,0	6,5	-6,3
2014	9,0	-3,9	-1,9	6,6	9,7	16,1	17,5	21,5	20,8	14,8	6,4	3,4	-3,5
Відносна вологість повітря, %													
Багато-річна	76	86	85	82	68	64	66	67	68	73	80	87	88
2011	74	91	77	69	58	66	70	72	70	71	79	79	88
2012	75	88	84	74	71	65	61	62	66	69	81	91	87
2013	77	87	84	75	65	67	72	71	69	84	81	87	86
2014	75	85	87	65	72	73	72	70	65	68	74	85	88

Додаток Б

**Посівні якості батьківських форм і гібридів, отриманих за програмою
діалельних схрещувань.**

Вихідні лінії	Посівні якості			
	Енергія проростання насіння, %	Схожість насіння, %	Маса 1000 насінин, г	Коефіцієнт плідності
Батьківські форми				
БЗ 1	88	95	27,2	2,40
БЗ 2	86	94	23,9	2,46
БЗ 3	89	96	22,8	2,46
БЗ 4	89	95	23,0	2,48
БЗ 5	90	95	24,5	2,48
БЗ 6	87	95	27,9	2,44
Середнє	88	95	24,9	2,45
Гібридні комбінації				
БЗ 1×БЗ 2	93	95	22,1	2,38
БЗ 1×БЗ 3	94	97	27,8	2,57
БЗ 1×БЗ 4	91	94	23,0	2,31
БЗ 1×БЗ 5	94	97	24,1	2,49
БЗ 1×БЗ 6	96	99	25,1	2,43
БЗ 2×БЗ 1	95	98	26,8	2,68
БЗ 2×БЗ 3	97	98	25,6	2,48
БЗ 2×БЗ 4	93	95	28,1	2,37
БЗ 2×БЗ 5	91	95	26,3	2,41
БЗ 2×БЗ 6	96	99	35,0	2,81
БЗ 3×БЗ 1	98	100	26,3	2,53
БЗ 3×БЗ 2	97	99	25,8	2,57
БЗ 3×БЗ 4	95	98	27,0	2,96
БЗ 3×БЗ 5	91	96	25,2	2,57
БЗ 3×БЗ 6	96	98	30,6	2,55
БЗ 4×БЗ 1	97	99	31,7	2,79
БЗ 4×БЗ 2	94	95	21,5	2,38
БЗ 4×БЗ 3	99	99	30,6	2,56
БЗ 4×БЗ 5	98	99	23,5	2,64
БЗ 4×БЗ 6	94	97	24,0	2,50
БЗ 5×БЗ 1	99	99	27,6	2,74
БЗ 5×БЗ 2	97	98	23,5	2,54
БЗ 5×БЗ 3	94	95	24,0	2,63
БЗ 5×БЗ 4	90	98	26,2	2,36
БЗ 5×БЗ 6	96	98	28,6	2,65
БЗ 6×БЗ 1	95	96	24,8	2,54
БЗ 6×БЗ 2	91	95	23,6	2,35
БЗ 6×БЗ 3	95	97	26,7	2,79
БЗ 6×БЗ 4	86	93	28,1	2,78
БЗ 6×БЗ 5	94	95	22,5	2,40
Середнє	95	97	26,2	2,56
НІР _{0,05}	6,0	4,0	6,0	0,30

Додаток В

Дисперсійний аналіз енергії проростання насіння діалельних ЧС гібридів за участю ліній запилювачів буряків цукрових, 2011-2013 рр.

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені вільності	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Гібриди	1841,243	35	52,607*	13,62	1,65
Повторності	17,076	3	5,692	1,47	2,76
ЗКЗ ліній	302,785	5	60,557	15,67	2,37
ЗКЗ тестерів	190,451	5	38,090	9,86	2,37
СКЗ	1348,007	25	53,920*	13,96	1,70
Похибка	405,674	105	3,864		
Загальна	2263,995	143			

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток Д
Компоненти генетичної дисперсії та їх похибки за ознакою енергія
проростання насіння буряків цукрових

Компоненти	Значення	Похибки	Кр. Стьюдента
D	0,7508	1,0607	0,71
F	-0,7126	2,5912	-0,28
H1	40,5768	2,5071	16,18
H2	39,9976	2,4053	16,63
h ²	1999,5411	1,6189	1235,09
E	0,9659	0,4009	2,41
B3 1	4,1565	3,6253	1,15
B3 2	-9,5477	3,6253	-2,63
B3 3	5,1409	3,6253	1,42
B3 4	-7,4216	3,6253	-2,05
B3 5	7,5690	3,6253	2,09
B3 6	-4,1727	3,6253	-1,15

Показник ступеню доміантності $(H1/D) = 54,046$

$SQR (H1/D) = 7,352$

Асиметрія доміантних і рецесивних генів $(0,25) = 0,246$

Частка доміантних і рецесивних генів = 0,879

Кількість генів = 49,992

Успадкування (в широкому сенсі) = 0,919

Успадкування (у вузькому сенсі) = 0,085

Додаток Е

**Дисперсійний аналіз ознаки схожість насіння діалельних ЧС
гібридів за участю ліній запилювачів буряків цукрових, 2011-2013 рр.**

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені вільності	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Гібриди	459,077	35	13,116*	4,62	1,65
Повторності	3,188	3	1,063	0,37	2,76
ЗКЗ ліній	116,535	5	23,307*	8,21	2,37
ЗКЗ тестерів	97,285	5	19,457*	6,85	2,37
СКЗ	245,257	25	9,810*	3,46	1,70
Реципрокні ефекти	298,062	105	2,839		
Загальна	760,327	143			

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток Ж

Компоненти генетичної дисперсії та їх похибки за ознакою схожість насіння буряків цукрових

Компоненти	Значення	Похибки	Кр. Стьюдента
D	-0,0909	0,3989	-0,23
F	-0,8962	0,9744	-0,92
H1	5,2702	0,9428	5,59
H2	5,0198	0,9045	5,55
h ²	105,2383	0,6088	172,86
E	0,7097	0,1508	4,71
БЗ 1	0,5486	1,3633	0,40
БЗ 2	-2,7973	1,3633	-2,05
БЗ 3	0,4027	1,3633	0,30
БЗ 4	-4,9139	1,3633	-3,60
БЗ 5	-0,1191	1,3633	-0,09
БЗ 6	1,5017	1,3633	1,10

Показник ступеню домінантності $(H1/D) = 57,964$

$SQR (H1/D) = 7,613$

Асиметрія домінантних і рецесивних генів $(0,25) = 0,238$

Частка домінантних і рецесивних генів = 0,214

Кількість генів = 20,065

Успадкування (в широкому сенсі) = 0,715

Успадкування (у вузькому сенсі) = 0,212

Додаток 3

Характеристики досліджуваних ліній і дані для побудови графіка

Хеймана

Досліджувані лінії	Варіанси V_i	Коваріанси W_i	Відсоток домінантних генів	Точки ординати		Успадкування, сенс	
				прямої	параболи	широкий	вузький
БЗ 1	1,1297	0,2594	100	-0,061	0,836	0,599	-0,110
БЗ 2	2,2714	0,7906	75	0,536	1,185	0,794	0,429
БЗ 3	1,8339	-0,3719	75	0,307	1,065	0,615	-0,066
БЗ 4	3,0297	1,0906	50	0,932	1,369	0,842	0,564
БЗ 5	1,6729	0,0500	75	0,223	1,017	0,663	0,066
БЗ 6	0,9500	-0,0375	100	-0,155	0,767	0,451	-0,519

Коефіцієнт для побудови параболи $y^2 = 2px$, $p = 0,309375$

Додаток К

Дисперсійний аналіз комбінаційної здатності ліній-запилювачів буряків цукрових на основі діалельних схрещувань

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені волі	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Гібриди	1195,07	35	34,145*	11,35	1,65
ЗКЗ	28,73	5	5,747*	7,64	2,37
СКЗ	78,64	15	5,242*	6,97	1,84
Реципроки	191,40	15	12,760*	16,96	1,84
Похибка	78,99	105	0,752*		

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток Л

Компоненти генетичної дисперсії та їх похибки за ознакою схожість
насіння буряків цукрових

Компоненти	Значення	Похибки	Кр. Стьюдента
D	3,9017	1,3335	2,93
F	5,0048	3,2578	1,54
H1	12,2499	3,1521	3,89
H2	8,9806	3,0242	2,97
h ²	74,2127	2,0355	36,46
E	0,7523	0,5040	1,49
БЗ 1	11,2204	4,5580	2,46
БЗ 2	0,5727	4,5580	0,13
БЗ 3	-3,1806	4,5580	-0,70
БЗ 4	2,5034	4,5580	0,55
БЗ 5	10,3310	4,5580	2,27
БЗ 6	8,5821	4,5580	1,88

Показник ступеню доміантності $(H1/D) = 3,140$

$SQR (H1/D) = 1,772$

Асиметрія доміантних і рецесивних генів $(0,25) = 0,183$

Частка доміантних і рецесивних генів = 2,135

Кількість генів = 8,264

Успадкування (в широкому сенсі) = 0,816

Успадкування (у вузькому сенсі) = 0,265

Додаток М

**Дисперсійний аналіз ознаки маса 1000 насінин буряків цукрових за
топкросними схрещуваннями, 2011-2013 рр.**

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені волі	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Варіанти	1195,074	35	34,145*	11,35	1,65
Повторності	8,196	3	2,732	0,91	2,76
Фактор А	102,003	5	20,401*	6,78	2,37
Фактор В	425,338	5	85,068*	28,27	2,37
Взаєм. А/В	667,733	25	26,709*	8,88	1,70
Похибка	315,946	105	3,009		
Загальна	1519,217	143			

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток Н

Урожайність діалельних гібридів буряків цукрових, УДСС, 2012-2014 рр.

Лінії	Тестери						Середнє значення по фактору А
	БЗ 1	БЗ 2	БЗ 3	БЗ 4	БЗ 5	БЗ 6	
БЗ 1	39,3	46,8	44,3	48,8	44,1	46,4	44,9
БЗ 2	42,0	39,8	38,0	44,2	37,1	36,8	39,6
БЗ 3	37,9	41,4	40,2	39,6	38,4	47,4	40,8
БЗ 4	40,0	46,2	43,4	40,4	44,7	46,5	43,5
БЗ 5	45,2	41,9	39,5	40,3	39,2	42,5	41,4
БЗ 6	41,3	40,7	39,9	43,6	40,3	38,9	40,8
Середні значення по фактору В							Загальна середня 41,9
	40,9	42,8	40,9	42,8	40,7	43,1	

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток II

Компоненти генетичної дисперсії та їх похибки за ознакою урожайності буряків цукрових

Компоненти	Значення	Похибки	Кр. Стьюдента
D	-2,0054	1,0520	-1,91
F	-2,6154	2,5701	-1,02
H1	16,5673	2,4867	6,66
H2	12,4117	2,3858	5,20
h ²	177,8017	1,6058	110,73
E	2,3617	0,3976	5,94
БЗ 1	-2,0146	3,5958	-0,56
БЗ 2	-8,8313	3,5958	-2,46
БЗ 3	3,1570	3,5958	0,88
БЗ 4	1,7703	3,5958	0,49
БЗ 5	-1,5715	3,5958	-0,44
БЗ 6	-8,2024	3,5958	-2,28

Показник ступеню домінантності $(H1/D) = 8,261$

$SQR (H1/D) = 2,874$

Асиметрія домінантних і рецесивних генів $(0,25) = 0,187$

Частка домінантних і рецесивних генів = 0,630

Кількість генів = 14,325

Успадкування (в широкому сенсі) = 0,699

Успадкування (у вузькому сенсі) = 0,304

Додаток Р
Дисперсійний аналіз комбінаційної здатності ліній-запилювачів
буряків цукрових за цукристістю

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені волі	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Варіанти	23,476	35	0,671*	6,82	1,65
Повторності	0,072	2	0,036	0,36	2,76
Фактор А	5,729	5	1,146*	11,65	2,37
Фактор В	5,473	5	1,095*	11,13	2,37
Взаєм. А/В	12,274	25	0,491*	4,99	1,70
Похибка	6,882	70	0,098		
Загальна	30,429	107			

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток С

Ефекти ЗКЗ та СКЗ тестерів і ліній буряків цукрових за цукристістю

Лінії	Ефекти ЗКЗ ліній	Ефекти СКЗ						Константи (варіанси)	
		T 1	T 2	T 3	T 4	T 5	T 6	СКЗ ліній	ЗКЗ ліній
БЗ 1	0,29*	-0,34	0,39*	-0,24	0,54*	-0,34	-0,01	0,04	0,07
БЗ 2	0,35*	0,02	0,02	0,13	0,24	-0,17	-0,25	-0,05	0,11
БЗ 3	-0,10	0,11	-0,46*	-0,45*	0,73*	-0,11	0,17	0,08	-0,00
БЗ 4	-0,18*	-0,14	0,12	0,60*	-0,89*	0,56*	-0,25	0,18	0,02
БЗ 5	-0,23*	0,27	-0,03	-0,15	-0,01	-0,09	0,00	-0,06	0,04
БЗ 6	-0,12	0,07	-0,04	0,11	-0,61*	0,14	0,33	0,01	0,00
Ефекти ЗКЗ тестерів		-0,09	0,35*	-0,03	0,06	-0,40*	0,11	Середні константи	
Константи (варіанси) ЗКЗ тестерів		-0,01	0,11	-0,01	-0,01	0,14	-0,00	СКЗ ліній = 0,03	
Константи (варіанси) СКЗ тестерів		-0,04	-0,02	0,03	0,26	0,00	-0,04	СКЗ тестерів = 0,03	

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток Т

**Специфічна комбінаційна здатність запилювачів і тестерів, УДСС, 2012-
2014 рр.**

Багатонасінні запилювачі	Ефекти взаємодії					
	Т 1	Т 2	Т 3	Т 4	Т 5	Т 6
БЗ 1	-0,34	0,39*	-0,24	0,54*	-0,34	-0,01
БЗ 2	0,03	0,02	0,13	0,24	-0,17	-0,25
БЗ 3	0,11	-0,46*	-0,45*	0,73*	-0,11	0,18
БЗ 4	-0,14	0,12	0,60*	-0,89*	0,56*	-0,25
БЗ 5	0,28	-0,03	-0,15	-0,01	-0,09	0,01
БЗ 6	0,07	-0,04	0,11	-0,61*	0,14	0,33
Ефекти фактора В	-0,09	0,35*	-0,03	0,06	-0,40*	0,11

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток У

Дисперсійний аналіз комбінаційної здатності ліній-запилювачів буряків цукрових за ознакою «збір цукру»

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені волі	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Варіанти	43,993	35	1,257*	5,25	1,65
Повторності	0,241	2	0,120	0,50	3,15
Фактор А	12,238	5	2,448*	10,23	2,37
Фактор В	7,711	5	1,542*	6,44	2,37
Взаєм. А/В	24,044	25	0,962*	4,02	1,70
Похибка	16,753	70	0,239		
Загальна	60,987	107			

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток Ф

Компоненти генетичної дисперсії та їх похибки за ознакою «збір цукру»

Компоненти	Значення	Похибки	Кр. Стьюдента
D	-0,0200	0,0575	-0,35
F	-0,0326	0,1405	-0,23
H1	0,7226	0,1360	5,31
H2	0,5371	0,1304	4,12
h ²	7,9835	0,0878	90,93
E	0,0798	0,0217	3,67
БЗ 1	-0,0964	0,1966	-0,49
БЗ 2	-0,1686	0,1966	-1,01
БЗ 3	0,0733	0,1966	0,37
БЗ 4	-0,2354	0,1966	-1,20
БЗ 5	0,0445	0,1966	0,23
БЗ 6	0,2173	0,1966	1,11

Показник ступеню домінантності $(H1/D) = 36,066$

$SQR (H1/D) = 6,006$

Асиметрія домінантних і рецесивних генів $(0,25) = 0,186$

Частка домінантних і рецесивних генів $= 0,762$

Кількість генів $= 14,863$

Успадкування (в широкому сенсі) $= 0,745$

Успадкування (у вузькому сенсі) $= 0,316$

Додаток X

Дисперсійний аналіз комбінаційної здатності ліній-запилювачів буряків цукрових за цукристістю

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені волі	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Варіанти	3429,225	44	77,937*	222,00	1,59
Повторності	2,513	2	1,257*	3,58	3,15
Похибка	30,894	88	0,351		
Загальна	3462,631	134			

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості

Додаток Ц
Середні значення урожайності досліджуваних гібридів на фоні двох
тестерів БЗ 1 та БЗ 2

№ з/п	ЧС лінії	Тестери		Середні значення по лініям
		БЗ 1	БЗ 2	
1	ЧС 1	44,0	42,3	43,2
2	ЧС 2	47,5	36,3	41,9
3	ЧС 3	46,9	49,7	48,3
4	ЧС 4	55,2	48,1	51,7
5	ЧС 5	54,6	42,2	48,4
6	ЧС 1×ОТ 2	58,1	44,2	51,2
7	ЧС 1×ОТ 4	51,5	45,9	48,7
8	ЧС 1×ОТ 5	56,9	48,8	52,9
9	ЧС 2×ОТ 1	52,4	48,9	50,7
10	ЧС 2×ОТ 3	49,1	52,4	50,8
11	ЧС 2×ОТ 4	46,5	44,0	45,3
12	ЧС 2×ОТ 5	55,3	57,8	56,6
13	ЧС 3×ОТ 1	48,7	58,9	53,8
14	ЧС 3×ОТ 2	55,2	44,7	50,0
15	ЧС 3×ОТ 5	59,2	54,4	56,8
16	ЧС 4×ОТ 1	47,0	49,0	48,0
17	ЧС 4×ОТ 3	46,3	49,8	48,1
18	ЧС 4×ОТ 5	46,5	50,6	48,6
19	ЧС 5×ОТ 1	51,7	44,9	48,3
20	ЧС 5×ОТ 2	50,4	48,3	49,4
21	ЧС 5×ОТ 3	59,7	47,7	53,7
22	ЧС 5×ОТ 4	49,6	52,1	50,9
Середні значення по тестерам				Загальна середня
		51,5	48,2	49,8

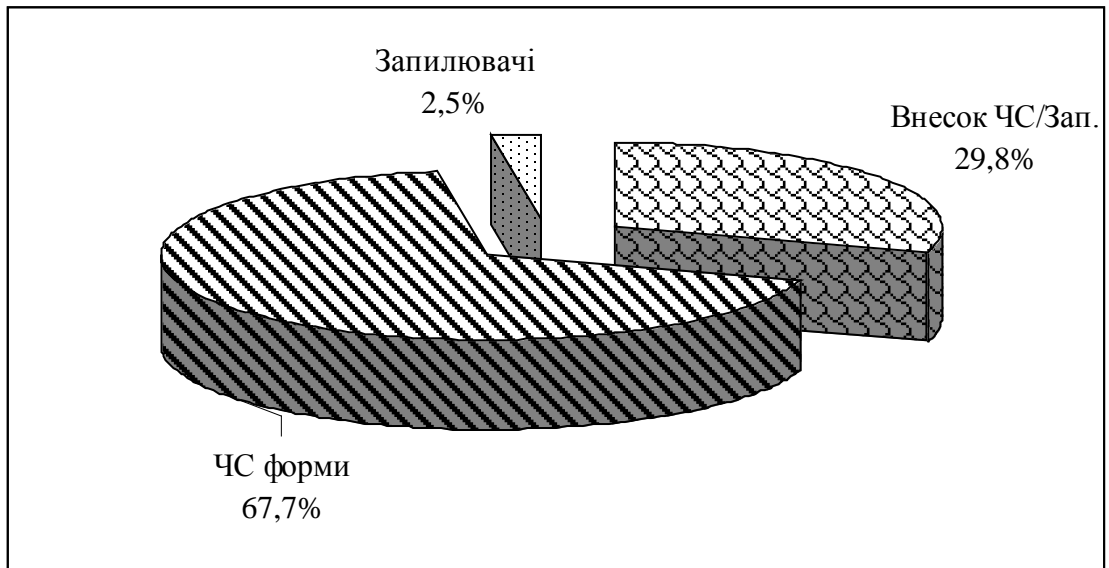
Примітка: $НІР_{0,05} = 0,97$ т/га

Додаток Ш
Середні значення цукристості досліджуваних гібридів на фоні двох
тестерів БЗ 1 та БЗ 2

№ з/п	ЧС лінії	Тестери		Середні значення по лініям
		БЗ 1	БЗ 2	
1	ЧС 1	19,1	18,4	18,8
2	ЧС 2	18,2	18,7	18,5
3	ЧС 3	18,0	18,9	18,5
4	ЧС 4	19,6	19,6	19,6
5	ЧС 5	19,5	19,5	19,5
6	ЧС 1×ОТ 2	19,5	19,5	19,5
7	ЧС 1×ОТ 4	18,5	18,3	18,4
8	ЧС 1×ОТ 5	18,7	19,1	18,9
9	ЧС 2×ОТ 1	18,3	18,3	18,3
10	ЧС 2×ОТ 3	19,3	19,4	19,4
11	ЧС 2×ОТ 4	19,3	19,6	19,5
12	ЧС 2×ОТ 5	19,3	19,4	19,4
13	ЧС 3×ОТ 1	19,1	18,9	19,0
14	ЧС 3×ОТ 2	19,0	19,0	19,0
15	ЧС 3×ОТ 5	19,2	19,3	19,3
16	ЧС 4×ОТ 1	19,8	19,7	19,8
17	ЧС 4×ОТ 3	19,0	19,4	19,2
18	ЧС 4×ОТ 5	18,3	17,5	17,9
19	ЧС 5×ОТ 1	19,3	18,2	18,8
20	ЧС 5×ОТ 2	18,7	18,5	18,6
21	ЧС 5×ОТ 3	19,6	18,0	18,8
22	ЧС 5×ОТ 4	20,2	18,4	19,3
Середні значення по тестерам				Загальна середня
		19,1	18,9	19,0

Примітка: $НІР_{0,05} = 0,97$

Додаток Ш



Внесок у мінливість ЧС гібридів за ознакою цукристості батьківських компонентів і їх взаємодії, УДСС, 2014 р.

Додаток Ю
Дисперсійний аналіз комбінаційної здатності ліній-запилювачів
буряків цукрових за цукристістю

Джерела дисперсії	Сума квадратів	Ступені волі	Середній квадрат	F – критерій Фішера	
				фактичний	теоретичний
Варіанти	44,289	43	1,030*	25,42	1,59
Повторності	0,662	2	0,331*	8,17	3,15
Фактор А	29,949	21	1,426*	35,19	1,75
Фактор В	1,128	1	1,128*	27,83	4,00
Взаєм. А/В	13,212	21	0,629*	15,53	1,75
Похибка	3,85	86	0,041		
Загальна	48,435	131			

* – достовірні відмінності на 5 % рівні значущості