

---

# ГЕНЕТИКА И СЕМЕНОВОДСТВО ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР

---

Известия ТСХА, выпуск 3, 1993 год

УДК 631.524.7:58.072

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТИ У СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Н. Ф. ШЕВЛЯКОВА

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур)

Сорта Русо, Ленинградка и гибриды  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  изучены в чистых и смешанных посевах при трех площадях питания растений. Конкурентоспособность оценивали по изменчивости озерненности растения, по которой сорта неконтрастны. Установлено, что в смеси сортов сорт Русо высококонкурентный, Ленинградка — низкоконкурентный независимо от плотности посева. В смеси родительских форм  $P_1$ ,  $P_2$  и гибридов  $F_1$  (1:1:2) положительное влияние испытывают  $F_1$ , отрицательное —  $P_1$ ,  $P_2$ .

При изучении генетического контроля конкурентоспособности на уровне свойства популяции применяли генетический анализ количественных признаков, разработанный К. Мазером, Дж. Джинксом. Изучен характер взаимовлияния гомозиготных и гетерозиготных генотипов в модельной популяции  $P_1 + P_2 + 2F_1$ , теоретической — беккроссов  $B_1$ ,  $B_2$ , экспериментальной — гибридов  $F_2$ .

В растительном сообществе как целостной системе на характер конкурентного взаимодействия оказывают влияние многие факторы, изучение которого возможно на уровне организма или фитоценоза. Конкурентоспособность — свойство генотипа проявлять определенный характер взаимоотношений с другими генотипами — отражает эффект взаимодействия как общее свойство популяции. Изучить экспериментально изменение конкурентного взаимодействия в ряду поколений  $P_1$ ,  $P_2F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$ ,  $B_2$ , генотипическая

структура популяций которых неодинакова, можно, анализируя генетическую обусловленность контрастной конкурентоспособности гомозиготных и гетерозиготных генотипов [2].

Эффект взаимовлияния генотипов отражает конкурентоспособность как свойство популяции, поэтому сложно выявить генетические различия конкурентоспособности генотипов из-за воздействия многочисленных модифицирующих факторов в популяции [1, 5]. Методические трудности анализа генетического

контроля конкурентоспособности объясняются, в частности, тем, что изменения конкурентного взаимодействия гибридов не соответствуют генотипической структуре популяции, а также сложностью измерения и разработки критериев конкурентоспособности разных генотипов [4].

С целью определения генетических параметров конкурентоспособности как количественного признака нами исследовалось изменение эффекта взаимовлияния генотипов в ряду поколений на модельных популяциях  $P_1+P_2+2F_1$ , теоретических популяциях беккроссов  $V_1, V_2$  и экспериментальных популяциях гибридов  $F_2$ .

### Методика

С сортами мягкой яровой пшеницы Ленинградка [var. *lutescens* (Alef.) Mansf.], Русо [var. *multurum* (Alef.) Mansf.] и реципрокными гибридами  $F_1, F_2, F_3$  экспериментальная работа проводилась в 1978—1980 гг. на кафедре генетики, селекции и семеноводства полевых культур Тимирязевской академии. Сорта и гибриды  $F_1, F_2$  выращивали в чистых и смешанных посевах следующего компонента состава: в 1979 г. —  $P_1+P_2+2F_1$ , в 1980 г. —  $P_1+P_2+2F_2$ . Методика полевого эксперимента была одинаковой. Варианты различались по площади питания растения — 30, 56, 90 см<sup>2</sup>, т. е. расстояние между растениями в ряду и между рядками было соответственно 5×6, 7×8, 9×10 см. Схема размещения генотипов в смеси: ряд  $P_1—P_2—P_1—P_2—P_1$ , ряд  $F_1—F_1—F_1—F_1—F_1$ ; рядки чередовались. Размещение деленок рендомизированное, повторность 2-кратная. Объем выборки — 25 растений  $P_1, P_2, 50$  растений  $F_1, 100$  растений  $F_2$ . Анализируемый признак — число зерен на растении. При обработке данных применяли метод генетического анализа коли-

чественных признаков [2]. Определены средние значения и параметры изменчивости признака.

*Генетический анализ эффекта взаимовлияния генотипов.* Разработанный К. Мазером, Дж. Джинксом метод генетического анализа количественного признака позволяет изучать генетический контроль признаков и свойств организмов на уровне популяции. Уравнения популяционных параметров отражают теоретическую структуру популяции соответственно суммарным эффектам действия и разного характера взаимодействия генов. Условием применения метода генетического анализа признака, общего для популяции, является возможность экспериментального изучения контрастности свойств гомозиготных и гетерозиготных генотипов.

С целью преодоления методических трудностей изучения конкурентного взаимодействия в популяциях  $V_1, V_2, F_2$  с разной генотипической структурой генетический анализ проведен и по экспериментальным данным  $P_1, P_2, F_1, F_2$ , и по теоретическим значениям беккроссов  $V_1, V_2$ . Экспериментально эффект взаимовлияния гомозиготных ( $P_1, P_2$ ) и гетерозиготных ( $F_1$ ) генотипов определен в модельной популяции  $P_1+P_2+F_1$  (1:1:2). При этом мы исходили из того, что структура популяции складывалась при моногенном наследовании признака. Изменение эффекта взаимовлияния генотипов соответственно генотипической структуре в популяциях беккроссов  $V_1, V_2$  и гибридов  $F_2$  экспериментально нельзя определить относительно модельной популяции  $P_1, P_2, F_1$ , так как при разной генотипической структуре  $V_1, V_2, F_2$  можно создать смеси для анализа популяционного эффекта конкуренции, но не конкурентоспособности отдельных генотипов.

Теоретическое определение бек-

кроссов предполагает анализ теоретической структуры популяций  $V_1$ ,  $V_2$  соответственно генетическим эффектам, оцениваемым в гибридной популяции  $F_2$ . Например, популяционный параметр — среднее значение беккрасса  $V_1$  — определяется по уравнению

$$\bar{x}_{b_1} = m + 1/2 [d] + 1/2 [h] + 1/4 [i] + 1/4 [j] + 1/4 [l],$$

где эффекты  $[j]$  возможны при отсутствии кроссинговера лишь в гибридной популяции  $F_2$ . Если в смешанном посеве контрастна конкурентоспособность гомозиготных ( $P_1$ ,  $P_2$ ) и гетерозиготных ( $F_1$ ) генотипов, то теоретическое определение значений беккроссов позволяет проанализировать изменение эффекта конкурентного взаимодействия генотипов в популяциях  $V_1$ ,  $V_2$ ,  $F_2$  благодаря различию генотипического разнообразия в гибридной популяции  $F_2$  и предполагаемого разнообразия при моногенном расщеплении в модельной популяции.

*Вычисление теоретических средних значений беккроссов.* Генетические параметры определялись с учетом влияния многих генов аллельного и неаллельного взаимодействия:

$$m = 1/2P_1 + 1/2P_2 + 4F_2 - 2V_1 - 2V_2, \quad (1)$$

$$[d] = 1/2P_1 - 1/2P_2, \quad (2)$$

$$[h] = 6V_1 + 6V_2 - 8F_2 - F_1 - 3/2P_1 - 3/2P_2, \quad (3)$$

$$[i] = 2V_1 + 2V_2 - 4F_2, \quad (4)$$

$$[j] = 2V_1 - P_1 - 2V_2 + P_2, \quad (5)$$

$$[l] = P_1 + P_2 + 2F_1 + 4F_2 - 4V_1 - 4V_2, \quad (6)$$

где  $m$  — средняя точка;  $[d]$  — аддитивное действие;  $[h]$  — доминирование;  $[i]$  — взаимодействие гомозиготы и гомозиготы;  $[j]$  — гомозиготы и гетерозиготы;  $[l]$  — гетерозиготы и гетерозиготы.

В модели, учитывающей неаллельное взаимодействие генов, урав-

нения средних значений следующие:

$$P_1 = m + [d] + [i], \quad (7)$$

$$P_2 = m - [d] + [i], \quad (8)$$

$$F_1 = m + [h] + [l], \quad (9)$$

$$F_2 = m + 1/2 [h] + 1/4 [l], \quad (10)$$

$$V_1 = m + 1/2 [d] + 1/2 [h] + 1/4 [i] + 1/4 [j] + 1/4 [l], \quad (11)$$

$$V_2 = m - 1/2 [d] + 1/2 [h] + 1/4 [i] - 1/4 [j] + 1/4 [l]. \quad (12)$$

Схема определения теоретических значений беккроссов такова: по предполагаемым средним значениям  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $V_1$ ,  $V_2$  вычисляют (используя систему линейных уравнений) относительные оценки генетических параметров и подставляют их в теоретические уравнения  $V_1$ ,  $V_2$ .

Предполагаемые средние значения  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $V_1$ ,  $V_2$  рассчитывают по экспериментальным данным  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ , применяя уравнения разложения средних значений, анализируемые в разных моделях генетического контроля признака. С учетом возможности определения средних значений  $V_1$ ,  $V_2$  соответственно генетической структуре популяции и в системе генераций по (11) и (12) получены в результате алгебраических преобразований значения параметров  $[h]$ ,  $[i]$ ,  $[j]$ ,  $[l]$  с использованием экспериментальных данных  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ . При этом возможно множество равенств для каждого из параметров. Метод  $\chi^2$  применяется при анализе достоверности соответствия предполагаемых и экспериментальных значений  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ .

Теоретические уравнения популяционного параметра беккроссов получены благодаря алгебраическим преобразованиям равенств генетических параметров.

Например, суммируем равенства (2), (3), (5), (6) и получаем

$$[h] + [l] + [j] - [d] = 4V_1 - 4F_2 + F_1 - 2P_1 + P_2.$$

Значение  $V_1$  подставляем в (4) и имеем

$$V_2 = 1/4P_2 - 1/2P_1 + 1/4F_1 + F_2 + 1/4[d] - 1/4[h] + 1/2[i] - 1/4[j] - 1/4[l],$$

которое подставляем в уравнение (1) и получаем

$$V_1 = 3/4P_1 - 1/4F_1 + F_2 - 1/2m + 1/4[h] - 1/4[d] - 1/2[i] + 1/4[j] + 1/4[l]. \quad (13)$$

Соответственно этому имеем и уравнение  $V_2$ :

$$V_2 = 3/4P_2 - 1/4F_1 + F_2 - 1/2m + 1/4[d] + 1/4[h] - 1/2[i] - 1/4[j] + 1/4[l]. \quad (14)$$

Теоретические средние значения беккроссов можно определить, применяя относительные оценки генетических параметров по уравнениям (11) и (12). Ошибки средних предполагаемых значений беккроссов независимо от модели генетической системы рассчитываются по формулам

$$S_{V_1} = \sqrt{1/4S_{P_1}^2 + 1/4S_{F_1}^2} \text{ и}$$

$$S_{V_2} = \sqrt{1/4S_{P_2}^2 + 1/4S_{F_1}^2}.$$

Ошибки теоретических средних значений  $V_1$ ,  $V_2$  вычисляют по уравнениям (11) и (12) с учетом ошибок генетических параметров.

Ошибки оценок генетических па-

раметров определены по элементам главной диагонали обратной информационной матрицы.

Для доказательства адекватности модели генетического контроля применяли тесты масштабности А, В, С, D. По экспериментальным данным  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  получены тесты С, D, в зависимости от достоверности значений которых вычисляли теоретические значения беккроссов и соответственно тесты А, В. Тесты отражают значимость суммарных эффектов разных параметров. При определенных значениях и противоположных знаках параметров  $[i]$ ,  $[l]$ , например,  $A = 1/2(-[i] - [l] + [j])$ , не подтверждается неаллельное взаимодействие генов, поэтому предполагается адекватность модели, учитывающей неаллельное взаимодействие, в случае достоверности тестов В, С, D или А, В, С.

Адекватность аддитивно-доминантной модели доказана для вариантов посева  $7 \times 8$  см (чистый посев) и  $9 \times 10$  см (смесь  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ). При уровне значимости  $P=0,1$  тесты масштабности В, С, D подтверждают влияние неаллельного взаимодействия генов в варианте  $5 \times 6$  см, тесты А, В, С — в варианте  $7 \times 8$  см смешанного посева (табл. 1).

При определении генетических параметров по экспериментальным данным  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$  и теоретическим —  $V_1$ ,  $V_2$  системы линейных уравнений решались по схеме Гаусса с выбором главного элемента.

Таблица 1  
Достоверность тестов масштабности А, В, С, D ( $t_{\text{табл.}}, 0,1=1,64$ )

Вариант посева	А		В		С		D	
	$A \pm S_A$	t	$B \pm S_B$	t	$C \pm S_C$	t	$D \pm S_D$	t
Смешанный, $5 \times 6$ см	$4,5 \pm 3,6$	1,25	$4,8 \pm 2,8$	1,71	$17,6 \pm 6,6$	2,67	$23,6 \pm 8,3$	2,86
Чистый, $7 \times 8$ см	$0,4 \pm 4,7$	0,08	$0,4 \pm 3,7$	0,09	$1,8 \pm 7,1$	0,26		
Смешанный, $7 \times 8$ см	$8,9 \pm 4,6$	1,94	$6,4 \pm 3,8$	1,68	$25,8 \pm 7,1$	3,61	$11,3 \pm 9,5$	1,18
Смешанный, $9 \times 10$ см	$1,4 \pm 4,8$	0,28	$1,1 \pm 5,9$	0,19	$5,3 \pm 9,3$	0,57		

Полученные оценки генетических параметров использовали для вычисления теоретических значений  $P_1, P_2, F_1, F_2, V_1, V_2$  по уравнениям (7) — (12). Соответствие теоретических и экспериментально полученных значений  $P_1, P_2, F_1, F_2$ , анализируемых значений  $V_1, V_2$  определено по методу  $\chi^2$ . При уровне значимости  $P=0,05$   $df=N-3$   $\chi^2_{табл.} = 7,81$  в изученных вариантах значения  $\chi^2$  колеблются от 0,1 до 5,2 т. е. соответствие статистически достоверно.

Генетическую обусловленность конкурентоспособности как свойства генотипа, проявляемого при действии анализирующих условий, характеризует изменение генетических параметров в зависимости от плотности стояния растений.

### Результаты

Сорта яровой пшеницы Русо и Ленинградка характеризуются высокой озерненностью и контрастны по конкурентоспособности (табл. 2).

Для определения теста масштабности D использовали данные  $P_1,$

$P_2, F_3, F_2$ , полученные в 1980 г. (табл. 3).

В условиях 1978 г. проявились достоверные различия ( $P=0,01$ ) у сортов Русо и Ленинградка по числу зерен на растении при разных площадях питания, в условиях 1979 г.— при средней плотности посева. У Ленинградки озерненность растения выше. С увеличением площади питания в чистых и смешанных посевах значение этого показателя возрастало у обоих сортов.

В смешанном посеве сортов (1:1) проявился компенсационный характер конкурентного взаимодействия: Ленинградка испытывает отрицательное, Русо — положительное влияние. Низкая конкурентоспособность Ленинградки не зависит от густоты посева; высокая конкурентоспособность Русо проявляется в редких посевах (7×8, 9×10 см). Интенсивность конкуренции сортов наибольшая в среднем по плотности посева.

При совместном выращивании гибридов  $F_1$  и родительских форм  $P_1, P_2$  (2:1:1) эффект взаимовлия-

Таблица 2  
Средние значения числа зерен на растении у сортов и гибридов  $F_1$  в чистом и смешанном посевах (1978—1979 гг.)

Сорт, гибрид $F_1$ и характер посева	n	Схема посева		
		5×6 см	7×8 см	9×10 см
Ленинградка:				
чистый	75	45,1±2,5	101,1±4,7	116,2±4,0
в смеси с Русо	75	31,2±1,4	61,8±3,5	90,0±3,9
Русо:				
чистый	75	34,1±1,5	60,6±1,9	90,2±2,9
в смеси с Ленинградкой	75	34,5±1,1	71,2±3,6	107,8±5,7
Ленинградка:				
чистый	50	30,1±2,3	44,6±2,8	69,9±2,8
в смеси с $P_2, F_1$	50	23,9±1,4	41,2±2,4	61,2±2,1
Русо:				
чистый	50	29,4±1,5	36,6±1,7	66,0±2,5
в смеси с $P_1, F_1$	50	21,9±1,0	35,5±1,6	59,2±3,2
Ленинградка×Русо $F_1$ :				
чистый	100	29,6±1,4	44,6±2,0	68,5±2,5
в смеси с $P_1, P_2$	100	31,2±1,3	58,8±2,1	81,5±2,6

Средняя озерненность растения у сортов и гибридов  $F_2$ ,  $F_3$ 

Схема посева	Смешанный посев $P_1$ , $P_2$ , $F_2$			Чистый посев $F_1$
	$P_1$	$P_2$	$F_2$	
5×6 см	36,9±2,3	32,6±1,8	41,0±2,3	32,0±1,5
7×8 см	52,5±2,6	43,7±2,7	57,0±2,2	55,4±1,9

ния генотипов положительный у гибридов  $F_1$  и отрицательный у компонентов гибридизации независимо от контрастности свойства сортов ( $P_1$ ,  $P_2$ ) в 2-компонентных смесях. Конкурентоспособность гибридов  $F_1$  высокая в вариантах посева 7×8, 9×10 см; у сортов ( $P_1$ ,  $P_2$ ) она низкая в загущенном и редком посевах, где одинаков уровень снижения озерненности растения. В зависимости от генотипической структуры популяции конкурентоспособность сорта может изменяться и стать противоположной. Так, сорт Русо в смеси сортов (гомозигот) — высококонкурентный, в смеси  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  (гомозигот и гетерозигот) — низкоконкурентный. При средней плотности посева наиболее высокий положительный эффект был у гибридов  $F_1$ , родительские формы  $P_1$ ,  $P_2$  не испытывали отрицательного влияния смеси — озерненность у них оказалась на уровне вариантов чистого посева. Интенсивность конкуренции в смеси  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  изменялась при разной площади питания: в варианте 5×6 см она выше у сортов ( $P_1$ ,  $P_2$ ), в варианте 7×8 см — у гибридов  $F_1$ ; в варианте 9×10 см достоверно и отрицательное, и положительное влияние у компонентов смеси.

Как уже говорилось выше, конкурентоспособность оценивалась по озерненности растения — селекционно важному признаку, характеризующему уровень генеративного развития. Выявлена генетическая обусловленность конкурентоспособ-

ности у контрастных сортов Русо и Ленинградка, так как в вариантах чистого посева 5×6, 9×10 см различия средних значений признака у  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$  статистически незначительны, а достоверные различия признака у компонентов смеси  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$  вызваны конкурентным взаимодействием генотипов. При средней плотности посева достоверны ( $P=0,05$ ) различия признака у родительских форм, гибридов  $F_1$  как в чистом, так и смешанном посевах, но при этом адекватны разные модели генетического контроля: и аддитивно-доминантная, и учитывающая неаллельное взаимодействие генов. Изменение конкурентоспособности Русо на противоположную в популяциях с разной генотипической структурой ( $P_1$ ,  $P_2$  или  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ) в загущенном и редком посевах, высокая конкурентоспособность гибридов  $F_1$  в смеси независимо от контрастности свойства у сортов ( $P_1$ ,  $P_2$ ) позволяют предположить детерминацию конкуренции генотипов по типу неаллельного взаимодействия генов.

При оценке конкурентоспособности по изменению эффекта взаимодействия генотипов в популяциях  $V_1$ ,  $V_2$ ,  $F_2$  относительно контрастности гомозигот ( $P_1$ ,  $P_2$ ) и гетерозигот ( $F_1$ ) в модельной популяции  $P_1 + P_2 + 2F_1$  определены теоретические значения беккроссов. В соответствии с обсуждаемой выше схемой вычислены предполагаемые значения  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $V_1$ ,  $V_2$  по экспериментальным данным  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ .

Т а б л и ц а 4

Теоретические средние значения озерненности растения у беккроссов В<sub>1</sub> и В<sub>2</sub>

Вариант посева	В <sub>1</sub>	В <sub>2</sub>
Смешанный, 5×6 см	28,4±1,3	28,1±1,0
Чистый, 7×8 см	44,4±1,7	40,4±1,3
Смешанный, 7×8 см	45,6±1,6	44,0±1,4
» 9×10 см	72,0±1,7	70,9±2,1

Решив систему линейных уравнений, мы получили относительные оценки генетических параметров и по уравнениям (7), (8) вычислили теоретические средние значения беккроссов (табл. 4).

На характер детерминации конкурентоспособности оказывает влияние изменение площади питания растения. Варианты чистого посева 7×8 см анализировали с целью определения изменения генетического контроля признака благодаря конкурентному взаимодействию в смешанном посеве. Данные генетического анализа, проведенного по экспериментальным значениям Р<sub>1</sub>, Р<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> и теоретическим — В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, представлены в табл. 5.

В исследуемых вариантах посева при адекватности аддитивно-доминантной модели неодинакова обусловленность признака: в варианте 7×8 см чистого посева, где отсутствует межгенотипическая конкуренция, преобладает аддитивное действие генов; в варианте 9×10 см

смешанного посева проявляется высокая степень доминирования и незначительно аддитивное действие генов. В редком посеве высокая конкурентоспособность обусловлена доминированием, отражающим характер взаимовлияния генотипов.

При соответствии модели, учитывающей неаллельное взаимодействие генов, в сравниваемых вариантах посева также неодинаков генетический контроль признака. Оценки генетических параметров в зависимости от плотности посева варьируют по соотношению, знаку и значению. Так, если параметры [d], [j] значимы в варианте 7×8 см, то недостоверны в варианте 5×6 см; параметр [i], наоборот, незначим в варианте 7×8 см и достоверен в варианте 5×6 см; независимо от плотности посева достоверны параметры [h] и [l]. По знаку параметры [h] и [l] противоположны в загущенном и среднем по плотности посевах.

Анализ относительных значений и знаков оценок 6 параметров сложный, так как критерии соответствия знаков и значений параметров для пары локусов не всегда оказываются справедливыми в случае многих пар генов. От коэффициента ассоциации  $r$  не зависят лишь параметры [h] и [l], поэтому можно найти их значения и знаки для конкретных пар генов или совокупных эффектов. На

Т а б л и ц а 5

Генетические параметры озерненности растения

Вариант посева	$m \pm S_m$	$[d] \pm S_{[d]}$	$[h] \pm S_{[h]}$	$[i] \pm S_{[i]}$	$[j] \pm S_{[j]}$	$[l] \pm S_{[l]}$
Смешанный, 5×6 см	27,20 ±0,46	0,51 ±0,65	7,79 ±1,03	-7,02 ±0,70	-0,67 ±2,96	-3,62 ±1,43
Чистый, 7×8 см	40,37 ±1,36	3,95 ±1,29	4,03 ±2,47	—	—	—
Смешанный, 7×8 см	41,45 ±0,62	4,20 ±1,08	-8,77 ±1,22	-1,75 ±1,24	-8,29 ±3,94	26,09 ±1,69
Смешанный, 9×10 см	60,13 ±1,65	1,05 ±1,56	22,84 ±3,10	—	—	—

практике выделяют 2 типа взаимодействия: в одном случае [h] и [l] имеют одинаковый знак (комплементарный тип), в другом — противоположные (дупликатный тип). При разной плотности стояния растений параметры [h] и [l] противоположны по знаку, т. е. проявляется дупликатный тип взаимодействия, но в сравниваемых вариантах как [h], так и [l] контрастны по знаку (табл. 5). Возможны взаимодействия дупликатного, доминантного эпистатического и рецессивного супрессорного типов. Для определения каждого из случаев нужно знать относительные значения и знаки всех d и h. Если предположить выполнение условий и соответствующие знака h знакам i и l, т. е.  $d_a = d_b$ ,  $d_a = d_b = h_a = h_b = -i_{ab} = -j_{ab} = -j_{ba} = -l_{ab}$ , то в варианте загущенного посева проявляется дупликатное взаимодействие. В среднем по плотности посева, где значение [i] несущественно, при  $d_b = -h_b$  и  $d_a = -h_a = i_{ab} = -j_{ab} = -j_{ba} = l_{ab}$  наблюдается доминантный эпистаз.

Характер конкурентного взаимодействия в изученных вариантах смешанного посева  $P_1, P_2, F_1$  одинаковый: положительный эффект у гибридов  $F_1$  и отрицательный — у компонентов гибридизации. Однако изменяется генетический контроль конкурентоспособности: в более густых посевах проявляется взаимодействие генотипов по типу неаллельного взаимодействия генов — дупликатного ( $5 \times 6$  см) и доминантного эпистаза ( $7 \times 8$  см); в редком посеве — по типу аддитивно-доминантной системы, где преобладает доминирование и незначительно аддитивное действие генов.

При обсуждении результатов генетического анализа конкурентоспособности следует учитывать, что в случае высокого уровня модификационной изменчивости озерненно-

сти растения определяемый по средним значениям эффект взаимодействия генотипов в популяциях  $F_2$  в разной степени может характеризовать генотипическое разнообразие в вариантах с неодинаковой площадью питания. Известны экспериментальные данные о разных типах конкурентного взаимодействия гибридов  $F_1$  и родительских форм  $P_1, P_2$  в смешанном посеве: возможны низкая конкурентоспособность гибридов  $F_1$  и высокая — родительских форм  $P_1, P_2$  или незначительный эффект конкуренции генотипов [3].

Рассмотренный метод генетического анализа может быть применен благодаря наличию контрастной конкурентоспособности гомозигот ( $P_1, P_2$ ) и гетерозигот ( $F_1$ ) в смешанном посеве и данных о теоретическом эффекте взаимодействия генотипов в популяциях беккроссов  $B_1, B_2$ , вычисленных соответственно модельной (предполагаемой при моногенном наследовании) популяции  $P_1 + P_2 + 2F_1$ , а также экспериментально полученному генотипическому разнообразию гибридов  $F_2$ .

По результатам генетического анализа конкурентоспособность — полигенно обусловленное свойство генотипа; возможно действие разных генетических систем детерминации эффекта взаимодействия генотипов в популяции при изменении плотности стояния растений.

### Заключение

Благодаря наличию контрастности конкурентоспособности гетерозигот ( $F_1$ ) и гомозигот ( $P_1, P_2$ ) в смешанном посеве гибридов  $F_1$  и родительских форм яровой пшеницы ( $P_1, P_2$ ) стало возможным применение генетического анализа количественного признака (озерненности растения) для изучения обусловленности конкурентоспособности на уровне свойства популяции.



Проанализировано изменение эффекта взаимовлияния генотипов в ряду поколений  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$ ,  $B_2$  по данным модельной —  $P_1 + P_2 + 2F_1$ , теоретической —  $B_1$ ,  $B_2$  и экспериментальной  $F_2$  популяций. Изученным вариантам площадей питания растений адекватны разные модели генетического контроля признака: неаллельного взаимодействия — дубликатного ( $30 \text{ см}^2$ ), доминантного эпистаза ( $56 \text{ см}^2$ ), аддитивно-доминантной системы ( $90 \text{ см}^2$ ), где преобладает домини-

рование и незначительно аддитивное действие генов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988.
  2. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985.
  3. Механизмы биологической конкуренции. М.: Мир, 1964.
  4. Силис Д. Я. О межгенотипической конкуренции у яровой пшеницы. — С.-х. биология, 1986, № 9, с. 61—64.
  5. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982.
- Статья поступила 11 января 1993 г.

#### SUMMARY

Ruso and Leningradka varieties and  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  hybrids have been studied in pure and mixed plantings with three areas of plant nutrition. Competitive ability was estimated by variability in plant grain content in which the varieties are not in contrast. It has been found that in the mixture of varieties Ruso is a high-competitive variety, Leningradka — a low-competitive one irrespective of planting density. In mixture of parental forms  $P_1$ ,  $P_2$  and  $F_1$  hybrids (1:1:2),  $F_1$  undergo beneficial effect, while  $P_1$ ,  $P_2$  — undesirable one.

In studying the genetic control of competitive ability at the level of population property, genetic analysis of quantitative characters developed by K. Mazer, J. Jinx was applied. The nature of mutual influence of homozygous and heterozygous genotypes in model population  $P_1 + P_2 + 2F_1$ , theoretical one — backcrosses  $B_1$ ,  $B_2$ , and experimental one —  $F_2$  hybrids has been studied.