Наследование длины и диаметра венчика у трубчатых цветков подсолнечника

Я.Н. Демури́н,

доктор биологических наук, профессор

О.А. Рубанова,

аспирант

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17

Тел.: (861) 254-23-33

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Для цитирования: Демури́н Я.Н., Рубанова О.А. Наследование длины и диаметра венчика у трубчатых цветков подсолнечника // Масличные культуры. – 2020. – Вып. 1 (181). – С. 12–20.

Ключевые слова: морфологический признак, трубчатый цветок, наследование, аддитивность, олигогены.

Некоторые морфологические признаки трубчатых цветков подсолнечника влияют на процесс пчёлоопыления во время цветения корзинки, что делает их значимыми для селекции на высокую семенную продуктивность. К ним относятся длина венчика, определяющая доступность нектара, и диаметр венчика, потенциально влияющий на количество нектара. В 2017–2019 гг. изучали изменчивость и наследование этих признаков в линиях генетической коллекции ВНИИМК, г. Краснодар. Длину венчика измеряли от его основания до конца зубчиков. В генетической коллекции подсолнечника содержатся линии с наследственно контролируемыми различиями по длине венчика от 6,3 до 9,2 мм и его диаметру от 1,4 до 3,6 мм. Изменчивость длины венчика оценивается как слабая ($CV = 9\%$) с долей влияния фактора генотипа 96 %, а диаметра – как средняя ($CV = 13\%$), с долей влияния генотипа 94 %. Между длиной и диаметром венчика в линиях генетической коллекции не установлено достоверной корреляции ($r = 0,12 < r_{05} = 0,21$). В зависимости от комбинации скрещиваний в F_1 наблюдали для длины венчика: при гибридизации $max \times max$ – отрицательное сверхдоминирование, отрицательное доминирование и промежуточное наследование; при гибридизации $max \times min$ – промежуточное насле-

дование и неполное доминирование; при гибридизации $min \times min$ – неполное доминирование и сверхдоминирование. Для диаметра венчика в F_1 наблюдали: при гибридизации $max \times max$ – промежуточное наследование; при гибридизации $max \times min$ – промежуточное наследование и неполное доминирование; при гибридизации $min \times min$ – сверхдоминирование. При скрещивании линий с контрастно различающимися признаками в F_2 наблюдали совпадение средних значений F_1 , F_2 и среднеродительской величины. Наследование длины и диаметра венчика в F_1 и F_2 соответствовало полигенной аддитивной модели с отсутствием адаптивно нежелательных трансгрессий как в сторону минимальных, так и максимальных значений признаков.

Inheritance of the corolla length and diameter in tubular florets of sunflower.

Demurin Ya.N., Dr. of biology, prof.

Rubanova O.A., postgraduate student

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops (VNIIMK)

17, Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 254-23-33

E-mail: vniimk@vniimk.ru

Key words: morphological trait, tubular floret, inheritance, additivity, oligogens.

Some morphological features of tubular sunflower florets affect the process of bee pollination during flowering, which makes them significant for breeding for high seed productivity. These include the length of the corolla, which determines the availability of nectar and the diameter of the corolla circle, potentially affecting the amount of nectar. In 2017–2019 the variability and inheritance of these traits in the lines from the genetic collection of VNIIMK, Krasnodar were studied. The corolla length was measured from the base to the end of the cloves. The genetic collection of sunflower contains lines with hereditarily controlled differences in corolla length from 6.3 to 9.2 mm and circle diameter from 1.4 to 3.6 mm. Variation in the length of the corolla is estimated to be low ($CV = 9\%$) with a share of the influence of the genotype factor 96%, and the diameter of the circle – as moderate ($CV = 13\%$) with a share of the influence of the genotype 94%. We established no reliable correlation between the length and the diameter of the corolla in the lines from the genetic collection ($r = 0.12 < r_{05} = 0.21$). Depending on the combination of crosses in F_1 , it was observed for the length of the corolla: in hybridization $max \times max$ – negative overdominance, negative dominance and intermediate inheritance; in hybridization $max \times min$ – intermediate inheritance and incomplete dominance; in hybridization $min \times min$ – incomplete dominance and overdominance. For the diameter of the corolla circle in F_1 it was ob-

served: in hybridization $\max \times \max$ – intermediate inheritance; in hybridization $\max \times \min$ – intermediate inheritance and incomplete dominance; in hybridization $\min \times \min$ – overdominance. When crossing lines with contrasting traits in F_2 , a coincidence of the average values of F_1 , F_2 and the average parent value was observed. Inheritance of corolla length and circle diameter in F_1 and F_2 corresponded to the polygenic additive model with the absence of adaptively undesirable transgressions both towards the minimum and maximum values of the characters.

Введение. Подсолнечник относится к типичным перекрёстноопыляемым видам растений. Наличие насекомых-опылителей необходимо для реализации потенциальной продуктивности растений. При недостаточном опылении подсолнечника потери урожайности могут достигать более 25 % за счет снижения завязываемости семян [1].

При селекционно-семеноводческой работе с использованием системы ЦМС-Rf у подсолнечника существует проблема переноса пыльцы на стерильную форму с фертильных отцовских (получение гибридных семян) или фертильных материнских (размножение линии) растений. В этих случаях процесс завязывания семян практически полностью зависит от наличия насекомых-опылителей [2].

Некоторые морфологические признаки трубчатых цветков подсолнечника влияют на процесс пчелоопыления во время цветения корзинки, что делает их значимыми для селекции на высокую семенную продуктивность. Прежде всего, это длина венчика, коэволюционно связанная с длиной пчелиного хоботка (доступность нектара), а также, вероятно, диаметр кольцеобразного вздутия в нижней части венчика, потенциально определяющий размер нектароносной ткани (количество нектара).

При изучении селекционных линий ВНИИМК установлено, что размеры венчика, измеряемые от его основания до нижней кромки зубчиков, изменялись от 3,5 до 4,8 мм. При этом длина венчика трубчатого цветка оказывала наиболее существенное влияние на привлекатель-

ность отдельных генотипов для насекомых. Так, линии с укороченным венчиком (в интервале 3,5–4,0 мм) наиболее охотно посещались пчёлами. При увеличении размеров венчика свыше 4,2 мм пчелопо-сещаемость снижалась, а минимальная аттрактивность растений к пчёлам (до 10 особей на корзинке в час) отмечена у линии, имеющей венчик с максимальной длиной 4,8 мм. Коэффициент корреляции между пчелопо-сещаемостью и размером цветка составил -0,78 [3].

Получены экспериментальные данные о значимости количества, качества и доступности нектара как факторов аттрактивности подсолнечника по отношению к опылителям. При этом признаки трубчатого цветка, включая длину венчика, зависят как от генотипа, так и от факторов окружающей среды [4; 5].

В ряде исследований установлено, что генотипы подсолнечника, имеющие меньшую длину трубчатого цветка, наиболее привлекательны для опылителей. При средней длине хоботка рабочей пчелы в 6,5 мм, предпочтение в виде более частого посещения пчёлами отдавалось генотипам подсолнечника, венчики цветков которых имели длину 4,8–5,5 мм. Также сообщается о значительной отрицательной корреляции (-0,65) между этим морфологическим признаком и частотой пчелопо-сещений [6; 7].

С другой стороны, в некоторых опытах ВНИИМК не было обнаружено влияния длины венчика цветка на привлекательность пчёлам. Так, например, цветки линии ВК678 с укороченным венчиком 3,7 мм хорошо посещались пчёлами, однако у линии 57R с такой же длиной венчика отмечена минимальная посещаемость [8], что указывает на влияние других факторов.

У 100 инбредных линий наблюдали значительную изменчивость длины венчика от 6,8 до 9,9 мм. При этом уменьшение длины на 2 мм более чем удваивало посещаемость опылителями [9]. Имеются данные о высокой наследуемости призна-

ка длины венчика трубчатого цветка и отмечено частичное доминирование в F_1 родителя с меньшими значениями признака [4; 10].

В целом, в отличие от краевых ложноязычковых цветков, наблюдается недостаточное количество данных о генотипической изменчивости и, особенно, закономерностях наследования морфологических признаков венчика трубчатых цветков у подсолнечника.

Материалы и методы. Исследования проводили в 2017–2019 гг. на ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар. Объектом исследования были растения культурного подсолнечника *H. annuus* L. Всего изучали 90 линий генетической коллекции различного происхождения: K223, K225, K254, K370, K562, K581, K651-3, K752, K912, K1459, K1506, K1594, K1687, K2068, K2086, K2125, K2235, K2238, K2257, K2462, K2479, K2645, K3035, K3059, K3159, K3350, K3376, Сл1721, Сл1787, Сл1790, Сл1813, Сл2039, Сл2950, ВА1, ВА4, ВИР130-1, ВИР130-3, ВИР172, ВИР391, ВИР369, ВК15, ВК30, ВК98-2, ВК102, ВК206, ВК268, ВК310, ВК416, ВК428, ВК464, ВК474, ВК475, ВК519, ЛГ3, ЛГ8-2, ЛГ10, ЛГ26, ЛГ27, ЛГ28, КГ7, КГ15, КГ16, КГ19, КГ21, КГ32, КГ48, КГ49, КГ104, КГ111, КГ113, КГ115, Л1392, Л2090, Л2138, Л2532, Л2543, Л2563, Л2582, Л2586, Л2595, Л3376, Л7247, И7-235, И7-249, МВГ-3, МВГ-8, № 424924, № 577083, № 577432 и № 577433.

Растения выращивали на однорядных делянках при схеме посева 70×35 см по 25 растений в ряду на селекционном поле лаборатории генетики отдела подсолнечника.

Сбор трубчатых цветков одного дня цветения, проводили из средней зоны корзинки через 3–4 дня после начала её цветения. Для каждой линии собирали 25 цветков (по 5 штук с 5 корзинок). Цветки собирали в герметично закрываемые пластиковые ёмкости объемом 30 мл. Измерение признаков венчика осуществляли в

день сбора с помощью штангенциркуля. Полную длину венчика определяли от его основания (в месте прикрепления к завязи и расположения нектарника) до дистальной части с учетом размеров зубчиков после раскрытия цветка, т.е. в пчёлопосещаемую фазу его развития. Диаметр венчика измеряли в его самой широкой нижней кольцеобразной части (рис. 1).

Рисунок 1 – Трубчатый цветок подсолнечника
 l – длина венчика от основания до дистальной части лепестков;
 d – диаметр венчика

В осенне-зимний период 2017–2018 гг. в тепличном комплексе проведены реципрокные скрещивания отобранных линий с контрастными значениями признаков с использованием ручной кастрации. В 2018 г. семена F_1 и родительских линий высевали в поле, для получения семян F_2 проводили принудительное самоопыление корзинок под индивидуальными сетчатыми изоляторами.

В 2019 г. в поле были посеяны родительские линии, гибриды F_1 и F_2 . Для линий и гибридов F_1 измеряли по 25 трубчатых цветков. Для оценки длины и диаметра венчика у гибридов F_2 отбирали по 10 трубчатых цветков с 40 корзинок в пределах 4-рядных делянок.

Значение степени доминирования признака в F_1 рассчитывали по формуле отношения h/d , где h – отклонение фенотипа F_1 от среднего (m) между ранжированными родителями P_1 и P_2 , а d –

половина разности между родителями P_1 и P_2 или модуль разности любого родителя и m (рис. 2).

Рисунок 2 – Степень доминирования признака h/d в F_1

Погодные условия в 2017–2019 гг. были в целом благоприятными для развития растений подсолнечника.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Excel (анализ вариационного ряда, дисперсионный и корреляционный анализы).

Результаты и обсуждение. Изученные в 2017 г. линии генетической коллекции подсолнечника показали варьирование длины венчика трубчатого цветка от 6,3 у КГ49 до 9,2 мм у Л2138, т.е. с различием в 1,5 раза (рис. 3). Среднее значение при этом составило 7,5 мм, размах варьирования – 2,9 мм с невысоким коэффициентом вариации $CV = 9\%$.

Рисунок 3 – Изменчивость длины венчика трубчатых цветков у линий генетической коллекции ($n = 90$), ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017 г.

Трехлетнее наблюдение в 2017–2019 гг. за пятью отобранными линиями с контра-

стными значениями длины венчика Л2138, К581, ВК905 (max) и ЛД102, КГ49 (min) показало сильное влияние генотипа на варьирование признака без смены ежегодных фенотипических рангов линий. В среднем за три года длина венчика по двум группам линий (max и min) составила от 8,4 до 8,9 мм и от 6,3 до 6,7 мм соответственно (табл. 1). Доля влияния фактора генотипа по результатам дисперсионного анализа оценивается в 96 % (табл. 2).

Таблица 1

Длина венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017–2019 гг.

Лимит	Линия	Год			Среднее по годам	НСР ₀₅
		2017	2018	2019		
Max	Л2138	9,2	8,7	8,7	8,9	0,1
	К581	8,8	8,6	8,6	8,7	0,1
	ВК905	8,3	8,3	8,5	8,4	0,1
Min	ЛД102	6,7	6,7	6,7	6,7	0,1
	КГ49	6,3	6,3	6,3	6,3	0,1
НСР ₀₅		0,2	0,1	0,1		

Таблица 2

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа длины венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017–2019 гг.

Источник вариации	SS	df	MS	F	F критическое	Доля влияния, %
Год	2,40	2	1,20	30,38	3,03	0,6
Генотип	394,37	3	131,46	3327,52	2,64	96,0
Взаимодействие	2,29	6	0,38	9,68	2,13	0,6
Внутри	11,38	288	0,04			2,8
Итого	410,44	299				100

Примечание: SS – сумма квадратов;

df – степени свободы, MS – средний квадрат;

F – критерий Фишера

При реципрокном скрещивании линий с максимальными значениями длины венчика в 2018 г. max × max (табл. 3) наблюдали наследование в F_1 по типу отрицательного сверхдоминирования (h/d от -3,00 до -2,18), отрицательного доминирования (-0,50) и промежуточного наследования (от 0,00 до 0,33). В 2019 г. установлено отрицательное сверхдомини-

рование (h/d от -7,00 до -2,00) и отрицательное доминирование (-1,00) (табл. 4).

Таблица 3

Наследование в F_1 длины венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Длина венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
Max × max	K581 × ЛД138	8,6	8,7	8,5	8,4	0,09	-3,00
	ЛД138 × K581	8,7	8,6	8,5		0,09	-3,00
	BK905 Б × K581	8,3	8,6	8,1		0,01	-2,18
	K581 × BK905 Б	8,6	8,3	8,5		0,10	0,33
	BK905 Б × ЛД138	8,3	8,7	8,5		0,10	0,00
	ЛД138 × BK905 Б	8,7	8,3	8,4		0,13	-0,50
Max × min	ЛД138 × ЛД102	8,7	6,7	8,0	7,6	0,11	0,30
	ЛД138 × КГ49	8,7	6,3	7,3		0,10	0,00
	BK905 Б × ЛД102	8,3	6,7	7,6		0,10	0,13
	K581 × ЛД102	8,6	6,7	7,7		0,10	0,05
	K581 × КГ49	8,6	6,3	7,3		0,12	-0,13
	BK905 Б × КГ49	8,3	6,3	7,8		0,12	0,50
Min × max	ЛД102 × BK905 Б	6,7	8,3	8,0	7,7	0,12	0,00
	ЛД102 × ЛД138	6,7	8,7	8,1		0,10	0,40
	ЛД102 × K581	6,7	8,6	7,8		0,11	0,16
	КГ49 × BK905 Б	6,3	8,3	7,7		0,12	0,40
	КГ49 × ЛД138	6,3	8,7	7,4		0,11	0,24
	КГ49 × K581	6,3	8,6	7,4		0,10	-0,04
Min × min	ЛД102 × КГ49	6,7	6,3	6,6	6,8	0,09	0,50
	КГ49 × ЛД102	6,3	6,7	6,9		0,10	2,00

В 12 комбинациях реципрокных скрещиваний линий с максимальным и минимальными значениями длины венчика в 2018 г. (табл. 3) наблюдали в 11 случаях наследование в F_1 по промежуточному типу (h/d от -0,13 до 0,40), а в одном случае (BK905 Б × КГ49) отмечено неполное доминирование (0,50). В 2019 г. (табл. 4) во всех комбинациях установлено только промежуточное наследование (h/d от -0,13 до 0,46).

При реципрокном скрещивании линий с минимальными значениями длины венчика в 2018 г. min × min (табл. 3) наблюдали наследование в F_1 по типу неполного доминирования ($h/d = 0,50$) и сверхдоминирования (2,00). В 2019 г. (табл. 4) в двух комбинациях скрещиваний установлено неполное доминирование ($h/d = 0,50$).

Средние значения длины венчика в F_1 за два года по группам скрещиваний составили 8,5 (max × max), 7,7 (max × min), 7,7 (min × max) и 6,7 мм (min × min) при

НСР₀₅ = 0,2 мм, что также подтверждает существенный генетический контроль признака.

Таблица 4

Наследование в F_1 длины венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Длина венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
Max × max	K581 × ЛД138	8,6	8,7	8,6	8,5	0,13	-1,00
	ЛД138 × K581	8,7	8,6	8,6		0,12	-1,00
	BK905 Б × K581	8,5	8,6	8,2		0,10	-7,00
	K581 × BK905 Б	8,6	8,5	8,5		0,14	-1,00
	BK905 Б × ЛД138	8,5	8,7	8,6		0,10	-1,00
	ЛД138 × BK905 Б	8,7	8,5	8,4		0,13	-2,00
Max × min	ЛД138 × ЛД102	8,7	6,7	8,1	7,7	0,11	0,40
	ЛД138 × КГ49	8,7	6,3	7,4		0,10	-0,08
	BK905 Б × ЛД102	8,5	6,7	7,9		0,10	0,33
	K581 × ЛД102	8,6	6,7	7,6		0,10	-0,05
	K581 × КГ49	8,6	6,3	7,3		0,12	-0,13
	BK905 Б × КГ49	8,5	6,3	7,9		0,12	0,46
Min × max	ЛД102 × BK905 Б	6,7	8,5	7,9	7,7	0,12	0,33
	ЛД102 × ЛД138	6,7	8,7	8,0		0,10	0,30
	ЛД102 × K581	6,7	8,6	7,8		0,11	0,16
	КГ49 × BK905 Б	6,3	8,5	7,6		0,12	0,18
	КГ49 × ЛД138	6,3	8,7	7,5		0,11	0,00
	КГ49 × K581	6,3	8,6	7,5		0,10	0,04
Min × min	ЛД102 × КГ49	6,7	6,3	6,6	6,6	0,09	0,50
	КГ49 × ЛД102	6,3	6,7	6,6		0,10	0,50

Наследование длины венчика в F_2 при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой, т.е. max × max (ЛД138 × BK905 Б) и min × min (ЛД102 × КГ49), носило континуальный характер с незначительными двусторонними трансгрессиями. Это говорит об отсутствии факта потенциальной рекомбинации генов с сильным фенотипическим эффектом, контролирующих контрастные проявления признака у линий одной группы. Морфологические отличия по размеру венчика в F_2 этих двух контрастных групп были очевидны (рис. 5).

С другой стороны, наследование длины венчика в F_2 при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой BK905 Б × ЛД102, т.е. max × min, также характеризовалось континуальной изменчивостью, однако без трансгрессий (рис. 4). При этом среднее значение F_1 (7,9 мм), F_2 (7,7 мм) и среднеродительское значение (7,6 мм) были близки, что предполагает наличие адди-

тивного действия полигенов. Лимиты распределения значений в популяции F_2 – 6,9 и 8,4 мм – соответствовали родителям с минимальной и максимальной величиной признака. Размах варьирования при этом составил 1,5 мм, а $CV = 6\%$.

Рисунок 4 – Наследование длины венчика трубчатого цветка в скрещивании ВК905 Б × ЛД102 (max × min)

Рисунок 5 – Трубчатые цветки подсолнечника:

А – мелкие (корзинка F_2 ЛД102 × КГ49;
Б – крупные (корзинка F_2 ЛД138 × ВК905 Б)

Изученные в 2017 г. линии генетической коллекции подсолнечника показали широкое варьирование диаметра венчика трубчатого цветка от 1,4 у № 424924 до 3,6 мм у КГ19, т.е. с различием в 2,6 раза (рис. 6). Среднее значение при этом составило 2,4 мм, размах варьирования – 2,2 мм со средним коэффициентом вариации $CV = 13\%$.

Трехлетнее наблюдение в 2017–2019 гг. за четырьмя отобранными линиями с контрастными значениями диаметра венчика КГ19, ВИР130-3 (max) и ВИР391, № 424924 (min) показало, как и в случае с длиной венчика, сильное влияние генотипа на варьирование признака без смены ежегодных фенотипических рангов линий.

Рисунок 6 – Изменчивость диаметра венчика трубчатых цветков у линий генетической коллекции ($n = 90$)

В среднем за три года диаметр венчика по двум группам линий (max и min) изменялся от 2,9 до 3,4 мм и от 1,4 до 1,7 мм соответственно (табл. 6). Доля влияния фактора генотипа по результатам дисперсионного анализа оценивается в 94 % (табл. 7). При этом влияние условий года выращивания было недостоверным.

Таблица 6

Диаметр венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017–2019 гг.

	Линия	Год			Среднее по годам	НСР ₀₅
		2017	2018	2019		
Max	КГ19	3,6	3,3	3,3	3,4	0,1
	ВИР130-3	3,0	2,9	2,8	2,9	0,1
Min	ВИР391	1,7	1,7	1,7	1,7	0,1
	№ 424924	1,4	1,7	1,6	1,6	0,1
НСР ₀₅		0,2	0,1	0,1		

Таблица 7

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа диаметра венчика трубчатого цветка у линий генетической коллекции подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2017–2019 гг.

Источник вариации	SS	df	MS	F	F критическое	Доля влияния, %
Год	0,06	2	0,03	1,01	3,03	-
Генотип	174,39	3	58,13	2071,69	2,64	93,8
Взаимодействие	3,51	6	0,59	20,84	2,13	-
Внутри	8,08	288	0,03			4,3
Итого	186,04	299				100

Примечание: SS – сумма квадратов;
df – степени свободы; MS – средний квадрат;
F – критерий Фишера

При реципрокном скрещивании линий с максимальными значениями диаметра венчика в 2018 г. $\max \times \max$ (табл. 8) наблюдали наследование в F_1 по полностью промежуточному типу ($h/d = 0$). В 2019 г. (табл. 9) также установлено промежуточное наследование ($h/d = 0,20$).

Таблица 8

Наследование в F_1 диаметра венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2018 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Диаметр венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
Max × max	КГ19 × ВИР130-3 ВИР130-3 × КГ19	3,3 2,9	2,9 3,3	3,1 3,1	3,1	0,10 0,14	0 0
Max × min	ВИР130-3 × № 424924 ВИР130-3 × ВИР391 КГ19 × ВИР391 КГ19 × № 424924	2,9 2,9 3,3 3,3	1,7 1,7 1,7 1,7	2,6 2,4 2,4 2,3	2,4	0,07 0,07 0,09 0,06	0,50 0,16 -0,13 -0,25
Min × max	ВИР391 × ВИР130-3 ВИР391 × КГ19 № 424924 × ВИР130-3 № 424924 × КГ19	1,7 1,7 1,7 1,7	2,9 3,3 2,9 3,3	2,4 2,4 2,6 2,2	2,4	0,06 0,08 0,09 0,07	0,16 -0,13 0,50 -0,37
Min × min	№ 424924 × ВИР391 ВИР391 × № 424924	1,7 1,7	1,7 1,7	1,8 1,9	1,9	0,04 0,03	- -

В восьми комбинациях реципрокных скрещиваний линий с максимальным и минимальными значениями диаметра венчика в 2018 г. (табл. 8) наблюдали в шести случаях наследование в F_1 по промежуточному типу (h/d от -0,37 до 0,16), а в двух случаях (ВИР130-3 × № 424924 и № 424924 × ВИР130-3) отмечено неполное доминирование (0,50). В 2019 г. (табл. 9) в четырех комбинациях установлено промежуточное наследование (h/d от -0,25 до -0,06) и в четырех – неполное доминирование (h/d от 0,50 до 0,81).

При реципрокном скрещивании двух линий с минимальными значениями диаметра венчика в 2018 г. $\min \times \min$ (табл. 8) наблюдали наследование в F_1 по типу сверхдоминирования (значение h/d из-за отсутствия различий между линиями не рассчитывали). В 2019 г. (табл. 9) в двух комбинациях скрещиваний также установлено сверхдоминирование ($h/d = 1,3$).

Средние значения диаметра венчика в F_1 за два года по группам скрещиваний составили 3,1 ($\max \times \max$), 2,5

($\max \times \min$), 2,5 ($\min \times \max$) и 1,9 мм ($\min \times \min$) при НСР₀₅ = 0,2 мм, что дополнительно подтверждает существенный генетический контроль признака.

Таблица 9

Наследование в F_1 диаметра венчика при скрещивании линий подсолнечника

ЦЭБ ВНИИМК, г. Краснодар, 2019 г.

Комбинация скрещивания	Генотип	Диаметр венчика, мм				НСР ₀₅	h/d
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₁ по группе		
Max × max	КГ19 × ВИР130-3 ВИР130-3 × КГ19	3,3 2,8	2,8 3,3	3,1 3,1	3,1	0,11 0,16	0,20 0,20
Max × min	ВИР130-3 × № 424924 ВИР130-3 × ВИР391 КГ19 × ВИР391 КГ19 × № 424924	2,8 2,8 3,3 3,3	1,7 1,6 1,6 1,7	2,7 2,5 2,4 2,3	2,5	0,13 0,15 0,10 0,10	0,81 0,50 -0,13 -0,25
Min × max	ВИР391 × ВИР130-3 ВИР391 × КГ19 № 424924 × ВИР130-3 № 424924 × КГ19	1,6 1,6 1,7 1,7	2,8 3,3 2,8 3,3	2,5 2,4 2,7 2,4	2,5	0,15 0,10 0,12 0,10	0,50 -0,06 0,81 -0,13
min × min	№ 424924 × ВИР391 ВИР391 × № 424924	1,7 1,6	1,6 1,7	1,9 1,9	1,9	0,13 0,14	1,30 1,30

Наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий в пределах одной контрастной группы между собой, т.е. $\max \times \max$ (ВИР 130-3 × КГ19) и $\min \times \min$ (№ 424924 × ВИР391), носило континуальный характер с незначительными двусторонними трансгрессиями. Это говорит, как и в случае с длиной венчика, об отсутствии факта потенциальной рекомбинации генов с сильным фенотипическим эффектом, контролирующих контрастные проявления признака у линий одной группы.

С другой стороны, наследование диаметра венчика в F_2 при скрещивании линий с контрастными проявлениями признака между собой ВИР130-3 × ВИР391, т.е. $\max \times \min$, также характеризовалось континуальной изменчивостью, однако без значительных трансгрессий (рис. 7). При этом среднее значение F_1 (2,5 мм), F_2 (2,4 мм) и среднеродительская величина (2,2 мм) были близки, что предполагает наличие аддитивного действия полигенов. Лимиты распределения значений в F_2 – 1,6 и 3,2 мм – соответствовали родителям с минимальной и максимальной

ной величиной признака при размахе варьирования равном 1,6 мм. Эта изменчивость классифицируется как средней степени при $CV = 13 \%$.

Рисунок 7 – Наследование диаметра венчика трубчатого цветка в скрещивании ВИР130-3 × ВИР391 (max × min)

Выводы. В генетической коллекции подсолнечника ВНИИМК содержатся линии с наследственно контролируемыми различиями по морфологическим признакам трубчатого цветка – длине венчика от 6,3 до 9,2 мм и его диаметру от 1,4 до 3,6 мм. Изменчивость длины венчика оценивается как слабая ($CV = 9 \%$), а диаметра – как средняя ($CV = 13 \%$), что отражает коэволюционное ограничение варьирования, прежде всего, адаптивно ценного признака длины венчика. Это ограничение по максимальной длине венчика, вероятно, необходимо для эффективной работы насекомых-опылителей с фиксированной длиной хоботка, а по минимальной – целесообразностью защиты нектара от нежелательных насекомых или от его чрезмерно быстрого высыхания. При этом между длиной венчика и его диаметром в линиях генетической коллекции не установлено достоверной корреляции ($r = 0,12 < r_{05} = 0,21$).

Наследование длины и диаметра венчика в F_1 и F_2 соответствовало полигенной аддитивной модели. Установлено, что скрещивание между собой линий с максимальными значениями признаков не приводило к увеличению значений фенотипа в потомстве, а скрещивание линий с

минимальными параметрами не вызывало дальнейшего снижения величин признаков. Типы наследования в F_1 этих энтомофильно значимых морфологических признаков трубчатого цветка подтверждают тезис о т.н. закрытой изменчивости адаптивно ценных особенностей растений.

Список литературы

1. Бочковой А.Д., Перетягин Е.А., Хатнянский В.И., Камардин В.А. Роль пчелоопыления в получении высоких и стабильных урожаев кондитерских сортов подсолнечника (обзор) // Масличные культуры. Науч.-тех. бюл. ВНИИМК. – 2017. – Вып. 1 (169). – С. 83–92.
2. Mallinger R.E., Bradshaw J., Varenhorst A.J., Prasifka J.R. Native Solitary Bees Provide Economically Significant Pollination Services to Confection Sunflowers (*Helianthus annuus* L.) (Asterales: Asteraceae) Grown Across the Northern Great Plains // Journal of Economic Entomology. – 2019. – No 1. – P. 40–48.
3. Матиенко А.Ф. Влияние цитоплазматической мужской стерильности типа *Heliantus petiolaris* на некоторые селекционно-ценные признаки растения подсолнечника: дис. ... канд. с.-х. наук / Александр Филиппович Матиенко. – Краснодар, 1988. – 162 с.
4. Joksimovic J., Atlagic J., Sakac Z., Miklic V., Dusanic N. Mode of inheritance and heritability of disc flower corolla length and nectar content in sunflower // Genetika. – 2003. – V. 35. – No 1. – P. 59–65.
5. Palmer J.H., Steer V.T. The generative area as the site of floret initiation in the sunflower capitulum and its intergration to predict floret number // Field Crop Research. – 1985. – No 11. – P. 1–12.
6. Skoric D. Sunflower breeding // Sunflower Genetics and Breeding. International monograph. – Serbian Academy of Science and Arts, Branch in Novi Sad, 2012. – 520 p.
7. Mallinger R.E., Prasifka J.R. Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase

with the amount and accessibility of nectar sugars // *Journal of applied entomology*. – 2017. – P. 1–13.

8. Шаповалова Л.Г. Влияние условий выращивания гибридных семян подсолнечника на их генетическую чистоту, урожайные свойства и посевные качества: дис. ... канд. с.-х. наук / Любовь Геннадиевна Шаповалова. – Краснодар, 2003. – 113 с.

9. Portlas Z.M., Tetlie J.R., Prischmann-Voldseth D., Hulke B.S., Prasifka J.R. Variation in floret size explains differences in wild bee visitation to cultivated sunflowers // *Plant Genetic Resources*. – 2018. – Vol. 16. – Is. 6. – P. 498–503.

10. Joksimovic J., Atlagic J., Sakac Z., Miklic V., Dusanic N. Phenotypic and genotypic variability of disc flower corolla length and nectar content in sunflower // *Genetika*. – 2003. – V. 35. – No 2. – P. 131–138.

References

1. Bochkovoy A.D., Peretyagin E.A., Khatnyanskiy V.I., Kamardin V.A. Rol' pcheooplyeniya v poluchenii vysokikh i stabil'nykh urozhaev konditerskikh sortov podsolnechnika (obzor) // *Maslichnye kul'tury. Nauch.-tekhn. byul. VNIIMK*. – 2017. – Vyp. 1 (169). – S. 83–92.

2. Mallinger R.E., Bradshaw J., Varenhorst A.J., Prasifka J.R. Native Solitary Bees Provide Economically Significant Pollination Services to Confection Sunflowers (*Helianthus annuus* L.) (Asterales: Asteraceae) Grown Across the Northern Great Plains // *Journal of Economic Entomology*. – 2019. – No 1. – P. 40–48.

3. Matienko A.F. Vliyanie tsitoplazmaticheskoy muzhskoy steril'nosti tipa *Helianthus petiolaris* na nekotorye selektsionno-tsennyye priznaki rasteniya podsolnechnika: дис. ... канд. с.-х. наук / Александр Филиппович Матиенко. – Краснодар, 1988. – 162 с.

4. Joksimovic J., Atlagic J., Sakac Z., Miklic V., Dusanic N. Mode of inheritance and heritability of disc flower corolla length and nectar content in sunflower // *Genetika*. – 2003. – V. 35. – No 1. – P. 59–65.

5. Palmer J.H., Steer V.T. The generative area as the site of floret initiation in the sunflower capitulum and its intergration to predict floret number // *Field Crop Research*. – 1985. – No 11. – P. 1–12.

6. Skoric D. Sunflower breeding // *Sunflower Genetics and Breeding. International monograph*. – Serbian Academy of Science and Arts, Branch in Novi Sad, 2012. – 520 p.

7. Mallinger R.E., Prasifka J.R. Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars // *Journal of applied entomology*. – 2017. – P. 1–13.

8. Shapovalova L.G. Vliyanie usloviy vyrashchivaniya gibridnykh semyan podsolnechnika na ikh geneticheskuyu chistotu, urozhaynye svoystva i posevnye kachestva: дис. ... канд. с.-х. наук / Любовь Геннадиевна Шаповалова. – Краснодар, 2003. – 113 с.

9. Portlas Z.M., Tetlie J.R., Prischmann-Voldseth D., Hulke B.S., Prasifka J.R. Variation in floret size explains differences in wild bee visitation to cultivated sunflowers // *Plant Genetic Resources*. – 2018. – Vol. 16. – Is. 6. – P. 498–503.

10. Joksimovic J., Atlagic J., Sakac Z., Miklic V., Dusanic N. Phenotypic and genotypic variability of disc flower corolla length and nectar content in sunflower // *Genetika*. – 2003. – V. 35. – No 2. – P. 131–138.

Получено: 25.02.2020

Received: 25.02.2020

Принято: 24.03.2020

Accepted: 24.03.2020