

УДК 631.523.4:575.16:633.111

ДИАЛЛЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РОСТОВЫХ ПРИЗНАКОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

А. И. АЛЯБИН, В. В. ПЫЛЬНЕВ, А. В. СМІРЯЕВ

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур,
кафедра генетики)

При изучении генетической детерминации ростовых признаков яровой пшеницы в онтогенезе использованы результаты опытов диаллельного скрещивания 8x8 (1996, 1998—1999 гг.). Для анализа применяли методы Хеймана. Изучено изменение генетического контроля по высоте растений и площади флагового листа как в онтогенезе, так и в экологических градиентах (по годам).

Современное сельскохозяйственное производство, развиваясь по пути интенсификации, требует внедрения новых методик, направленных на повышение продуктивности сельскохозяйственных культур и качества растениеводческой продукции. Достижение подобных результатов неразрывно связано с селекционно-генетическими исследованиями, в том числе с изучением генетического контроля развития признаков в онтогенезе.

Данной проблеме посвящено немало работ, в которых

делались попытки моделирования эколого-генетического развития признака. Анализируя эти модели, В. А. Драгавцев подчеркивал их несовершенство, поскольку они отражали лишь стабильную эколого-генетическую ситуацию [3]. Между тем развитие признака сельскохозяйственных растений происходит в постоянно меняющихся условиях внешней среды. В этой связи им была предложена модель «лабильного спектра генов», суть которой заключается в том, что любой признак не всегда имеет единую,

стабильную генетическую систему, определяющую его изменчивость в популяции. Эта система может меняться в зависимости от конкретных условий среды под действием лимитирующих факторов [1, 2].

Дальнейшие исследования показали, что в процессе роста и развития признака могут меняться функциональная активность генов и характер их взаимодействия. Кроме того изменение схем наследования (от аддитивного до сверхдоминирования) возможно без «переопределения генетических формул» и изменения активности посредством других механизмов [6—8].

Так как любое изменение внешних условий формирования признака влечет за собой совершенно определенные сдвиги в работе генов, то измерение роста конкретного количественного признака в различных экологических условиях дает возможность выявить основные закономерности реализации его наследственной информации в онтогенезе. А именно, какие генетические эффекты преобладают в контроле признака, степень их преобладания, распределение желательных и нежелательных аллелей, изменение этих показателей в онтогенезе в различных условиях выращивания. Такую информацию в довольно

полном объеме дают различные модификации методов Хеймана [9, 10].

В этом направлении были проведены исследования по некоторым культурам [4, 5]. В них особо подчеркивается, что генетико-статистические параметры весьма подвижны в зависимости от средового фона, а также анализируется их онтогенетическая изменчивость. Опираясь на методику, описанную в данных работах, мы попытались выявить основные тенденции в изменчивости этих параметров в приложении к яровой пшенице.

Методика

Объектом исследования были сорта яровой пшеницы различного происхождения: 1. 58152 (Бразилия), 2. Сибирская 65 (Россия), 3. Сибирская 3 (Россия), 4. RT 81220 (Индия), 5. Planet (Германия), 6. st. Mercheisto (Швеция), 7. sv. Sonett (Швеция), 8. Opal (Швеция), а также гибриды F1 данных сортов без учета реципрокных эффектов. Всего в опыте изучалось 36 образцов — 8 сортов и 28 гибридов.

Эксперимент проводился в 1996, 1998, 1999 гг. в 3-кратной повторности при полной рендомизации блоков.

Анализировали такие ростовые признаки, которые можно измерять многократно в течение вегетации: вы-

соту растения и площадь флагового листа. Измерение высоты проводили каждые 7 дней, а площади листа — каждые 5 дней с момента его появления до прекращения роста. Математическую обработку данных осуществляли по каждому отдельному измерению с использованием ЭВМ и пакета программ биометрико-генетических методов AGROS (версия 2.08 — Тверь, 1998 г.).

Изменчивость генетико-статистических параметров названных выше признаков изучали с использованием диаллельного анализа Хеймана [9; 10] в модификации, разработанной для полудиаллельной схемы скрещивания [11]. Основой данного метода является дисперсионный анализ, позволяющий разложить генотипическую вариацию признака на компоненты, зависящие от аддитивного действия генов и различных степеней доминирования. Кроме того, в данную методику входит регрессионный анализ, позволяющий оценить степень доминирования и примерный аллельный состав по каждому сорту.

Результаты

Высота растений. Используемый нами метод предусматривает выполнение ряда условий, в том числе отсутствие неаллельного взаимодействия генов (эпистаза).

Адекватность аддитивно-доминантной модели проверили на основе 2 тестов: дисперсионного анализа (W_r — V_r) и регрессии W_r на V_r . Установлено, что по некоторым датам измерения 1996 г. и по одной дате 1999 г. имело место неаллельное взаимодействие. Сорты, послужившие его причиной, и гибриды с их участием исключались из анализа. Это RT 81220 (10.06.96), Planet (24.06.96), Сибирская 3 и st. Mercheisto (10.07.96), sv. Sonett (7.08.96), Opal (10.06.99).

Интерпретируя результаты анализа компонентов генотипической дисперсии (табл. 1), можно сказать, что на изменчивость высоты растения на всем протяжении развития данного признака существенно влияют аддитивные эффекты генов. На это указывает значимость компонента a по всем датам измерения за 3 года. Величина b , характеризующая эффекты доминирования, значима по всем измерениям 1996 г., а в 1998—1999 гг. — лишь по некоторым (17.06.98, 24.06.98, 10.06.99, 17.06.99). Компоненты b_1 , b_2 , и b_3 имеют смысл анализировать при значимом показателе b , т. е. в тех случаях, когда доминирование имеет место. Так, в 1996 г. компонент b_1 значим по всем измерениям, что говорит об однонаправленности доминирования в сторо-

Т а б л и ц а 1
Изменчивость компонентов генотипической дисперсии высоты растений за 1996, 1998, 1999 гг.

Компонент	20.05	27.05	03.06	10.06	17.06	24.06	02.07	10.07	07.08
<i>1996 г.</i>									
a	27,60**	19,30**	16,50**	32,40**	35,38**	37,00**	57,70**	34,21***	7,93***
b	1,78*	1,71*	1,78*	6,30***	6,59***	6,06***	2,58***	2,49*	2,43**
b1	12,71***	12,45***	18,21***	46,46***	81,79***	60,65***	14,60***	10,64**	6,08***
b2	2,41*	2,28*	1,48	9,68***	5,19***	6,13***	4,46***	3,54**	3,08*
b3	1,02	0,98	1,07	1,98*	2,06*	2,13*	1,32	1,00	1,18
<i>1998 г.</i>									
a	5,55***	6,65***	6,39***	6,39***	4,79***	9,69***			4,69***
b	1,05	1,13	1,61	1,67*	1,67*	2,30**			1,26
b1	0,78	2,78	10,56	11,20**	18,31***				1,16
b2	0,95	0,61	0,70	0,92	0,71				0,56
b3	1,10	1,23	1,48	1,45	2,05*				1,51
<i>1999 г.</i>									
a			12,47***	13,85***	11,93***	5,39***	4,13***		
b			1,55	2,63***	2,51***	1,28	1,16		
b1			3,91	7,11*	14,04***	4,36	28,84		
b2			0,69	0,45	1,31	0,33	0,63		
b3			1,73	3,24***	2,35**	1,41	1,25		

Примечание. * — значимо на 0,05% уровне, ** — на 0,01% уровне, *** — на 0,001% уровне.

ну увеличения признака (доминируют «плюс-аллели»). Достоверность критерия b_2 свидетельствует об асимметрии распределения рецессивных аллелей между изучаемыми сортами, т. е. некоторые из них имеют гораздо больше доминантных аллелей, чем другие. Следует отметить тот факт, что критерии b_3 , характеризующий часть доминирования, не связанную с b_1 и b_2 (показатель b_3 аналогичен специфической комбинационной способности, он показывает специфичность эффектов доминирования для каждой семьи), значим в измерениях 10.06.96, 17.06.96, 24.06.96, что соответствует периоду выход в трубку — цветение, а в 1998—1999 гг. значимость этого компонента приходится на тот же период. Подобное наблюдение позволяет предположить, что специфические эффекты доминирова-

ния у исследуемых сортов значимы на тех же фазах развития, на которых наиболее отчетливо проявляется общее доминирование (табл. 1).

Дисперсионный анализ позволяет оценить общую картину наследования признака. Вместе с тем метод Хеймана дает возможность рассчитать конкретные значения компонентов генотипической изменчивости (табл. 2). Анализ показывает, что при точном расчете доминантная составляющая (H_1 и H_2) значима лишь в фазе выход в трубку — цветение, на этих же этапах доминирование проявляется в 1998—1999 гг. В период кушения (20.05.96—3.06.96), а также при созревании зерновок (2.06.96—7.08.96) показатели H_1 и H_2 незначимы, что не позволяет рассчитать другие параметры.

В период выход в трубку — колошение (10.06.96 —

Т а б л и ц а 2
Параметры генотипической изменчивости высоты растений
в онтогенезе за 1996 г.

Параметр	20.05	27.05	3.06	10.06	17.06	24.06	2.07	10.07	7.08
D	8,57*	9,36*	13,08*	47,43*	62,24*	63,16*	94,40*	69,38*	85,29*
F	-0,75	1,15	1,77	10,06	41,50*	18,75	-24,56	-30,00	-23,53
H_1	4,84	4,56	5,37	47,43*	44,77*	66,89*	41,61	49,23	39,11
H_2	5,59	1,90	4,43	25,53*	33,35*	52,39*	27,78	25,97	18,83
$(H_1/D)^{0,5}$	-	-	-	0,91	0,85	1,03	-	-	-
$H_2/4H_1$	-	-	-	0,16	0,19	0,20	-	-	-
d/H_2	-	-	-	1,59	3,12	2,45	-	-	-

Примечание. * — значимо на 0,05% уровне.

17.06.96) проявляется частичное доминирование $((H1/D)^{0,5}$ меньше единицы), а на стадии цветения (24.06.96) наблюдается полное доминирование $((H1/D)^{0,5} \sim 1)$ как минимум в 2—3 локусах ($d/H2 \sim 2 \sim 3$).

Соотношение $H2/4H1$, оценивающее произведения частот доминантных и рецессивных аллелей по всем по-

лиморфным локусам, проявляющим доминирование, отличается от 0,25, что также говорит о неравномерности распределения доминантных и рецессивных аллелей между исходными формами. Преобладают при этом аллели, увеличивающие признак — «плюс аллели» (F больше нуля). Эти результаты подтверждают выводы, сделанные при анализе компонентов дисперсии (см. табл. 1).

Графический анализ Хеймана показывает, что в момент выхода в трубку и цветения имеет место неполное доминирование (рис. 1а, с), а на стадии колошения — полное доминирование (рис. 1б).

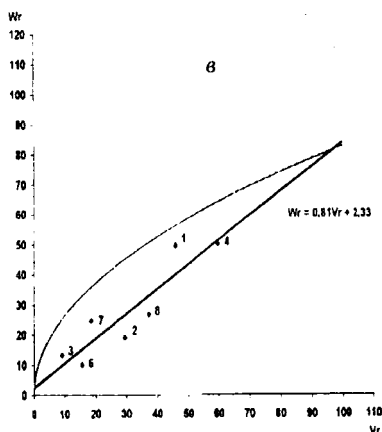
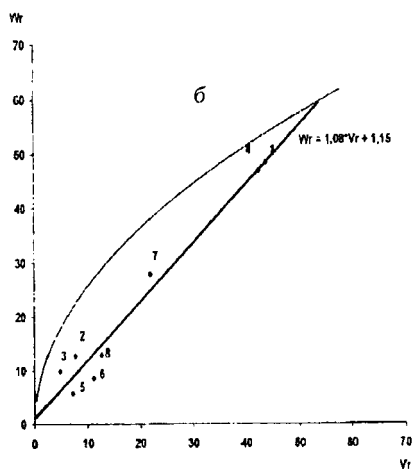
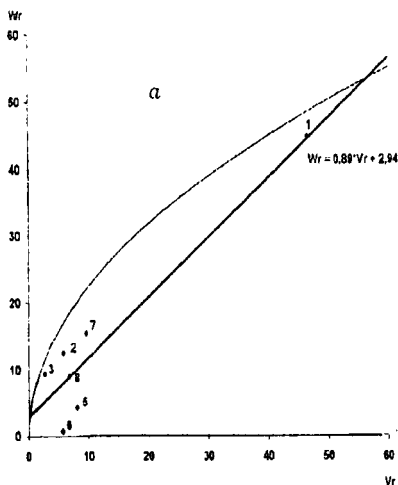


Рис. 1. Графики регрессии $W_{г}$ на $V_{г}$ для высоты растений по некоторым измерениям 1996 г.

a — высота от 10.06.96, *б* — высота от 17.06.96, *с* — высота от 24.06.96.

Эти выводы немного отличаются от результатов анализа табл. 2. Тем не менее, сопоставив оба метода, можно заключить, что схема наследования высоты растений на рассматриваемом этапе близка к полному доминированию.

Помимо этого, графический анализ позволяет приложить вывод о неравномерном распределении аллелей к конкретным сортам. Так, у сортов 2, 3, 5, 6, 7, 8 преобладают доминантные аллели, а у сортов 1, 4 — рецессивные. Последние два сорта являются самыми короткостебельными из всего изучаемого набора, высота их составляла 45—50 см, тогда как у остальных сортов она колебалась в пределах 60—70 см.

При рассмотрении динамики изменения коэффициентов корреляции между величиной, характеризующей неаддитивные эффекты ($Wt+Vt$) и средними значениями признака по каждому измерению (рис. 2), высокие отрицательные коэффициенты отмечаются 10.06.96—17.06.96 и 17.06.98—24.06.98. Это говорит о наличии существенной связи между высотой растения и присутствием у сортов доминантных аллелей по этому признаку, что согласуется с результатами параметрического и графического анализов.

Площадь флагового листа.

По площади флагового листа анализировались только результаты 1996 г., поскольку

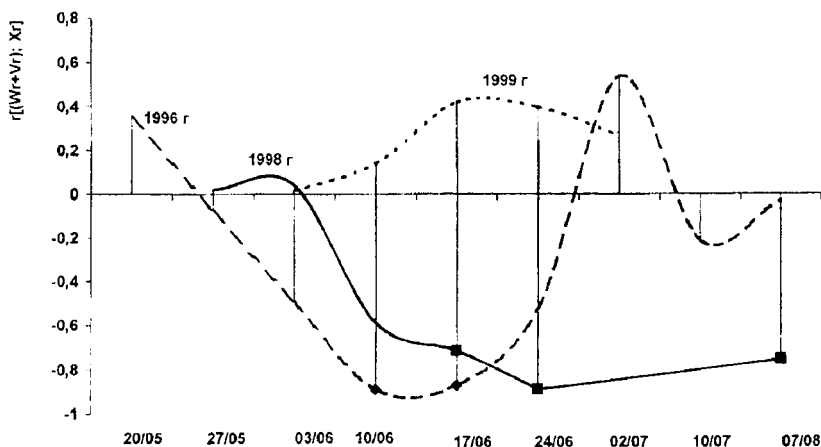


Рис. 2. Динамика изменения коэффициентов корреляции в онтогенезе между суммами ($Wt+Vt$) и высотой растений у исследуемых сортов за 1996, 1998, 1999 годы. Коэффициенты корреляции, значимые на 0,05% уровне, помечены четырёхугольниками.

в 1998—1999 гг. достоверных различий между изучаемыми образцами обнаружено не было.

Дисперсионный анализ данных диаллельной таблицы показал, что аддитивная дисперсия значима на всем протяжении развития признака, тогда как доминантность проявляется только в начале его роста (7.06.96—11.06.96). При первом измерении B1 незначим, что говорит о разнонаправленном доминировании, т. е. доминантные аллели могут как уменьшать, так и увеличивать признак. Во втором измерении имеет место однонаправленное до-

минирование в сторону увеличения площади листа. Компонент B2 значим в обоих случаях, что говорит о неравномерном распределении доминантных аллелей между сортами (табл. 3).

При расчете конкретных параметров генетической изменчивости (табл. 4) оказалось, что компоненты доминирования (H1 и H2) незначимы. Это, в свою очередь, не позволяет оценить другие параметры.

Коэффициенты корреляции между выраженностью признака и доминированием (рис. 3) высоки и значимы в период выхода в трубку (11.06.96—14.06.96). Отрица-

Т а б л и ц а 3

Изменчивость компонентов генотипической дисперсии площади флагового листа за 1996 г.

Компонент	07.06	11.06	14.06	20.06	30.06
a	14,58***	44,99***	20,63***	19,08***	19,86***
b	2,01*	4,75***	1,17	1,26	1,05
b1	2,33	61,75***	10,37	5,5	3,00
b2	2,98**	3,01**	0,72	1,02	1,04
b3	1,65	2,52**	0,87	1,13	0,96

Примечание. * — значимо на 0,05% уровне, ** — на 0,01% уровне, *** — на 0,001% уровне.

Т а б л и ц а 4

Параметры генетической изменчивости площади флагового листа в онтогенезе за 1996 г.

Параметр	7.06	11.06	14.06	20.06	30.06
D	22,48*	30,81*	9,52*	6,55*	5,52
F	12,12	12,81	-0,93	-2,70	-4,32
H1	10,17	13,93	-0,82	2,16	0,00
H2	4,69	12,37	0,12	2,07	0,57

Примечание. * — значимо на 0,05% уровне.

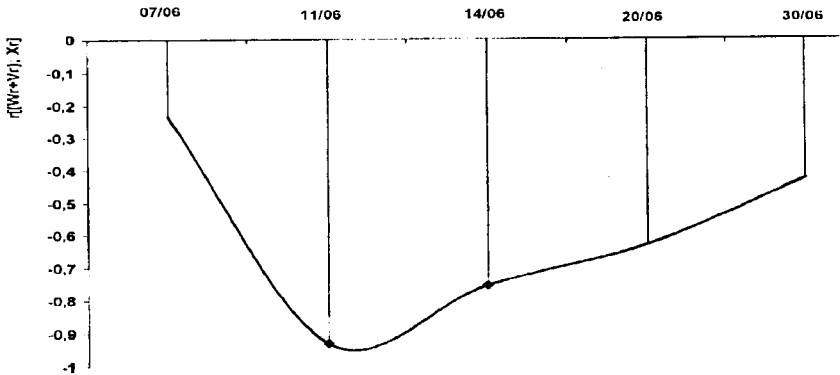


Рис. 3. Динамика изменения коэффициентов корреляции в онтогенезе между суммами ($Wt+Vt$) и площадью флагового листа у исследуемых сортов за 1996 г. Коэффициенты корреляции, значимые на 0,05% уровне, помечены точками.

тельные их значения говорят о доминировании «плюс аллелей» и существенной связи между площадью листа и наличием у изучаемых форм доминантных аллелей по этому признаку.

Выводы

1. Генетико-статистические параметры, определяющие схемы наследования изучаемых признаков, могут существенно изменяться в онтогенезе.

2. В генетическом контроле высоты растений у испытуемых сортов имеет место аддитивно-доминантная схема наследования признака. В период выхода в трубку — цветения может проявляться частичное или полное доминирование. Эта тенденция сохраняется по годам испытания. На определенных этапах разви-

тия у некоторых сортов может проявляться неаллельное взаимодействие генов.

3. Доминирование по высоте проявляется по 2—3 локусам. Оно направлено в сторону увеличения признака. У большинства сортов при этом преобладают доминантные аллели (Сибирская 2, Сибирская 3, Planet, st. Mercheisto, sv. Sonett, Opal), у 58152 и RT 81220 — рецессивные. Эти формы можно использовать при селекции на короткостебельность.

4. В период выхода в трубку — цветения наблюдается максимальная корреляция между высотой растения и наличием у изучаемых форм доминантных аллелей, поэтому отбор по данному признаку целесообразно проводить на этой стадии развития.

5. В детерминации площади флагового листа решающим является аддитивное действие генов, на некоторых этапах возможно частичное доминирование. В период выхода в трубку — колошения наблюдается высокая достоверная связь между выраженностью признака и доминированием.

ЛИТЕРАТУРА

1. Драгавцев В. А., Аверьянова А. Ф. Переопределение генетических формул количественных признаков пшеницы в разных условиях среды. — Генетика, 1983, т. 19, № 11, с. 1811—1817. — 2. Драгавцев В. А., Летун П. П., Шкель М. М. и др. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений. — Докл. АН СССР, 1984, т. 274, № 3, с. 270—273. — 3. Драгавцев В. А., Цильке Р. А., Рейтер Б. Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровой пшеницы в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. —
4. Посканная С. И. Анализ взаимодействия генов при реализации генетического потенциала в онтогенезе у гетерозисных гибридов кукурузы. Канд. дис., Минск, 1990. — 5. Пыльное В. В., Смиряев А. В., Пун Хуэй Жу. Диаллельный анализ ростовых признаков ярового ячменя в онтогенезе. — Изв. ТСХА, 1995, вып. 3, с. 75—82. — 6. Смиряев А. В. Моделирование относительной изменчивости признаков в селекционно-генетических исследованиях растений. Автореф. докт. дис. М., 1987. — 7. Смиряев А. В. Экологическая и онтогенетическая изменчивость количественного признака в серии сравнительных полевых испытаний. — Докл. ВАСХНИЛ, 1985, № 8, с. 23—25. — 8. Смиряев А. В., Мартынов С. П., Кильчевский А. В. Биометрия в генетике и селекции растений. М.: МСХА, 1992. — 9. Найтан В. I. Biometrics, 1954, vol. 10. — 10. Найтан В. I. Genetics, 1954, vol. 39. — 11. Jones R. M. Heredity, 1965, vol. 20, № 1, p. 117—121.

Статья поступила
10 августа 2000 г.

SUMMARY

Results of the experiments on diallel crossing 8x8 (1996 and 1998—1999) have been used with investigating genetic determination of growth characters in spring wheat in ontogenesis. Heiman's methods were used for analysis. Variation in genetic control by plant height and area of flag leaf both in ontogenesis and in ecological gradient has been studied.