

Некоторые аспекты проявления гетерозиса у гибридов сахарной свёклы^S

М.А. БОГОМОЛОВ, д-р с/х. наук, вед. научный сотрудник (e-mail: bogomolov47@bk.ru)

Т.В. ВОСТРИКОВА, канд. биолог. наук, научный сотрудник (e-mail: tanyavostric@rambler.ru)

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свёклы и сахара имени А.Л. Мазлумова»

Введение

Гетерозис — свойство гибридов превосходить по определённым признакам родительские компоненты, взятые для скрещивания. Различают гетерозис истинный и гипотетический [1–3]. Истинный гетерозис показывает превышение значения признака у гибрида по сравнению с величиной признака у лучшего из родительских компонентов. Гипотетический показывает сдвиг признака при гибридизации от его среднего уровня у родительских форм [1–3].

И.Я. Балков считает, что это менее пригодный показатель, так как нельзя говорить о гетерозисе, если величина анализируемого признака у гибридов равна среднеарифметическому показателю его у компонентов скрещивания и не превосходит лучшую родительскую форму, а иногда бывает, что одна из родительских форм имеет выше анализируемые признаки, нежели гибрид [2, 3].

В селекции сахарной свёклы на гетерозис оценка комбинационной способности является основным звеном в практической работе селекционера. Понятие комбинационной способности (КС) тесно связано с гетерозисом. О ней судят по продуктивности гибридов первого поколения (F_1), полученных от скрещивания линий, сибсов, клонов и других селекционных материалов, в сравнении с исходными формами [2–4].

Селекция на комбинационную способность включает в себя улучшение линий с помощью гибридизации и отбора [13]. При этом в год отбора и во втором поколении схемой селекции предусмотрено подвергать растения инбридингу. В третьем и последующих поколениях инбридинг чередуют с сестринскими (сибсовыми) скрещиваниями [11].

Применение сестринских скрещиваний теоретически даёт возможность получать новые рекомбинации генов, но этот метод серьёзно ограничен сходством генотипа исходных растений. Более успешным явилось использование повторных рекомбинаций, полученных от скрещивания исходных генотипов или от скрещивания инбредных линий с одной из родительских форм [13]. В этом случае сохраняется большая часть генотипа одного родительского компонента, а улучшение происходит за счёт желательных признаков, сохранившихся от другого.

При изучении гетерозиса у сахарной свёклы оперируют, как правило, количественными признаками, которые детерминируются большим числом генов, а поэтому ограничиваются определением типов действия генов, контролирующих признак. Исследования причин гетерозиса, базирующиеся на использовании генетико-статистических методов, привели к построению ряда гипотез, объясняющих причины про-

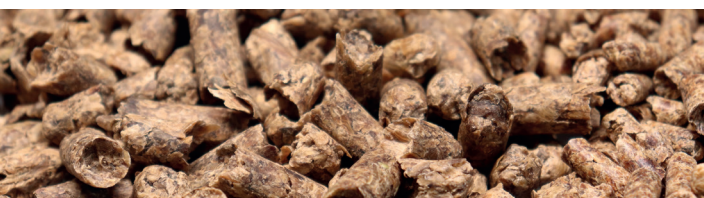
явления эффекта гетерозиса на основе взаимодействия различных генетических факторов [2, 3, 13]. К настоящему времени известны три возможные причины гетерозиса — это доминирование, сверхдоминирование и эпистаз [1–3].

Цель работы состояла в оценке эффекта гетерозиса гибридов сахарной свёклы по сравнению с родительскими линиями с наилучшей комбинационной способностью по продуктивности исходного материала с помощью математических методов генетического анализа.

Методы

Наиболее адекватно эффект гетерозиса отражают различия по урожайности или другим признакам между родительскими формами и поколением F_1 . У гибридов F_1 наблюдается, как правило, промежуточная по сравнению с родительскими компонентами величина признака. Отклонение её от средних показателей родительских форм обусловлено прежде всего степенью доминирования наследственных факторов одного из компонентов скрещивания [12]. Если в генетической формуле количественного признака преобладают гены доминирования, то средняя величина признака F_1 равна фенотипической ценности лучшего родительского компонента [6]. О степени доминирования признаков у гибридов F_1 можно судить, используя следующую формулу [12]:

^S Выбор спонсора научных публикаций осуществляется по усмотрению редакции, любая взаимосвязь между видами деятельности спонсора и результатами научной работы исключается



$$h_p = \frac{F_1 - P_p}{P_{\max} - P_p},$$

где h_p – величина оценки доминантности; F_1 – величина признака у гибрида F_1 ; P_p – средняя величина признака у обоих родителей; $P_{\max}$ – величина признака у лучшего родителя.

Величина h_p может изменяться от $-\infty$ до $+\infty$. При $h_p < -1$ наблюдается гибридная депрессия; при $-1 \leq h_p < -0,5$ – депрессия, обусловленная эффектами отрицательного доминирования; при $-0,5 \leq h_p \leq +0,5$ – промежуточное наследование, вызванное аддитивными эффектами генов; при $+0,5 < h_p \leq +1$ – доминирование; при $h_p > 1$ – сверхдоминирование (гетерозис).

Д.С. Омаров [10] разделяет тематическое понятие гетерозиса на гипотетический и истинный. Гипотетический гетерозис выражается формулой (в %)

$$H_h = \frac{F_1 - P_p}{P_p} \times 100\%.$$

Истинный гетерозис вычисляется по формуле (в %)

$$H_i = \frac{F_1 - P_{\max}}{P_{\max}} \times 100\%.$$

В исследованиях в качестве исходного материала мы использовали уже отобранные по комбинационной способности МС-формы сахарной свёклы, а для увеличения частоты полезных рекомбинаций

скрещивали их с дикими формами свёклы (*Beta corolliflora* Zoss., *Beta triguna*), подвергнутыми гамма-облучению пыльцы и обладающими элементами апомиксиса, в результате чего получали самостерильные и самофертильные формы с обновлённой цитоплазмой и новыми признаками.

Полевые опыты были заложены согласно общепринятой методике [7]. Оценку продуктивности апомиктических линий и гетерозисных опылителей проводили путём взятия средней пробы с делянки. Анализ корнеплодов для определения массы корнеплода и сахаристости проводили на автоматизированной линии ВЕНЕМА. Оценку комбинационной способности различных гибридных комбинаций сахарной свёклы проводили по продуктивности (по признакам: урожайность, сахаристость, сбор сахара). Селекционно-генетические исследования осуществляли по стандартным методикам [5]. Достоверность полученных данных оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа [7].

Обсуждение результатов

В исследованиях по степени фенотипического проявления количественных признаков у гибридов F_1 по сравнению с родительскими инбредными линиями нами был определён предполагаемый тип наследования урожайности корнеплодов. Так, при скрещивании

линии γ -МС-2113 с опылителями 15202, 15203, 15508, 15153, 15465, 15676, 13384 и 13307 тип наследования у гибридов признака урожайности корнеплодов изменялся от отрицательного доминирования в вариантах с опылителями 15203, 15508 до сверхдоминирования в вариантах с опылителями 15202, 15153, 15465, 15676 и 13384. На основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что типы наследования признаков продуктивности у гибридов F_1 с участием одной и той же материнской линии различны (табл. 1).

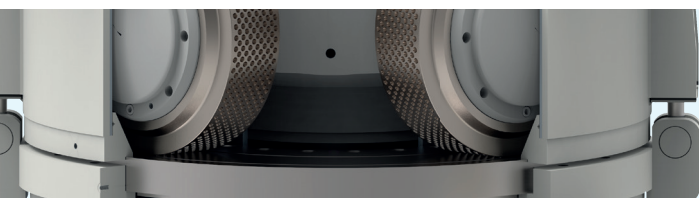
По признаку сахаристости тип наследования изменялся от гибридной депрессии в варианте с опылителем 15508 до истинного гетерозиса в вариантах с опылителями 13384 и 13307. Следует отметить, что истинный и гипотетический гетерозис проявлялись не всегда одинаково. Например, гибридная комбинация с опылителем 15465 в 1-й год имела показатели истинного гетерозиса 5,19 % и гипотетического 10,43 % при степени доминирования признака +6,76, что является показателем сверхдоминирования данного признака.

Во 2-й год эта же гибридная комбинация имела отрицательные показатели истинного гетерозиса (–5,9 %) и гипотетического 2,6 % при степени доминирования признака +0,2, что является показателем промежуточного наследо-

Таблица 1. Фенотипическое проявление признака урожайности у МС-гибридов F_1 сахарной свёклы (на основе линии γ -МС-2113)

Комбинации скрещиваний	1-й год			2-й год		
	h_p^*	Гетерозис, %		h_p	Гетерозис, %	
		Истинный	Гипотетический		Истинный	Гипотетический
γ -МС-2113 $\times$ 15202	+1,10	+0,78	+9,09	+2,4	+5,3	+9,4
γ -МС-2113 $\times$ 15203	–0,58	–4,72	–1,72	+10,1	+0,6	+5,9
γ -МС-2113 $\times$ 15676	+17,5	25,05	26,98	+0,05	–8,8	+0,4
γ -МС-2113 $\times$ 15465	+6,76	+5,19	10,43	+0,2	–5,9	+2,6
γ -МС-2113 $\times$ 15153	+2,74	+5,18	+8,40	+1,5	+14,3	+55,9
γ -МС-2113 $\times$ 15508	–0,42	–10,17	–4,25	–0,13	–9,6	–1,1
γ -МС-2113 $\times$ 13384	230,5	12,37	12,43	+1,66	+4,5	+12,1
γ -МС-2113 $\times$ 13307	–0,06	–6,99	–0,37	+1,66	+2,36	+6,15

* h_p – оценка доминантности по признаку урожайности корнеплода



вания, вызванного аддитивными эффектами генов. Аналогичная ситуация наблюдалась в варианте с опылителем 15676, гибрид с которым показал в 1-й год высокие данные истинного и гипотетического гетерозиса — 25,05 и 26,98 % соответственно, а во 2-й год исследований истинный гетерозис по урожайности корнеплодов составил —8,8 %, гипотетический +0,4 % при степени доминирования признака +0,05, что также является показателем промежуточного наследования, вызванного аддитивными эффектами генов. Следует отметить, что величина оценки доминантности (h_p) тем больше, чем ближе по величине истинный и гипотетический гетерозис.

Так, у гибрида, полученного от скрещивания гамма-линии МС-2113-8 с многоплодным опылителем 15676, величина оценки доминантности по признаку урожайности корнеплодов равнялась +17,5, истинный гетерозис составил 25,05 %, гипотетический — 26,98. Гибрид, полученный от скрещивания этой же линии с опылителем 13384, показал истинный гетерозис 12,37 %, а гипотетический — 12,43 %. Величина оценки доминантности составила +230,5.

При этом в разные годы испытаний одних и тех же гибридов показатели истинного и гипотетического гетерозиса имели прямо противоположные результаты. Например, тот же гибрид с опылителем 15465 во 2-й год проявил

промежуточное наследование, вызванное аддитивными эффектами генов, в отличие от показателей 1-го года, где он имел тип наследования — сверхдоминирование признака, или истинный гетерозис. Такое же изменение величины оценки доминантности характерно и для признака сахаристости — гибридные комбинации, проявлявшие сверхдоминирование в один год, в другой год давали отрицательный гетерозис (табл. 2).

Так, гибридные комбинации с опылителями 15202 и 15203, имевшие в 1-й год сверхдоминирование по признаку сахаристости, во 2-й год оказались с отрицательным гетерозисом, и, наоборот, гибридная комбинация в варианте с опылителем 15676, проявившая отрицательный гетерозис, во 2-й год показала сверхдоминирование, или истинный гетерозис.

Объяснить сдвиг типа наследования гетерозиса можно нестабильными показателями продуктивности, связанными с условиями выращивания в разные по погодным условиям годы. Существует нестойкая доминантность, когда один и тот же аллель может быть то доминантным, то рецессивным в зависимости от среды (генотипической или фенотипической), что подтверждает аналогичный вывод, сделанный другими исследователями [1, 8]. Подтверждением этому служит изучение экспрессии урожайности и сахаристости у лучших гибридных комбинаций,

проведённое в течение четырёх лет исследований (табл. 3).

Таким образом, исходя из оценок по степени доминирования признака урожайности корнеплодов и сахаристости, можно заключить, что лучшей комбинационной способностью обладает гибридная комбинация γ -МС-2113×Оп15676, которая в наибольшей степени проявила эффект гетерозиса в различные годы исследования. Она рекомендуется для производства корнеплодов и использования в селекции при получении семян и выведении гибридов.

Выводы

Показано, что по признаку сахаристости тип наследования изменялся от гибридной депрессии до истинного гетерозиса, а тип наследования у гибридов по признаку урожайности корнеплодов изменялся от отрицательного доминирования до сверхдоминирования. В зависимости от погодных условий в разные годы одна и та же гибридная комбинация проявляла как отрицательный гетерозис, так и сверхдоминирование или истинный гетерозис.

Проявление признака гетерозиса у сахарной свёклы является очень сложным и не до конца изученным. Поэтому необходимо дальнейшее расширение и углубление исследований с применением молекулярно-генетических и биотехнологических методов для установления закономерности проявления гете-

Таблица 2. Фенотипическое проявление признака сахаристости у МС-гибридов F_1 сахарной свёклы (на основе линии γ -МС-2113)

Комбинации скрещиваний	1-й год			2-й год		
	h_p	Гетерозис, %		h_p	Гетерозис, %	
		Истинный	Гипотетический		Истинный	Гипотетический
γ -МС-2113 × 15202	+2,07	+0,95	+1,85	−0,4	−4,9	−2,1
γ -МС-2113 × 15203	0,045	−1,01	+0,06	+0,66	−0,17	+0,35
γ -МС-2113 × 15676	−0,42	−3,23	−0,95	+2,54	+1,14	+1,89
γ -МС-2113 × 15465	+36,0	+2,25	2,32	+0,6	−0,8	+1,5
γ -МС-2113 × 15153	+2,31	+1,26	+2,35	−0,3	−7,6	−1,6
γ -МС-2113 × 15508	−1,8	−2,72	−1,75	−0,7	−2,3	−1,0
γ -МС-2113 × 13384	+4,67	+3,72	+4,71	+14,0	+0,8	+0,8
γ -МС-2113 × 13307	+11,5	+2,70	+2,96	+18,0	+1,15	+1,04

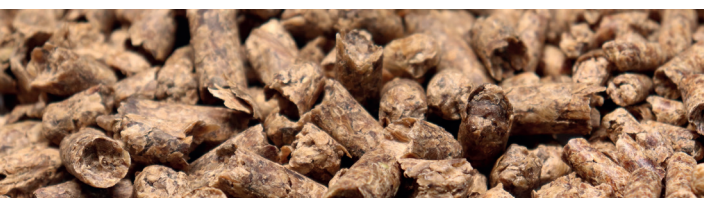


Таблица 3. Экспрессия продуктивности лучших гибридных комбинаций сахарной свёклы

Комбинации скрещиваний	Густота,тыс/га	% от группового стандарта			Истинный гетерозис, %	Степень доминирования
		Урожайность	Сахаристость	Сбор сахара		
1-й год						
γ-МС-2113 × 15465	116,1	108,3	101,1	109,8	+6,25	+2,84
γ-МС-2113 × 15153	102,8	99,2	104,7	103,9	−4,25	+3,28
2-й год						
γ-МС-2113 × 15465	98,3	100,2	100,4	100,6	+5,19	+6,76
γ-МС-2113 × 15153	94,4	98,4	101,6	100,0	+5,18	+2,74
γ-МС-2113 × 15676	91,7	120,6	99,6	120,2	+25,0	+17,5
γ-МС-2113 × 13384	93,3	105,3	103,8	109,2	+12,37	+230,5
3-й год						
γ-МС-2113 × 15465	112,2	98,7	103,0	101,6	−5,9	+0,2
γ-МС-2113 × 15153	106,7	101,8	103,7	105,5	+14,3	+1,5
γ-МС-2113 × 15202	107,2	101,3	99,8	101,2	+5,3	+2,4
γ-МС-2113 × 15676	107,8	107,7	100,0	107,7	+4,5	+1,66
γ-МС-2113 × 13384	118,9	98,7	101,8	100,4	−8,8	+0,05
4-й год						
γ-МС-2113 × 15202	87,8	118,6	100,9	119,7	+8,42	+26,8

розисного эффекта у гибридов F_1 сахарной свёклы.

Список литературы

1. Аликханян, С.И. Общая генетика: учебник для вузов / С.И. Аликханян, А.П. Акифьев, Л.С. Чернин. — М.: Высшая школа, 1985. — 446 с.
2. Балков, И.Я. Гетерозис сахарной свёклы по признаку сахаристости / И.Я. Балков, В.П. Петренко, М.А. Корнеева // Вестник сельскохозяйственной науки. — 1986. — № 10. — С. 55–59.
3. Балков, И.Я. Селекция сахарной свёклы на гетерозис / И.Я. Балков. — М.: Россельхозиздат, 1978. — 167 с.
4. Балков, И.Я. ЦМС сахарной свёклы / И.Я. Балков. — М.: Агропромиздат, 1990. — 239 с.
5. Богомолов, М.А. Научное обоснование и приёмы создания исходного материала для гетерозисной селекции сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.): дис. ... д-ра с/х. наук: специальность 06.01.05 / Богомолов Михаил Алексеевич. — Всерос. НИИ селекции и семеноводства овощных культур. — М., 2007. — 348 с. — Библиогр.: 186–215.
6. Бороевич, С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич. — М.: Колос, 1984. — 344 с.
7. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта (с основами статисти-

ческой обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.

8. Дубинин, Н.П. Общая генетика / Н.П. Дубинин. — М.: Наука, 1986. — 560 с.

9. Корниенко, А.В. Методы селекции сахарной свёклы на гетерозис / А.В. Корниенко, С.Д. Орлов. — М.: Родник, 1996. — 240 с.

10. Омаров, Д.С. К методике учёта и оценке гетерозиса у растений / Д.С. Омаров // Сельскохозяйственная биология. — 1975. — Т. X. — № 1. — С. 123–127.

11. Ошевнев, В.П. Улучшение компонентов гибридов сахарной свё-

клы в процессе поддерживающей селекции и первичного семеноводства / В.П. Ошевнев, Н.П. Грибанова // Доклады РАСХН. — 2003. — № 1. — С. 11–15.

12. Савченко, В.К. Многоцелевой метод количественной оценки комбинационной способности в селекции на гетерозис / В.К. Савченко // Генетика. — 1978. — № 5. — С. 793–804.

13. Турбин, Н.В. Генетика гетерозиса и методы селекции растений на комбинационную способность / Н.В. Турбин // Генетические основы селекции растений. — М.: Наука, 1971. — С. 112–155.

Аннотация. В статье рассматриваются литературные данные и результаты собственных экспериментов по изучению проявления гетерозисного эффекта у гибридов сахарной свёклы. Отмечается, что проявления гетерозиса у гибридов сахарной свёклы тесно связано с комбинационной способностью родительских линий и их продуктивностью. Статистически подтверждён эффект гетерозиса у полученных гибридов. Установлено, что наибольшей степенью гетерозиса во все годы исследований характеризуется гибридная комбинация γ -МС-2113 $\times$ Оп15676, созданная на основе апомиктической линии γ -МС-2113.

Ключевые слова: сахарная свёкла, гибридизация, истинный гетерозис, аддитивное взаимодействие, эпистаз, комбинационная способность.

Summary. The article discusses the literature data and the results of our own experiments to study the heterosis effect display in sugar beet hybrids. It is noted that the heterosis display in sugar beet hybrids are closely related to the combinational ability of the parent lines and their productivity. The effect of heterosis in the resulting hybrids was statistically confirmed. It was found that the highest degree of heterosis during all the years of research is characterized by the hybrid combination γ -МС-2113 $\times$ Оп15676, based on the apomictic line γ -МС-2113.

Keywords: sugar beet, hybridization, true heterosis, additive interaction, epistasis, combinational ability.

