

УДК 633,16«321»:631.523'527

ДИАЛЛЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РОСТОВЫХ ПРИЗНАКОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

В.В. ПЫЛЬНЕВ, А.В. СМИРЯЕВ, ПУН ХУЭЙ ЖУ

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур
и кафедра генетики)

При изучении генетической детерминации ростовых признаков ярового ячменя в онтогенезе использованы результаты опытов диаллельно-го скрещивания 6 х 6 (1993 и 1994 гг.). Для анализа применяли методы Хеймана и Гриффинга. Изучено изменение генетического контроля по высоте растений и площади флагового листа как в онтогенезе, так и в экологических градиентах.

Интенсификация растениеводства и селекционной работы повышают роль исследований, направленных на изучение генетического потенциала растений в онтогенезе в конкретных агроэкологических условиях их возделывания. Поскольку развитие признака осуществляется на основе генотипа и протекает всегда при различающихся в той или иной степени внешних условиях, возникает необходимость в изучении закономерности генетического детерминирования количественных признаков в колеблющихся экологических условиях (по

местам и годам) в процессе онтогенеза.

В последние десятилетия в России и за рубежом появились публикации, указывающие на сильную изменчивость генетических параметров в зависимости от экологических условий и содержащие анализ их онтогенетической изменчивости [3, 7]. Можно предложить две основные неальтернативные гипотезы для объяснения этой изменчивости. Во-первых, в разных экологических условиях и на разных этапах роста на любой количественный признак действуют разные по-

лиморфные гены, т.е. меняется спектр работающих на признак генов, происходит переопределение спектра генов [2]. Во-вторых, полное переопределение спектра — редкое явление, так как обычно меняется лишь активность (экспрессия) одних и тех же полиморфных генов [4]. Следует отметить, что одни и те же гены могут нелинейно трансформировать свое влияние на величины признаков через сложные физиологические механизмы формирования признака, причем даже при переопределении спектра генов в онтогенезе накопленная ранее генетическая изменчивость признака сохраняется. Все это затрудняет анализ. Трудно четко сказать, какая именно гипотеза ближе к истине. Скорее всего обе они в той или иной степени справедливы для одного и того же изучаемого объекта и признака в зависимости от условий выращивания.

В научной литературе довольно широко освещены результаты диаллельного анализа количественных признаков ячменя в экологических градиентах [1, 6]. Используя методы такого анализа, в частности методы Гриффинга и Хеймана [5, 9], можно получить новую информацию о генетическом контроле ростовых признаков на разных этапах роста и развития ячменя.

Методика

Анализировали 6 родительских форм ячменя и их гибридов F_1 . В 1993 г. этот опыт был заложен со-

трудниками ИОГен под руководством В.А. Пухальского для изучения наследования устойчивости ячменя к заболеваниям¹. Среди родительских форм были лучшие районированные сорта (Московский 3, Зазерский 85), линии и образцы из каталога ВИР (К-28662, К-8695, Л-60/91, Л-131/91) разного происхождения, различающиеся по морфологическим, физиологическим и количественным признакам (таблица). Скрещивания проводили по диаллельной схеме 6 x 6 (без реципрокных скрещиваний) в теплице в зимний период 1992/93 г. Анализы изменения ростовых признаков у родительских форм и гибридов F_1 опыта ИОГен проводились в НПО «Подмосковье» в 1993 г. в 3 повторностях и у тех же форм и гибридов — в опыте сотрудников кафедры селекции на опытном поле ТСХА в 1994 г. в 2 повторностях с 2 сроками сева.

Метеорологические условия в годы исследований были различными. В 1993 г. отмечался избыток осадков в первой половине вегетационного периода растений; 1994 год был благоприятным по температурному и водному режимам. Первый срок (IV декада апреля) — оптимальный для ячменя, второй (10 мая) — поздний.

Анализировали такие ростовые признаки, которые можно измерять несколько раз за период вегетации, не повреждая растения: высоту растений и площадь флагового листа. Измерения высоты проводили каждые 6 дней, флагового листа — каж-

¹ Авторы выражают благодарность проф. В.А. Пухальскому за предоставленную возможность использовать его опыт для измерения количественных признаков в онтогенезе.

**Характеристика родительских форм ячменя, участвующих
в диаллельном скрещивании**

Номер в диаллельной схеме	Родительская форма	Происхождение	Отличительные признаки
1	Московский 3	Виуни х Топаз получен в НИИСХ ЦРНЗ. Районирован в 1986 г.	Разновидность нутанс, высокорослый сорт, полуинтенсивного типа, среднеспелый, устойчивый к пыльной головне
2	Зазерский 85 (Белоруссия)	Индивидуально отобран из образца Э-544 (ГДР). Районирован в 1985 г.	Разновидность нутанс, низкорослый сорт интенсивного типа, позднеспелый, склонен к поражению пыльной головней. Является стандартом.
3	Линия 60/91	Жодинский 5 х Носовский 9	Разновидность нутанс, сравнительно низкорослая, среднеурожайная линия, устойчивая к пыльной головне и мучнистой росе, раннеспелая
4	№ 729/91 К-28662	Образец ВИР	Многорядный голозерный образец, низкорослый, сравнительно урожайный, скороспелый
5	Линия 131/91	Абава х Носовский 9	Разновидность нутанс, среднерослая, высокопродуктивная линия, устойчивая к пыльной головне, среднеспелая
6	№ 803/91 К-8695	Образец ВИР	Высокорослый, высокопродуктивный образец, среднеспелый, имеет ген устойчивости к <i>D.teres</i> (гельминтоспориозу) Pt 8, сравнительно устойчив к пыльной головне

дые 5 дней. Математическая обработка данных по каждому отдельному сроку измерения осуществлялась

методом Гриффинга и Хеймана на компьютере. Общую и специфическую комбинационную способность

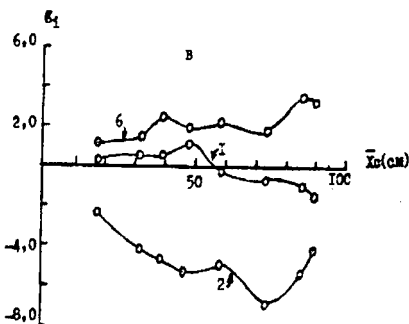
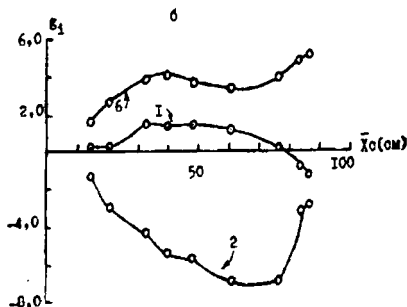
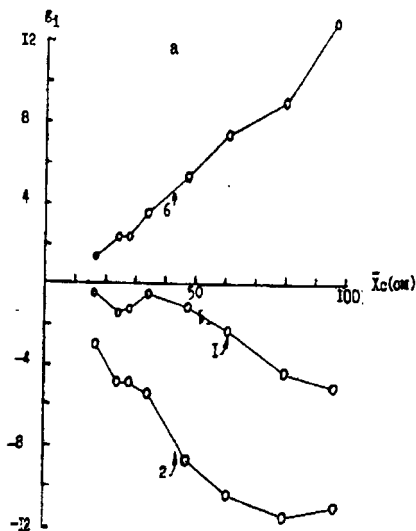


Рис. 1. Эффекты ОКС по высоте растения у различных сортов (линий) в онтогенезе. g_i — эффекты ОКС; X_c — средние значения признака по всем сортам (линиям), см. *а* — динамика в 1993 г., *б* и *в* — динамика в 1994 г. соответственно по 1-му и 2-му срокам.

определяли методом дисперсионного анализа, в частности, использовали 2-й метод Гриффинга (модель 1) [8].

Генные взаимодействия, определяющие развитие названных признаков, изучали с использованием метода диалельного анализа в модификациях, разработанных Хейманом [9] и Джонсом [10]. Данный метод позволяет вычислить ряд статистических параметров и с их помощью оценить компоненты генотипической вариации, зависящие от аддитивного генного действия и различных степеней доминирования. Учитывая их в новых отношениях, мы получили показатели b , $\text{cor}(g^2$,

dom_1), $\text{cor}(\text{sks}, \text{dom}_1)$ и т.д. Особенностью работы является графическое представление динамики этих параметров в онтогенезе. Поскольку нет прямого доказательства тесной связи спектра генов, определяющих высоту растений и площадь флагового листа, с фазами онтогенеза у ячменя, а также с учетом возрастания этих ростовых признаков у родительских форм и гибридов F_1 в процессе онтогенеза, изучалась динамика генетических параметров (показателей) в процессе онтогенеза в зависимости именно от средних значений признаков.

Результаты

Высота растений. Анализ показывает, что характер изменения ОКС одного и того же сорта в разные годы и в разные сроки не имеет качественных различий (рис. 1). В меньшей степени, чем СКС, меняются по годам значения ОКС, определяемые аддитивными эффектами генов. В процессе онтогенеза существенно различается динамика g , по сортам. Так, сорт Зазерский 85 и линия К-8695 обладают по модулю наибольшей ОКС, увеличивающейся параллельно с ростом растения. Но у линии К-8695 ОКС положительна, а у сорта Зазерский 85 — отрицательна. Остальные родительские формы характеризуются средней ОКС, практически не меняющейся на протяжении развития растений.

При анализе по Хейману обнаружилось, что в первой половине проведения измерений преобладают неаллельные взаимодействия генов, что не дает возможности применить этот метод в полной мере. Если же убрать из диаллельной схемы родительскую форму К-286621 и ее гибриды F_1 , то для оставшихся форм и их гибридов коэффициенты регрессии между ковариансами гибридов (W_p) и вариансами потомства (V_p) достоверно отличаются от нуля и не отличаются достоверно от единицы при всех сроках измерения, что доказывает отсутствие неаллельных взаимодействий для остальной схемы. Наряду с аддитивными эффектами генов проявляются эффекты сверхдоминирования, но степень доминирования различается по датам измерений, срокам сева и годам. Показано изменение средней степени доминирования полиморфных

локусов в онтогенезе. Корреляция $\text{cor}(g_i^2, \text{dom}_i)$, отражающая соотношение между аддитивными и доминантными эффектами генов, сильно варьирует по срокам измерений, срокам сева и годам выращивания (рис. 2). При анализе динамики других показателей [$\text{cor}(\sigma_{\text{isks}}^2, g_i^2; \sigma_{\text{isks}}^2 / \sigma_{\text{isks}}^2, \text{cor}(\sigma_{\text{isks}}^2, \text{dom}_i))$] в онтогенезе также заметно подобное явление. Полностью объяснить такую динамику довольно сложно из-за отсутствия общей теории изменчивости детерминации количественных признаков, так как можно предположить 2 варианта объяснения характера кривых линий в онтогенезе: во-первых, на разных стадиях роста действуют разные полиморфные гены; во-вторых, одни и те же гены меняют экспрессию в процессе онтогенеза.

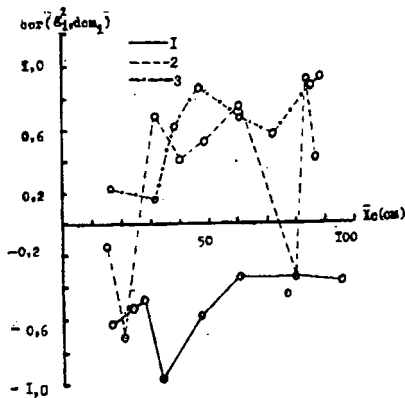


Рис. 2. Динамика корреляции $\text{cor}(g_i^2, \text{dom}_i)$ в онтогенезе в зависимости от среднего значения высоты растений по всем сортам (линиям).

1 — 1993 г., 2 и 3 — 1994 г. по 1-му и 2-му срокам.

Площадь флагового листа. В отличие от высоты растения ОКС по площади флагового листа практически не меняется на протяжении

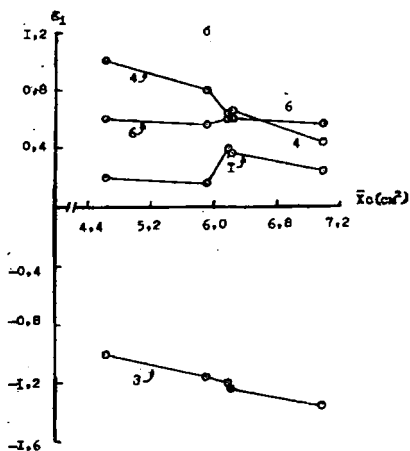
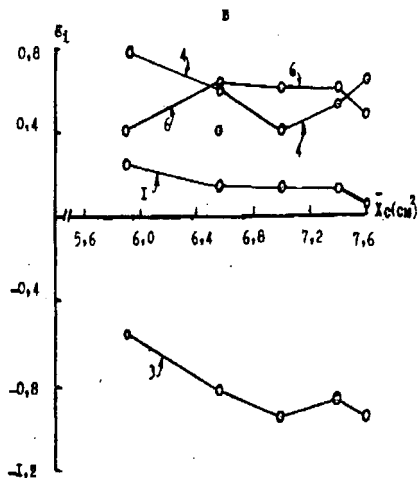
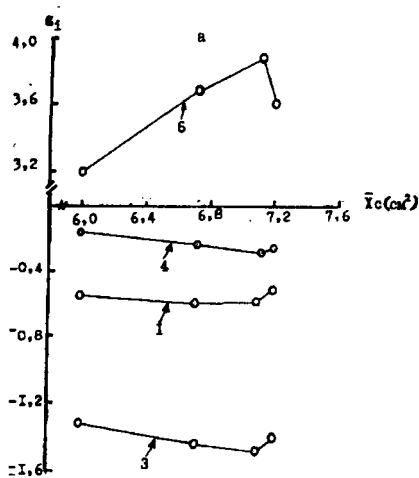


Рис. 3. Эффекты ОКС по площади флагового листа у различных сортов (линий) в онтогенезе.

Обозначения те же, что на рис. 1.

роста и развития ячменя (рис. 3). Значения ОКС некоторых сортов (линий) контрастны, но поскольку их соотношение у сортов довольно стабильно, отбор по этому признаку

можно проводить в любое время онтогенеза. У гибридов от скрещивания 6-й родительской формы с другими сравнительно большое значение площади флагового листа. Наблюдается изменение g_i в зависимости от года и срока сева, причем у некоторых родительских форм (1, 4, 6-я) это проявляется в большей мере, чем у других (2, 3, 5-я).

При анализе данных по методу Хеймана почти на всех стадиях измерений и в оба года выявлено неполное доминирование ($H_i/D_i < 1$). Исключением были первый срок измерения (26 июня 1994 г.) при 1-м сроке сева (сверхдоминирование) и второй срок измерения (1 июля 1994 г.) при 2-м сроке сева (полное доминирование). Изменение корреляции между аддитивными эффектами (g_i) и эффектами доминирования (dom_i) показано на рис. 4. Заметна нестабильность r во времени и в разных условиях выращивания, что свидетельствует о сложной системе генетического контроля ростовых признаков в онтогенезе.

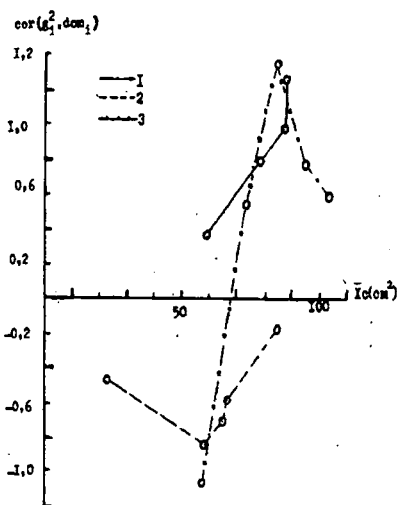


Рис. 4. Динамика корреляции $\text{cor}(g_1^2, \text{dom}_1)$ в онтогенезе в зависимости от среднего значения площади флагового листа по всем сортам (линиям).

Обозначения те же, что на рис. 2.

Выводы

1. Схемы наследования, генетическая детерминация признаков в онтогенезе меняются. Метод Гриффинга и Хеймана дает возможность получить более полную информацию при изучении сущности генетического детерминирования количественных признаков в онтогенезе.

2. В генетическом контроле признака высоты растений наряду с аддитивными эффектами генов в онтогенезе проявляются эффекты сверхдоминирования и неаллельное взаимодействие, вызываемое двумя сортами или линиями (4-я и 6-я). Линейная селекция по высоте растений для некоторых комбинаций эффективна на протяжении всего процесса развития, у некоторых отбор надежен лишь на последних

этапах онтогенеза (родительские формы 2-я и 6-я). Сорт Зазерский 85 (2) можно рекомендовать для селекции, направленной на снижение высоты растений при скрещивании с другими сортами (линиями), линию К-8695 (6) — для селекции на повышение высоты растений.

3. Главным в генетическом детерминировании площади флагового листа является аддитивное действие генов и доминирование, степень последнего у большинства родительских форм неполная.

ЛИТЕРАТУРА

1. Горикова В.А. Генетическое изучение сортообразцов ярового ячменя в системе диаллельных скрещиваний. — Селекция и семеноводство зерновых культур НИИ СХ Центр. Чернозем. полосы. — Каменная Степь, 1988, с. 72—81. — 2. Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. Переопределение генетических формул количественных признаков пшеницы в разных условиях среды. — Генетика, 1983, т. 19, № 11, с. 1811—1817. — 3. Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М. и др. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений. — Докл. АН СССР, 1984, т. 274, № 3, с. 720—723. — 4. Смирнов А.В. Моделирование относительной изменчивости признаков в селекционно-генетических исследованиях растений. — Автореф. докт. дис. М., 1987. — 5. Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А. Диаллельный анализ в селекции растений. Минск: Наука и техника, 1974. — 6. Федулова Н.М., Анисков Н.И. Показатели уровня стабильности основных элементов структуры урожая ярового ячменя. — Се-

меноводство и селекция с.-х. культур в Зап. Сибири. Новосибирск, 1990, с. 107—115. — 7. *Costantino R.F. Genetics*, 1967, vol. 59, № 3, p. 552—561. — 8. *Griffing J.B. Hered-*

ity, 1956, № 10, p. 31—50. — 9. *Hayman B.L. Genetics*, 1954, № 39, p. 789—809. — 10. *Jones R.V. Heredity*, 1965, vol. 20, № 1, p. 117—121.

Статья поступила 23 января 1995 г.

SUMMARY

Results of the experiments on diallel crossing 6 x 6 (1993 and 1994) have been used with investigating genetic determination of growth characters in spring barley in ontogenesis. Heiman's and Griffing'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.