

**Національна академія аграрних наук України
Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків**

**Роїк М.В., Корнєєва М.О., Орлов С.Д., Байда М.П.,
Вакуленко П.І., Андрєєва Л.С., Фалатюк Л.В., Суслик Л.О.,
Труш С.Г., Тимчишин С.М.**

**МЕТОДОЛОГІЧНІ ПРИНЦИПИ СКРИНІНГУ
ЗАКРІПЛЮВАЧІВ СТЕРИЛЬНОСТІ І ЗАПИЛЮВАЧІВ ДЛЯ
СЕЛЕКЦІЇ ВИСОКОАДАПТИВНИХ ГІБРИДІВ ЦУКРОВИХ
БУРЯКІВ**

(Методичні рекомендації)



Київ – 2019

УДК 633.63:631.52

Методичні рекомендації розробили науковці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН та співвиконавці ПНД «Цукрові буряки» **Роїк М.В.**, д.с.-г.н., **Корнєєва М.О.**, к.б.н., **Орлов С.Д.**, д.с.-г.н., (ІБКіЦБ), **Байда М.П.**, **Вакуленко П.І.**, к.с.-г.н. **Андрєєва Л.С.** (ВДСС), **Фалатюк Л.В.**, к.с.-г.н., **Суслик Л.О.** (УЛДСС), **Труш С.Г.**, к.с.-г.н., УСТ, **С.М.Тимчишин**, ІСГКР, **Присяжнюк О.І.**, к.с.-г.н., зав. відділу, ІБКіЦБ.

Рецензенти:

Доктор с-г. наук: **Балан В.М.**

Кандидат с-г. наук: **Череднічок О.І.**

Редакційна колегія:

М.В. Роїк, д.с.-г.н., академік НААН (головний редактор), В.М.Сінченко (заст. головного редактора), О.І. Присяжнюк, к.с.-г.н. (відповідальний секретар), В.М. Балан, д.с.-г.н., Г.И. Балабанова, (Росія), Ш.О. Бастаубаева, д.с.-г.н. (Казахстан), В.С. Бондар, к.е.н., Л.А. Бурденюк-Тарасевич д.с.-г.н., О.М. Ганженко, к.т.н., Н.Г. Гізбуллін, д.с.-г.н., С.М. Гонтаренко к.б.н., М.Я. Гументик, к.с.-г.н., В.А. Доронін, д.с.-г.н., Е.Р. Ермантраут, д.с.-г.н., В.В. Іваніна, д.с.-г.н., Н.С. Ковальчук, М.О. Корнєєва, к.б.н., О.Г. Кулік, Я.П. Малецький С.И., д.с.-г.н. (Росія), Макух, к.с.-г.н., А.К. Нурмухаммедов, д.с.-г.н., С.Д. Орлов, д.с.-г.н., В.Т. Саблук, д.с.-г.н., Л.І. Сторожик, д.с.-г.н., В.Й. Стефанюк, к.с.-г.н., Я.П. Цвей, д.с.-г.н., О.Г.Ягольник.

Адреса редакційної колегії:

Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України,
вул. Клінічна, 25
03141, Київ – 141, тел. 275-50-00, факс 275-53-66

**Методичні рекомендації розглянуті, схвалені та рекомендовані до друку
Вченою радою Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків
(протокол № 13 від 2019 року)**

© Інститут біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН, 2019

© Корнєєва М.О., Орлов С.Д., Вакуленко П.І., Андрєєва Л.С., Фалатюк Л.В.,
Труш С.Г. , С.М.Тимчишин, Присяжнюк О.І.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	2
1. ВИБІР ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ.....	3
2. СЕЛЕКЦІЙНІ АГРОФОНИ ДЛЯ ДОБОРУ АДАПТИВНИХ ДО КОНТРОЛЬОВАНИХ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ МАТЕРІАЛІВ	
3. ДІАЛЕЛЬНІ СХРЕЩУВАННЯ ДЛЯ ОЦІНКИ ГЕНОТИПІВ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ	
4. СОРТОВИПРОБУВАННЯ ЛІНІЙ І ДІАЛЕЛЬНИХ ГІБРИДІВ ТА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ ДАНИХ	
4.1. Компоненти генотипової дисперсії в генетичному контролі кількісних ознак	
4.2. Генотипова структура мінливості кількісних ознак	
4.3. Генетична цінність ліній (на основі діалельних схрещувань)	
4.4. Добір генетичних джерел селекційно-цінних ліній на основі діалельних гібридів цукрових буряків	
5. ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ЛІНІЙ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ ЗА ЕКОЛОГІЧНОЮ ПЛАСТИЧНІСТЮ І СТАБІЛЬНІСТЮ ДО КОНТРОЛЬОВАНИХ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ	
5.1. Параметри екологічної стабільності і пластичності ліній цукрових буряків за урожайністю і цукристістю	
5.2. Відгук кінцевих гібридів на нерегульовані фактори середовища	
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	

ВСТУП

На сучасному етапі перед селекцією стоять складні завдання зі створення гібридів цукрових буряків не лише з високим потенціалом продуктивності, що здатні конкурувати з кращими зразками на вітчизняному і світовому ринках, але і з високою адаптивністю до різних агроекологічних зон вирощування [1,2.]. В останні роки направленість селекційного процесу створення адаптивних сучасних гібридів дещо зміщена, тобто гібридам повинна бути притаманна властивість адаптивності як до нерегульованих факторів (погодно-кліматичні умови), так і до регульованих (антропогенних - елементи технології) [3]. В цілому, потенціал сорту навіть за оптимальних параметрів умов середовища реалізується на 50-60 %, що пов'язано із проблемами адаптивності [4].

Адаптивність як загальна властивість генотипу до пристосування у різних умовах середовища спричинена мінливістю кількісних ознак, що є структурними елементами урожаю, і взаємодією «генотип-середовище». Причому, причиною цього явища є те, що у селекції внаслідок безперервних доборів переважають рушійні форми порівняно зі стабілізуючими (у природі), а у них, за даними Кільчевського А.В. та Хотильової Л.В. зростає відгук на регульовані фактори і падає стійкість до нерегульованих факторів середовища [3], і це є наслідком специфічної реакції генотипів на абіотичні чинники [5,6], що формують екологічну стабільність у цілому. Для практичної селекції регульованими факторами слугують селекційні агрофони, завдяки яким можна з високою імовірністю виявити цінні форми. На їх фоні проводять відбори генотипів з ефективним використанням ресурсів середовища певної екологічної зони, адже врожай, за узагальненням засновника агрономічної екології Д.Анци, є похідною двох компонентів – продуктивності і стабільності [7].

Тому у селекції на адаптивність в кінці 20 століття сформувалися наукові пріоритети, серед яких скринінг існуючих колекцій за системами

адаптації, оцінка ступеня адаптивності та взаємодії генів і полігенів в цих системах, еколого-географічне вивчення селекційних номерів, створення колекцій та донорів цінних адаптивних систем для потреб практичної селекції [8].

Підвищення продуктивності сільськогосподарських рослин у певних зонах вирощування за використання певних технологій добре пояснює теорія еколого-генетичної організації кількісних ознак [9]. Основним положенням цієї теорії є твердження: за зміни факторів зовнішнього середовища, які лімітують ріст і розвиток, змінюється спектр і кількість генів, що контролюють одну і ту ж кількісну ознаку. Іншими словами, лімітуючий фактор середовища «заставляє» впливати на ознаку продукти тих генів, які забезпечують найбільшу адаптивність данного генотипу до цього «лім-фактору» [10]. Генетична формула продуктивності, як і її елементів, не є константною, вона змінюється за зміни лімітуючих факторів в різних умовах вирощування, завдяки чому внесок окремих генів у рівень прояву мінливості ознаки різний [11]. Проблема взаємодії генотип/середовище (ВГС) на сьогодні недостатньо вивчена, тому дослідження, спрямовані на її розкриття і обґрунтування, є актуальними, адже ВГС дають найбільш потужний внесок в еко-генетичне підвищення продуктивності рослин.

План розв'язку наукового завдання зі скринінгу селекційних матеріалів – закріплювачів стерильності та ліній-запилювачів цукрових буряків – носіїв систем адаптації до абіотичних чинників дає методологія, тобто сукупність методів, способів, прийомів і їхня певна послідовність, прийнята при розробці наукового дослідження [12].

Методологію добору екологічно пластичних і стабільних компонентів для створення високо адаптивних гібридів цукрових буряків розробляли на основі польових і лабораторних дослідів на Верхняцькій та Уладово-Люлинецькій дослідно-селекційних станціях у 2016-2019 рр.

1. ВИБІР ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ

При формуванні конкурентоздатних гібридів потрібно мати повну інформацію про вихідний матеріал, а також про компоненти, які використовуються для цієї мети. Успіх селекційної роботи значною мірою залежить від ступеня вивченості селекційних зразків за господарсько-цінними ознаками, за успадковуваністю і за ступенем їх мінливості. Селекціонери потребують знання селекційних матеріалів не лише за їх фенотиповим проявом, але і за їх генетичними особливостями. Тобто потрібна така система вивчення, яка б дозволила при дослідженні обмеженої кількості спеціально підібраних ліній найбільш повно виявити їх генотиповий потенціал з тим, щоб у селекційні програми залучити гени, що відіграють ключову роль у розвитку особливо важливих селекційно значущих ознак.

Останнім часом вагомого значення для селекції сільськогосподарських культур, у тому числі і цукрових буряків, набули ознакові колекції. Серед їх можна відібрати лінії з господарсько-корисними ознаками, які можна через схрещування поєднувати в одному генотипі, тобто в гібридних потомствах відбирати рекомбінантні форми з трансгресивним їх проявом.

Для скринінгу систем адаптації серед селекційних зразків в існуючих колекціях матеріалів з конкретним їх відгуком на абіотичні чинники залучають компоненти гібридів –однонасінні закріплювачі стерильності, що слугують для розмноження пилко стерильних форм, та багатонасінні запилювачі – при формуванні кінцевих гібридів. За літературними даними, у селекції відмічено зростання відгуку селекційних матеріалів на регульовані і зниження на нерегульовані фактори середовища. У зв'язку з цим, актуальним є вивчення експресії комбінаційної здатності компонентів гібридів за різного поєднання факторів сортовипробування (фонів мінерального удобрення,

площ живлення) та створення генотипів з адекватною реакцією на зміну абіотичних чинників

У модельному досліді з виявлення адаптивних до поєднаних регульованих факторів середовища (площі живлення і фонів мінерального удобрення – у даному дослідженні або будь-яких інших елементів технології) і нерегульованих (погодно-кліматичні умови вирощування) генотипів на прикладі селекційних матеріалів Верхняцької та Уладово-Люлинецької дослідних станцій залучали закріплювачі стерильності і багатонасінні запилювачі. У зв'язку з необхідністю стабільного відтворення високо адаптивних кінцевих гібридів, створених на основі компонентів, відібраних за екологічною пластичністю і стабільністю, в колекціях слід відбирати лінійний матеріал, константний за певними ознаками. Зважаючи на те, що висока продуктивність кінцевих гібридів є обов'язковою умовою, то і компонентні матеріали слід відбирати такі, які мають або абсолютні показники, або ж достовірно високу комбінаційну здатність за ними, що перевищують чи середньо популяційну або ж використовуваний стандарт.

Серед селекційних матеріалів О типів, що мали високу закріплювальну здатність (до 98 %) і одонасінність (98-99 %), відбирали кращі матеріали за масою коренеплоду і за цукристістю (на прикладі закріплювачів стерильності уладівської селекції – рис.1 і рис.2).

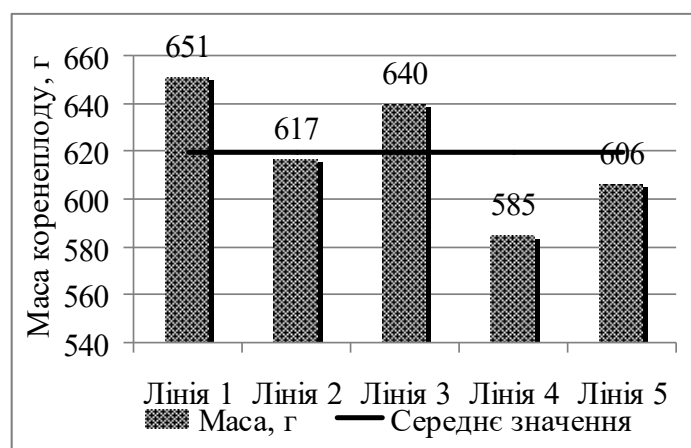


Рис.1. Порівняння досліджуваних ліній закріплювачів стерильності з середньо-популяційним значенням за ознакою маса коренеплоду, УЛДСС.

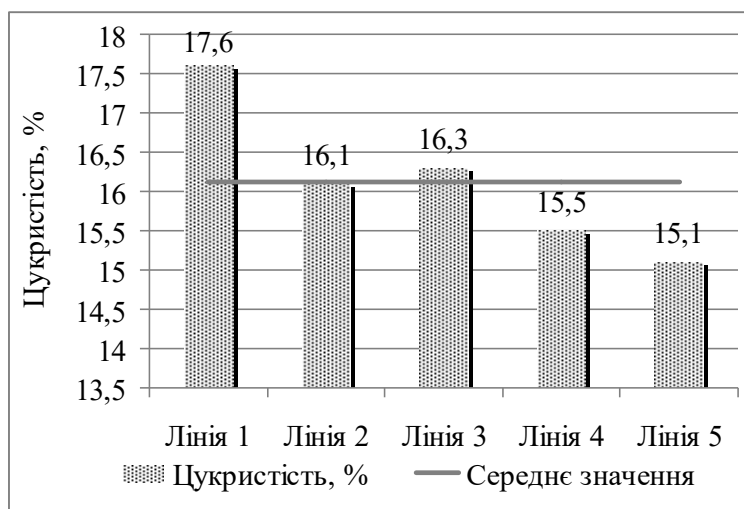


Рис.2. Порівняння досліджуваних ліній закріплювачів стерильності з середньо популяційним значенням за ознакою цукристість, УЛДСС. Добір матеріалів за масою коренеплоду (лінії 1 та лінія 3) і цукристістю (лінія 1) здійснювали по відношенню до середньо популяційного значення по групі з достовірним перевищенням (абсолютні значення), однак можна відбирати за достовірним перебільшенням стандарту.

Якщо ж ознакою для селекційного опрацювання є елементи технологічної якості коренеплодів (вміст іонів калію, натрію, альфа-амінного азоту), то відбираються матеріали з достовірно пониженими значеннями щодо середньо популяційного показника (Рис.3 -на прикладі вмісту іонів K^+). Селекційну перевагу за вмістом калію у наведеному прикладі мають лінії 1 та 2).

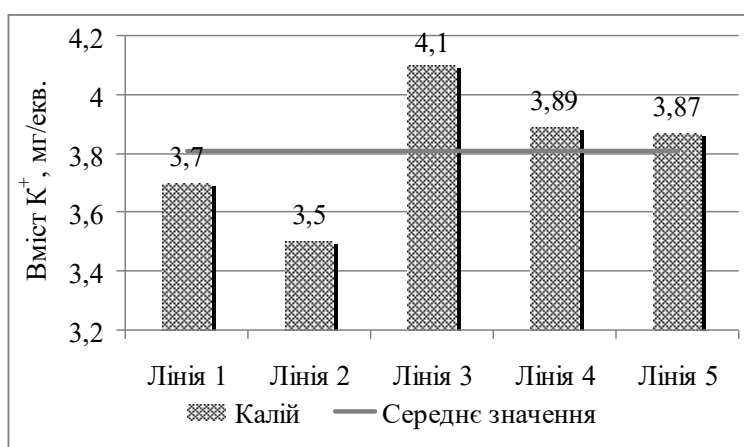


Рис.3. Вміст іонів калію у коренеплодах ліній-закріплювачів стерильності цукрових буряків, УЛДСС, 2014-2016 рр.

Лінії повинні бути попередньо перевіреними за селекційними ознаками, оскільки їхня селекційна цінність буде визначатися за діалельними схрещуваннями, які потребують максимальну кількість можливих гібридних комбінацій за їх участю. Крім того, обов'язковою умовою має бути контроль однонасінності на рівні 98-100 %, і стерильністю ЧС аналогів — на рівні 98-99 %, що має здійснюватися за методиками, описаними у [131-132].

Отже, потрібно мати повну інформацію про вихідний матеріал, а також про компоненти, які використовуються для поставленої мети створення високоадаптивних ЧС гібридів цукрових буряків до контрольованих абіотичних чинників середовища.

2. СЕЛЕКЦІЙНІ АГРОФОНИ ДЛЯ ДОБОРУ АДАПТИВНИХ ДО КОНТРОЛЬОВАНИХ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ МАТЕРІАЛІВ

На основі узагальнення даних вітчизняної і зарубіжної літератури встановлено, що важлива властивість ліній – власна продуктивність або ж комбінаційна здатність за її елементами не досліджувалася за умови впливу контрольованих факторів середовища, що модифікують її прояв на рівні фенотипу. Тому особливого значення набуває використання надійних методів ідентифікації генотипів за фенотиповим проявом ознак на різних селекційних агрофонах, які показують відгук ліній на зміну середовища. Такий еколого-генетичний підхід дозволить використати позитивний ефект генотип-середовищних взаємодій та створити високоадаптивні ЧС гібриди цукрових буряків.

Регульованими факторами (середовищами) були: звичайний фон удобрення — звичайна площа живлення (ЗФЗП), звичайний фон — розширена площа живлення (ЗФРП), підвищений фон удобрення — звичайна площа (ПФЗП) і підвищений фон — розширена площа живлення (ПФРП). Комбінація цих фонів, що розроблена на Верхняцькій досадно-селекційній станції, включає 4 середовища (табл.1).

Таблиця 1. Фактори впливу і їх поєднання для добору високо адаптивних до абіотичних чинників середовища генотипів цукрових буряків

Звичайний фон мінерального удобрення $N_{60}P_{60}K_{60}$	Звичайна площа живлення $45 \times 22,5$ (см ²), ЗФЗП
	Розширена площа живлення 45×45 (см ²), ЗФРП
Підвищений фон мінерального удобрення $N_{90}P_{90}K_{90}$	Звичайна площа живлення $45 \times 22,5$ (см ²), ПФЗП
	Розширена площа живлення 45×45 (см ²), ПФРП

Ці селекційні агрофони слугують фонами для вивчення продуктивності, комбінаційної здатності її елементів у селекційних матеріалів і їх гібридів у багатофакторному експерименті [15]. Адаптивність селекційних зразків та їх гібридів необхідно визначати за коефіцієнтом регресії Еберхарда і Рассела, що характеризує тенденцію зміни показника урожайності залежно від зміни екологічних умов (у нашому експерименті - селекційних агрофонів) [16].

Для отримання теоретичної інформації про частку впливу середовища і його взаємодії з компонентами гібридів (або з гібридами) на фенотиповий прояв певної кількісної ознаки слід використовувати факторний дисперсійний аналіз. Приклад візуалізації трифакторного аналізу з використанням чотирьох середовищ з різних поєднанням розширеної площі і різних фонів мінерального живлення (фактор А) і компонентів ЗС (фактор С) і їх ЧС аналогів (фактор В) наведено на рис.4.

Результати аналізу часток впливу факторів на фенотип гібридів на цьому прикладі показали, що найбільший вплив на варіабельність ознаки збір цукру мала взаємодія гібрида із середовищем (25,3 %) і середовище (22,8 %).

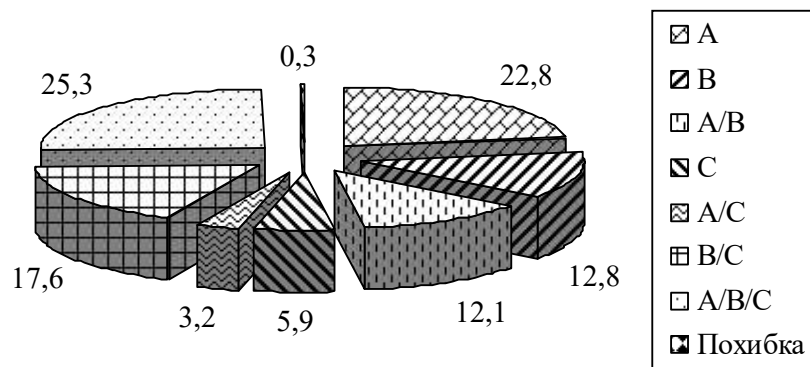


Рис. 4. Частки факторів і їх взаємодії в структурі мінливості ознаки збір цукру у гібридів цукрових буряків

З урахуванням впливу середовища математичною моделлю для будь-якої гібридної комбінації від схрещування i -тої і j -тої батьківських ліній, вирощеної у k -тій повторності, ε :

$$x_{ijk} = m + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ijk},$$

де m — середня популяційна;

g_i, g_j — ЗКЗ батьківських форм;

s_{ij} — СКЗ при їх схрещуванні;

e_{ijk} — ефект, обумовлений середовищем.

Необхідно зазначити, що ще більш точною формулою буде внесення ефектів генотип/середовищних взаємодій по кожному із компонентів, вичленити які можна також за допомогою дисперсійного аналізу.

Отже, ефективність доборів значною мірою визначається селекційним фоном та його взаємодією як з компонентами гібридів, так і самими гібридами. Ці селекційні агрофони забезпечують добір компонентів з високою адаптивною здатністю для створення гібридів, здатних раціонально використовувати ресурси довкілля.

3. ДІАЛЕЛЬНІ СХРЕЩУВАННЯ ДЛЯ ОЦІНКИ ГЕНОТИПІВ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ

Після відбору селекційних зразків (закріплювачів стерильності чи ліній багатонасінних запилювачів) — донорів певних селекційно значущих ознак

наступним етапом є вивчення їх генетичної цінності. Для цього вибирають певну систему контрольованих схрещувань, серед яких є топкроси (одно– та багатотестерні) і діалельні схрещування, за результатами яких проводять генетичний аналіз [17]. Від вибору конкретної системи контрольованої гібридизації залежить не тільки обсяг польових робіт (ділянок вільного переzapилення), але і ступінь точності визначення генетичної цінності генотипів, що вивчаються. Від цього залежить планування експерименту і організація власне гібридизації. Так, при тестерному топкросі кількість гібридних комбінацій визначається добутком кількості генотипів на кількість тестерів. Якщо досліджується, наприклад, 6 генотипів за фоні двох тестерів, то оцінці будуть підлягати 12 гібридів. Точність ідентифікації у цьому випадку буде залежати від повноти переzapилення, тобто слід обирати стерильні тестери, які дають можливість отримати 100 % гібридів. Однак для найбільш точної оцінки генотипів, отримання вихідних гібридних зразків як джерел рекомбінатних ознак, а також для отримання генетичної інформації, пов'язаної з полігенним контролем господарсько-цінних ознак, необхідно обирати діалельні схрещування. Щоб отримати достатню кількість статистик для проведення генетико-біометричного аналізу і переконатися в адекватності тієї чи іншої моделі, необхідно мати дані або ж по декількох послідовних поколіннях, або ж по одному поколінню, однак при різних варіантах схрещувань. Для цього найбільш точно підходять діалельні схрещування. Прикладом схеми гібридизації для 6 ліній багатонасінних запилювачів (БЗ) може бути наступна матриця 6 x 6, за якою передбачається отримання 30 гібридних комбінацій (15 гібридів прямих і 15 гібридів зворотніх) і 6 ліній «у чистоті» (табл.2) – всього 36 зразків для аналізу.

Таблиця 2. Матриця діалельних схрещувань 6 багатонасінних ліній цукрових буряків

Лінії	БЗ 1	БЗ2	БЗ3	БЗ4	БЗ5	БЗ6
БЗ1	×					
БЗ2		×				
БЗ3			×			
БЗ4				×		
БЗ5					×	
БЗ6						×

Точність такої схеми забезпечує максимально можлива кількість пробних гібридів для оцінки (n^2), оскільки компоненти схрещуються у всіх теоретично можливих комбінаціях.

Враховуючи трудомісткість самого процесу діалельних схрещувань, в якому вивчається найбільша кількість гібридів, а пізніше – їх випробування і добору кращих ліній на основі оцінок тестерних (або діалельних) гібридів, необхідно ретельно підходити до добору вихідного матеріалу. В гібридизацію слід вводити лише перевірені і вивчені у попередні роки зразки – донори певних господарсько-цінних ознак.

У польових умовах з урахуванням прямих і зворотних схрещувань (реципрокні гібриди) типу А/В і В/А, де збирання насіння буде проводитися з материнської форми А (в схрещуванні А/В) і з материнської форми В (в схрещуванні В/А), буде задіяна 21 клумба вільного перезапилення з дотриманням вимог просторової гібридизації. Для фертильних матеріалів закріплювачів стерильності (О типів) в діалельній схемі кількість ділянок буде наступною:

1. от1 один номер, бо «в чистоті», і так аналогічно далі (ділянки номер 7,12, 16,19,21)
2. от1×от2 - 2 торбочки (перша от1/от 2, друга от 2/от 1)- це реципроки, буде 2 номери, але одна ділянка, і так аналогічно
3. от1×т3
4. от1×от4
5. от1×от 5
6. от 1 х от 6
7. от2
8. от2×от3
9. от2×от4
- 10.от2×от5
- 11.от 2 х от 6
- 12.от3
- 13.от3×от4
- 14.от3×от5
- 15.от 3 х от 6
- 16.от4
- 17.от4×от5
- 18.от 5 х от 6
- 19.от5.
- 20.от 5 х от 6
- 21.от.6

Примітка. Порядковий номер – це номери клумб. Всього по досліді має бути зібрано 36 торбочок з насінням. Необхідно отримати маса насіння, достатню для триразового сортовипробування у наступних роках на чотирьох селекційних агрофонах.

Аналогічною буде схема, якщо в схрещування вводять лінійний матеріал багатонасінних запилювачів.

Під час вегетаційного періоду здійснюється оцінка насінників на уражуваність хворобами і шкідниками.

Збирання насіння проводиться по кожному компоненту окремо. Зрізання насінників та обмолочування слід проводити вручну, а зібране насіння згідно вибраної матриці (n^2 номерів) необхідно очистити на селекційних гірках для первинного очищення.

Застосування методу діалельного аналізу має деякі обмеження. До них належить : гомозиготність батьківських форм, тобто у схрещування необхідно вводити глибоко інбредний матеріал із константно фіксованими ознаками; відсутність порушень у мейозі – утворення нормальних бівалентів у мейозі; незалежна дія неалельних генів; відсутність множинного алелізму; незалежний розподіл генів у компонентів схрещувань, залучених в аналіз [18].

У зимовий період зібране гібридне насіння слід перевірити на енергію проростання, лабораторну схожість, визначити масу 1000 насінин і інші ознаки – складові посівної якості, які регламентуються спеціальними документами [19].

Метод діалельного аналізу є найбільш інформативним, оскільки дозволяє визначити генетичні параметри досліджуваних ліній, а саме: варіювання домінантних і адитивних ефектів генів, наявність неалельної взаємодії, загальну і відносну домінантність, ефекти загальної і специфічної комбінаційної здатності, реципрокні ефекти, співвідношення рецесивних і домінантних алелів у батьківських форм, кількість генів або груп генів, щ

контролюють полігенну ознаку і інші складові генетичної варіації, про які буде сказано нижче.

4. СОРТОВИПРОБУВАННЯ ЛІНІЙ І ДІАЛЕЛЬНИХ ГІБРИДІВ ТА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ ДАНИХ

Експериментальні діалельні гібриди та їх батьківські форми наступного року висівають у сортовипробуванні трирядковими ділянками площею 13,5м² з використанням методу рендомізації у триразовій повторності за методикою [20] з використанням селекційних агрофонів ЗФЗП, ЗФРП, ПФЗП, ПФРП . Отже, кожна комбінація схрещування або лінія «у чистоті» буде випробовуватися у чотирьох «середовищах», що дасть можливість визначити відгук кожного генотипу на змінені абіотичні чинники.

4.1. Компоненти генотипової дисперсії в генетичному контролі кількісних ознак та їх сутність

Ефективність селекційної роботи визначається ступенем вивченості генетичної цінності вихідних матеріалів і генетичного контролю господарсько-цінних ознак. Для генетичного аналізу кількісних ознак діалельні схрещування найбільш придатні з точки зору інформативності. На їх основі за варіансами і коваріансами з найбільшою точністю можна оцінити генетичні параметри, до яких належать наступні компоненти дисперсії:

Д – міра адитивної дії генів;

H_1 – частка генотипової варіації, що зумовлена домінантними ефектами генів;

H_2 – складова, що показує співвідношення позитивних і негативних ефектів генів у контролі ознаки;

h^2 - алгебраїчна сума домінантних ефектів, зумовлених гетерозиготністю алелів у локусі;

F – частка генетичної варіації, яка відображає напрям домінування для всіх ліній, залучених у діалельну схему;

F_1 – частка мінливості, що показує напрям домінування по кожній окремій лінії.

За співвідношенням компонент генетичної дисперсії можна визначити деякі генетичні параметри, що характеризують дію і взаємодію генів, зокрема:

1. Ступінь домінування. Якщо параметри H_1 і D є близькими за значеннями, то можна вважати, що в частка генотипової зумовленості кількісної ознаки у гібридів рівною мірою залежить від адитивних ефектів обох батьківських форм. Якщо ж H_1 є більшим за D , то має місце над домінування, а якщо ж менше – тоді неповне домінування. Показник H_1/D характеризує ступінь домінування, а корінь квадратний з цього відношення - його середній показник.
2. Напрямок домінування. За присутності домінування різниця між середнім значенням батьківських ліній і загальною середньою по гібридному потомству показник F_1 оцінює середній напрям домінування. Якщо цей параметр більший, ніж нуль, то це вказує на домінування у бік збільшення ознаки, якщо менше нуля – то у бік зменшення ознаки.
3. Розподіл домінантних і рецесивних алелів характеризує параметр $H_2/4H_1$. В локусах, що проявляють домінування, добуток частот домінантних та рецесивних алелів дорівнює 0.25. Якщо ж домінантних алелів більше, то і показник F перевищує нуль, якщо ж F менше нуля, тоді рецесивних алелів

більше, коли вони представлені однаковою кількістю, тоді $F=0$.

4. Відношення h^2/H_2 оцінює кількість генів, або груп генів, що контролює кількісну ознаку.

Наведемо приклад інтерпретації генетичного аналізу ознаки цукристості ліній-запилювачів за моделлю Хеймана, генетичні параметри якого наведено у табл. 3.

Таблиця 3. Генетичні параметри і коефіцієнти успадкування ознаки цукристості у рослин цукрових буряків за 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_1	5,767
Коефіцієнт успадкування (у широкому сенсі)	0,851
Коефіцієнт успадкування (у вузькому сенсі)	0,459
Напрямок домінування ліній F ₁ БЗ 1	0,447
Напрямок домінування ліній F ₁ БЗ 2	0,517
Напрямок домінування ліній F ₁ БЗ 3	0,481
Напрямок домінування ліній F ₁ БЗ 4	-0,162
Напрямок домінування ліній F ₁ БЗ 5	0,629
Напрямок домінування ліній F ₁ БЗ 6	0,372

Згідно з моделлю Хеймана визначено всі компоненти генетичної дисперсії ознаки цукристості і їх співвідношення. Виявилося, що D (ефекти аддитивності) 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.

Показник h^2/H_1 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 ріст 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» [21].

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 ($F > 0$), крім лінії БЗ 4, вказує на те, що у ліній 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 Хеймана (рис. 5), 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.

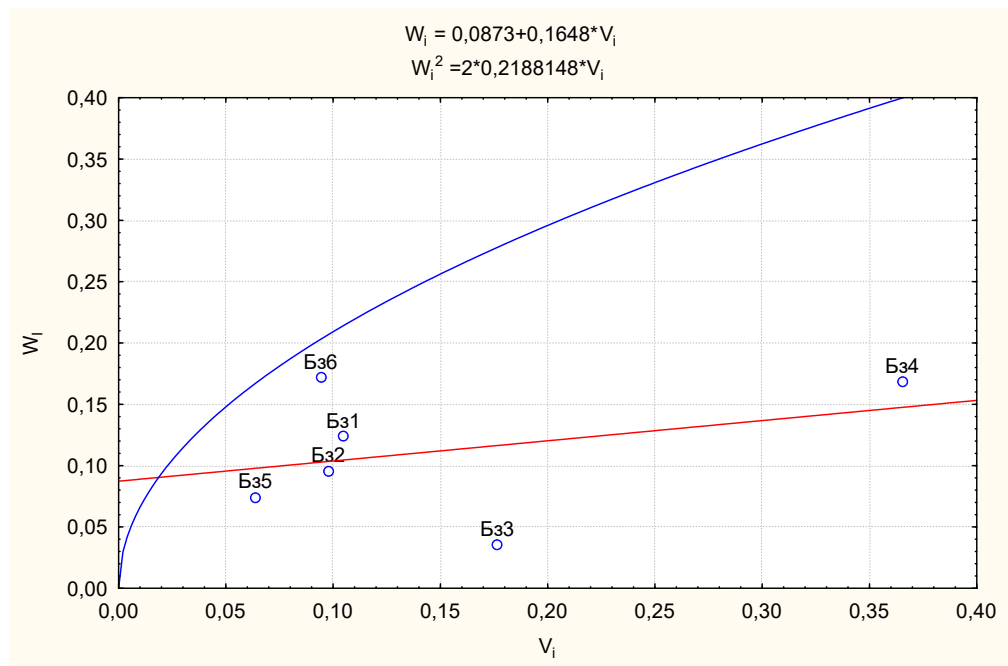


Рис. 5. Графік регресії W_i на V_i (по Хейману) для ознаки цукристості у ліній цукрових буряків

Таким чином, при створенні високогетерозисних гібридів необхідно враховувати параметри генетичного контролю ознаки цукристості. За даними діалельного аналізу цукристості встановлено адитивно-домінантна модель успадкування ознаки. Генетичний контроль цукристості здійснюється шістьма генами, напрям домінування (крім лінії БЗ 4) – позитивний, що за умови залучення цих ліній до формування гібридів буде збільшувати значення ознаки.

4.2. Генотипова структура мінливості кількісних ознак

Використовуючи факторіальний аналіз експериментальних даних кількісних ознак на основі діалельних схрещувань, можна визначити їх частки. Як було уже зазначено, тільки на основі діалельних схрещувань можна визначити не тільки адитивні і неадитивні ефекти генів (у відсотковому відношенні), а також і частку реципрокних ефектів генів, оскільки за цією схемою в аналіз залучаються як прямі, так і зворотні

гібриди. Як приклад, наведемо вищезазначені параметри на прикладі цукристості діалельних гібридів.

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. 6).

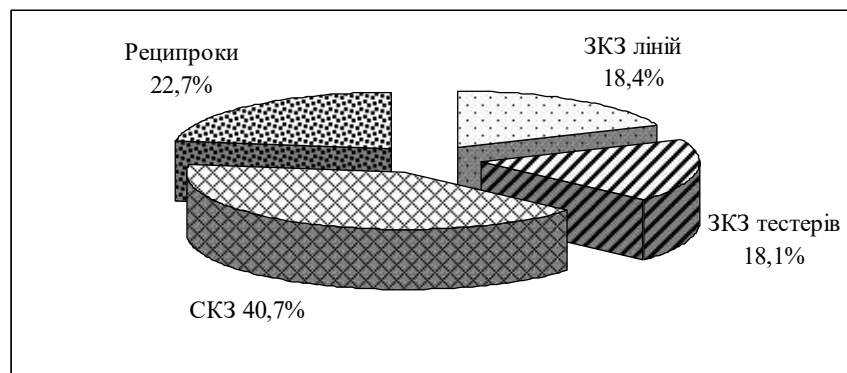


Рис. 6. Генотипова структура мінливості ознаки цукристості в діалельних схрещуваннях

Отже, за цукристістю адитивні ефекти обох батьківських форм були рівноцінними, а неадитивні ефекти були переважаючими (40,7%). Відмічена значна частка реципрокних ефектів, що вказує на те, що вибір цитоплазми як материнської (при формуванні, наприклад, джерел підвищених значень ознак, у даному випадку – цукристості) має велике значення, яку саме лінію слід брати за материнську форму.

4.3. Генетична цінність ліній (на основі діалельних схрещувань)

Свого часу М. І. Вавилов писав, що селекція «розробляє свої методи, установлює закономірності, які впливають на формууючий процес, що веде до створення сорту». Одна з таких закономірностей – комбінаційна здатність компонентів гібридів, яка є необхідною умовою при підборі пар для гібридизації при формуванні гібридів. Зважаючи на те, що дисперсійний аналіз виявив істотні відмінності за кількісними господарсько-цінними ознаками (на нашому прикладі – за цукристістю) між досліджуваними

гібридами за участі багатонасінних запилювачів, це дозволило диференціювати селекційні матеріали за генетичною цінністю і відібрати кращі із них для подальшого селекційного опрацювання

Ефекти ЗКЗ шести ліній коливалися від 0,35 до -0,31. Кращими із них виявилися лінії БЗ 1 та БЗ 2, оскільки вони мали позитивні і достовірні ефекти.

Використання діалельних схрещувань дозволило визначити, крім ефектів ЗКЗ, ефекти як специфічної комбінаційної здатності (СКЗ), так і реципрокні ефекти у кожної із досліджуваних гібридних комбінацій (табл. 4.). 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 становили відповідно 0,65, 0,37 та 0,33%.

Таблиця 4. Ефекти специфічної комбінаційної здатності ліній і реципрокні ефекти гібридів цукрових буряків (діалельна схема)

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

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

Отже , достовірні ефекти ЗКЗ мали лінії БЗ1 та БЗ2. Ці лінії доцільно використовувати при формуванні синтетиків як запилювачів до ЧС форм.

Достовірно високу СКЗ мали компоненти гібридів Б33/Б34 і Б35/Б34. На основі цих даних виявлено реципрокні ефекти батьківських форм, що дозволить формувати цінні у генетичному відношенні джерела і донори покращеної ознаки (у нашому прикладі – цукристості).

Оцінка генетичної цінності і переважаючий тип генних взаємодій дозволяє виділити кращі лінії і визначити стратегію подальшої роботи з ними.

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

Використовуючи гібридні зразки, які отримано на основі діалельних схрещувань, можна відібрати вихідний матеріал для створення донорів покращених господарсько-цінних ознак. Донори – це «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» [22]. 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.

Кращі гібридні зразки (міжлінійні гібриди), які повторили свої оцінки за урожайністю і цукристістю упродовж двох-трьох років, вважають джерелами цінних генів. Їх відбирають, формуючи групи добору за ознаками відповідно з крайніми «правими» значеннями емпіричного розподілу.

У цьому досліді 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. Кращими міжлінійними

гібридами, цукристість яких перевищила позначку 18,0%, виявилися ці ж самі гібриди, які було відібрано як джерела високої урожайності.

Цікаво зазначити, що джерелами високої урожайності відібрано прямі гібриди, зворотні ж гібриди були низьковрожайними. Це є свідченням впливу цитоплазми на фенотип гібридів.

Як джерелами високої продуктивності слід відбирати ті гібридні зразки, у яких відмічено одночасно перевищення і урожайності, і цукристості порівняно з груповим стандартом. Як приклад, наводимо дані по між лінійних діалельних гібридах, елементи продуктивності яких мають достовірне перевищення (табл.5).

Таблиця 5. Продуктивність кращих міжлінійних гібридів як джерел високих значень господарсько-цінних ознак

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. 5, 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, серед діалельних гібридів можна виділяти зразки, які поєднують одночасно високу урожайність і високу цукристість. Вони можуть слугувати джерелами генів високої продуктивності. Виділені джерела генів високої продуктивності доцільно використовувати у селекційному процесі при створенні генетично цінних ліній-запилювачів цукрових буряків.

5. ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ЛІНІЙ ЦУКРОВИХ БУРЯКІВ ЗА ЕКОЛОГІЧНОЮ ПЛАСТИЧНІСТЮ І СТАБІЛЬНІСТЮ ДО КОНТРОЛЬОВАНИХ АБІОТИЧНИХ ЧИННИКІВ

Сучасним гібридам повинна бути притаманна властивість адаптивності як до нерегульованих факторів (погодно-кліматичні умови), так і до регульованих (антропогенних — елементи технології) [23]. Адаптивність як загальна властивість генотипу до пристосування у різних умовах середовища, спричинена мінливістю кількісних ознак, що є структурними елементами урожаю і взаємодією «генотип-середовище». Причому, причиною цього явища є те, що у селекції внаслідок безперервних доборів переважають рушійні форми порівняно зі стабілізуючими (у природі), а у них, за даними А.В. Кільчевського та Л.В. Хотильової, зростає відгук на регульовані фактори і падає стійкість до нерегульованих факторів середовища [24], і це є наслідком специфічної реакції генотипів на абіотичні чинники [25. 26], що формують екологічну стабільність у цілому. Для практичної селекції регульованими факторами слугують селекційні агрофони, завдяки яким можна з високою імовірністю виявити цінні форми. Коливання продуктивних властивостей гібридів спричинено як ґрунтово-кліматичною зональністю буряківництва, так і варіюванням регульованих умов вирощування внаслідок поєднання різних елементів технології (удобрення, площі живлення, матеріальні затрати на інтенсифікацію, тощо). Тому негативний вплив несприятливих факторів може бути суттєво знижений високим адаптивним потенціалом сучасних гібридів. Це свідчить про необхідність створення компонентів гібридизації з генетично детермінованою властивістю адекватного відгуку на сприятливий агрофон.

На їх фоні проводять відбори генотипів з ефективним використанням ресурсів середовища певної екологічної зони, адже врожай, як довів засновник агрономічної екології Д. Ацци ще на початку минулого століття, є похідною двох компонентів: продуктивності і стабільності [27].

Для досягнення високого рівня продуктивності необхідні гібриди цукрових буряків, створені з урахуванням біля 60 ознак адаптивного комплексу, серед яких: високий збір цукру з одиниці площі та загальна витривалість проти абіотичних стресових чинників та ін. [28].

У сучасних сортів, які є продуктом штучного добору, відгук на регульовані фактори зростає і знижується реакція на нерегульовані фактори середовища [23]. Наслідком цього є наявність специфічної реакції генотипів на середовище [24], виявлення якої є практично значущим для селекціонерів. Саме тому у зв'язку з ростом потенційної продуктивності сільськогосподарських рослин за рахунок селекції та агротехніки проблема стійкості до дії абіотичних і біотичних стресів набула такого вагомого значення [29].

За теорією еколого-генетичної організації кількісних ознак, рівні продуктивності рослин визначаються не генами кількісних ознак, а ефектами взаємодії генотип/середовище, тобто останні можуть дати вагомий внесок в еко-генетичне підвищення врожаю [9, 10]. Крім того, знаючи взаємодію генетичних систем із окремими компонентами зовнішнього середовища, можна не лише правильно визначити розміщення сортів (гібридів) по ґрунтово-кліматичним зонам (нерегульовані фактори), але і вибрати відповідні технології вирощування (регульовані умови середовища) [30].

5.1. Параметри екологічної стабільності і пластичності ліній цукрових буряків за урожайністю і цукристістю

Експериментальні дані елементів продуктивності (урожайність, цукристість) закріплювачів стерильності або ліній багатонасінних запилювачів цукрових буряків та їх діалельних гібридів повинні підлягати обробці на основі методу Еберхарда-Рассела [16]., ґрунтуючись на парадигмі В.А.Драгавцева і співр. [10] про еколого-генетичну організацію кількісних ознак.

Якщо ступінь пластичності селекційних матеріалів до регульованих абіотичних чинників перевищує одиницю, тоді їх відносять до інтенсивного типу (екологічно пластичні), якщо ж менше одиниці – до стабільних. Диференціація закріплювачів стерильності за цим показником, як приклад, наведена на рис. 7.

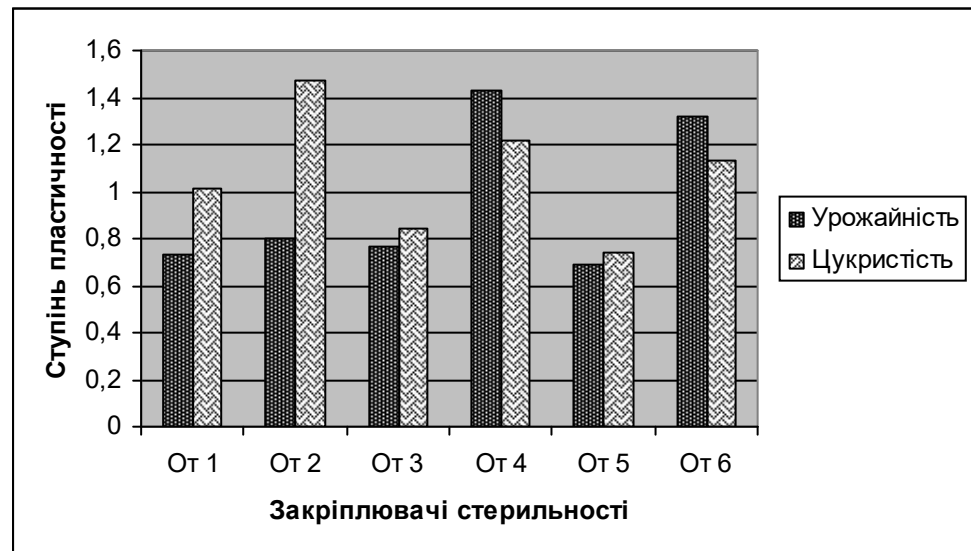


Рис. 7. Коефіцієнти пластичності за ознакою урожайності і цукристості ліній закріплювачів стерильності цукрових буряків

Отже, у даному наборі всі лінії закріплювачі стерильності мали специфічний відгук на контрольовані абіотичні чинники. Диференціація ліній за ознаками урожайності і цукристості показала, що лінії От 4 і От 6 (коефіцієнти пластичності у них відповідно 1,43 і 1,22 та 1,32 і 1,13 відносяться до інтенсивного типу, тобто мають добре виражений відгук на зміну агрофону. До стабільних за обома ознаками можна віднести лінії От 3 та От 5 (коефіцієнт пластичності був меншим одиниці і становив відповідно 0,77 і 0,84 та 0,69 та 0,74). Лінії От 1 і От 2 виявили відносну стабільність за урожайністю (коефіцієнти пластичності відповідно 0,73 і 0,80) та інтенсивний відгук на мінливість середовища за цукристістю (1,01 та 1,47).

Такі лінії з уже відомим генетично обумовленим відгуком на середовище можна залучати до формування кінцевих гібридів відповідного типу (екологічно пластичних чи стабільних).

5.2. Відгук кінцевих гібридів на нерегульовані фактори середовища

Методологія і принципи добору високо адаптивних ЧС гібридів стосовно зон вирощування, які відрізняються між собою ґрунтовими і погодно-кліматичними особливостями, є такими ж, як і до добору їх компонентів з генетично зумовленими системами адаптації, створеними внаслідок штучного добору. В їх основі лежить розуміння суті і закономірностей прояву генетичних механізмів, які обумовлюють реакцію новостворених гібридів на конкретні умови вирощування, а також захисту урожаю від негативного впливу біотичних і абіотичних факторів середовища, що великою мірою спричинено як глобальним потеплінням, так і антропогенно-техногенним впливом. Управління мінливістю господарсько-цінних ознак залежить від багатьох складових, які вивчено ще недостатньо.

Тому у наукових колах все більш широкої підтримки набуває теорія еколого-генетичного підвищення продуктивності рослин і, зокрема, сільськогосподарських культур, про яку було згадано вище. За одним із її постулатів найбільш потужний внесок в еко-генетичне підвищення урожаю дають ефекти взаємодії «генотип-середовище», а традиційні генетичні механізми аналітичної і синтетичної селекції (кожний окремо) можуть підвищити урожай лише на 5-10 %. [9,10]. Тому всебічне вивчення системи взаємодії гібрид-середовище-урожай із залученням математичного аналізу, моделювання та прогнозу є надзвичайно актуальним у програмах сучасної селекції.

Для визначення кількісної оцінки адаптивності того чи іншого сорту(гібриду) існує кілька методик [31,32], однак найчастіше селекціонерами використовується методика S.A.Eberhart, W.A.Rassel [16]. За цією методикою можна оцінювати не лише компоненти гібридів в процесі селекції, але і самі гібриди. Адже відомо, що різні гібриди в різних еколого-кліматичних зонах мають різну реакцію – одні виявляють стабільність у

змінних умовах середовища, у інших рівень продуктивності є пластичним і значною мірою залежить від поєднання абіотичних чинників, що є по суті наслідком відмінностей у гомеостазі. За приклад можна взяти визначення відгуку 5 нових гібридів селекції ІБКіЦБ (Кіборг, Айдар, Козак, Герой та Джура) на зміну умов вирощування, де середовищами є зони бурякосіяння (неконтрольовані абіотичні фактори). Про його кількісну оцінку за певними ознаками можна судити з визначення їх ступеню пластичності за коефіцієнтом лінійної регресії, однак можна зробити висновки і за відхиленням від загальної лінії дисперсії (рис.8).

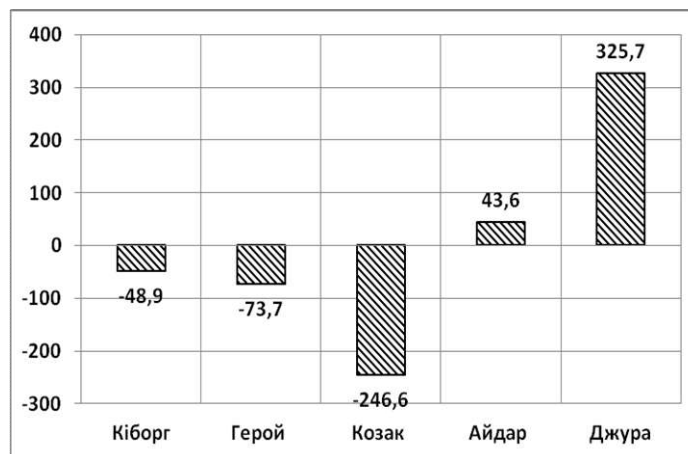


Рис.8. Відхилення від середньої лінії дисперсії урожайності у перспективних гібридів цукрових буряків.

За даними цього аналізу, можна констатувати, що гібриди Кібор, Герой та Козак стабільно «втримують» урожайність у мінливих умовах середовища, а гібрид Джура є пластичним (або відноситься до інтенсивного типу). Такий аналіз слід робити за всіма селекційно значущими ознаками.

Використовуючи цей метод, можна отримати також і кількісну оцінку «ефекту середовища». На прикладі ознаки цукристості для цих гібридів видно, що зона Лісостепу мала позитивний ефект (+0,39) і була найбільш сприятливою для формування цієї ознаки, у той час як зона Полісся і Лісостепу – відповідно -0,25 і -0,15. (рис.9).

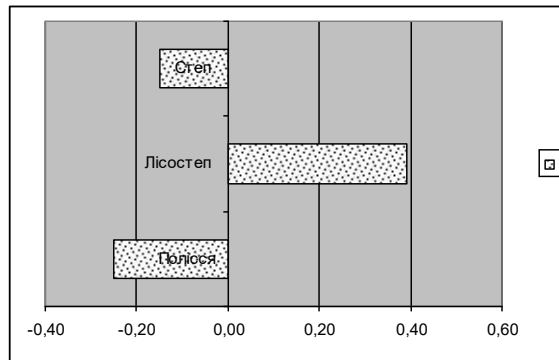


Рис.9. Ефект середовища у фенотиповому прояві ознаки цукристості перспективних гібридів цукрових буряків.

Судячи із значень коефіцієнтів лінійної регресії (рис.10), до пластичних (інтенсивних) гібридів за ознакою цукристості належать Кіборг ($b = 1,43$) і Герой ($b = 1,14$), всі інші гібриди були стабільними (ступінь пластичності коливався від 0,65 до 0,91).

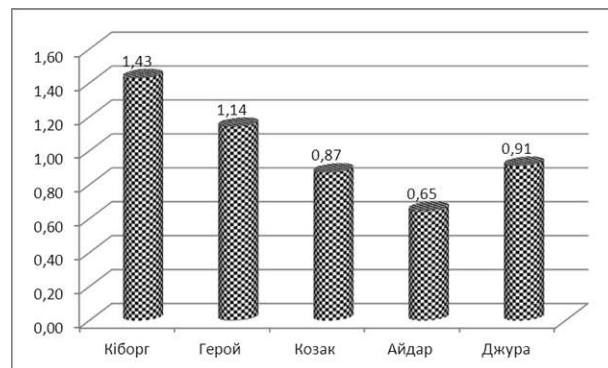


Рис.10. Ступінь екологічної стабільності і пластичності (коефіцієнт лінійної регресії) за цукристістю перспективних гібридів цукрових буряків

Комплексний аналіз параметрів адаптивності показав, що за правильного розміщення гібридів у конкретних зонах бурякосіяння з урахуванням їх генотип-середовищних взаємодій можна отримувати високий збір цукру. У кращих гібридів Айдар, Герой і Джура перевищення порівняно зі стандартос становило 21,3...28,8 % (рис.11).

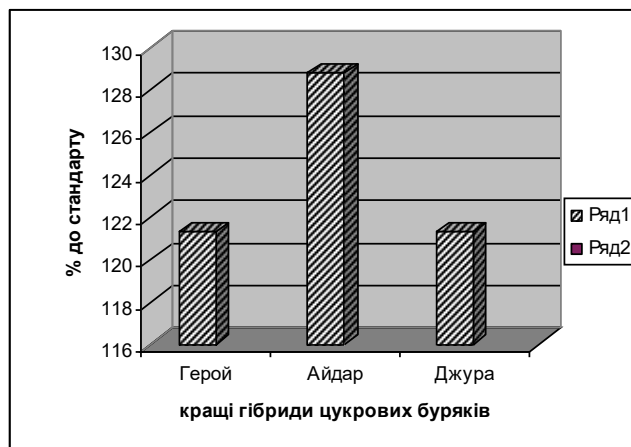


Рис.11. Збір цукру кращих гібридів у зоні Степу, % до стандарту

Отже, результати експериментальних даних, пов'язаних з вивченням адаптивності як селекційних матеріалів, так гібридів, підтвердили вагомість екологічної складової в еколого-генетичній організації кількісних ознак. Ці параметри, отримані за наведеними методиками, необхідно враховувати при створенні високо адаптивних гібридів цукрових буряків, що забезпечують екологічну пластичність і стабільність- щодо елементів технологій вирощування і у широкому діапазоні ґрунтово-кліматичних умов довкілля.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Роїк М.В., Корнєєва М.О. Напрями, методи та стратегія розвитку селекції. *Цукрові буряки*. № 6, 2015. С.7–9.
2. Корнєєва М.О., Е.Р.Ермантраут, Л.М.Чемерис, М.Б.Мацук. Екологічна пластичність і стабільність продуктивності експериментальних гібридів цукрових буряків.- *Зб.наук.пр «Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків»*, вип..18.Київ, 2013. - С.20-34.
3. Кильчевский А.В. Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. - Минск: Тэхналогія, 1997. 372с.
4. Жученко А.А., Балашова Н.Н., Король Н.Н., Кравченко А.Н. Некоторые аспекты стратегии адаптивной селекции растений. *Изв.АН МССР*, № 4. 1963. 13 с.
5. Жученко А.А. Адаптивная селекция растений //Селекция продуктивных сортов. Биология /А.А.Жученко.- М.: Знание, № 12, 1986.-С.4-30).

6. Литун П.П. Взаимодействие генотип-среда в генетических и селекционных исследованиях и способы его изучения //В сб: Проблемы отбора и оценки селекционного материала / П.П.Литун.- К.: Наукова думка.-1980.- С.63-92.
7. Ацци Д. Сельскохозяйственная экология /Д.Ацци.-Л.: Госсельхозиздат, 1932.- С.7-284.
8. Драгавцев В.А. Мировая коллекция генетических ресурсов растений ВИРа и ее настоящее и будущее. *Методологические основы формирования, ведения и использования коллекций генетических ресурсов: материалы Международного симпозиума (Харьков, 24 октября 1996)*. Харьков, 1996. С.10-16.
9. Теория эколого-генетической организации количественных признаков. *Толковый словарь терминов по общей и молекулярной , общей и прикладной генетике. ДНК-технологии и биоинформатике*. М.: Академкнига. 2006. Т.2. С.308.
10. Драгавцев В.А. О путях создания теории селекции и технологий эколого-генетического повышения продуктивности и урожая растений. *Факторы экспериментальной эволюции организмов*. Т.13. Київ: Логос, 2013. С. 38-41.
11. Кочерина Н.В. Алгоритмы эколого-генетического улучшения продуктивности растений : автореф.дис..канд.биол.наук. М., 2009. 21 с.
12. Методологія наукових досліджень : навч. посіб. / В. І. Зацерковний, І. В. Тішаєв, В. К. Демидов. Ніжин : НДУ ім. М. Гоголя, 2017. 236 с.
13. Методичні рекомендації «Створення материнського компонента гібридів цукрових буряків» /Роїк М.В., Корнєєва М.О., Присяжнюк О.І.,Ненька М.М. – Київ, 2014. 16 с.
14. Методика прискореного створення закріплювачів стерильності та їх ЦЧС аналогів у селекції цукрових буряків /Роїк М.В., Орлов С.Д., Корнєєва М.О., Кулік О.Г., Труш С.Г., Моргун А.В., Кучеренко Є.П., Баланюк Л.О., Моргун В.І., Татарчук В.М., Парфенюк О.О. Київ, 2016. 30 с.
15. Корнєєва М.О., Ненька М.М., Вакуленко П.І. Застосування селекційних агрофонів для оцінки адаптивності компонентів гібридів цукрових буряків. *Зб.наук.пр.Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків*. Вип..22., Київ, 2014. С.111-117.\
16. Eberhart S.A., W.A. Russell Stability parametres for comparing varieties. *Crop Sci*, № 6, 1966. — P. 36-40.
17. Корнєєва М.О., Власюк М.В. Системи контрольованих схрещувань при оцінці комбінаційної здатності селекційних матеріалів цукрових буряків. *Фактори експериментальної еволюції організмів. Збірник наукових праць. За ред. Роїка М.В.* К.: КВІЦ, 2004.С. 227-233.
18. Федин М.А., Силис Д.Я. Метод анализа количественных признаков растений с помощью диаллельных скрещиваний. *Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов*. М : ВНИИТЭИсельхоз, 1973. С.82-97.

19. Насіння цукрових буряків. Методи визначення схожості, одноростковості та доброякісності: ДСТУ 2292-93. [Чинний від 1996-01-01]. К.: Держспоживстандарт України, 1996. — 12 с. (Державний стандарт України).
20. Методика селекційного експерименту (в рослинництві). Харків, 2014, 190 с.
21. Драгавцев В.А., Макарова Г.А., Кочетов А.А. Некоторые задачи агрофизического обеспечения селекционных технологий для генетического повышения продуктивности и урожая растений *Агрофизика*. 2011. № 1. — С. 14–22.
22. Зарубайло Т.Я. Генетические предпосылки создания продуктивных сортов сельскохозяйственных культур. *Тр. по прикл. бот., ген. и сел.* Т.58,. Вып. 1, 1976. С. 3-11.
23. Корнєєва М.О., Ермантраут Е.Р., Чемерис Л.М., Мацук М.Б. Екологічна пластичність і стабільність продуктивності експериментальних гібридів цукрових буряків. *Зб. наук. пр «Наукові праці Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків»*, Вип. 18. Київ: 2013. С. 20-34.
24. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Техналогия, 1997. 372 с.
25. Жученко А.А. Адаптивная селекция растений. *Селекция продуктивных сортов. Биология* М.: Знание, № 12, 1986. С. 4-30.
26. Литун П.П. Взаимодействие генотип-среда в генетических и селекционных исследованиях и способы его изучения. *Проблемы отбора и оценки селекционного материала*. К.: Наукова думка. — 1980. С. 63-92.
27. Ацци Д. Сельскохозяйственная экология. Л.: Госсельхозиздат, 1932. С. 7-284.
28. Яценко А.О., Опалко А.І. Селекційно-генетичні основи вдосконалення адаптивного потенціалу буряківництва в Україні *Зб. наук. пр. ІЦБ*, Вип. 8. К.: ПоліграфКонсалтинг, 2005. С. 36-45.
29. Корчинский А.А., Литун П.П. Теоретические аспекты адаптивной интенсификации растениеводства. *Вісник аграрної науки*. К., 1994. № 3. С. 69-73.
30. Жученко А.А. Роль адаптивной системы селекции в растениеводстве XXI века. *Коммерческие сорта полевых культур Российской Федерации*. М.: ИКАР, 2003. С. 10-15.
31. Пакудин В.З., Лопатина Л.М. Оценка экологической пластичности и стабильности сортов сельскохозяйственных культур, — *Сельскохозяйственная биология*, 1984, № 4. С.109-113.
32. Чернуський В.В., Т.А. Чернуська. Принципи і методологія апроксимації експериментальних даних відповідно до концепції комплексної селекції традиційних культур Полісся на продуктивність і адаптивність. *Агропромислове виробництво Полісся*. —Житомир, 2015. Вип. 8. С. 28–35.