

5. Кумаков В. А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции / В.А. Кумаков. // Физиология фотосинтеза: сб. науч. тр. – М., 1982. – С. 243–283.
6. Неттевич Е. Д. Яровая пшеница в Нечерноземной зоне / Е. Д. Неттевич. – М.: Росагропромиздат, 1976. – 220 с.
7. Бебякин В. М. Экологическая устойчивость сортов и форм яровой твердой пшеницы по массе зерна с растения и зерновому уборочному индексу / В. М. Бебякин. // Селекция и семеноводство. – 1993. – № 1. – С.28–30.
8. Пьянов В. П. Коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза яровой пшеницы в условиях Южной Лесостепи Омской области / В.П. Пьянов. // Селекция и семеноводство зерновых культур. – Омск, 1983. – С. 33–36.
9. Молчан И. М. Спорные вопросы в селекции растений / И. М. Молчан, Л. Г. Ильина, П. П. Кубарев. // Селекция и семеноводство. – 1996. – №1–2. – С. 36–51.
10. Матуз Я. Изучение признаков соломины и зерна озимых пшениц анализом основных компонентов / Я. Матуз, К. Девени. // Вопросы селекции и генетики зерновых культур. – 1983. – С. 309–317.

УДК 365.21:632.4

ВИКОРИСТАННЯ САМОЗАПИЛЕННЯ В ПЕРЕДСЕЛЕКЦІЙНОМУ І СЕЛЕКЦІЙНОМУ ПРОЦЕСІ КАРТОПЛІ

A.A. Подгаєцький

Проведений аналіз можливостей вегетативного і генеративного розмноження картоплі. Описується значення самозапилення для селекції культури і для створення вихідного передселекційного матеріалу.

Ключові слова: самозапилення, картопля, селекційний процес, стійкість до фітофторозу, *Solanum demissum*, *Solanum stoloniferum*, міжвидові гібриди

Постановка питання. Картопля в багатьох відношеннях - унікальна культура. По-перше, її властиво два типи розмноження: генеративний і вегетативний. Вважається, що великий розмір квіток, у багатьох випадках яскраве забарвлення їх віночка, наявність у них запаху свідчать про спрямованість еволюції на відвідування квіток комахами. Крім цього, для картоплі властива велика обнасінююча здатність ягід (іноді зав'язується до 600 насінин). На підставі цього окремі вчені роблять висновок, що основним способом розмноження культури є генеративний. Перехресному запиленню і навіть самозапиленню сприяють також зігнутість стовпчика маточки, виступ рильця над колонкою пиликів тощо [1, 2].

Інші дослідники, базуючись на багатобульбовості, особливо диких видів (у наших дослідах рослини виду *S.pinnatisectum* з площею живлення 1 м² зав'язували до 300 бульб під кущем), значній довжині столонів (що зумовлює розповсюдження бульб на великій площі) ідентичності матеріалу в поколіннях тощо, стверджують, що основним способом розмноження картоплі є вегетативний.

Враховуючи біологічні, зокрема генетичні, особливості культури, як вегетативно розмноженої: відсутність мейозу, а отже рекомбінації спадкових факторів, низька частота мутацій (особливо полігенів), вважаємо, такий тип розмноження не міг би забезпечити генетичну мінливість картоплі. А тому, лише рекомбінація спадкових факторів при статевому розмноженні (особливо в процесі запилення пилком віддаленої форми) в поєднанні з іншими генетичними перебудовами здатна забезпечити формотворчий процес, який є основою еволюції.

А вегетативне розмноження рекомбінантів дозволяє еволюціонувати формам з високим адаптивним потенціалом. А тому, ймовірно, в еволюції картоплі обидва типи розмноження відіграли і відіграють важливу роль.

По-друге, картопля значно відрізняється від інших культур генетичними особливостями, які мають велике значення при її розмноженні, а також у селекційному процесі. При вегетативному репродуктуванні зберігаються всі внутрішньолокусні і міжлокусні взаємодії, а тому зміни генотипу не відбуваються і таким чином є можливість отримувати однорідне потомство.

По-третє: в культурі найбільшого поширення набули тетраплоїдні форми картоплі. Перш за все це вид *S.tuberosum* L., який на думку численних вчених був і є основним для проведення селекційної роботи, а також *S.andigenum* Juz. et Buk., окремі форми якого також характеризуються високим проявом агрономічних ознак [3]. За генетичною природою всі сорти є автотетраплоїдами і мають чотири алеля в локусі. З однієї сторони гетераалелізм картоплі ускладнює виділення гомозиготних форм, проте з іншої (особливо стосовно полігенных ознак) дозволяє отримувати гетерозисні форми, які можуть зберігати свої властивості в процесі вегетативного розмноження.

По-четверте, особливістю картоплі також є наявність численних генетичних ресурсів, що робить генофонд культури надзвичайно різноманітним. Певна частина диких, культурних видів відносно легко скрещується з *S.tuberosum*, що позитивно вплинуло на розширення генетичної основи вихідного селекційного матеріалу.

Починаючи з 40-х років минулого століття, коли міжвидова гібридизація стала основою селекції картоплі, в селекційну практику заличена значна кількість видів, що дозволило не тільки вирішити ряд проблем, які ставили під сумнів можливість вирощування картоплі взагалі, але й розширити генетичну основу селекції.

Можна назвати й інші біологічні (генетичні) особливості картоплі, які є теоретичною основою селекції культури, а отже і відправною позицією при формуванні стратегії і тактики створення сортів і в тому числі виборі оптимальних методів досліджень у цьому напрямі.

Продовжуючи розгляд проблеми самозапилення в природі і селекційному процесі необхідно зазначити, що спрямованість селекційної роботи далеко не завжди адекватна біологічним особливостям культури, які перш за все обумовлюють збереженість її. Використовуючи штучний добір, людина гіпертрофувала ті властивості картоплі, які їй необхідні, наприклад, розмір бульб, уміст крохмалю та інших речовин, смакові якості, поверхневе розміщення вічок, хоча прояв їх не має великого значення для збереження культури іноді, навіть, навпаки.

Однією з численних ознак, прояв яких значно знизвся в результаті застосування вегетативного розмноження є втрата численними формами здатності квіткувати і зав'язувати ягоди, в тому числі і від самозапилення [1]. За даними Є.М. Успенського поміж 883 сортів колекції Науково-дослідного інституту картопляного господарства (Коренево) в середньому за 5 років квіткувало 86,8 %, а зав'язало ягоди від самозапилення 11,8 % від квітуючих [2]. Аналогічні дані отримані в цій установі через 35 років [4]. Тотожні результати маємо і ми. Тобто, можливість використання самозапилення у сортів обмежується відсутністю квітування у значної їх кількості та низькою фертильністю пилку.

Селекція картоплі на початку свого становлення базувалась на використанні лише самозапилення. Враховуючи те, що форми, від яких збиралі ягоди, характеризувались певним ступенем інбридингу, що обумовлювало отримання незначних позитивних селекційних результатів. Підтвердженням цього може бути створення всесвітньо відомого сорту Рання Роза. Гудрич (США) в 1851 р. в матеріалі від самозапилення південноамериканського зразка "грубий червоний з Чілі" виділив сорт Чилійський гранат (Garnet chile) [5], а сорт Рання роза (Early Rose) вивів Брезі в США у 1881 р. відбором серед матеріалу потомків від самозапилення Garnet chile [6]. Крім того, що він ранньостиглий, сорт добре передає цю ознаку нащадкам. З його участю створено 36 сортів, що свідчить про збалансованість його геному за ознакою [7]. Проте, головним чином, через внутрішньовидове походження і тим самим вузьку генетичну

основу, цей сорт останнім часом практично не використовується в селекційних дослідженнях.

Значна кількість чилійських сортів отримана в результаті посіву насінням і навіть, ймовірно, від природного самосіву з наступним добором урожайних сіянців [8]. Припущення, що перші сорти картоплі (до початку XIX ст.) були отримані з насіння від самозапилення робиться і іншими авторами [4]. На початку XIX ст. Вільне економічне товариство Росії широко випробовувало посів картоплі насінням, головним чином від самозапилення [9], що зараз класифікується як "народна селекція".

Ми, вважаємо, що і пізніше насіння від самозапилення використовувалось для отримання нових сортів картоплі. Можна також припустити додатковий вплив на їх формування мутаційного процесу, але в основному всі місцеві сорти картоплі України (в даний час в колекції Інституту картоплярства НАН України їх нараховується близько 80) отримані в результаті самозапилення.

Таким чином, на певному етапі розвитку селекції картоплі використання самозапилення дозволило отримувати сорти, які переважали за комплексом властивостей існуючі.

Насіння від самозапилення також використовувалось для інтродукції картоплі, особливо в тих місцях, куди бульби перевезти було неможливо. Вважається, що в Росії інтродукція картоплі в Сибір, Камчатку здійснювалась насінням від самозапилення, бо бульби через тривале транспортування і великі морози неушкодженими довезти не вдавалося [9]. Є повідомлення, що серед такого матеріалу відібрали форми з вищою урожайністю, ніж вихідні.

Пізніше селекціонери стали віддавати перевагу іншому методу отримання ботанічного насіння - схрещуванню. Сучасний рівень розвитку генетики картоплі дозволяє пояснити такі зміни. Більшість агрономічних ознак у картоплі контролюється полігенами. А тому, для появи гетерозису з таким типом контролю ознак необхідний як найвищий ступінь гетероалелізму, що досягається схрещуванням форм з максимальною відмінністю алелей гомологічних хромосом [10]. При самозапиленні, навпаки, в результаті рекомбінації спадкових факторів у межах одного організму, звичайно ступінь гетероалелізму зменшується, що обумовлює інбридну депресію. В дослідах А.П. Герна врожайність самозапищених ліній була значно нижчою ніж вихідних форм [6]. Analogічні результати отримали інші дослідники.

Крім інбридної депресії в матеріалі від самозапилення, як правило, знижується здатність нормального розвитку генеративних органів. Це ускладнює можливість подальшого використання створеного таким методом матеріалу. В основному через це, а також через все-таки відносно велику гетерозиготність у картоплі, практично, не вдалося створити

гомозиготні самозапильні лінії. Запропоновано інший метод отримання матеріалу з високим рівнем гомозиготизації, що відповідає самозапиленню F_3 – дигаплоїдія [11], хоча у цьому випадку також значно знижується вираження багатьох агрономічних ознак. В деякій мірі поясненням цьому може бути нижчий від оптимального для картоплі рівень плоїдності дигаплоїдів, але в основному причиною такого явища є відносна гомозиготність матеріалу.

Дослідженнями стосовно несумісності у картоплі встановлено, що вона контролюється як ядерними генами, так і цитоплазматичними. Поміж перших спочатку виділений ген S, у якого ідентифіковано 13 алелей, а пізніше ще один – R [12].

Викладене вище свідчить про безперспективність використання самозапилення як для отримання матеріалу для селекційних відборів, так і в інших дослідженнях з використанням форм внутрішньовидового (в межах *S.tuberosum*) походження. Враховуючи те, що, особливо останнім часом, селекція базується на використанні співродичів культурних сортів, проведені численні дослідження в напряму доцільності використання самозапилення від принципово нового матеріалу.

Значне поширення картоплі в її первинному і вторинному генцентратах (від південних районів Чилі до південних штатів США), а також велики ареали практично всіх видів обумовило утворення численних ендемічних форм, що в свою чергу спричинило значний поліморфізм видів за численними ознаками. Дослідженнями I.I. Пушкарьова доведений вплив клонів виду *S.demissum* на вищеплення серед потомків від схрещування їх із сортом Смисловський форм, стійких проти фітофторозу та прояву інших ознак [13]. Наприклад, залежно від спадкових особливостей материнської форми – виду *S.demissum* частка фітофторостійких сіянців була від 0 до 100 %. Серед 26 популяцій у восьми все потомство мало найвище вираження ознаки. Разом з тим, у двох не виявлено жодного сіянця, стійкого проти патогена.

Матеріал і методи. Вихідним матеріалом в досліденні використані зразки диких видів, форми отримані в процесі гомозиготизації, первинні, вторинні міжвидові гібриди, бекроси складних міжвидових гібридів одержані в процесі створення вихідного передселекційного, вихідного селекційного матеріалу [14]. Оцінка фітофторостійкості приведена з використанням загальноприйнятих та відпрацьованих нами методів [15].

Результати досліджень та їх обговорення. З використанням для аналізу генетичного потенціалу зразків диких видів, їх самозапилення нами проведений експеримент з визначення цінності залучених у дослідження форм

відносно фітофторостійкості. Застосування методу самозапилення дозволило нам встановити наявність ефективних полігенів контролю ознаки, а також домінантних генів шляхом рекомбінації спадкових факторів у межах геному, а не взаємодії його з іншим компонентом схрещування, як у досліді I.I. Пушкарьова [13].

Отримані дані свідчать (табл.1) про нерівнозначність зразків виду *S.demissum* відносно стійкості надземної частини сіянців проти фітофторозу. Найважливішим для характеристики резистентності вихідної форми до патогена є частота вищеплення потомків від самозапилення, які не мають симптомів хвороби. Такий матеріал нами віднесений до класу з крайньою високою стійкістю. У окремих зразків кількість сіянців з такою характеристикою сягала 80-90 % і вище, зокрема: УК27-19 і УК27-35. На підставі отриманих даних вважаємо, що саме вони характеризувалися ефективним генетичним контролем фітофторостійкості надземної частини рослин. Значна кількість зразків (25,7%) мали дещо нижчий, але порівняно високий потенціал резистентності проти патогена. Analogічне спостерігалося в інших видів [14]. Отже, аналіз потомства від самозапилення чи не єдиний спосіб визначення типу генетичного контролю (олігогенний, полігенний) та його ефективності відносно стійкості проти фітофторозу. Подібне стосувалося також інших патогенів.

Як свідчать дані таблиці 1, у окремих зразків спостерігалася наявність лише резистентних сіянців, але все-таки навіть у них виявлені різні типи стійкості: крайня висока, надчутлива, висока польова. Враховуючи відмінності в контролі за вираженням ознаки: надчутлива – домінантні гени, висока польова – полігени, крайня висока – ймовірно, їх сумісна дія, необхідно досягти гомозиготного стану цих алелей. І знову ж, це можна зробити, використовуючи самозапилення.

У науковій літературі відсутній єдиний підхід відносно символів, які використовуються при описуванні ступеню самозапилення. В класичній генетиці перше гібридне покоління позначається через F_1 . Нащадки від самозапилення $F_1 - F_2$, F_3 і т.д. Ось чому, вважаємо, невірно позначати інбредні лінії через I_1 , I_2 і т.п., коли вони походять від сорту або гібрида. І навпаки, наростиюче самозапилення у зразків диких, культурних видів необхідно позначати саме через I_1 , I_2 , I_3 і так далі.

З метою концентрації цінних алелей контролю фітофторостійкості використовували їх гомозиготизацію. В таблиці 2 наведені дані з накопиченням алелей, які контролюють стійкість бульб проти фітофторозу з усіма її складовими. Отримані результати свідчать про можливість успішного проведення відборів вихідних для

самозапилення форм із зростаючим вираженням ознаки. Особливо це стосувалося зразка УК82-6 і, зокрема, надзвичайно важливого компоненту резистентності - стійкості проти проникнення інфекції. Стосовно середньопопуляційного прояву ознаки на певних етапах (I_2 , I_3), навіть, спостерігалося деяке зниження вираження всіх складових. Проте, в результаті гомозиготизації

цінних алелей контролю фітофторостійкості бульб і відбором на кожному етапі стійких форм в I_4 вдалося мати високі середньопопуляційні дані. Зокрема, це стосувалося стійкості проти проникнення гриба. І як наслідок викладеного, частка сіянців від самозапилення в I_4 з високим і крайнім високим вираженням властивості в окремих форм сягала 100 %.

Таблиця 1

**Поліморфізм прояву фітофторостійкості серед зразків виду *S.demissum*
(штучне зараження сіянців)**

| Номер згідно каталогу | Оцінено, шт. | Виділено із стійкістю, % | | | Всього високо-стійких, % | Уражених, з середньою і низькою польовою стійкістю, % |
|-----------------------|--------------|--------------------------|--------------|------------------|--------------------------|---|
| | | край-ньою високою | надчут-ливою | високою польовою | | |
| УК27-1 | 252 | 13,1 | 34,5 | 0 | 47,6 | 52,4 |
| УК27-2 | 897 | 75,2 | 21,3 | 0,7 | 97,2 | 2,8 |
| УК27-3 | 179 | 60,9 | 2,8 | 0 | 63,7 | 36,3 |
| УК27-5 | 1288 | 70,8 | 18,9 | 0,1 | 89,8 | 10,2 |
| УК27-6 | 159 | 44,0 | 49,1 | 4,4 | 97,5 | 2,5 |
| УК27-8 | 917 | 53,5 | 38,2 | 6,1 | 97,8 | 2,2 |
| УК27-10 | 571 | 2,4 | 15,1 | 3,9 | 21,4 | 78,6 |
| УК27-11 | 543 | 70,3 | 29,1 | 0 | 99,4 | 0,6 |
| УК27-12 | 357 | 11,5 | 27,2 | 6,7 | 45,4 | 54,6 |
| УК27-13 | 1552 | 9,6 | 1,9 | 0 | 11,5 | 88,5 |
| УК27-14 | 489 | 69,1 | 0 | 0 | 69,1 | 30,9 |
| УК27-15 | 1473 | 75,3 | 6,3 | 0 | 81,6 | 18,4 |
| УК27-17 | 323 | 3,1 | 0 | 0 | 3,1 | 96,9 |
| УК27-18 | 2795 | 26,8 | 28,2 | 8,9 | 63,9 | 36,1 |
| УК27-19 | 451 | 94,2 | 0,9 | 0 | 95,1 | 4,9 |
| УК27-21 | 483 | 63,1 | 25,3 | 1,7 | 90,1 | 9,9 |
| УК27-23 | 62 | 9,7 | 12,9 | 3,2 | 25,8 | 74,2 |
| УК27-25 | 278 | 21,6 | 78,4 | 0 | 100,0 | 0 |
| УК27-26 | 998 | 35,3 | 52,7 | 6,7 | 94,7 | 5,3 |
| УК27-27 | 313 | 12,8 | 67,7 | 3,2 | 83,7 | 16,3 |
| УК27-28 | 385 | 3,9 | 63,4 | 0 | 67,3 | 32,7 |
| УК27-29 | 3050 | 31,2 | 51,1 | 2,3 | 84,6 | 15,4 |
| УК27-30 | 1537 | 45,5 | 53,0 | 0,9 | 99,4 | 0,6 |
| УК27-32 | 220 | 42,3 | 11,8 | 45,0 | 99,1 | 0,9 |
| УК27-33 | 87 | 41,4 | 55,2 | 0 | 96,6 | 3,4 |
| УК27-24 | 1743 | 18,0 | 68,9 | 6,1 | 93,0 | 7,0 |
| УК27-34 | 92 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100,0 |
| УК27-35 | 118 | 8,2 | 17,8 | 0 | 100,0 | 0 |
| УК27-36 | 120 | 0,8 | 16,7 | 11,7 | 29,2 | 70,8 |
| УК27-37 | 118 | 39,0 | 18,7 | 5,9 | 63,6 | 36,4 |
| УК27-38 | 301 | 10,9 | 36,9 | 2,6 | 80,4 | 19,6 |
| УК27-39 | 673 | 67,1 | 21,4 | 6,4 | 94,9 | 5,1 |
| УК27-40 | 388 | 67,1 | 49,0 | 3,1 | 99,2 | 0,8 |
| УК27-41 | 1484 | 37,4 | 57,7 | 3,3 | 98,4 | 1,6 |
| УК27-54 | 272 | 16,9 | 67,3 | 9,2 | 93,4 | 6,6 |
| Інші зразки | 138 | 31,2 | 27,5 | 7,2 | 65,9 | 34,1 |
| Всього по виду | 25106 | | | | | |

Таблиця 2

**Вплив гомозиготизації генів контролю фітофторостійкості бульб зразків виду
S.stoloniferum на прояв ознаки (1985-1992 рр.)**

| Номер зразка згідно каталогу, степінь інбридінга | Стійкість вихідної форми до | | | Оцінено сіянців, шт. | Середній бал стійкості нащадків від самозапилення до | | | Частка нащадків (%) з балами стійкості 8-9 до | | |
|--|-----------------------------|-----------|-------------|----------------------|--|-----------|-------------|---|-----------|-------------|
| | проникнення | поширення | розмноження | | проникнення | поширення | розмноження | проникнення | поширення | розмноження |
| | гриба | | | | гриба | | | | | |
| УК82-6 | 4,6 | 7,9 | 6,3 | | | | | | | |
| УК82-6, I ₁ | | | | 5 | 6,2 | 8,6 | 9,0 | 60,0 | 100,0 | 100,0 |
| УК82-6-c84 | 6,3 | 7,0 | 8,8 | | | | | | | |
| УК82-6-84, I ₂ | | | | 52 | 5,7 | 7,9 | 8,7 | 42,3 | 73,1 | 94,2 |
| УК82-6-84c120 | 6,8 | 7,2 | 8,7 | | | | | | | |
| УК82-6-84-120, I ₃ | | | | 17 | 3,9 | 6,7 | 8,5 | 29,4 | 29,4 | 94,1 |
| УК82-6-84-120c16 | 7,5 | 7,5 | 7,7 | | | | | 0 | 0 | 0 |
| УК82-6-84-120c38 | 7,7 | 7,0 | 8,7 | | | | | | | |
| УК82-6-84-120-16, I ₄ | | | | 8 | 7,3 | 8,3 | 9,0 | 75,0 | 100,0 | 100,0 |
| УК82-6-84-120-38, I ₄ | | | | 2 | 8,0 | 8,0 | 9,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 |
| УК82-34 | 6,0 | 7,5 | 9,0 | | | | | | | |
| УК82-34, I ₁ | | | | 16 | 5,9 | 8,0 | 9,0 | 25,0 | 87,5 | 100,0 |
| УК82-34c9 | 8,3 | 8,5 | 9,0 | | | | | | | |
| УК82-34-9, I ₂ | | | | 19 | 6,6 | 8,5 | 8,9 | 57,9 | 100,0 | 100,0 |
| УК82-34-9c2 | 1,0 | 8,0 | 9,0 | | | | | | | |
| УК82-34-9-2, I ₃ | | | | 20 | 7,5 | 8,0 | 9,0 | 70,0 | 90,0 | 100,0 |
| УК82-34-9-2c29 | 8,0 | 8,0 | 9,0 | | | | | | | |
| УК82-34-9-2-29, I ₄ | | | | 25 | 7,5 | 8,0 | 9,0 | 76,0 | 96,0 | 100,0 |
| УК82-34-9-2-29c28 | 8,0 | 8,0 | 9,0 | | | | | | | |
| УК82-34-9-2-29-28, I ₅ | | | | 12 | 8,0 | 8,0 | 9,0 | 81,0 | 97,0 | 100,0 |

Дещо по-іншому відбувалася гомозиготизація ефективних алелей контролю фітофторостійкості бульб у зразка УК82-34. Але і в цьому випадку використання ступінчастого самозапилення дозволило значно поліпшити прояв складових ознак, особливо стійкості проти проникнення гриба.

Отже, використання самозапилення при виділенні і створенні (із застосуванням гомозиготизації цінних алелей) джерел ознак є ефективним методом розкриття генетичного контролю стійкості бульб, надземної частини диких видів картоплі проти фітофторозу. Analogічні дослідження можуть бути виконані і стосовно інших ознак.

Нами і нашим аспірантом Чередниченко Л.М. широко використовувалось самозапилення в дослідженнях з визначення ефективності генетичного контролю фітофторостійкості первинних, вторинних міжвидових гіbridів. Ці етапи є надзвичайно важливими тому, що іноді спостерігається оптимальне поєднання спадкових факторів контролю фітофторостійкості

в певних гібридів, але при залученні їх у подальші скрещування таке не виявляється.

Отримані дані (табл. 3) свідчать про різний генетичний потенціал первинних міжвидових гібридів за стійкістю бульб проти фітофторозу при оцінці матеріалу від самозапилення [16]. Результати досліджень свідчать про відмінність гібридів навіть у межах однієї популяції за ефективністю генетичного контролю складових ознак.

Найменше це виражено серед матеріалу комбінації 95.122, де середні бали стійкості проти проникнення, поширення і розмноження гриба близькі. Тобто, генетичний потенціал гібридів 95.122c1, c3, c10 майже одинаковий. Але, поряд з цим, аналіз сіянців від самозапилення дозволяє виявити цінні форми для подальшого використання. Важливим критерієм у цьому відношенні є вищеплення потомків з високою крайньою високою стійкістю (бали 8-9). І коли, стосовно проникнення інфекції таких форм не виділено, то відносно інших складових встановлена значна різниця генетичного контролю фітофторостійкості бульб нащадків від

самозапилення цих гібридів. Порівняно більш цінним для пошуку ефективних генів контролю стійкості проти поширення гриба є гібрид 95.122c3, а його розмноження – 95.122c10.

Аналогічні дані отримані в результаті аналізу матеріалу від самозапилення з використанням штучного зараження сіянців у фазі 3-х справжніх листків [17].

Таблиця 3

Фітофторостійкість бульб F₂ первинних міжвидових гібридів та вищеплення нащадків з високою стійкістю за всіма складовими ознаками (1999 – 2000 рр.)

| Номе- ри комбі- націй | Походження | Оцінено гібридів, шт. | Середній бал стійкості проти | | | Виділено сіянців з балами стійкості 8-9, % проти | | | | | |
|--------------------------------|--|-----------------------------|---------------------------------|-----|------|---|------|------|-----|-----|------|
| | | | 1* | 2** | 3*** | 1 | 2 | 3 | 1+2 | 1+3 | 2+3 |
| 99.300 | 93.59c1(УК82-49c1 x ДГ53 (ПД-80-74) | 13 | 2,0 | 6,0 | 6,3 | 0 | 15,4 | 30,8 | 0 | 0 | 7,7 |
| 99.301 | 93.59c6 те саме | 6 | 1,0 | 5,5 | 1,5 | 0 | 16,7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 99.322 | 95.122c1(УК82-28-1-3-9c12 x УК27-26) | 8 | 1,5 | 3,4 | 4,9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 99.323 | 95.122c3 те саме | 29 | 1,3 | 3,6 | 4,3 | 0 | 6,9 | 13,8 | 0 | 0 | 0 |
| 99.325 | 95.122c10 -- | 12 | 1,4 | 3,9 | 5,4 | 0 | 0 | 25,0 | 0 | 0 | 0 |
| 99.326 | 95.127c6 (УК82-28-1-3-9c12 x ПДІ ₁ – 88-65.4 (Покра)) | 30 | 1,1 | 3,7 | 5,2 | 0 | 6,7 | 16,7 | 0 | 0 | 3,3 |
| 99.327 | 95.127c7 те саме | 19 | 2,6 | 5,7 | 8,0 | 0 | 15,8 | 68,4 | 0 | 0 | 10,5 |
| 99.328 | 95.130c6 (УК82-34-9-2-29c28 x ПДІ ₁ – 88-65.4) | 7 | 1,2 | 4,8 | 1,9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 99.331 | 95.130c12 те саме | 24 | 1,6 | 5,1 | 5,6 | 0 | 4,2 | 29,2 | 0 | 0 | 0 |
| 201 | 94.80c14(УК82-34-9-9c1 x ПДІ ₁ – 88-65.11) | 13 | 4,5 | 7,1 | 8,8 | 7,7 | 30,8 | 92,3 | 7,7 | 7,7 | 30,8 |
| 202 | 94.80c24 те саме | 11 | 3,7 | 6,8 | 8,7 | 9,1 | 45,5 | 90,9 | 9,1 | 9,1 | 36,4 |
| 211 | 94.98c4 (УК82-34-9-2-29c8 x ПДІ ₁ -88-65.18) | 8 | 1,6 | 7,3 | 5,5 | 0 | 25,0 | 12,5 | 0 | 0 | 12,5 |
| 220 | 95.113 c1(УК82-1-4-6-45c1 x УК1 (суміш)) | 7 | 3,9 | 7,1 | 7,1 | 0 | 42,9 | 28,6 | 0 | 0 | 14,3 |
| 221 | 95.113 c5 те саме | 13 | 3,5 | 6,6 | 6,7 | 0 | 38,4 | 53,8 | 0 | 0 | 37,7 |

Примітки: * - стійкість проти проникнення інфекції;

** - стійкість проти поширення гриба;

*** - стійкість проти розмноження патогена

Нашим аспірантом Чередниченко Л.М. з метою визначення ефективності генетичного контролю фітофторостійкості вторинних міжвидових гібридів використано штучне зараження сіянців від їх самозапилення [18]. Із застосуванням методу вдалося виділити форми, перспективні для подальшого схрещування.

Встановлено (табл. 4), що оцінюваний матеріал значно різнився за фітофторостійкістю надземної частини рослин. Частка сіянців без симптомів хвороби сягала 0 – 70,3 %. Причому, серед 30 залучених у дослідження вихідних форм не мали в геномі ефективних полігенів та олігогенів вісім (26,7 %). Але поряд з цим, окремі вторинні міжвидові гібриди характеризувалися значним (50–70 %) вищепленням неуражених сіянців. Хоча кількість таких форм невелика (три), проте їх наявність свідчить про перспективність створеного матеріалу за ознакою.

Аналогічне відносилося до вищеплення потомства від самозапилення з надчутливою реакцією. Враховуючи те, що інфікування проводили високовірулентною расою 1.2.3.4.5.6.6+0.7.8.9.10.11 хуз можливість

виділення стійких сіянців від самозапилення з таким типом стійкості свідчить про наявність в їх геномі значної кількості домінантних генів контролю ознаки (R-генів). У окремих форм частка матеріалу з такою характеристикою сягала 100 %. В протилежність цьому, окремі вторинні міжвидові гібриди мали невелику (10 % і менше) частоту таких сіянців.

Тобто, дані таблиці 4 можуть бути підтвердженнем необхідності виконання таких досліджень. Вони свідчать про значну відмінність за генетичним потенціалом фітофторостійкості надземної частини рослин навіть F₂ форм однієї популяції. Отже, на даному етапі досліджень з створення вихідного резистентного проти гриба, передселекційного матеріалу дуже важливо в результаті аналізу контролю прояву ознаки виділити цінні гібриди для подальших схрещувань.

В наших дослідженнях, які виконав аспірант Подгаєцький А.Ан. [19], проведений аналіз використання різних методів створення вихідного селекційного матеріалу: бекросування, схрещування бекросів між собою і самозапилення, причому як на останньому етапі,

так і попередніх. Серед форм, які виділились за високою продуктивністю, широко використане F_2 п'ятивидового гібрида П55/62. За такою схемою отримані бекроси: 90.67c104, 86.795c56, 91.437c4 та інші. Аналогічне відносилося до самозапилення тривидового гібрида П56/49, з участю якого створені такі бекроси: 92.9c10, 91.404-5, 90.691/1, 92.62c78, 88.790c27 та ще деякі. В походженні лише однієї форми

використане самозапилення тривидового гібрида П63/7. В цілому, поміж 47 бекросів, виділених з високим вираженням продуктивності, 17 або 36,2 % створені із застосуванням згаданого методу. Якщо ж врахувати, що за об'ємами виконання досліджень схрещування використовували значно частіше ніж самозапилення, то висновок про цінність останнього не викликає сумніву.

Таблиця 4

Результати зараження сіянців від самозапилення вторинних міжвидових гібридів (1996 - 1999 pp.)

| Номери згідно каталогу | Всього оцінено сіянців, шт. | З них виділено, % | | | | |
|------------------------|-----------------------------|-------------------|---------------------------|--------------------|----------------|---|
| | | без ураження | з надчутливим реагуванням | з високою польовою | всього стійких | з низькою, середньою стійкістю, повністю уражених |
| 94.82c9* | 71 | 12,7 | 62,0 | 7,0 | 81,7 | 18,3 |
| 94.83c2 | 2 | 0 | 100,0 | 0 | 0 | 0 |
| --"c3 | 106 | 39,6 | 58,5 | 0 | 98,1 | 1,9 |
| --"c7 | 107 | 11,3 | 81,3 | 0,9 | 93,5 | 6,5 |
| --"c9 | 37 | 70,3 | 24,3 | 2,7 | 97,3 | 2,7 |
| --"c10 | 286 | 0 | 24,2 | 57,7 | 46,9 | 53,1 |
| --"c11 | 77 | 2,6 | 14,3 | 55,8 | 72,7 | 27,3 |
| 94.85c2 | 152 | 0 | 29,0 | 23,0 | 52,0 | 48,0 |
| --"c4 | 24 | 12,5 | 37,5 | 25,0 | 75,0 | 25,0 |
| --"c5 | 100 | 2,0 | 23,0 | 53,0 | 78,0 | 22,0 |
| --"c6 | 53 | 0 | 24,6 | 9,4 | 34,0 | 66,0 |
| --"c21 | 95 | 2,1 | 68,4 | 1,1 | 71,6 | 28,4 |
| 94.88c1 | 116 | 31,0 | 57,7 | 10,4 | 99,1 | 0,9 |
| --"c5 | 71 | 14,1 | 66,2 | 0 | 80,3 | 19,7 |
| --"c13 | 162 | 0 | 59,9 | 0 | 59,9 | 40,1 |
| --"c15 | 157 | 5,7 | 86,0 | 0 | 91,7 | 8,3 |
| --"c11 | 170 | 0,6 | 28,2 | 0 | 28,8 | 71,2 |
| --"c17 | 45 | 33,3 | 64,4 | 0 | 97,7 | 2,3 |
| --"c18 | 262 | 12,2 | 36,2 | 2,7 | 51,1 | 48,9 |
| --"c24 | 47 | 4,2 | 51,1 | 2,1 | 57,4 | 42,6 |
| --"c38 | 152 | 3,3 | 82,9 | 0 | 86,2 | 13,8 |
| --"c44 | 139 | 7,9 | 82,0 | 0 | 89,9 | 10,1 |
| 94.89c9 | 163 | 52,8 | 45,4 | 0 | 98,2 | 1,8 |
| 94.91c5 | 48 | 4,2 | 85,4 | 0 | 89,6 | 10,4 |
| --"c18 | 151 | 54,3 | 37,7 | 1,4 | 93,4 | 6,6 |
| --"c19 | 39 | 2,6 | 92,3 | 0 | 94,9 | 5,1 |
| 94.92c1c4 | 137 | 0 | 3,6 | 0 | 3,6 | 96,4 |
| --"c23 | 136 | 0 | 63,2 | 0,8 | 64,0 | 36,0 |
| 94.102c5 | 72 | 1,4 | 55,5 | 29,2 | 86,1 | 13,9 |
| 95.142c32 | 19 | 0 | 10,5 | 0 | 10,5 | 89,5 |

* Походження: 94.82c9 – (УК82-49c1 x ПД-80-74) x Маєва; 94.83c2 – (УК82-49c1 x ПД-80-74) x Немішаєвська 10; 94.85c2 – (УК36-5c1 x УК82-34c3) x УК27-11; 94.88c1 - УК36-5c1 x УК82-34c3 x УК27-11 x *S.rybinii* K1680; 94.89c9 - УК36-5c1 x УК82-34c3 x УК27-11 x ПДІ-88-65.4 (Покра); 94.91c5 - УК36-5c1 x УК82-34c3 x УК27-11 x УК94-14; 94.92c14 - УК36-5c1 x УК82-34c3 x УК27-11 x УК100-3c3; 94.102c5 – (УК84c1 x УК82-34c3) x *S.rybinii* K17462; 95.142c32 – (*S.verrucosum* x *S.spegazzinii*) x Поліська рожева

Аналогічний аналіз родоводу створеного матеріалу проведений стосовно багатобульбовості. У цілому, за високим вираженням властивості (16 і більше бульб у гнізді) виділено 37 складних міжвидових гібридів і їх бекросів. Найбільше багатобульбових форм

одержано в результаті бекросування (54,1 %), дещо менше (40,1 %) з використанням на різних етапах самозапилення. Серед 15 форм, створених із застосуванням останнього методу, три – відіbrane безпосередньо з F_2 , п'ять – серед самозапилення, яке проведено на

передостанньому етапі, а решта (46,7 %) - на попередніх. Рідше, порівняно з бекросуванням, використання при створенні багатобульбових форм методу самозапилення і значна частка виділених форм із його зачлененням дозволяють стверджувати про особливу перспективність самозапилення вихідного передселекційного матеріалу для отримання багатобульбових бекросів. Про це свідчить також більша частка виділених форм з високим вираженням ознак, порівнюючи з аналогічною стосовно продуктивності (40,1 проти 36,2 %).

Подібний аналіз оцінюваного матеріалу проведений за великобульбовістю. Встановлено, що із застосуванням самозапилення на останньому етапі створення вихідного селекційного матеріалу не виділена жодна форма з великою масою товарної бульби, але виконання таких досліджень на попередніх етапах дозволило виділити сім сіянців з 21, які перевищували прояв ознаки в кращій формі, що склало 33,2%.

Аналогічні результати отримані в процесі аналізу походження висококрохмалистих складних міжвидових гібридів та їх бекросів [20]. Незважаючи на те, що частка виділеного за ознакою матеріалу з використанням самозапилення порівняно з іншими ознаками найменша (29 %), успішне застосування його при виділенні висококрохмалистих форм можливе як на останньому (30), передостанньому (10), так і на попередніх етапах (60 %).

Теоретичною основою твердження про перспективність методу самозапилення при створенні вихідного селекційного матеріалу за окремими, досліджуваними нами ознаками, є його широка генетична база. Як мінімум - це тривидові гібриди, а максимум - шестивидові з участю філогенетично віддалених видів. Ступінь бекросування оцінюваного матеріалу – В¹ – В⁴.

Згідно твердження окремих вчених з використанням самозапилення багатовидових гібридів можна також створювати сорти картоплі [21]. Наприклад, сорт Горлиця відібраний з популяції F₃ шестивидового гібрида 938с/70. У Державне сортовипробування передані сорти

Забава, Надійна, які є F₂ сорту Слов'янка і сорт Промінь відібраний серед F₂ сорту Повінь.

Погоджуєчись із можливістю використання методу самозапилення, при створенні сортів на багатовидовій основі все-таки, вважаємо, що рекомбінативна селекція картоплі, особливо із зачлененням як батьківських форм складних міжвидових гібридів, є перспективніший шлях створення сортів, які відповідали б вимогам товарищиробника, про що свідчать отриманіми дані.

Висновки. Таким чином, на підставі теоретичних узагальнень і експериментальних даних встановлена необхідність використання самозапилення при визначені поліморфізму видів, на перших етапах створення вихідного передселекційного матеріалу, встановлення перспективності зачленення у дослідження певних зразків, виділення і створення джерел ознак. Таким чином також визначається ефективність генетичного контролю ознак вихідних форм. Із застосуванням методу вдається встановити гетероалелізм контролю ознак, а також провести гомозиготизацію цінних алелей (наприклад, для фітофторостійкості це може сягати I₄). Відбір форм з ефективним контролем певних властивостей у первинних, вторинних міжвидових гібридів також можливий і доцільний на підставі результатів аналізу потомства від їх самозапилення. Встановлено, що поряд із бекросуванням, схрещуванням бекросів між собою одним із методів створення вихідного селекційного матеріалу може бути отримання F₂, F₃ і т.п. Враховуючи широку генетичну основу форм, одержаних на основі міжвидових схрещувань, використання самозапилення дозволяє створити сорти картоплі, проте більш перспективною у цьому відношенні є рекомбінативна селекція.

Перспектива подальших досліджень. Бажано було б визначити доцільність використання самозапилення для оцінки наявності ефективних генів контролю не досліджених агрономічних ознак. В подальшому необхідно ширше зачленити при створенні сортів картоплі матеріал, одержаний методом самозапилення.

ЛІТЕРАТУРА

1. Тринклер Ю. Г. Динамическая популяционная селекция картофеля, размножаемого семенами с помощью ступенчатого отбора: сб. научн. тр. Горьковского СХИ / Ю. Г. Тринклер. - Горький, 1983.- С. 8-21.
2. Успенский Е. М. Биология цветения картофеля / Е. М. Успенский. // Работы НИИКХ.- М., 1935.- 152 с.
3. Лехнович В. С. Культурные виды картофеля. Культурная флора / В. С. Лехнович. - Л.: Колос, 1971.- Т.9.- С.41-304.
4. Филиппов А.С. Методы и схема селекции картофеля. / А. С. Филиппов // Картофель. - М.: Колос, 1970. – С.124-134.
5. Осипова Е. А. Вхождение картофеля в культуру и достижения селекции / Е. А. Осипова // Улучшение культурных растений методами селекции. – Л., 1979. – С. 233-264.
6. Герн А. Сорту Ранняя Роза сто лет / А. Герн. // Картофель и овощи. – 1961. – 12. – С. 4.
7. Костина Л. И. Родословная сортов картофеля / Л. И. Костина. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. – 1982. – 73. – Вып. 2. – С. 22-27.

8. Костина Л. И. Анализ форм *Solanum chilotanum* Hawk. и потомства от самоопыления / Л. И. Костина. // Бюллетень ВИР. – Вып.105. – С. 58-61.
9. Веселовский И.А. Оценка сортов картофеля при их генеративном размножении / И. А. Веселовский, Е. А. Вовк. // Сб. н. тр. «Культура картофеля семенами». - Горький, 1983. – С.3-6.
10. Mendoza H. A., F. L. Haynes. Some aspects of breeding and inbreeding in potatoes / H. A. Mendoza, F. L. Haynes. // Am. Pot. J. 1973. – 50. - Р. 216-222.
11. Лаптев Ю. П. Гаплоиды картофеля / Ю. П. Лаптев. // Картофель.- М.: Колос, 1970.- С.81-84.
12. Pandey K. K. StIff incompatibility system in two Mexican species of *Solanum* / K. K. Pandey. // Nature Lond.- 1960.- 185.- Р. 483-484.
13. Пушкарьов И. И. Селекция картофеля на устойчивость к фитофторе / И. И. Пушкарев. Госсельхозиздат УССР.- К., 1962. – 163 с.
14. Подгаєцький А. А. Використання генофонду картоплі для інтрогресії цінних генів при створенні вихідного селекційного матеріалу. - Автореф. дис.... д-ра с.-г. наук: 06.01.05 / А. А. Подгаєцький. – К.: Ін-т землеробства УАН, 1993.- 44 с.
15. Подгаєцький А. А. Оцінка вихідного генетичного та вихідного селекційного матеріалу на стійкість проти грибних хвороб: методичні рекомендації. / А. А. Подгаєцький, К. П. Гриценко К., 1995. – 56 с.
16. Чередниченко Л. М. Використання генофонду картоплі для створення фітофторостійкого вихідного селекційного матеріалу: дисертація на здобуття вченого ступеня кандидата с.-г. наук / Л. М. Чередниченко. - К., 2000. – 158 с.
17. Чередниченко Л. М. Використання генофонду картоплі для створення фітофторостійкого вихідного селекційного матеріалу: автореф. дис.... канд. с.-г. наук: 06.01.05 / Л. М. Чередниченко. - К.: Ін-т цукрових буряків УАН.- 2000. – 20 с.
18. Чередниченко Л. М. Оцінка фітофторостійкості вторинних міжвидових гібридів картоплі та визначення типу контролю властивості Л. М. Чередниченко. // Вісник Сумського національного аграрного університету. "Агрономія і біологія". - Вип.4. - Суми, 2000. – С. 49-54.
19. Подгаєцький А. Ан. Фенотиповий прояв основних господарсько-цінних ознак у багатовидових гібридів картоплі та їх потомства: дис.. андидата сільськогосподарських наук: 06.01.05 / Подгаєцький Анатолій Анатолійович.- Немішаєве, 2004.- 190 с.
20. Гончаров М. Д. Можливість виділення серед бекросів багатовидових гібридів картоплі форм з високим вмістом крохмалю і комплексу інших властивостей / М. Д. Гончаров, А. Ад. Подгаєцький, А. Ан. Подгаєцький. // Вісник Сумського національного аграрного університету. "Агрономія і біологія". - Вип. 6. - Суми, 2002. – С. 13-16.
21. Осипчук А. А. Селекція картоплі в умовах Полісся України: дис.у формі наук. доп. на здобуття вченого ступеня д-ра с.-г. наук: 06.01.05 / Осипчук Андрій Антонович.- Харків, 1993. – 50 с.

УДК 635.21:631.5

ЦІННІСТЬ МІЖВІДОВИХ ГІБРИДІВ КАРТОПЛІ ЗА ПРОДУКТИВНІСТЮ

А.А.Подгаєцький, Н.В. Кравченко, Л.В. Крючко

Висвітлені результати дослідження, які підтверджують цінність міжвидових гібридів картоплі, їх бекросів для виділення форм з високою продуктивністю. Деякі з них характеризувалися ефективним генетичним контролем ознаки. Гібриди, виділені за високим фенотиповим проявом ознаки і які мали в походженні значну частоту повторюваності в походженні високопродуктивного матеріалу є перспективними для практичної селекції.

Ключові слова: міжвидові гібриди, картопля, бекроси, генотипи, господарсько-цінні ознаки

Постановка проблеми. Продуктивність - одна з найважливіших господарських ознак сортів картоплі, адже саме прояв її та кількість кущів на певній площі визначає загальну урожайність. Встановлено, що отримання високопродуктивних форм обумовлено генетично. По-перше, ознака контролюється полігенами, що ускладнює поєднання в одному генотипі їх значної кількості. Доведено, що при самозапиленні, коли відбувається перекомбінація генів вихідної форми, добір домінантних гомозигот за двома генами можливий з частотою 1/1296 [1]. По-друге, реалізація генів контролю продуктивності значною мірою залежить від умов зовнішнього середовища, тобто норми реакції генотипу [2].

По-третє, тетраплоїдна природа культурних сортів ускладнює добір генотипів з численними ефективними генами контролю продуктивності. По-четверте, близькородинність більшості сортів [3] не дозволяє отримати високо гетерозисне потомство. По-п'яте, для створення високопродуктивних сортів необхідне глибоке знання генетичного потенціалу контролю ознаки у батьківських форм. Наприклад, високе фенотипове вираження продуктивності у сорту Лорх не дало змоги отримати аналогічне потомство за його участю. Можна назвати і інші фактори, які ускладнюють отримання високопродуктивних сортів.

Окремі дослідники вважають, що сучасні сорти настільки гетерозиготні, що подальше