

Вплив генів, що обумовлюють форму листка та висоту рослин, на господарські ознаки гібридів соняшника (*Helianthus annuus* L.)

К. В. Ведмедєва*, Т. В. Махова

Інститут олійних культур НААН України, вул. Інститутська, 1, с. Сонячне, Запорізький р-н, Запорізька обл., 69093, Україна, *e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com

Мета. Установити вплив генів *Dw*, *Fr*, *sp*, що контролюють морфологічні маркерні ознаки ліній соняшника, на господарсько-цінні показники їхніх гібридів першого покоління. **Методи.** Польовий дослід, опис за морфологічними ознаками, статистичний аналіз. **Результати.** Проведено схрещування ліній та їхніх аналогів за генами: *sp* (ложкоподібна форма листка), *Fr* (бахрома краю листка) і *Dw* (низькорослість) і вихідних селекційних ліній зі стерильними лініями. Отримані гібриди ліній та їхніх аналогів оцінені в польових умовах за проявом маркерної ознаки, врожайності, олійності, маси 1000 насінин, висоти, діаметра кошика, кількості листків. Показники гібридів ліній з морфологічними маркерами порівняли з показниками гібридів з вихідними лініями. Рецесивний алель гена *sp* обумовлює ложкоподібну форму листка. Ця ознака в гібридів першого покоління не спостерігалась. Ген *Fr* у домінантному стані обумовлює хвилясто-зубчастий край листка. У гібридів першого покоління теж спостерігались зміни краю форми листка. Ознака «висота соняшника» обумовлена геном *Dw*, який у домінантному гомозиготному стані обумовлює висоту рослин до 90–100 см. Для створення ліній аналогів за кожною з трьох ознак як генетичну основу було використано три селекційні лінії: 'ЛВ07В', 'ЗЛ678В' та 'ЛО6Б'. Для схрещування з лініями аналогами використано шість материнських стерильних ліній. Вивчали гібриди за врожайністю, олійністю, масою 1000 насінин, висотою рослин, діаметром кошика, кількістю листків. **Висновки.** Встановлено високу вірогідність негативного впливу домінантного алеля гена *Dw* (dwarfishness – низькорослість) на врожайність, олійність і кількість листків гібридів з лінією носієм рецесивної гомозиготи. Встановлено помірні та низькі вірогідності різниці рівня ознак гібридів з домінантним алелем гена *Fr* (fringe – бахрома краю листка) та гібридів з вихідними лініями.

Ключові слова: соняшник звичайний; врожайність; олійність насіння; маса 1000 насінин; гібриди; лінії аналоги.

Вступ

Соняшник перехреснозапилна культура. Вирощування ділянок гібридизації та розмноження у соняшнику вимагає просторової ізоляції до п'яти кілометрів. Відстань обумовлена відстанню та напрямом льоту бджіл. Тому часто спостерігається порушення генетичної чистоти вирощеного на ділянках розмноження насінневого матеріалу соняшнику. Визначення генетичної чистоти насіння лабораторними методами навіть при перебільшенні стандарту домішок дає змогу лише на відсоток вибракувати всю партію не

відповідного за генетичною чистотою насіння. [1]. Морфологічна ознака, яка має яскраву відмінність і простий генетичний контроль у насінництві має назву маркерної. Використання маркерних морфологічних ознак дозволяє на ділянках розмноження покращувати генетичну чистоту насінневого матеріалу шляхом видалення не відповідних за цією ознакою рослин до цвітіння. Дуже добре, коли відмінності починають виявлятися ще до цвітіння ліній, це дозволяє ретельніше і вчасно відтворити генетичну чистоту посіву. До таких ознак у першу чергу слід віднести ознаки листка та висоти рослин.

Листок як орган рослини характеризується формою та забарвленням. Забарвлення яскравіша ознака, однак у більшості випадків це відтінки зеленого кольору. Встановлено зв'язок між світлим забарвленням листків

Kateryna Vedmedieva
<http://orcid.org/0000-0003-4571-2960>

Tatiana Makhova
<https://orcid.org/0000-0002-0842-767X>

і врожайністю рослин [2, 3]. Форма листка складна ознака, яка включає форму листкової пластинки, її вигини, зубчастість краю. З ознак обумовлених одним геном вивчена ознака «бахрома краю листка», яка спостерігається при домінантному стані гена *Fr* [4]. Ознака ложкоподібної форми листкової пластинки проявляється, коли ген *sp* знаходиться у рецесивному стані [5, 6]. Ознаки бахром та ложкоподібної листкової пластинки виявляють стабільний прояв у різні роки вирощування. Інші ознаки форми листка: розмір, форма зубців на краю не дуже яскраві і мають складніше успадкування [7].

Ознака «висота рослин» відома як полігенна. Однак, Гавріловою В. О. виділено три типи низькорослості [8]. Один схожий з встановленим Енсом зі співавторами [7], його дія виявляється в укороченні міжвузлів на стеблі і, як наслідок, зменшенні висоти рослин. Вказано, що цей тип низькорослості обумовлений генами *Dw* та *I* з проміжним характером успадкування. Другий тип низькорослості обумовлено адитивною взаємодією рецесивних алелів не менш ніж трьох генів. Третій тип низькорослості обумовлено полігенною дією не менш ніж трьох генів з неповним домінуванням.

Про наявність одного гена *Dw*, домінантний стан алелів якого обумовлює низькорослість рослин саме в 'Донському низькорослому' сорті та лініях, створених на його основі, повідомляли Miller J. F., Hammond J. J. [8]. Дослідження з фізіології та молекулярної генетики дозволили стверджувати, що прояв першого типу низькорослості соняшника, пов'язаного з укороченням міжвузлів викликають білки DELLA. Встановлено наявність у соняшника п'яти генів, які кодують білки DELLA. Встановлено, що *HaDella1* має поодинокую заміну нуклеотиду, яка й забезпечує прояв низькорослості [9].

Лінії і зразки з ознакою низькорослості вивчались на предмет впливу цієї ознаки на інші ознаки лінії. Важливими є дослідження, проведені на матеріалі ліній аналогів (майже ізогенних ліній), які були створені Пімахіним В. Ф. [10]. У сучасному світі соняшник у сільському господарстві вирощують у вигляді гібридів і відповідно не менш важливо мати інформацію, які зміни у гібриди може принести використання генів морфологічних маркерних ознак, зокрема форми листка та низькорослості.

Найвищий рівень вивчення окремих алелів генів – це створення ліній аналогів (практично-ізогенних ліній) [11]. Для їхнього створення окремі алелі гена переносять в ін-

ший генотип шляхом бекросування у 6–7 поколіннях з перевіркою його наявності, або застосовуючи методи молекулярної генетичної інженерії [12, 13]. Можливо також створення відповідних мутацій (алелів генів) шляхом мутагенезу одразу на кількох лініях. У мутантах обов'язково проводять генетичну ідентифікацію мутантного алеля та відповідність усього геному вихідній лінії [14–16].

Нами було створено та вивчено колекцію ліній аналогів за морфологічними ознаками [17]. До цієї колекції входять лінії аналогів за генами *Fr*, *Dw* та *sp*, створені на основі трьох селекційних ліній, це дозволяє встановити дійсні впливи генів на показники їхніх гібридів.

Мета досліджень – установити вплив генів *Dw*, *Fr*, *sp*, що контролюють морфологічні маркерні ознаки ліній на господарсько-цінні показники гібридів першого покоління.

Матеріали та методика досліджень

Матеріалом дослідження було обрано три селекційні лінії соняшника та їхні аналоги за генами, що обумовлюють морфологічні ознаки форми листка: бахрома краю листка, ложкоподібна форма та низькорослість рослин (ген *Dw*) [17]. Селекційні лінії та їхні аналоги одночасно залучали до схрещувань з лініями-тестерами. У ролі ліній-тестерів було використано стерильні лінії селекції різних установ. Кожна лінія аналог була представлена кількома сублініями, отриманими з 6–7 бекросу. До результатів аналізу включено лише гібриди з сублініями, які не змінювались і були однорідними наступні два покоління. Схрещування кожної комбінації й оцінку гібридів на ділянках площею 10,2 м² проводили у триразовому повторенні. Гібриди кожної групи ліній аналогів та їхньої вихідної форми висівали окремим дослідом з використанням рендомізації. Гібриди оцінювали за вегетаційним періодом, врожайністю, олійністю, висотою та діаметром кошика, останні визначали на час фізіологічної стиглості рослин. Використано стандартну методику закладання дослідів та обрахунок результатів [18]. За отриманими показниками гібридних комбінацій проводили порівняння гібридів ліній аналогів за генами *sp* (spoon), *Dw* (dwarfism), *Fr* (fringe) і гібридів з вихідними лініями. Врожайність визначали з кожної ділянки за виключенням крайових рослин. Олійність насіння визначали у середніх пробах насіння за ДСТУ 7577:2014 (Насіння олійне. Визначення вмісту олії методом екстракції в апараті Сокслета.) [19]. Біометричні вимірювання проводили у фазу фізіологічної стиглості рослин.

Результати досліджень

Рецесивний алель гена *sp* обумовлює ложкоподібну форму листка – його краї загинаються уверх. Ця ознака в гібридів першого покоління не спостерігається (рис. 1).

Ген *Fr* у домінантному стані обумовлює хвилясто-зубчастий край листка. У гібридів першого покоління теж спостерігаються зміни краю форми листка. Форма краю листка нагадує форму листка батьківської лінії, але з менш інтенсивними хвилями (рис. 1).



♂ генотип FrFr



F1 генотип Frfr



♀ генотип frfr



♂ генотип spsp



F1 генотип SpSp



♀ генотип SpSp

Рис. 1. Ознаки бахромки (ген *Fr*) та ложкоподібної форми (ген *sp*) листка у ліній аналогів та форма листка гібридів і материнських стерильних ліній соняшника

Прояв ознаки висоти рослин соняшника до 90–100 см обумовлений геном *Dw* у домінантному гомозиготному стані. У гетерозиготному стані рослини гібридів мають висоту на 10–20 см меншу, ніж гібриди з вихідними лініями.

Лінії аналоги за описаними вище генами були створені на основі трьох селекційних ліній. Дві батьківські 'ЛВ07В', 'ЗЛ678В' та одна материнська 'Л06Б'. Лінія 'ЗЛ678В' та відповідно усі її аналоги мали рецесивне гілкування. Кожну використану у схрещуваннях рослину вирощували і перевіряли у наступному поколінні на відповідність за морфологічними ознаками. Стабільні за ознаками потомства включені в колекції у подальшому з власними назвами, а гібридні комбі-

нації з ними – до аналізу ознак гібридів.

У таблиці 1 представлено результати вивчення гібридів з лініями аналогами, створеними на основі селекційної батьківської лінії 'ЛВ07В'. Загалом для схрещування використано шість материнських стерильних ліній, з яких одна була простим невідновленим гібридом 'Кубанський 93'. У таблиці наведено 3 з них. Показники гібрида з відповідним геном форми листка або низькоростості порівнювали з показником гібрида з вихідною лінією, яка використана як основа для створення аналога. Достовірно відмінні показники гібрида з аналогом від гібрида з вихідною лінією помічені «*». З переліку гібридів виділилась комбінація схрещування лінії 'ЗЛ22А' з лініями аналогами за озна-

кою ложкоподібного листка. Гібриди з використанням ліній з ложкоподібною формою листка мали більшу врожайність, олійність, висоту. Ознаки «діаметр кошика» та «маса 1000 насінин» достовірно відрізнялись в одній комбінації. У гібридній комбінації лінія 'ЗЛ95А' на аналог з ознакою низько-

рослості відмічено достовірно меншу олійність та висоту рослин. У гібридній комбінації 'Куб 93' на аналог з ложкоподібним листком також виявили достовірно більшу за вихідний гібрид врожайність і в одному випадку більший діаметр кошика та висоту рослин.

Таблиця 1

Результати випробування гібридів з лініями аналогами та лінією 'ЛВ07В'

Материнська лінія	Лінія, № батьківської рослини	Ген, ознака	Врожайність, т/га	Олійність, %	Висота рослин, см	Діаметр кошика, см	Кількість листків, шт.	Маса 1000 насінин, г
'ЗЛ22А'	'ЛВ07'	–	2,85±0,15	51,2±1,59	142,2±4,8	18,0±1,6	25,8±1,7	49,9±3,22
	786р1	<i>Dw</i> , низькорослість	2,82±0,34	49,3±0,30	135,4±10,4	*19,2±1,2	25,6±1,9	45,6±9,08
	786р2		2,89±0,06	51,3±0,04	132,4±10,4	17,2±0,5	25,0±0,9	44,5±3,73
	788р2	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	*3,63±0,33	*53,4±0,73	*166,4±7,1	*19,4±1,0	27,0±2,0	54,4±8,03
	788р3		*3,64±0,11	*53,4±0,16	*170,2±5,7	18,6±1,5	27,2±2,1	54,7±5,78
'ЗЛ95А'	'ЛВ07'	–	2,92±0,18	49,7±1,14	155,4±4,8	20,2±2,8	26,6±1,0	46,9±0,87
	785р1	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	2,83±0,12	49,9±0,07	*141,0±8,0	18,2±2,5	*22,2±1,7	44,5±1,34
	785р2		3,18±0,09	47,9±3,28	149,6±11,5	18,4±2,4	24,4±0,8	*53,8±4,46
	785р3		2,84±0,10	48,9±0,11	155,4±4,6	*17,4±1,0	24,6±1,0	50,0±1,62
	786р1	<i>Dw</i> , низькорослість	2,79±0,11	*45,2±2,50	*142,8±2,1	19,4±0,6	24,2±0,3	*54,0±3,54
'Куб 93'	'ЛВ07'	–	2,94±0,11	51,9±0,67	168,2±1,2	19,4±0,8	28,6±1,5	48,1±1,62
	785р1	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	3,09±0,19	*49,4±0,53	*159,2±6,1	*16,6±2,4	*25,4±1,0	47,3±8,13
	785р2		3,03±0,05	50,1±4,03	*159,4±11,3	17,4±2,4	25,0±1,8	48,6±2,15
	788р2	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	*3,16±0,08	54,8±7,89	*181,6±11,1	*21,0±1,1	27,8±0,5	55,4±9,45
	788р3		*3,41±0,15	55,5±0,20	174,2±10,6	19,2±3,0	27,4±0,6	56,2±8,69

* Значення ознаки достовірно відрізняються від значення ознаки гібрида з вихідною лінією.

Таблиця 2

Результати випробування гібридів з лініями аналогами та лінією 'ЗЛ678'

Материнська лінія	Лінія, № батьківської рослини	Ген, ознака	Врожайність, т/га	Олійність, %	Висота рослин, см	Діаметр кошика, см	Кількість листків, шт.	Маса 1000 насінин, г
'А'	721р2	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	*2,96±0,37	49,0±2,9	170,6±14,7	17,0±0,4	32,2±1,0	69,5±7,3
	721р2		2,48±0,11	49,2±0,7	162,6±15,0	17,6±3,0	31,0±0,9	67,3±3,9
	'ЗЛ678'	–	2,45±0,07	50,1±1,2	160,6±4,4	18,0±2,0	29,0±0,7	65,4±5,9
'ЗЛ95А'	721р1	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	*3,09±0,14	47,9±0,7	148,6±13,6	20,6±1,9	24,6±3,2	37,3±2,11
	721р3		*3,22±0,20	48,0±1,3	145,6±10,4	20,4±3,7	26,0±3,8	41,5±1,32
	794р3	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	2,78±0,03	46,1±0,3	*155,0±5,8	19,4±0,4	23,0±1,3	40,7±3,24
	'ЗЛ678'	–	2,86±0,19	49,3±5,3	146,8±8,4	18,4±3,0	23,8±1,4	37,2±1,88
'Куб 93'	720р1	<i>Dw</i> , низькорослість	*2,84±0,29	52,4±0,1	129,6±12,7	19,0±0,4	23,4±0,6	57,3±23,79
	721р1	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	3,23±0,29	50,1±0,0	*149,2±7,7	19,0±3,8	26,0±1,3	*42,6±0,62
	721р3		3,07±0,24	*48,0±0,1	144,4±10,4	20,6±1,0	25,6±2,4	*48,5±0,83
	794р4		3,06±0,15	*44,7±0,4	*155,2±12,8	19,2±3,4	*22,0±1,6	*40,4±5,45
	'ЗЛ678'		3,19±0,15	52,6±0,5	130,6±5,3	21,6±1,9	25,6±2,6	56,8±4,48
'Од 391А'	721р2	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	2,15±0,00	42,7±0,4	*154,0±9,62	16,4±4,5	–	–
	721р3		*2,27±0,02	*43,6±0,9	163,4±12,21	15,8±3,0	–	–
	794р3	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	2,21±0,00	*41,5±0,0	172,8±11,72	17,6±0,1	–	–
	794р3		*2,39±0,01	42,3±0,7	174,8±5,01	16,4±0,6	–	–
	794р4		2,24±0,03	*41,8±0,88	177,2±13,06	16,0±1,1	–	–
	'ЗЛ678'		2,24±0,03	42,1±0,42	172,6±10,92	16,8±1,9	–	–

* Значення ознаки достовірно відрізняються від значення ознаки гібрида з вихідною лінією.

Гібриди 'Куб 93' з аналогами з бахромою листка мали меншу висоту рослин та кількість листків, а в одному випадку й діаметр кошика та олійність.

У таблиці 2 представлені результати порівняння гібридів з чотирма материнськими лініями. З вивчених показників гібриди чотирьох комбінацій з ознакою «бахрома лист-

ка» виявили достовірно вищу врожайність і трьох – меншу олійність насіння. В одній комбінації спостерігали більшу кількість листків, а у двох – меншу масу 1000 насінин. Гібриди з аналогами за ложкоподібним листком в одній комбінації показали вищу врожайність, у другій – олійність, а в третій – більшу висоту рослин. Гібрид з карликовим аналогом мав меншу висоту рослин. Гібриди з іншими трьома материнськими лініями та лініями аналогами за ознакою бахроми листка показали більший врожай у двох випадках і менший в одному.

Форма листка впливала і на розмір фотосинтетичної поверхні. Ознака бахроми створює по краю листка значно більшу фотосинтетичну поверхню, ніж звичайна форма, можливо це й впливало на підвищення врожайності гібридів.

Комбінації гібридів з рецесивним алелем гена *sp* мали лише в одному випадку менший

врожай та олійність, а у двох випадках – більшу олійність, ніж гібриди з вихідними формами.

У таблиці 3 представлено результати випробування гібридних комбінацій з аналогами лінії 'Л06Б'. Отримані гібриди не містили алелів генів відновлення фертильності пилку і були стерильні. Ці гібриди квітнули серед ділянок інших гібридів, які продукували пилок і тому стерильні гібриди мали добру виповненість кошика. Як материнський компонент використано п'ять стерильних ліній. Отримані гібриди з домінантним алелем гена *Fr* мали вищу врожайність у п'яти випадках, а нижчу в трьох, олійність вищу в одному і у двох нижчу, більшу висоту та діаметр кошика у трьох випадках. Гібриди, які містили один рецесивний алель гена *sp* достовірно мали вищу врожайність у трьох випадках та в одному більший діаметр.

Таблиця 3

Результати випробування гібридів з лініями аналогами та лінією 'Л06'

Материнська лінія	Лінія, № батьківської рослини	Ген, ознака	Врожайність, т/га	Олійність, %	Висота рослин, см	Діаметр кошика, см
'ВК464А'	722р4	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	2,69±0,15	51,1±1,4	169,6±9,3	17,6±1,3
	726р1	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	2,67±0,01	50,0±1,3	167,8±13,9	17,4±1,3
	'Л06'		2,76±0,11	50,6±0,0	168,0±9,8	18,0±0,2
'ЗЛ95А'	722р4	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	*2,76±0,17	52,7±3,5	169,8±5,9	17,5±0,5
	726р1	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	*2,83±0,07	48,0±3,7	*178,0±7,4	*18,2±0,5
	726р1		*2,40±0,03	49,7±1,5	*161,6±4,6	16,8±0,5
	'Л06'		2,55±0,13	49,9±2,5	169,8±6,1	17,4±0,5
'ЗЛ169А'	722р3	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	3,31±0,11	50,0±0,8	134,4±10,9	20,6±8,6
	'Л06'		2,94±0,38	51,0±3,8	141,6±9,1	19,8±0,5
'Мп1А'	722р1	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	2,32±0,02	51,3±0,3	*152,4±1,5	*21,2±6,1
	722р5	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	*1,77±0,03	*48,3±0,9	146,0±12,8	19,0±3,5
	726р1		2,40±0,02	50,5±1,3	167,4±7,1	*20,2±2,8
	726р1		*2,90±0,11	52,1±1,3	155,2±4,3	*22,0±2,5
	'Л06'		2,51±0,31	51,3±2,4	162,4±2,8	15,0±0,2
'ОД561А'	722р1	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	*2,68±0,01	53,6±0,8	*184,0±6,7	19,0±0,7
	722р5	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	*2,61±0,06	49,6±0,2	161,2±4,7	17,2±0,7
	726р1		*2,62±0,03	51,5±0,7	176,4±8,6	16,8±1,4
	'Л06'		2,58±0,01	51,9±3,1	169,4±8,6	18,4±3,0
'Одол 1А'	722р4	<i>sp</i> , ложкоподібний листок	*2,48±0,03	50,3±0,1	161,0±3,1	18,2±1,4
	722р5	<i>Fr</i> , бахрома краю листка	*2,20±0,02	*47,9±3,6	171,4±11,1	17,4±1,5
	726р1		*2,45±0,03	*51,4±0,9	154,8±3,9	18,4±3,3
	'Л06'		2,31±0,02	49,3±0,2	154,8±21,3	15,8±2,3

* Значення ознаки достовірно відрізняються від ознаки гібрида з вихідною лінією.

Для встановлення узагальненої картини можливих змін рівня кількісних ознак у гібридів при введенні в їхні батьківські форми генів морфологічних маркерних ознак вираховували вірогідність кожного з варіантів. Розглянули три можливі варіанти: збільшення, зменшення або збереження рівня ознаки гібрида при введенні генів *Fr*, *sp* та *Dw* до батьківської лінії. Вірогідність у вигляді частки від одиниці представлено в таблиці 4.

У більшості випадків вірогіднішим є варіант відсутності змін, тобто відмінності показника в гібрида лінії аналога та гібрида з вихідною лінією. Але в окремих випадках спостерігається така ж або близька вірогідність іншого варіанту. У гібридів з алелем *sp* (ложкоподібний листок) спостерігається однакова чи дуже близька вірогідність підвищення врожайності, олійності та збільшення кількості листків. У гібридів з алелем *Dw*

Таблиця 4

Вірогідність зміни ознаки гібридів при використанні генів морфологічних ознак в одній батьківській формі

Ген, ознака	<i>Fr</i> , бахрома краю листка			<i>sp</i> , ложкоподібний листок			<i>Dw</i> , низькорослість		
	збільшення	зменшення	на рівні	збільшення	зменшення	на рівні	збільшення	зменшення	на рівні
Врожайність	0,32	0,16	0,53	0,40	0,15	0,45	0,00	0,45	0,55
Олійність	0,18	0,23	0,59	0,35	0,29	0,35	0,09	0,27	0,64
Висота рослин	0,18	0,24	0,58	0,35	0,05	0,60	0,14	0,43	0,43
Діаметр кошика	0,22	0,30	0,48	0,60	0,00	0,40	0,00	0,14	0,86
Кількість листків	0,00	0,23	0,77	0,50	0,00	0,50	0,00	0,25	0,75
Маса 1000 насінин	0,20	0,00	0,80	1,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,75

(низькорослість) спостерігається схожа картина, але в напрямі зменшення врожайності і висоти рослин. Гібриди з алелем *Fr* (бахрома краю листка) мають найбільшу вірогідність однакового рівня ознак гібридів у порівнянні з гібридами вихідних ліній.

Дію гена *sp* ложкоподібного листка на господарські ознаки гібридів пояснити складно, оскільки ознака обумовлена рецесивним алелем і в гібридів не виявляється. Збільшення рівня усіх вимірних ознак повинно бути спричинено опосередкованою специфічною дією на фізіологічні процеси. Досліджень з вивчення продуктів генів і фізіології ознак ложкоподібного листка досі не проведено. Тому фізіологічна основа і механізм дії цього гена потребують подальших досліджень.

Наявність алелів гена низькорослості *Dw* у ліній в гібридах показало наявність великої долі вірогідності нижчого врожаю гібрида, ніж у гібрида без цих алелів. Інші дослідники встановили низький врожай ліній, який пов'язували з меншою кількістю пилку та самонесумісністю [20]. Тому можливо зниження врожаю гібридів пов'язано з такою самою дією гена в гібриді.

Висновки

Доведено можливість впливу на показники важливих господарських ознак гібридів присутності в геномі алелів генів *sp*, *Dw* та *Fr*, що обумовлюють морфологічні маркерні ознаки ліній.

Встановлено високу вірогідність негативного впливу домінантного алеля гена *Dw* (dwarfism – низькорослість) на врожайність гібридів.

Встановлено високу вірогідність позитивного впливу рецесивного алеля гена *sp* (spoon – ложка) на врожайність, олійність і кількість листків гібридів з лінією – носієм рецесивної гомозиготи.

Встановлено помірні та низькі вірогідності різниці рівня ознак гібридів з домінантним алелем гена *Fr* (fringe – бахрома краю листка) та гібридів з вихідними лініями.

Використана література

- da Silva L. J., de Souza Júnior R. C., dos Santos Júnior H. C. Seed Multiplication and Maintenance. *Soybean Breeding* / F. Lopes da Silva, A. Borém, T. Sedyama, W. Ludke (eds). Cham : Springer, 2017. P. 413–426. doi: 10.1007/978-3-319-57433-2_22
- Gus'kov E. P. Mashkina E. V. Genetic analysis of sunflower mutants induced by nitrosomethylurea in combination with 2,4-dinitrophenol or rifampicin. *Russ. J. Gen.* 1999. Vol. 35, Iss. 7. P. 797–801.
- Fambrini M., Degl'Innocenti E., Cionini G. et al. *Mesophyll cell defective1*, a mutation that disrupts leaf mesophyll differentiation in sunflower. *Photosynthetica*. 2010. Vol. 48, Iss. 1. P. 135–142. doi: 10.1007/s11099-010-0018-3
- Skaloud V., Kovacik A. Survey on inheritance of sunflower characters which are conditioned by a small number of genes. *Proc. 8th Int. Sunflower Conf.* (July 24–26, 1978, Minneapolis, MN, USA). Minneapolis, 1978. P. 490–496.
- Pugliesi C., Fambrini M., Barotti S. et al. Inheritance of the "Basilicum Leaf" Mutation in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J. Hered.* 1995. Vol. 86, Iss. 1. P. 76–78. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a111535
- Гаврилова В. А., Анисимова И. Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник. Санкт-Петербург : ВИР, 2003. 209 с.
- Enns H., Dorrell D. G., Hoes J. A., Chubb W. O. Sunflower research. *Proc. 4th Int. Sunflower Conf.* (June 23–25, 1970, Memphis, Tennessee, USA). Memphis, 1970. P. 162–167.
- Miller J. F., Hammond J. J. Inheritance of reduced height in sunflower. *Euphytica*. 1991. Vol. 53, Iss. 2. P. 131–136. doi: 10.1007/BF00023793
- Best N. B., Wang X., Brittsan S. et al. Sunflower 'Sunspot' is hyposensitive to GA3 and has a missense mutation in the DELLA motif of *HaDella1*. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2016. Vol. 141, Iss. 4. P. 389–394. doi: 10.21273/JASHS.141.4.389
- Hladni N., Zorić M., Terzić S. et al. Comparison of methods for the estimation of best parent heterosis among lines developed from interspecific sunflower germplasm. *Euphytica*. 2018. Vol. 214, Iss. 7. 108 p. doi: 10.1007/s10681-018-2197-0
- Alberio C., Aguirrezabal L. A. N., Izquierdo N. G. et al. Effect of genetic background on the stability of sunflower fatty acid composition in different high oleic mutations. *J. Sci. Food Agric.* 2018. Vol. 98, Iss. 11. P. 4074–4084. doi: 10.1002/jsfa.8924
- Escalante C., Valverde R. A. Morphological and physiological characteristics of endornavirus-infected and endornavirus-free near-isogenic lines of bell pepper (*Capsicum annuum*). *Sci. Hort.* 2019. Vol. 250. P. 104–112. doi: 10.1016/j.scienta.2019.02.043
- Hui L. L., Zhao M., He J. Q. et al. A simple and reliable method for creating PCR-detectable mutants in *Arabidopsis* with the polycistronic tRNA-gRNA CRISPR/Cas9 system. *Acta Physiol. Plant.* 2019. Vol. 41, Iss. 10. P. 170. doi: 10.1007/s11738-019-2961-3
- Gong L., Li C. F., Capatana A. et al. Molecular mapping of three nuclear male sterility mutant genes in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Mol. Breed.* 2014. Vol. 34, Iss. 1. P. 159–166. doi: 10.1007/s11032-014-0026-2

15. Zhang H., Zhang D., Han S. et al. Identification and gene mapping of a soybean chlorophyll-deficient mutant. *Plant Breed.* 2011. Vol. 130, Iss. 2. P. 133–138. doi: 10.1111/j.1439-0523.2010.01844.x
16. Schierholt A., Becker H. C., Ecke W. Mapping a high oleic acid mutation in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theor. Appl. Gen.* 2000. Vol. 101, Iss. 5–6. P. 897–901. doi: 10.1007/s001220051559
17. Vedmedeva K. V., Soroka A. I. Influence of some mutant genes on certain agronomically important traits in sunflower. *Helia*. 2015. Vol. 39, Iss. 64. P. 57–70. doi: 10.1515/helia-2015-0013
18. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. Москва : Агропромиздат, 1985. 351 с.
19. Насіння олійне. Визначання вмісту олії методом екстракції в апараті Сокслета : ДСТУ 7577:2014. [Чинний від 2015-05-01]. Київ : Держспоживстандарт України, 2015. 6 с.
20. Ramos M. L., Altieri E., Bulos M., Sala C. A. Phenotypic characterization, genetic mapping and candidate gene analysis of a source conferring reduced plant height in sunflower. *Theor. Appl. Gen.* 2013. Vol. 126, Iss. 1, P. 251–263. doi: 10.1007/s00122-012-1978-4
1. da Silva, L. J., de Souza Júnior, R. C., & dos Santos Júnior, H. C. (2017). Seed Multiplication and Maintenance. In F. Lopes da Silva, A. Borém, T. Sedyama, & W. Ludke (Eds.), *Soybean Breeding* (pp. 413–426). Cham: Springer. doi: 10.1007/978-3-319-57433-2_22
2. Gus'kov, E. P., & Mashkina, E. V. (1999). Genetic analysis of sunflower mutants induced by nitrosomethylurea in combination with 2,4-dinitrophenol or rifampicin. *Russ. J. Gen.*, 35(7), 797–801.
3. Fambrini, M., Degl'Innocenti, E., Cionini, G., Pugliesi, C., & Guidi, L. (2010). *Mesophyll cell defective1*, a mutation that disrupts leaf mesophyll differentiation in sunflower. *Photosynthetica*, 48(1), 135–142. doi: 10.1007/s11099-010-0018-3
4. Skaloud, V., & Kovacik, A. (1978). Survey on inheritance of sunflower characters which are conditioned by a small number of genes. *8th Int. Sunflower Conf.* (pp. 490–496). July 24–26, 1978, Minneapolis, MN, USA.
5. Pugliesi, C., Fambrini, M., Barotti, S., Lenzi, A., & Baroncelli, S. (1995). Inheritance of the "Basilicum Leaf" Mutation in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J. Hered.*, 86(1), 76–78. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a111535
6. Gavrilova, V. A., & Anisimova, I. N. (2003). *Genetics of cultivated plants. Sunflower*. St. Petersburg: VIR. [in Russian]
7. Enns, H., Dorrell, D. G., Hoes, J. A., & Chubb, W. O. (1970). Sunflower research. *Proc. 4th Int. Sunflower Conf.* (pp. 162–167). June 23–25, 1970, Memphis, Tennessee, USA.
8. Miller, J. F., & Hammond, J. J. (1991). Inheritance of reduced height in sunflower. *Euphytica*, 53(2), 131–136. doi: 10.1007/BF00023793
9. Best, N. B., Wang, X., Brittsan, S., Dean, E., Helfers, S. J., Homburg, R., ... Dilkes, B. P. (2016). Sunflower 'Sunspot' is hyposensitive to GA3 and has a missense mutation in the DELLA motif of *HaDella1*. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 141(4), 389–394. doi: 10.21273/jshs.141.4.389
10. Hladni, N., Zorić, M., Terzić, S., Ćurčić, N., Satovic, Z., Perović, D., & Panković, D. (2018). Comparison of methods for the estimation of best parent heterosis among lines developed from interspecific sunflower germplasm. *Euphytica*, 214(7), 108. doi: 10.1007/s10681-018-2197-0
11. Alberio, C., Aguirrezabal, L. A. N., Izquierdo, N. G., Reid, R., Zuñil, S., & Zambelli, A. (2018). Effect of genetic background on the stability of sunflower fatty acid composition in different high oleic mutations. *J. Sci. Food Agric.*, 98(11), 4074–4084. doi: 10.1002/jsfa.8924
12. Escalante, C., & Valverde, R. A. (2019). Morphological and physiological characteristics of endornavirus-infected and endornavirus-free near-isogenic lines of bell pepper (*Capsicum annuum*). *Sci. Hortic.*, 250, 104–112. doi: 10.1016/j.scienta.2019.02.043
13. Hui, L. L., Zhao, M., He, J. Q., Hu, Y., Huo, Y., Hao, H., ... Fu, A. (2019). A simple and reliable method for creating PCR-detectable mutants in *Arabidopsis* with the polycistronic tRNA-gRNA CRISPR/Cas9 system. *Acta Physiol. Plant.*, 41(10), 170. doi: 10.1007/s11738-019-2961-3
14. Gong, L., Li, C. F., Capatana, A., Feng, J., Qi, L., Seiler, G. J., & Jan, Ch.-Ch. (2014). Molecular mapping of three nuclear male sterility mutant genes in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Mol. Breed.*, 34(1), 159–166. doi: 10.1007/s11032-014-0026-2
15. Zhang, H., Zhang, D., Han, S., Zhang, X., & Yu, D. (2011). Identification and gene mapping of a soybean chlorophyll-deficient mutant. *Plant Breed.*, 130(2), 133–138. doi: 10.1111/j.1439-0523.2010.01844.x
16. Schierholt, A., Becker, H. C., & Ecke, W. (2000). Mapping a high oleic acid mutation in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theor. Appl. Gen.*, 101(5–6), 897–901. doi: 10.1007/s001220051559
17. Vedmedeva, K. V., & Soroka, A. I. (2015). Influence of some mutant genes on certain agronomically important traits in sunflower. *Helia*, 39(64), 57–70. doi: 10.1515/helia-2015-0013
18. Dospikhov, B. A. (1985). *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy)* [Methods of field experiment (with the basics of statistical processing of research results)]. (5th ed., rev.). Moscow: Agropromizdat. [in Russian]
19. *Nasinnia oliine. Vyznachannia vmistu olii metodom ekstraktzii v aparati Soksleta: DSTU 7577:2014* [Oilseeds. Determination of oil content by Soxhlet apparatus: State Standard of Ukraine 7577:2014]. (2015). Kyiv: Derzhspozhyvstandart Ukrainy. [in Ukrainian]
20. Ramos, M. L., Altieri, E., Bulos, M., & Sala, C. A. (2013). Phenotypic characterization, genetic mapping and candidate gene analysis of a source conferring reduced plant height in sunflower. *Theor. Appl. Gen.*, 126(1), 251–263. doi: 10.1007/s00122-012-1978-4

УДК 575.113.3:633.854.78

Ведмедева К. В.*, **Махова Т. В.** Влияние генов, обуславливающих форму листа и высоту растений, на хозяйственные качества гибридов подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) // *Plant Varieties Studying and Protection*. 2019. Т. 15, № 4. С. 434–441. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.15.4.2019.189295>

Институт масличных культур НААН Украины, ул. Институтская, 1, с. Солнечное, Запорожский р-н, Запорожская обл., 69093, Украина, e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com

Цель. Установить влияние генов *Dw*, *Fr*, *sp*, контролирующих морфологические маркерные признаки линий подсолнечника, на хозяйственно-ценные показатели их гибридов первого поколения. **Методы.** Полевой опыт, описание по морфологическим признакам, статистический анализ. **Результаты.** Проведены скрещивания линий аналогов по генам, обуславливающим морфологические

признаки формы листа *sp* (ложкообразная форма листа), *Fr* (бахрома края листа), *Dw* (низкорослость) и исходных селекционных линий со стерильными линиями. Полученные гибриды оценены в полевом эксперименте по проявлению маркерного признака, урожайности, масличности, массе 1000 семян, высоте, диаметру корзинки, количеству листьев. Показатели гибридов линий с морфологически

ми маркерными линиями сравнивали с показателями гибридов с исходными линиями, не имеющими маркерных признаков. Рецессивный аллель гена *sp* обуславливает ложкообразную форму листа. Этот признак у гибридов первого поколения не наблюдался. Ген *Fr* в доминантном состоянии обуславливает сильно изрезанный край листа. У гибридов первого поколения тоже наблюдались изменения края формы листа. Признак «высота подсолнечника» до 90–100 см обусловлен геном *Dw*, который в доминантном гомозиготном состоянии обуславливает высоту растений до 90–100 см. Для создания линий аналогов по трем признакам в качестве генетической основы было использовано три селекционные линии: 'ЛВ07В', 'ЗЛ678В' и 'Л06Б'. Для скрещивания с линиями аналогами использовано шесть материнских стерильных линий. Изучали

гибриды по урожайности, масличности, массе 1000 семян, высоте растений, диаметру корзинки, количеству листьев. **Выводы.** Установлена высокая вероятность негативного воздействия доминантного аллеля гена *Dw* (dwarfishness – низкорослость) на урожайность гибридов. Установлена высокая вероятность положительного влияния рецессивного аллеля гена *sp* (spoon – ложка) на урожайность, масличность и количество листьев гибридов с линией носителя рецессивной гомозиготы. Установлены умеренные и низкие вероятности разницы уровня признаков гибридов с доминантным аллелем гена *Fr* (fringe – бахрома края листа) и гибридов с исходными линиями.

Ключевые слова: подсолнечник однолетний; урожайность; масличность семян; масса 1000 семян; гибриды; линии аналога.

UDC 575.113.3:633.854.78

Vedmedieva, K. V.*, & **Machova, T. V.** (2019). The influence of genes which responsible for leaf shape and lines height on the economic qualities of *Helianthus annuus* hybrids. *Plant Varieties Studying and Protection*, 15(4), 434–441. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.15.4.2019.189295>

Institute of Oilseeds, NAAS of Ukraine, 1 Instytutska St., Soniachne, Zaporizhzhia district, Zaporizhzhia region, 69093, Ukraine, e-mail: vedmedeva.katerina@gmail.com

Purpose. To study the influence of the *Dw*, *Fr*, *sp* genes which control the morphological markers of lines on the economically valuable indicators of the first-generation hybrids. **Methods.** Field experiment, morphological description and biometric measurements, statistical analysis. **Results.** The analogue lines were crossed by genes responsible for morphological characteristics of the leaf shape *sp* (spoon-shaped), leaf edge *Fr* (fringe), stem *Dw* (dwarf) and the initial selection lines with sterile lines. The cross-bred hybrids were evaluated in the field experiment on the manifestation of marker trait, yield, oil content, weight of 1000 seeds, height, diameter of the basket (head), the number of leaves. Indicators of line hybrids with morphological marker lines were compared with indicators of hybrids with baseline lines without marker features. The recessive allele of the *sp* gene determines the spoon-like shape of the leaf, with edges bend upward. This sign is not observed in the first-generation hybrids. *Fr* gene in the dominant state determines the strongly rugged edge of the leaf. In hybrids of the first generation, changes in the edge of the leaf plate are also observed. The third sign – dwarf of sunflower is

determined by the *Dw* gene, which in the dominant homozygous state reduces the height of plants to 90–100 cm. In the heterozygous state, plants also have a decrease in height. Three breeding lines were used to create analogue lines according to these three criteria. There were two parent 'LV07V', 'ZL678V' and one maternal 'L06B'. Six maternal sterile lines were used to cross with analogue lines. Hybrids were studied by yield, oil content, weight of 1000 seeds, plant height, head diameter, number of leaves. **Conclusions.** A high probability of the negative impact of the dominant allele of the *Dw* gene (dwarfishness – short stem height) on the hybrids productivity was found. The high probability of a positive effect of the recessive allele of the *sp* gene (spoon shaped leaf) on the yield, oil content and number of leaves of hybrids with a line carrier of recessive homozygotes has been proved. The moderate and low probabilities of the difference in the level of signs of hybrids with the dominant allele of the *Fr* gene (fringe of the leaf edge) and hybrids with baseline lines were determined.

Keywords: sunflower; yield; oil content; 1000 seeds weight; hybrids; analogue line.

Надійшла / Received 18.09.2019
Погоджено до друку / Accepted 21.11.2019