

УДК 635.64:631.52

ПРОГНОЗ ГЕТЕРОЗИСА И СРАВНЕНИЕ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ ГИБРИДОВ F_1 САМООПЫЛИТЕЛЕЙ С ПОМОЩЬЮ ЕВКЛИДОВА РАССТОЯНИЯ

А. В. СМИРЯЕВ, С. П. МАРТЫНОВ, О. В. ТОЛСТОВА

(Кафедра генетики)

На сортах и диаллельных гибридах озимой пшеницы установлена взаимосвязь показателя дивергенции родительских сортов, оцениваемого евклидовым расстоянием в пространстве 4 количественных признаков, с дисперсией эффектов гетерозиса у гибридов F_1 . Для томата выявлена тесная связь дивергенции мутантных форм с интегральной оценкой гетерозиса гибридов F_1 . В каждой популяции F_2 , образовавшейся после самоопыления F_1 , получена оценка общей генотипической изменчивости путем многомерного статистического анализа [5]. Такие оценки тесно коррелируют с показателями интегрального гетерозиса в F_1 .

В последние годы проводятся исследования взаимосвязи степени гетерозиготности гибридов F_1 с гетерозисом и вероятностью выщепления трансгрессивных форм в их потомстве. В частности, пытаются установить связь различных показателей генетического несходства родительских форм с эффектами гетерозиса или самими значениями количественных признаков их гибридов F_1 пшеницы [8, 11], овса [10], гороха [18], кукурузы [9, 14, 16], рапса [13], люцерны [15], риса [17] и других культур. В этих работах генетическое несходство родителей определяется с помощью разнообразных генетико-статистических показателей: от сравнительно простых

(разности величин признака или ОКС родительских форм, коэффициенты их родства, многомерные статистики типа евклидова расстояния, несходство главных компонент и т. д.) до сложных и дорогостоящих, основанных на сравнении генетических маркеров, RFLP и т. п. Кроме поиска связей с эффектами гетерозиса в результате скрещивания генетически дивергентных родителей вследствие максимизации числа гетерозиготных локусов в F_1 следует ожидать повышение генетической вариации количественных признаков в гибридной популяции и увеличение вероятности трансгрессивного расщепления [12].

Поскольку генетическая дивергенция родителей коррелирует с величиной гетерозиса, а последний, в свою очередь, связан с уровнем гетерозиготности [4], логично предположить также возможность оценки уровня гетерозиготности F_1 по оценке расстояния между родителями. Спектр генотипической изменчивости можно охарактеризовать частотой форм с нетипичными сочетаниями признаков в F_2 [5]. Для идентификации таких рекомбинантов, которые сильно отклоняются от средней в пространстве нескольких признаков, можно использовать метод выделения морфологически «средних» и «крайних» фенотипов по совокупности количественных признаков [3]. Главным ограничением этого метода является нормальность или унимодальность распределения. Однако в силу канализированности рекомбинаций, ограничения жизнеспособности новых сочетаний генов или расщепления по главным генам (блокам генов) в реальной ситуации имеет место кластерная структура расщепляющихся популяций.

Цели данного исследования: а) изучение взаимосвязи статистических оценок генетического расстояния между родителями в пространстве количественных признаков с оценками гетерозиса; б) сравнение расщепляющихся популяций F_2 по спектру генотипической изменчивости путем кластерного анализа и вычисления евклидовых расстояний от растений, составляющих каждую популяцию, до общего центра этой популяции и до центров своих кластеров в пространстве нескольких признаков.

Для анализа использованы модельные данные по двум культурам: озимой пшенице и томату. По пшенице — измерения 4 признаков диаллельных скрещиваний 7 сортов озимой пшеницы. Сорта совместно с 21 прямым гибридом F_1 были испытаны в 7 условиях: по 2 года в Дербенте — ДООС ВИР и Измаиле — Измаильский ГСУ и 3 года в Москве — ТСХА в опытах с тремя повторениями [6]. Величины каждого признака существенно различались как по условиям выращивания, так и для разных генотипов.

Для каждого из 21 гибрида вычисляли показатель гипотетического гетерозиса \bar{H} — отклонение признака у гибрида от полусуммы двух родительских сортов по 4 признакам и 7 условиям испытания отдельно, а также \bar{H} — отклонение, усредненное по 7 условиям испытания. Показатели гетерозиса 21 гибрида для каждого признака сопоставляли с двумя оценками генетического несходства пары их родительских сортов: R — коэффициентами родства, вычисленными по родословным сортам [7], и E — оценкой евклидова расстояния в пространстве признаков по формуле

$$E_{ij} = \sqrt{\sum_k (x_{ik} - x_{jk})^2 / \sigma_k^2}; \quad (1),$$

$k=1, \dots, N.$

Здесь x_{ik} и x_{jk} — средние значения k -го признака соответственно у i -го и j -го родительских генотипов; σ_k^2 — дисперсия в k -ом столбце матрицы данных — измерений признаков либо для каждого из

7 условий испытания, либо в среднем по 7; N — число признаков.

Чем ниже R или выше E , тем менее сходен, как предполагается, аллельный состав 2 родительских сортов, а их гибрид F_1 имеет более высокую долю гетерозиготных локусов.

Модельными данными по томату служили измерения 6 количественных признаков сорта Марглоб, мутантов Мо 938, Мо 509, Мо 504, Мо 500 [2] и их гибридов F_1 : Марглоб \times Мо 938, Марглоб \times Мо 509, Марглоб \times Мо 504, Марглоб \times Мо 500, а также популяций F_2 , полученных при самоопылении этих гибридов. Гетерозис гибрида F_1 определяли как разность между средними значениями признака у F_1 и родителя с большим уровнем признака (истинный гетерозис). Для анализа использовали евклидово расстояние, вычисленное для 5 родителей и 4 гибридов F_1 по формуле (1), т. е. 36 попарных расстояний для 9 генотипов.

Интегральную оценку гетерозиса вычисляли по формуле

$$H_i^{int} = \frac{(H_{ik} - H_k)}{\sigma_k};$$
$$k = 1, \dots, N,$$

H_i^{int} — интегральная оценка гетерозиса для i -го гибрида F_1 ; H_{ik} — величина гетерозиса для i -го гибрида по k -му признаку; H_k — средняя по гибридам величина гетерозиса; σ_k — стандартное отклонение по k -му признаку.

Структура модельных данных по томатам позволила также использовать кластерный анализ, основанный на иерархическом агломеративном алгоритме [1].

Многомерный статистический анализ проводили с использованием пакета программ AGROS 2.07. В качестве меры сходства в алгоритме кластерного анализа использовали коэффициент корреляции между евклидовыми расстояниями между изучаемыми форм по набору количественных признаков.

Результаты и их обсуждение

Совместный статистический анализ величин N и R для пшеницы в общем виде не выявил достоверных статистических связей между ними. Иная картина наблюдалась при анализе линейных корреляций между эффектами гетерозиса по 4 признакам у 21 гибрида F_1 в каждом из условий выращивания (\bar{N}), а также их средних по 7 опытам (\bar{N}) и оценками генетической дивергенции родительских форм через E — евклидово расстояние, оцененное по 4 признакам. Хотя $r(\bar{N}, E)$ были выше $r(\bar{N}, E)$, но сами корреляции $r(\bar{N}, E)$ были невелики (1-я строка табл. 1), причем 3 коэффициента из 4 отрицательные. Однако для 3 из 4 признаков была выявлена более четкая статистическая связь E не с \bar{N} , а с разбросом \bar{N} вокруг линии регрессии \bar{N} на E .

Например, на рис. 1 представлена 21 точка (\bar{N} ; E) для 21 гибрида F_1 по признаку масса зерна с главного колоса и нанесена линия регрессии. Видно, что тенденция изменения средних значений \bar{N} от E недостаточно четкая, но разброс значений гетерозисных эффектов гибридов увеличивается при возрастании несходства

аллельного состава родительских сортов (чем больше различия признаков у 2 родительских форм, тем, как предполагается, менее сходен их аллельный состав, что и отражается в увеличении оценки E). Если подобный разброс для каждого анализируемого признака оценить через $|d\bar{H}|$ — абсолютные отклонения \bar{H} от соответствующей линии регрессии \bar{H} и E , то для 3 признаков коэффициенты корреляции r ($|d\bar{H}|$, E) оказываются положительными и высокозначимыми (2-я строка табл. 1). Можно сказать, что в таких ситуациях по мере увеличения E возрастает вероятность получить гибриды с различными отклонениями признака от его

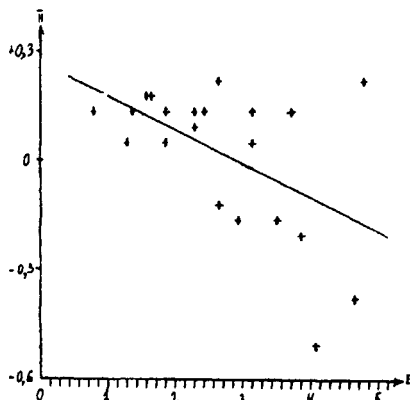


Рис. 1 Двумерное распределение значений (\bar{H} , E) для признака масса зерна с главного колоса у 21 гибрида пшеницы. Прямая — линия регрессии \bar{H} на E .

Таблица 1
Коэффициенты корреляции r между эффектами гетерозиса (\bar{H} или $|d\bar{H}|$) 21 гибрида пшеницы и оценками генетического несходства E их родительских сортов

Признак	Масса 1000 зерен	Масса зерна с главного колоса	Число зерен главного колоса	Масса зерна с растения
r (\bar{H} , E)	0,58**	-0,51*	-0,52	-0,35
r ($ d\bar{H} $, E)	0,34	0,78**	0,84**	0,69**

*, ** — значимо на 95% или 99% уровне.

среднего у 2 родителей, а при низких значениях E разброс отклонений значительно меньше. Для признака масса 1000 зерен более четкая связь проявилась между \bar{H} и E (табл. 1).

Для анализа данных по томату общее представление о расстояниях между анализируемыми родительскими формами и гибридами дает кластерный анализ (рис. 2), основанный на матрице евклидовых расстояний. Все отцовские формы (мутанты Мо 938, Мо 509, Мо 504

и Мо 500) находятся в одном кластере (генотипы 2–5). В другом кластере находятся все гибриды (генотипы 6–9). Коэффициенты корреляции между евклидовыми расстояниями генотипов, принадлежащих каждому кластеру, очень высоки ($r > 0,9$). Сорт Марглоб (генотип 1) примыкает к кластеру гибридов, хотя расстояние между ним и кластером гибридов оценивается небольшим коэффициентом корреляции между евклидовыми расстояниями ($r = 0,5$).

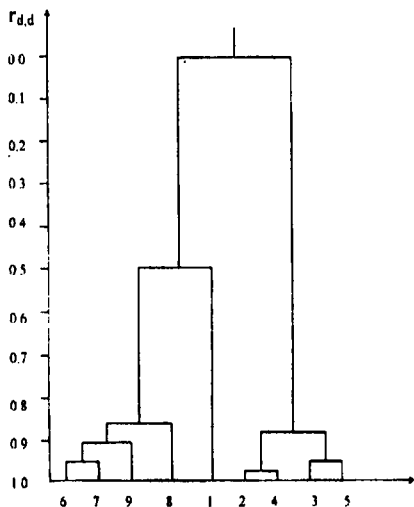


Рис. 2 Результаты кластерного анализа родителей и гибридов F_1 томата. По вертикальной оси указаны значения меры сходства — коэффициента корреляции между евклидовыми расстояниями, по горизонтальной — генотипы (1 — Марглоб, 2 — Мо 938, 3 — Мо 509, 4 — Мо 504, 5 — Мо 500, 6 — Марглоб × Мо 938, 7 — Марглоб × Мо 509, 8 — Марглоб × Мо 500, 9 — Марглоб × Мо 500).

Коэффициент корреляции между интегральными оценками гетерозиса и оценками генетического расстояния между родителями по евклидовым расстояниям (2-й и 3-й столбцы табл. 2) составил $r = 0,8$. Хотя на 95% уровне эта величина незначима для 4 пар наблюдений ($df = 2$), полученный результат указывает на достаточно тесную корреляцию между оценкой расстояния и интегральным гетерозисом, который, в свою очередь, может оценивать уровень гетерозиготности в гибридных популяциях. Поэтому можно предположить, что уровень гетерозиготности наиболее высок в гибридах Марглоб × Мо 938 и Марглоб × Мо 509, тогда как в гибридных популяциях Марглоб × Мо 504 и Марглоб × Мо 500 он значительно ниже.

Как известно [5], одной из характеристик спектра генотипической изменчивости является частота форм с нетипичными сочетаниями признаков. В случае четкой кластерной структуры гибридной популяции алгоритм

Таблица 2

Интегральная оценка гетерозиса, евклидово расстояние между родительскими формами и корреляция между расстояниями растений до общего и частного центров в гибридных популяциях F_2 томата (в скобках указан ранг)

Гибрид	Интегральная оценка гетерозиса F_1	Расстояние между родителями P_1 и P_2	Коэффициент корреляции для F_2
Марглоб × Мо 938	5,26 (1)	13,18 (2)	0,65 (1)
— » — × Мо 509	2,516 (2)	15,30 (1)	0,37 (2)
— » — × Мо 504	-7,364 (4)	9,82 (4)	0,26 (4)
— » — × Мо 500	-0,388 (3)	11,38 (3)	0,32 (3)

выделения нетипичных рекомбинантов заключается в следующем. Каждую из исходных популяций разбивают на группы с помощью кластерного анализа. Для каждой популяции вычисляют коэффициент корреляции между двумя расстояниями – от растений F_2 до общего центра популяции и до центра своего кластера. Этот коэффициент характеризует долю «внутренних» точек среди всех «нетипичных», причем его уменьшение доли нетипичных точек — генотипов F_2 [5].

В связи с этим изучили структуру всех 4 популяций F_2 по 4 количественным признакам: числу листьев, высоте до семядольных листьев, высоте растения до точки роста, диаметру стебля. Кластерный анализ показал, что во

всех популяциях F_2 имеет место кластерная структура, причем растения в каждой популяции группируются в 7-10 кластеров.

Для каждой популяции вычислили евклидовы расстояния растений до общего центра популяции и до центров своих кластеров, после чего определили коэффициенты корреляции ($r_{кл}$) между полученными совокупностями расстояний (табл. 3).

Полученные коэффициенты корреляции указывают на то, что в популяции Марглоб × Мо 938 имеется наибольшее число внешних нетипичных точек, соответствующих рекомбинантам, отклоняющимся как от центров своих кластеров, так и относительно общего центра. В остальных популяциях значительно больше доля внутренних точек.

Таблица 3

Характеристики евклидовых расстояний между растениями популяции и центрами популяции и кластеров по данным для томата

Популяция F_2	Объем выборки	Среднее расстояние до общего центра	Среднее расстояние до центра своего кластера	Коэффициент корреляции ($r_{кл}$) между расстояниями
Марглоб × Мо 500	462	3,99±0,15	1,21±0,06	0,32**
— » — × Мо 504	306	3,98±0,18	1,00±0,05	0,26**
— » — × Мо 509	388	3,99±0,15	1,10±0,06	0,37**
— » — × Мо 938	406	4,00±0,20	0,99±0,15	0,65**

Коэффициент ранговой корреляции оценок $r_{кл}$ (4-й столбец, табл. 3) со значениями интегрального гетерозиса (H_i^{int}) составил $r=1,0$, а $r_{кл}$ с генетическими расстояниями между родителями (по евклидовым расстояниям) — $r=0,8$. Следовательно, имеет место практически полное совпадение между оценками интегрального гете-

розиса и коэффициентом корреляции $r_{кл}$ (между расстояниями до общего и частного центров), предложенного для измерения уровня гетерозиготности в гибридных популяциях. Таким образом, изученные гибридные популяции томата по уровню гетерозиготности ранжируются следующим образом: Марглоб × Мо 938 (наи-

более высокий уровень), Марглоб × Мо 509, Марглоб × Мо 500 и Марглоб × Мо 504 (самый низкий уровень).

ЛИТЕРАТУРА

1. Айвазян С. А., Бежаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. — 2. Бочарникова Н. И., Козлова В. М. Мутантные формы томатов. Кишинев: Штиинца, 1992. — 3. Животовский Л. А., Алтухов Ю. П. Метод выделения морфологически «средних» и «крайних» фенотипов по совокупности количественных признаков. — ДАН СССР, 1980, 251 (2): 473–476. — 4. Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (экологогенетические основы). Кишинев: Штиинца, 1988. — 5. Жученко А. А., Король А. Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. — 6. Смиряев А. В. Регрессионные модели гетерозиса озимой пшеницы. — Докл. ВАСХНИЛ, 1990, № 4, с. 9–13. — 7. Смиряев А. В., Мартынов С. П., Кильчевский А. В. Биометрия в ге-

нетике и селекции растений. М.: МСХА, 1992. — 8. Barbose N. J. F., Sorrels M. E., Cisar G. — Genome, 1996, vol. 39, N 6, p. 1142–1149. — 9. Burstin J., Charcosset A., Barriere Y. a. o. — Plant Breeding, 1995, N 114, p. 427–433. — 10. Cowen N. M., Frey K. J. — Euphytica, 1987, N 36, p. 413–424. — 11. Cox T. S., Kiang Y. T., Gorman M. B., Rodgers D. M. — Crop Sci., 1985, N 25, p. 529–532. — 12. Cox T. S., Murphy J. P. — Theor. Appl. Genet., 1990, N 79, p. 241–250. — 13. Diers B. W., McVetty P. B. E., Osborn T. S. — Crop Sci., 1996, N 36, p. 79–83. — 14. Dubreuil P., Dufour P., Krejci E. a. o. — Crop Sci., 1996, N 36, p. 790–799. — 15. Kidwell K. K., Woodfield D. R., Bingham E. T. a. o. — Crop Sci., 1994, N 34, p. 784–788. — 16. Messmer M. M., Melchinger A. E., Herrman R. G. a. o. — Crop Sci., 1993, N 33, p. 944–950. — 17. Saghai M. M. A., Yana G. P., Zhang Q. a. o. — Crop Sci., 1997, vol. 37, N 1, p. 145–150. — 18. Sarawat P., Stoddart F. L., Marshall D. R. — Euphytica. 1994, N 73, p. 265–272.

Статья поступила 22 февраля
1999 г.

SUMMARY

Interconnection of the index of parental varieties divergence estimated by euclidean distance in the space of 4 quantitative characters with dispersion of heterosis effects in F_1 hybrids has been found on varieties and diallel hybrids of winter wheat. For tomato close connection of divergence of mutant forms with integral estimation of heterosis in F_1 hybrids has been detected. In each F_2 population formed after spontaneous pollination of F_1 estimation of general genotypic variability has been obtained by multidimensional statistical analysis. Such estimations closely correlate with indices of integral heterosis in F_1 .