

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У МЕЖВИДОВЫХ И ВНУТРИВИДОВЫХ ГИБРИДОВ F₁ ЛЬНА МАСЛИЧНОГО

Т.Г. Товстановская¹, В.А. Лях^{1,2}

¹Институт масличных культур НААН

²Запорожский национальный университет

Изучено наследование признаков семенной продуктивности растений льна масличного у межвидовых и внутривидовых гибридов первого поколения. Установлено, что в наследовании количества коробочек на растении у межвидовых и внутривидовых гибридов преобладало положительное сверхдоминирование (46,5% и 45,8% соответственно). В наследовании количества семян с растения у межвидовых гибридов преобладающим было промежуточное наследование (44,7%); у внутривидовых гибридов – положительное сверхдоминирование (66,6%). По признаку «масса 1000 семян» у межвидовых и внутривидовых гибридов преобладающим было промежуточное наследование (95,9% и 62,5% соответственно). Ценными для создания раннеспелых сортов льна масличного с высокими показателями семенной продуктивности являются межвидовые гибриды комбинации М 32/2 / *L. hispanicum*, и Л 6 / *L. hispanicum* и внутривидовые М32/2 / Л 6 и М32/2 / Л 5, у которых в годы исследований проявлялся гетерозис по количеству коробочек и семян с растения.

Ключевые слова: лен масличный, межвидовой гибрид, внутривидовой гибрид, поколение F₁, признак продуктивности, степень доминирования.

Введение. Современный рынок льна масличного в Украине предъявляет повышенные требования к уровню урожайности и качественных показателей культуры, требует пластичных, устойчивых к болезням и вредителям сортов с комплексом хозяйственно-ценных признаков. Лен масличный может выращиваться в различных регионах Украины, но в настоящее время основными регионами его возделывания являются южные и восточные области. Внедрение в производство новых сортов льна масличного с качественно новыми хозяйственными показателями будет способствовать продвижению его в северные и западные регионы с большим количеством осадков и расширит рынок сбыта маслосемян.

Практическая селекция льна масличного требует углубленного изучения генетики этой культуры. Основным фактором, сдерживающим ее развитие, является отсутствие широкого, по сравнению с другими культурами, внутривидового разнообразия. В нашей селекционной работе, с целью расширения генетического разнообразия и повышения потенциальных возможностей культуры, мы используем не только традиционные, но и новейшие методы селекции, в частности, межвидовую гибридизацию. Дикие виды льна, такие как *L. angustifolium*, *L. hispanicum*, *L. bienne*, *L. crepitans*, имеют

одинаковий с культурним льном набор хромосом ($n = 15$), поэтому легко скрещиваются с ним и являются ценными генетическими источниками для получения форм устойчивых против болезней, с ранним созревaniem, большим количеством стеблей, боковых побегов, коробочек на растении (Jhala et al. 2008; Ivanova et al. 2014).

Получение качественно нового исходного материала, созданного с участием зародышевой плазмы диких видов, требует генетических исследований количественных признаков, в частности признаков, связанных с продуктивностью растений, значимых в селекции льна масличного на высокую урожайность. Изучение характера наследования признаков продуктивности в гибридных популяциях позволяет более эффективно проводить отбор, отбраковывать малоценный материал, уменьшать потери ценных генотипов на первых этапах селекции. Выявление закономерностей проявления гетерозиса имеет большое практическое значение, так как отбор высокопродуктивных растений у самоопыляющихся культур, к которым относится лен масличный, наиболее вероятен у высокогетерозисных гибридов (Galkin 1973; Yadav 2001).

Несмотря на значительное количество научных работ по наследованию селекционных признаков культуры льна, в том числе и признаков семенной продуктивности, противоречия исследований отечественных и зарубежных авторов (Griga 1987; Pashina 1990; Pavlova 1994; Ganganov 1999; Brach, Porokhovinova 2005; Kandyba 2006; Bogdan et al. 2013; Tovstanovska 2017; Patil et al. 1982; Khorgade et al. 1990) указывают на необходимость тщательного их изучения в конкретном регионе на конкретном селекционном материале. Что касается особенностей генетической детерминации количественных признаков в межвидовых скрещиваниях, то научная информация в этом направлении почти отсутствует.

Хозяйственные признаки, как правило, в значительной степени подвержены влиянию окружающей среды и наследуются полигенно, поэтому успешное проведение селекционной работы невозможно без оперативной информации по их наследованию и требует дальнейшего изучения этого вопроса.

Целью наших исследований было изучение особенностей наследования межвидовыми и внутривидовыми гибридами первого поколения признаков семенной продуктивности, которые важны для создания качественно нового исходного материала и использования его в селекционных программах со льном масличным.

Материал и методы исследований. Исследования проводили в Институте масличных культур НААН в 2018-2019 гг. Для изучения наследования признаков семенной продуктивности были проведены 20 межвидовых и внутривидовых комбинаций скрещиваний по полной диаллельной схеме и получены гибриды первого поколения.

Гибридизацию осуществляли по общепринятой методике (Lyakh, Polyakova 2008). Опыляли по 30 цветков каждой комбинации скрещивания. Родительскими формами были два диких вида и три образца культурного льна. Дикие виды *L. angustifolium* и *L. hispanicum* относятся к однолетним гомостильным видам и имеют одинаковое с культурным льном количество хромосом ($n = 15$), поэтому легко скрещиваются с ним. Они характеризуются раннеспелостью, большей, чем у культурного льна облиственностью растений, количеством стеблей, боковых побегов, коробочек. Образцы культурного льна,

использованные нами в скрещиваниях, были контрастными по признакам семенной продуктивности (количеству коробочек на растении, количеству семян с растения, массе 1000 семян). Образец Л 6 (Индия) – раннеспелый, имеет очень крупную коробочку, коричневые семена, фиолетово-голубой цветок. Образец М 32/2 (ИМК НААН) по продолжительности вегетационного периода поздний, высокорослый, высокомасличный. Имеет среднего размера желтые семена и белый цветок. Образец Л 5 (Чехия) – прыгунец, семена средние коричневые, цветок голубой.

Гибриды первого поколения изучали в гибридном питомнике F_1 в соответствии с методическими рекомендациями (Lyakh, Polyakova 2008) блоками по схеме: материнская форма – прямой и обратный гибриды F_1 – отцовская форма. Структурный анализ осуществляли на 10 растениях родительских компонентов и на всех растениях гибридов первого поколения.

Агроклиматические условия вегетационного периода льна масличного 2018 и 2019 годов были контрастными по основным гидротермическим показателям.

Характер доминирования признаков семенной продуктивности в первом поколении гибридов определяли с помощью коэффициента доминирования по формуле (Veil, Atkins 1965):

$$h_p = \frac{F_1 - P}{M - P}$$

где F_1 – средняя арифметическая признака гибридов первого поколения;
 M – средняя арифметическая признака двух родительских форм;
 P – средняя арифметическая признака родительской формы с большим уровнем.

Характер наследования определяли согласно градации:

- $h_p > +1,0$ – положительное сверхдоминирование (гетерозис);
- $+0,5 < h_p \leq +1,0$ – положительное доминирование;
- $-0,5 \leq h_p \leq +0,5$ – промежуточное наследование;
- $-1,0 \leq h_p < -0,5$ – отрицательное доминирование;
- $h_p < -1,0$ – отрицательное сверхдоминирование (депрессия).

Характер наследования признаков семенной продуктивности изучали, анализируя отдельно степень доминирования у межвидовых и внутривидовых гибридов F_1 .

Результаты исследований и их обсуждение

Количество коробочек на растении. Известно, что основным признаком, который определяет высокую семенную продуктивность является количество коробочек на растении (Tovstanovska 2018). У межвидовых гибридов F_1 по данному признаку показатели родительских форм были контрастными и варьировали от 20,3 до 74,8 штук в 2018 году и от 9,7 до 49,0 штук в 2019 году. Максимальным значением количества коробочек характеризовались дикие виды *L. angustifolium* и *L. hispanicum*, которые существенно превышали по этому признаку культурные родительские формы.

В условиях 2018 года у 42,9% межвидовых гибридов первого поколения преобладало положительное сверхдоминирование (гетерозис) со значением коэффициента h_p от 1,06 до 2,82. У 28,5% гибридов наблюдалось промежуточное наследование. Также отмечены отдельные случаи положительного доминирования (14,3%) и отрицательного доминирования (14,3%). Подобный характер наследования наблюдался и в 2019 году:

сверхдоминирование количества коробочек с более высокими показателями отмечено у 50,0% гибридных комбинаций, при этом степень доминирования была различной и варьировала от $h_r = 1,04$ до 12,08. Значительная часть гибридов (41,7%) имели промежуточное наследование со значением коэффициента доминирования 0,17 ... 0,48. У одной комбинации (8,3%) отмечено положительное доминирование – $h_r = 0,67$.

У комбинаций М 32/2 / *L. hispanicum* и Л 6 / *L. hispanicum* по данному признаку в течение двух лет изучения проявлялся гетерозис. Эти комбинации будут использованы в селекционном процессе по созданию раннеспелых высокопродуктивных сортов (табл. 1).

У родительских компонентов внутривидовых гибридов 2018 года количество коробочек на растении колебалось от 17,4 до 29,3 штук, в 2019 году – от 12,0 до 33,8 штук. У внутривидовых гибридов первого поколения 2018 года выявлен высокий уровень доминирования лучшей родительской формы: у подавляющего большинства гибридных комбинаций (75,0%) наблюдалось положительное сверхдоминирование, степень которого варьировала от $h_r = 1,03$ до 1,88. У 25,0% гибридов количество коробочек было меньше худшей родительской формы, поэтому проявилось отрицательное сверхдоминирование ($h_r = -1,39$). Наследование в условиях 2019 года у внутривидовых гибридов F_1 шло несколько иначе, поскольку признак «количество коробочек на растении» у льна в значительной степени подвержен влиянию окружающей среды (Kandyba 2006). Наблюдались все типы наследования – в равных долях отмечено положительное сверхдоминирование (16,6%), промежуточное наследование (16,6%), отрицательное доминирование (16,6%) и отрицательное сверхдоминирование (16,6%). Но большинство гибридных комбинаций F_1 уклонялись в сторону лучшей родительской формы, то есть наблюдалось положительное доминирование, которое проявилось у 33,6% исследуемых гибридов, степень доминирования при этом составляла $h_r = 0,61$... 0,81.

Комбинация М 32/2 / Л 6, у которой в течение двух лет исследований проявлялось положительное сверхдоминирование (гетерозис) по признаку «количество коробочек на растении», будет включена в последующие селекционные исследования на высокую урожайность (табл. 1).

Научными данными для данного признака большинством отечественных и зарубежных исследователей установлено, что количество коробочек на растении у внутривидовых гибридов F_1 контролировалось аддитивно-доминантной системой генов с преобладанием доминантных факторов (Galkin 1973; Patil 1982; Khorgade 1990). Наши данные подтверждают эти выводы. В опытах других ученых количество коробочек на растении наследовалось промежуточно (Griga 1987; Ganganov 1999).

Наличие значительной доли эффектов сверхдоминирования свидетельствует о трудностях проведения отбора в практической селекции по данному признаку (Galkin 1973; Gryga 1987). Для эффективности отбора следует учитывать характер доминирования в каждом конкретном случае. Отбор по количеству коробочек необходимо вести в течение нескольких лет.

Обобщая результаты по наследованию количества коробочек на растении за два года исследований установлено, что у межвидовых и внутривидовых гибридов F_1 преобладающим было положительное сверхдоминирование признака, то есть гетерозис, который проявился у 46,5% межвидовых комбинаций и у 45,8% – внутривидовых.

Таблиця 1

Наследование признака «количество коробочек на растении» у гибридов первого поколения льна масличного (2018-2019 гг.)

Комбинация скрещивания	2018 г.						2019 г.					
	Межвидовые гибриды						Межвидовые гибриды					
	F ₁	F ₂	F ₁	h _p	F ₁	h _p	F ₁	P ₁	F ₁	P ₁	F ₁	h _p
<i>L. angustifolium</i> / П 6	-	-	-	-	-	-	49,0±0,89	14,4±1,11	50,0±3,00	14,4±1,11	50,0±3,00	1,05
П 6 / <i>L. angustifolium</i>	-	-	-	-	-	-	14,4±1,11	49,0±0,89	43,3±1,96	49,0±0,89	43,3±1,96	0,67
<i>г-крист. Стязодепта</i>	-	-	-	-	-	-	-	24,4*	-	-	-	-
<i>L. angustifolium</i> / М 32/2	59,5±8,43	32,1±7,06	43,3±16,86	-0,18	32,1±7,06	43,3±16,86	48,5±1,08	34,2±1,16	39,8±3,29	34,2±1,16	39,8±3,29	0,22
М 32/2 / <i>L. angustifolium</i>	32,1±7,06	59,5±8,43	84,5±9,46	2,82	32,1±7,06	84,5±9,46	34,2±1,16	48,5±1,08	42,6±5,12	48,5±1,08	42,6±5,12	0,17
<i>г-крист. Стязодепта</i>	2,5*	-	-	-	-	-	-	5,7*	-	-	-	-
<i>L. angustifolium</i> / П 5	74,8±5,86	34,7±2,94	35,0±2,00	-0,99	34,7±2,94	35,0±2,00	48,2±0,61	19,0±0,68	39,1±2,50	19,0±0,68	39,1±2,50	0,38
П 5 / <i>L. angustifolium</i>	34,7±2,94	74,8±5,86	53,4±6,46	-0,07	34,7±2,94	53,4±6,46	19,0±0,68	48,2±0,61	40,6±2,18	48,2±0,61	40,6±2,18	0,48
<i>г-крист. Стязодепта</i>	7,6*	-	-	-	-	-	-	32,0*	-	-	-	-
<i>L. hispanicum</i> / П 6	55,7±4,95	20,3±2,03	55,0±8,76	0,96	20,3±2,03	55,0±8,76	38,8±1,81	9,7±0,70	29,9±4,06	9,7±0,70	29,9±4,06	0,39
П 6 / <i>L. hispanicum</i>	20,3±2,03	55,7±4,95	56,7±4,91	1,06	20,3±2,03	56,7±4,91	9,7±0,70	38,8±1,81	39,7±1,38	38,8±1,81	39,7±1,38	1,06
<i>г-крист. Стязодепта</i>	6,6*	-	-	-	-	-	-	2,9*	-	-	-	-
<i>L. hispanicum</i> / М 32/2	23,9±2,91	50,6±3,75	52,8±3,24	1,17	23,9±2,91	50,6±3,75	40,8±1,41	30,3±0,76	57,0±9,17	30,3±0,76	57,0±9,17	4,08
М 32/2 / <i>L. hispanicum</i>	50,6±3,75	23,9±2,91	52,8±3,24	-	50,6±3,75	52,8±3,24	30,3±0,76	40,8±1,41	98,4±4,23	40,8±1,41	98,4±4,23	12,08
<i>г-крист. Стязодепта</i>	5,6*	-	-	-	-	-	-	6,6*	-	-	-	-
<i>L. hispanicum</i> / П 5	-	-	-	-	-	-	45,7±2,07	16,7±0,93	51,0±4,72	16,7±0,93	51,0±4,72	1,37
П 5 / <i>L. hispanicum</i>	-	-	-	-	-	-	16,7±0,93	45,7±2,07	46,3±3,60	45,7±2,07	46,3±3,60	1,04
<i>г-крист. Стязодепта</i>	-	-	-	-	-	-	-	12,8*	-	-	-	-
Внутривидовые гибриды												
М 32/2 / П 6	29,3±0,98	17,4±1,21	34,5±1,44	1,88	17,4±1,21	34,5±1,44	33,8±2,31	12,0±0,83	35,1±2,89	12,0±0,83	35,1±2,89	1,12
П 6 / М 32/2	17,4±1,21	29,3±0,98	29,5±2,47	1,03	17,4±1,21	29,5±2,47	12,0±0,83	33,8±2,31	23,1±3,78	33,8±2,31	23,1±3,78	0,02
<i>г-крист. Стязодепта</i>	7,7*	-	-	-	-	-	-	8,6*	-	-	-	-
М 32/2 / П 5	30,1±2,87	20,8±1,63	30,3±3,81	1,04	20,8±1,63	30,3±3,81	31,5±1,18	18,7±0,91	29,0±0,58	18,7±0,91	29,0±0,58	0,61
П 5 / М 32/2	20,8±1,63	30,1±2,87	19,1±1,80	-1,39	20,8±1,63	19,1±1,80	18,7±0,91	31,5±1,18	30,3±7,92	31,5±1,18	30,3±7,92	0,81
<i>г-крист. Стязодепта</i>	2,8*	-	-	-	-	-	-	8,6*	-	-	-	-
П 6 / П 5	-	-	-	-	-	-	12,3±0,93	20,7±1,30	7,4±0,62	20,7±1,30	7,4±0,62	-2,17
П 5 / П 6	-	-	-	-	-	-	20,7±1,30	12,3±0,93	12,8±0,77	12,3±0,93	12,8±0,77	-0,88
<i>г-крист. Стязодепта</i>	-	-	-	-	-	-	-	5,3*	-	-	-	-

Примечание: * – отличие между родителями скрещивания компонентов гибридов существенно при P<0,05.

У несколько меньшей, но все же значительной части межвидовых гибридов установлено промежуточное наследование, которое составило 35,1%. У незначительной части отмечено положительное доминирование (11,3%) и отрицательное доминирование признака (7,1%) (рис. 1).

У внутривидовых гибридов F_1 20,8% комбинаций имели отрицательное сверхдоминирование и 16,8% – положительное доминирование. В равных долях (по 8,3%) установлено промежуточное наследование и отрицательное доминирование признака (рис. 2).



Рис. 1 Распределение межвидовых гибридов F_1 льна масличного по типам наследования количества коробочек на растении



Рис. 2 Распределение внутривидовых гибридов F_1 льна масличного по типам наследования количества коробочек на растении

Количество семян с растения. У межвидовых гибридов первого поколения показатели родительских форм по данному признаку отличались и варьировали от 98,9 шт. до 230,0 шт. в 2018 году и от 97,7 шт. до 451,5 шт. в 2019 году.

В условиях 2018 года для данного признака характерными были эффекты сверхдоминирования и доминирования. У 57,1% гибридных комбинаций проявилось положительное сверхдоминирование с коэффициентом $hp = 1,66 \dots 4,59$ и у 28,6% – положительное доминирование (0,79 ... 0,94). Только у 14,3% гибридов отмечено промежуточное наследование.

Известно, что между признаками «количество коробочек на растении» и «количество семян с растения» существуют тесная прямолинейная положительная корреляция ($r = 0,71 \dots 0,81$), поэтому данный признак также подвержен влиянию окружающей среды (Pavlova 1994). В условиях 2019 года наблюдался иной характер наследования: только у 8,3% комбинаций отмечено положительное сверхдоминирование и положительное доминирование, а у подавляющего большинства гибридов (75,4%) признак наследовался промежуточно ($hp = -0,31 \dots 0,27$). Отмечены также отдельные случаи (8,3%) отрицательного доминирования (табл. 2).

У родительских компонентов внутривидовых гибридов первого поколения в 2018 году количество семян с растения варьировало от 53,2 до 103,5 штук и от 92,1 до 211,6 штук в 2019 году.

В 2018 году у 100% внутривидовых гибридных комбинаций наследование шло по типу родительской формы с большим проявлением признака, выявлено положительное сверхдоминирование со значением hp 1,73 ... 4,64. В условиях 2019 года наблюдались три типа наследования в равных долях (по 33,3%): положительное сверхдоминирование, промежуточное наследование и отрицательное доминирование (табл. 2).

Научные данные для данного признака показали, что у большинства гибридов наследование было промежуточным (Gryga 1987), у значительного числа F_1 отмечен положительный гетерозис, по уровню самый высокий из всех изученных признаков (Ganganov 1999; Yadav 2001).

Выделены внутривидовые гибридные комбинации М 32/2 / Л 6 и М 32/2 / Л 5, у которых в течение двух лет изучения проявлялся гетерозис по количеству семян с растения. Они являются ценным селекционным материалом для создания продуктивных раннеспелых сортов льна масличного.

Обобщая результаты изучения наследования количества семян с растения за два года исследований установлено, что у межвидовых гибридов F_1 данный признак у подавляющего большинства гибридных комбинаций (44,7%) наследовался промежуточно. У 32,7% комбинаций отмечено наследование по типу сверхдоминирования, то есть проявлялся гетерозис. Незначительная часть межвидовых гибридов (18,5%) уклонялись в сторону родительской формы с большим количеством семян с растения: отмечено положительное доминирование признака; у 4,1% проявилось отрицательное сверхдоминирование (рис. 3).

У внутривидовых гибридов F_1 данный признак наследовался преимущественно по типу положительного сверхдоминирования (66,6%). В равных долях – по 16,7% гибридов проявлялось промежуточное наследование и отрицательное доминирование признака (рис. 4).

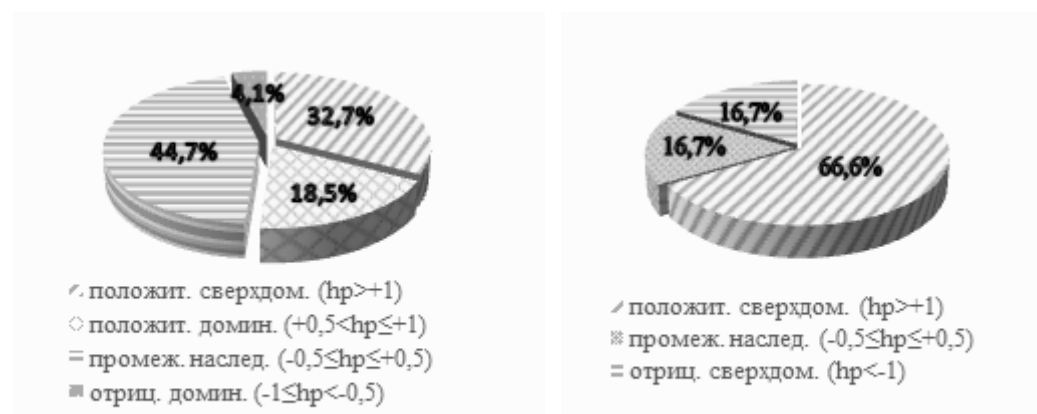


Рис. 3 Распределение межвидовых гибридов F_1 льна масличного по типам наследования количества семян с растения

Рис. 4 Распределение внутривидовых гибридов F_1 льна масличного по типам наследования количества семян с растения

Таблиця 2

Наследование признака «количество семян с растением» у гибридов первого поколения льна ма-сличного (2018-2019 гг.)

Комбинация скрещивания	2018 г.				2019 г.			
	P ₁	P ₂	F ₁	hp	F ₁	P ₂	F ₁	hp
<i>L. angustifolium</i> / П 6	-	-	-	-	451,5±13,49	108,8±5,30	230,0±18,0	-0,18
П 6 / <i>L. angustifolium</i>	-	-	-	-	108,8±5,30	451,5±13,49	226,7±13,67	-0,31
<i>t</i> -крит. Стьюдента	-	-	-	-		23,8*		
<i>L. angustifolium</i> / М 32/2	173,2±23,24	98,9±16,37	147,3±23,67	0,30	431,6±12,76	203,9±6,32	140,0±12,73	-1,56
М 32/2 / <i>L. angustifolium</i>	98,9±16,37	173,2±23,24	306,3±29,47	4,39	203,9±6,32	431,6±12,76	308,8±35,28	-0,08
<i>t</i> -крит. Стьюдента	2,8*				16,0*			
<i>L. angustifolium</i> / П 5	230,0±16,32	109,8±15,39	226,5±8,50	0,94	422,4±11,72	112,3±4,49	250,0±31,39	-0,11
П 5 / <i>L. angustifolium</i>	109,8±15,39	230,0±16,32	269,5±37,01	1,66	112,3±4,49	422,4±11,72	232,5±20,39	-0,31
<i>t</i> -крит. Стьюдента	5,4*				24,8*			
<i>L. hirsutum</i> / П 6	183,7±8,91	103,7±12,49	242,3±34,43	2,47	316,9±14,20	97,7±5,89	177,7±29,43	0,27
П 6 / <i>L. hirsutum</i>	103,7±12,49	183,7±8,91	269,3±20,25	3,14	97,7±5,89	316,9±14,20	193,3±11,14	-0,12
<i>t</i> -крит. Стьюдента	5,2*				13,8*			
<i>L. hirsutum</i> / М 32/2	-	-	-	-	332,6±10,68	236,6±5,08	327,3±36,49	0,89
М 32/2 / <i>L. hirsutum</i>	123,0±12,09	170,7±12,41	165,8±28,40	0,79	236,6±5,08	332,6±10,68	564,6±23,43	5,83
<i>t</i> -крит. Стьюдента	2,8*				8,1*			
<i>L. hirsutum</i> / П 5	-	-	-	-	386,6±16,88	98,1±5,93	408,0±38,19	0,22
П 5 / <i>L. hirsutum</i>	-	-	-	-	98,1±5,93	386,6±16,88	253,6±21,62	0,08
<i>t</i> -крит. Стьюдента	-	-	-	-	16,2*			
Внутренние гибриды								
М 32/2 / П 6	38,8±10,49	103,5±15,27	113,8±12,13	1,46	211,6±16,47	92,1±5,94	211,9±17,3	1,01
П 6 / М 32/2	103,5±15,27	38,8±10,49	139,3±6,25	2,61	92,1±5,94	211,6±16,47	123,8±8,57	-0,47
<i>t</i> -крит. Стьюдента	2,4*				6,8*			
М 32/2 / П 5	53,2±10,3	86,7±7,04	147,7±38,42	4,64	191,0±7,32	102,5±3,62	205,7±9,53	1,33
П 5 / М 32/2	86,7±7,04	53,2±10,3	99,0±15,95	1,73	102,5±3,62	191,0±7,32	124,5±14,47	-0,50
<i>t</i> -крит. Стьюдента	2,7*				10,8*			
П 6 / П 5	-	-	-	-	104,1±4,21	125,2±4,49	50,0±3,39	-6,16
П 5 / П 6	-	-	-	-	125,2±4,49	104,1±4,21	104,0±5,12	-1,02
<i>t</i> -крит. Стьюдента	-	-	-	-	3,4*			

Примечание. * – отличие между родительскими компонентами гибридов существенны при P<0,05.

Таблиця 3

Наслідкування прирізнака «масса 1000 семян» у гібридів першого покоління льня масличного (2018-2019 гг.)

Комбінація сурсідів злот	2018 г.						2019 г.					
	Мексиканське гібриди						Мексиканське гібриди					
	P ₁	P ₂	F ₁	h _p	F ₁	h _p	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	F ₁	h _p
<i>L. axillifolium</i> / П 6	-	-	-	-	-	-	1,6±0,02	10,7±0,25	10,7±0,25	10,7±0,25	5,4±0,05	-0,16
П 6 / <i>L. axillifolium</i>	-	-	-	-	-	-	10,7±0,25	1,6±0,02	1,6±0,02	5,3±0,05	-0,14	
t-крит. Статистика	-	-	-	-	-	-	36,4*	-	-	-	-	
<i>L. axillifolium</i> / М 322	1,4±0,01	4,5±0,01	3,1±0,09	0,09	3,1±0,09	0,09	1,5±0,02	5,9±0,03	5,9±0,03	4,3±0,15	0,27	
М 322 / <i>L. axillifolium</i>	4,5±0,01	1,4±0,01	3,5±0,05	0,35	3,5±0,05	0,35	5,9±0,03	1,5±0,02	1,5±0,02	5,2±0,16	0,68	
t-крит. Статистика	22,4*	-	-	-	-	-	122,2*	-	-	-	-	
<i>L. axillifolium</i> / П 5	1,4±0,01	5,2±0,05	3,4±0,30	0,05	3,4±0,30	0,05	1,5±0,03	7,2±0,03	7,2±0,03	5,0±0,26	0,22	
П 5 / <i>L. axillifolium</i>	5,2±0,05	1,4±0,01	3,2±0,01	-0,05	3,2±0,01	-0,05	7,2±0,03	1,5±0,03	1,5±0,03	4,3±0,08	-0,02	
t-крит. Статистика	76,0*	-	-	-	-	-	21,9*	-	-	-	-	
<i>L. leucostemum</i> / П 6	1,4±0,01	10,6±0,05	4,6±0,13	-0,30	4,6±0,13	-0,30	1,4±0,01	10,2±0,09	10,2±0,09	4,6±0,22	-0,27	
П 6 / <i>L. leucostemum</i>	10,6±0,05	1,4±0,01	4,7±0,07	-0,28	4,7±0,07	-0,28	10,2±0,09	1,4±0,01	1,4±0,01	5,6±0,09	-0,05	
t-крит. Статистика	184,0*	-	-	-	-	-	97,7*	-	-	-	-	
<i>L. leucostemum</i> / М 322	-	-	-	-	-	-	1,4±0,02	6,0±0,03	6,0±0,03	3,9±0,21	0,09	
М 322 / <i>L. leucostemum</i>	4,5±0,02	1,4±0,01	3,0±0,02	0,03	3,0±0,02	0,03	6,0±0,03	1,4±0,02	1,4±0,02	3,5±0,05	-0,09	
t-крит. Статистика	155,0*	-	-	-	-	-	127,7*	-	-	-	-	
<i>L. leucostemum</i> / П 5	-	-	-	-	-	-	1,4±0,03	7,4±0,01	7,4±0,01	4,5±0,38	-0,10	
П 5 / <i>L. leucostemum</i>	-	-	-	-	-	-	7,4±0,01	1,4±0,03	1,4±0,03	4,2±0,05	-0,07	
t-крит. Статистика	-	-	-	-	-	-	193,5*	-	-	-	-	
Внутрішні гібриди												
М 322 / П 6	4,4±0,01	10,8±0,05	6,8±0,07	-0,25	6,8±0,07	-0,25	5,8±0,12	10,3±0,09	10,3±0,09	8,2±0,27	0,05	
П 6 / М 322	10,8±0,05	4,4±0,01	8,9±0,41	0,41	8,9±0,41	0,41	10,3±0,09	5,8±0,12	5,8±0,12	8,7±0,41	0,27	
t-крит. Статистика	128,0*	-	-	-	-	-	30,0*	-	-	-	-	
М 322 / П 5	4,4±0,02	5,2±0,01	4,9±0,20	0,25	4,9±0,20	0,25	6,0±0,02	7,4±0,04	7,4±0,04	7,1±0,05	0,57	
П 5 / М 322	5,2±0,01	4,4±0,02	5,2±0,12	1,00	5,2±0,12	1,00	7,4±0,04	6,0±0,02	6,0±0,02	6,6±0,12	-0,14	
t-крит. Статистика	55,0*	-	-	-	-	-	31,8*	-	-	-	-	
П 6 / П 5	-	-	-	-	-	-	10,5±0,05	7,1±0,21	7,1±0,21	10,6±0,24	1,06	
П 5 / П 6	-	-	-	-	-	-	7,1±0,21	10,5±0,05	10,5±0,05	9,8±0,17	0,39	
t-крит. Статистика	-	-	-	-	-	-	16,2*	-	-	-	-	

Примечание. * – отличие между родителями или комбинациями гибридов существенное при P<0,01.

Масса 1000 семян у межвидовых гибридов первого поколения была контрастной и варьировала от 1,4 до 10,6 г в 2018 году и от 1,4 до 10,7 г в 2019 году. Погодные условия не влияли на проявление данного признака, что свидетельствует о его стабильности.

Наследование массы 1000 семян в 2018 г. у 100% межвидовых гибридных комбинаций было промежуточным ($h_p = -0,30 \dots 0,35$). В условиях 2019 года наследование было аналогичным: у большинства гибридов (91,7%) также было промежуточное наследование ($h_p = -0,27 \dots 0,27$), за исключением одной комбинации (8,3%), у которой отмечено положительное доминирование признака. У внутривидовых гибридов масса 1000 семян родительских компонентов была различной и составляла 4,4-10,8 г в 2018 году и 5,8-10,5 г в 2019 году.

В условиях 2018 года данный признак наследовался в большинстве случаев промежуточно – 75,0% комбинаций. У 25% гибридов наследование шло по типу родительской формы с большей массой 1000 семян, отмечено положительное доминирование ($h_p = 1,00$). В 2019 году также у подавляющего числа гибридов наследование было промежуточным (50,0%). Наблюдалось также положительное доминирование (33,3%) и положительное сверхдоминирование признака (16,7%) (табл. 3).

Анализ литературных данных показал, что масса 1000 семян наследуется, как правило, аддитивно (Khorgade 1990) или приближается по значению к родительской форме с более высоким показателем, доминирует крупносемянность (Galkin 1973; Thakur 1987; Pavlova 1994), что согласуется с данными наших исследований. Обобщая результаты изучения характера наследования массы 1000 семян у межвидовых гибридов F₁ за два года исследований установлено, что преобладающим было промежуточное наследование признака – 95,9% комбинаций. У 4,1% гибридов отмечено положительное доминирование признака (рис. 5). У внутривидовых гибридов F₁ признак «масса 1000 семян» также в большинстве случаев наследовался промежуточно (62,5%). У части гибридов доминировала крупносемянность: у 29,5% комбинаций проявилось положительное доминирование и у 8,3% – положительное сверхдоминирование признака (рис. 6).

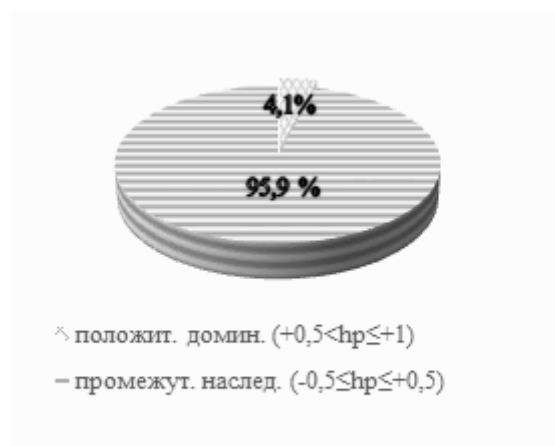


Рис. 5 Распределение межвидовых гибридов F₁ льна масличного по типам наследования массы 1000 семян



Рис. 6 Распределение внутривидовых гибридов F₁ льна масличного по типам наследования массы 1000 семян

Таким образом, проведенные нами исследования позволяют сделать вывод о зависимости характера наследования признаков семенной продуктивности от ряда факторов: генетических особенностей экспериментального материала, исследуемого признака, условий года, типа скрещивания (межвидовые или внутривидовые). Полученные научные данные и генетический материал имеют как теоретическое, так и практическое значение. Созданный нами разнообразный исходный материал будет применяться в селекции новых сортов с высокими показателями семенной продуктивности.

Выводы

По признаку «количество коробочек на растении» установлен подобный характер наследования для межвидовых и внутривидовых гибридов F₁: преобладающим для них было положительное сверхдоминирование, то есть гетерозис, который проявился у 46,5% межвидовых и у 45,8% внутривидовых комбинаций.

По признаку «количество семян с растения» у подавляющего большинства межвидовых гибридных комбинаций (44,7%) выявлено промежуточное наследование; у большинства комбинаций внутривидовых гибридов (66,6%) установлено положительное сверхдоминирование признака.

По признаку «масса 1000 семян» у межвидовых и внутривидовых гибридов F₁ преобладающим было промежуточное наследование (95,9% и 62,5% соответственно).

Выделены гибридные комбинации F₁, у которых в течение двух лет исследований проявлялся гетерозис и которые являются ценными для создания продуктивных раннеспелых сортов льна масличного: по количеству коробочек на растении – межвидовые гибриды Л 6 / *L. hispanicum* и М 32/2 / *L. hispanicum*; внутривидовой гибриды М 32/2 / Л 6; по количеству семян с растения – внутривидовые гибриды М 32/2 / Л 6 и М 32/2 / Л 5.

References

1. Beil GM, Atkins RE (1965) Inheritance of quantitative characters in grain sorghum J. Sci. 39 (3): 345-358
2. Bogdan BZ, Poloneczkaya LM, Bogdan TM (2013) Analiz nasledovaniya, izmenchivosti i kombinacziyjnoy sposobnosti sortov lna-dolguncza (*Linum usitatissimum* L.) (In Belarussian). Vestnik Belorusskoj gos. s.-kh. Akademii 2: 63
3. Brach NB, Porokhvinova EA (2005) Nasledovaniye morfologicheskikh i khozyajstvenno tzennyx priznakov u lna *L. usitatissimum* L. (In Russian). Identifizirovannyj genofond rastenij i selekczija St-Petersburg: 863-872
4. Galkin FM (1973) O geterozise u mezhsortovykh gibridov lna maslichnogo (In Russian). Byul. nauch.-tekhn. inf. VNYIMK, Krasnodar, Vol. II: 7-10
5. Ganganov VM (1999) Osoblyvosti uspadkuvannya kilkisnykh oznak lonu-dovhuntsya (In Ukrainian). Avtoref. dis., K.: 19
6. Griga AO (1987) Nasledovanie ryada kolichestvennykh priznakov lna kulturnogo i ikh selektsionnoe ispolzovanie (In Russian). Avtoref. dis. Ukraynskij NYY zemledeliya: 23
7. Ivanova EV, Andronyk EL, Maslynskaya ME (2014) Genofond lna kak osnova selektsyonnoy raboty (In Belarussian) Vestnik Belorusskoj gos. s.-kh. Akademii.

8. Jhala AJ, Hall LM, Hall JC (2008) Potential hybridization of flax with weedy and wild relatives: an avenue for movement of engineered genes. *Crop Science* 48 (3): 825-840
9. Kandyba NM (2006) Minlyvist ta uspadkuvannya osnovnykh gospodarsko-tcinnnykh oznak u mizhsortovykh gibrydiv lonu-dovguntcya (In Ukrainian). Avtoref. dis. Kharkiv: 18
10. Khorgade PW (1990) Combining ability for yield, oil content and related components in linseed. *J. Maharashtra Agr. Univ.* 15, № 3: 281-283
11. Lyakh VO, Polyakova IO (2008) Seleksiya lonu oliynoho. *Metodychni rekomendatsii (Breeding of oil flax) (In Ukrainian). Zaporizhzhya: 40*
12. Pashina LV (1990) Osobennosti nasledovaniya osnovnykh khozyajstvenno-czennykh priznakov lna-dolgunca v sisteme diallelnykh skreshhivaniy (In Russian). Dissertation, Glukhov: 177
13. Patil VD (1982) Genetics of yield and associated characters in linseed (*Linum usitatissimum* L.) in peninsular region of India. *J. Maharashtra Agr. Univ.* Vol. 7. № 1: P. 61-63
14. Pavlova LN (1994) Nasledovanie priznakov semennoy produktivnosti lna kulturnoho i ikh selektsionnoe ispolzovanie (In Russian). Avtoref. dis, M: 21
15. Tovstanovska TG (2018) Formuvannya nasinnyevoyi produktyvnosti lonu oliynoho v zalezhnosti vid riznogo spivvidnoshennya elementiv struktury vrozhayu v umovakh Stepu Ukrayiny (In Ukrainian). Kherson: 144-147.
16. Tovstanovska TG (2017) Osoblyvosti uspadkuvannya osnovnykh elementiv nasinnyevoyi produktyvnosti lonu oliynoho v hibrydnykh kombinatsiyakh pershogo pokolinnya ta yikh vykorystannya v selektsii (In Ukrainian). *Zbirnyk naukovykh prats Lubyani ta tekhnichni kultury, Sumy* 5 (10): 126-133
17. Yadav K (2001) Heterosis for yield and yield component in linseed (*Linum usitatissimum* L.) *Plant Arch.* Vol. 1, № 1-2: 95-98

УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК НАСІННЄВОЇ ПРОДУКТИВНОСТІ У МІЖВИДОВИХ І ВНУТРІШНЬОВИДОВИХ ГІБРИДІВ F₁ ЛЬОНУ ОЛІЙНОГО

Т.Г. Товстановська¹, В.О. Лях^{1,2}

¹*Інститут олійних культур НААН*

²*Запорізький національний університет*

Знання характеру успадкування ознак насіннєвої продуктивності в гібридних популяціях дозволяє більш ефективно проводити відбір високогетерозисних гібридів та відбракування малоцінного селекційного матеріалу на перших етапах селекції. Отримання якісно нового вихідного матеріалу льону олійного, створеного за участю зародкової плазми диких видів потребує генетичних досліджень ознак, пов'язаних з продуктивністю рослин, які є значущими в селекції льону олійного на високу врожайність.

Метою досліджень було встановлення особливостей успадкування міжвидовими й внутрішньовидовими гібридами першого покоління ознак насіннєвої продуктивності.

Дослідження проведено в Інституті олійних культур НААН у 2018-2019 рр. Матеріалом досліджень були міжвидові й внутрішньовидові гібриди першого покоління, отримані в результаті схрещувань за повною діалельною схемою двох диких однорічних гомостильних видів *L.*

angustifolium і *L. hispanicum* та трьох зразків культурного льону М 32/2 (ИОК НААН), Л 5 (Чехія), Л 6 (Індія), контрастних за ознаками насінневої продуктивності (кількістю коробочок на рослині, кількістю насіння з рослини, масою 1000 насінин). Гібриди вивчали в гібридному розсаднику F₁ за схемою: материнська форма – прямий і зворотній гібриди F₁– батьківська форма. Структурний аналіз здійснювали на 10 рослинах батьківських компонентів і на всіх рослинах F₁. Характер домінування ознак насінневої продуктивності визначали за показником ступеня домінування (Beil, Atkins 1965).

У результаті досліджень встановлено, що в успадкуванні кількості коробочок на рослині у міжвидових і внутрішньовидових гібридів переважало позитивне наддомінування (46,5% і 45,8% відповідно). В успадкуванні кількості насінин з рослини у міжвидових гібридів переважаючим було проміжне успадкування (44,7%); у внутрішньовидових – позитивне наддомінування (66,6%). За ознакою «маса 1000 насінин» для міжвидових і внутрішньовидових гібридів переважаючим було проміжне успадкування (95,9% і 62,5% відповідно). Проведені нами дослідження дозволяють зробити висновок про залежність характеру успадкування ознак насінневої продуктивності від ряду факторів: генетичних особливостей експериментального матеріалу, досліджуваної ознаки, умов року, типу схрещування (міжвидові або внутрішньовидові). Отримані наукові дані й генетичний матеріал мають як теоретичне, так і практичне значення. Виділено міжвидові гібридні комбінації М 32/2 / *L. hispanicum*, і Л 6 / *L. hispanicum* та внутрішньовидові М32/2 / Л 6 і М32/2 / Л 5, у яких у роки досліджень проявлявся гетерозис за кількістю коробочок на рослині й кількістю насіння з рослини. Вони будуть використані для створення ранньостиглих сортів льону олійного з високими показниками насінневої продуктивності

Ключові слова: льон олійний, міжвидовий гібрид, внутрішньовидовий гібрид, покоління F₁, ознака продуктивності, ступінь домінування.

INHERITANCE OF SEED PRODUCTIVITY CHARACTERISTICS IN F₁ INTER- AND INTRA-SPECIES HYBRIDS OF OIL FLAX

T.G. Tovstanovska¹, V.O. Lyakh^{1,2}

¹ Institute of Oilseed Crops, NAAS

² Zaporizhzhya National University

Knowledge of the nature of inheritance of traits of seed productivity in hybrid populations allows more efficient selection of highly heterozygous hybrids and rejection of low-value breeding material in the early stages of selection. Obtaining a qualitatively new source material of oilseed flax, created with the help of germplasm of wild species, requires genetic studies of traits associated with plant productivity, which are important in the selection of oilseed flax for high yields. Wild species of flax, such as *L. angustifolium*, *L. hispanicum*, *L. bienne*, *L. crepitans* are valuable genetic sources for obtaining disease-resistant forms, with early ripening, a large number of stems, side shoots, boxes on the plant.

The aim of the research was to establish the features of inheritance of interspecific and intraspecific hybrids of the first generation of traits of seed productivity.

The study was conducted at the Institute of Oilseeds NAAS in 2018-2019. The research material was interspecific and intraspecific hybrids of the first

generation, obtained by crossing the full diallel scheme of two wild annual homostil species *L. angustifolium* and *L. hispanicum* and three samples of cultivated flax M 32/2 (IOC NAAS), L 5 (Czech Republic), L 6 (India), contrasting in terms of seed productivity (number of boxes per plant, number of seeds per plant, weight of 1000 seeds). Hybrids were studied in a hybrid nursery F₁ according to the scheme: maternal form – direct and reverse hybrids F₁ – paternal form. Structural analysis was performed on 10 plants of the parent components and on all F₁ plants. The nature of the dominance of traits of seed productivity was determined by the degree of dominance (Beil, Atkins 1965).

As a result of research it was established that the inheritance of the number of boxes on the plant in interspecific and intraspecific hybrids was dominated by positive overdominance (46,5% and 45,8%, respectively). In the inheritance of the number of seeds from the plant in interspecific hybrids, intermediate inheritance was predominant (44,7%); in intraspecific hybrids – positive supremacy (66,6%). On the basis of "weight of 1000 seeds" for interspecific and intraspecific hybrids, intermediate inheritance was predominant (95,9% and 62,5%, respectively).

Our research allows us to conclude that the nature of inheritance of traits of seed productivity depends on a number of factors: genetic characteristics of experimental material, the studied trait, year conditions, type of crossing (interspecific or intraspecific). The obtained scientific data and genetic material have both theoretical and practical significance.

The interspecific hybrid combinations M 32/2 / *L. hispanicum*, and L 6 / *L. hispanicum* and intraspecific M32/2 / L 6 and M32/2 / L 5 were isolated, in which heterosis was manifested by the number of boxes on the plant and the number of seeds from the plant. They will be used to create early-maturing varieties of oilseed flax with high seed productivity.

Key words: oil flax, interspecific hybrid, intraspecific hybrid, generation F₁, sign of productivity, degree of dominance.