

ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ

Известия ТСХА, выпуск 6, 2010 год

УДК 631.527.3:633.11 "321"

ОЦЕНКА ЭФФЕКТИВНОСТИ МЕТОДОВ ПОДБОРА РОДИТЕЛЬСКИХ ПАР НА ПРИМЕРЕ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

НГУЕН ТХАНЬ ТУАН, А.В. СМИРЯЕВ, С.С. БАЖЕНОВА

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур,
кафедра генетики и биотехнологии РГАУ - МСХА имени КА. Тимирязева)

Проведена экспериментальная оценка эффективности трех методов подбора родительских пар для гибридизации по данным об одиннадцати признаках в популяциях F_2 , F_3 и F_4 мягкой яровой пшеницы. Первый метод подбора основан на величине средних значений количественных признаков у двух родителей, второй — на основе расчета физиологически обоснованного показателя продукционного процесса, третий метод — на биометрико-генетическом показателе несходства формы реакции родителей. Выявлены методические проблемы, возникающие в процессе экспериментальной оценки.

Ключевые слова: подбор пар, генетическое несходство родителей, биометрико-генетические показатели, яровая пшеница.

В последние десятилетия в результате широкого обмена и использования селекционного материала из разных регионов мира географическая отдаленность центров создания сортов утратила первоначальное значение для подбора пар в селекции растений: родословные современных сортов часто включают формы, уже полученные из разных селекционных центров. Современные методы подбора пар для скрещивания с использованием молекулярно-генетических маркеров не всегда доступны и пока не гарантируют объективную оценку несходства по генам, определяющим хозяйственно ценные признаки. Поэтому необходимо совершенствовать альтернативные методы подбора пар, в частности, способы подбора, непосредственно по количественным признакам родительских форм [5].

При создании гибридных популяций используют различные схемы скрещиваний, с помощью которых

перекомбинируют ценные признаки генетически дивергентных родителей. За счет трансгрессионного расщепления и использования блоков коадаптивных генов появляется возможность улучшить выраженность хозяйственного признака у сорта по сравнению с его выраженностью у обоих родителей. При этом считается, что вероятность получения трансгрессий зависит от степени генетической отдаленности родительских форм.

Целью работы была экспериментальная оценка эффективности трех методов подбора родительских форм в селекции самоопыляющихся зерновых культур. В качестве объекта исследований нами использовалась мягкая яровая пшеница.

Материал и методика исследования

Первый метод — классический. Для скрещивания подбирают сорта с наиболее высоким средним выражением хозяйственно ценного при-

знака. Среднее значение признака у двух родительских сортов обозначено

$$(P_1+P_2)/2.$$

Второй метод — морфофизиологический, предложен профессором кафедры селекции и семеноводства полевых культур РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева Ю.Б. Коноваловым. Метод основан на том, что для подбора родителей предполагается использовать не сами признаки сортов, а характеристики физиологических процессов, их формирующих. Полагается, что благодаря многовариантности формирования комплексных признаков можно будет подбирать оптимальные пары и ослабить отрицательные корреляции между хозяйственно ценными признаками [1].

Работа по проверке эффективности морфофизиологического принципа ведется с 1995 г. на модельном комплексном признаке — продуктивности колоса (масса зерна главного колоса) мягкой яровой пшеницы. Она формируется двумя процессами: накоплением биомассы побега и ее использованием для формирования массы зерна колоса. Предполагается, что сорта с максимальной биомассой побега следует скрещивать с сортами, обладающими максимальным коэффициентом ее использования, что в результате удачной рекомбинации даст трансгрессию по продуктивности колоса. Степень взаимного дополнения двух родителей оценивалась специальным морфофизиологическим показателем, который далее обозначен Π [2]. Проверка такого принципа подбора пар заключалась в сопоставлении характеристик продуктивности колосьева гибридных популяций с этим показателем их родителей.

Третий метод — биометрико-генетический, предложенный профессором кафедры генетики РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева А.В. Смиряевым. Для получения максимального генетического разнообразия в расце-

плюющейся популяции предлагается подбирать пары сортов с максимальным несходством формы реакции ростового количественного признака на изменения условий выращивания в экологических градиентах и онтогенезе [3, 4]. В методе используют специальный показатель — метрику парного несходства генотипов, косвенно оценивающую их генетическое расстояние, т.е. несходство аллельного состава. Значения метрики парного несходства родительских генотипов, обозначенные H , получены ранее при обобщении измерений ростового количественного признака в диаллельном скрещивании сортов яровой пшеницы за 4 года, т.е. у родителей и их гибридов F_1 . В отличие от величины признака каждого генотипа значение метрики относится к их паре, что качественно усложняет анализ наследования аллельного несходства. Например, для пары родительских линий и их гибрида F_1 следует учитывать три значения метрики: несходство двух родителей, гибрида и первого родителя, гибрида и второго родителя (рис. 1).

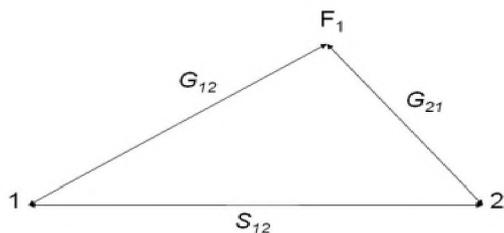


Рис. 1. Схема генетических расстояний трех генотипов, оцениваемых метрикой парного несходства: S_{12} — расстояние между родителями 1 и 2; G_{12} — между гибридом F_1 и 1-м его родителем; G_{21} — расстояние между гибридом и 2-м его родителем

Значение метрики H определяется вкладами некоторого количества полиморфных генов или блоков. Это те же гены, которые определяют разли-

чия величины количественного признака, используемые для построения метрики несходства, но их вклады в значение метрики, естественно, другие.

По аналогии с обычным диаллельным анализом по Хейману считаются выполненными шесть условий этого метода [6]. В частности, каждый полиморфный локус, определяющий несходство генотипов у гомозиготных родителей, может иметь только два аллельных состояния (нет множественного аллелизма) и что схема наследования метрики несходства аддитивно-доминантная (нет эпистаза). Последнее означает, что величина H — метрики несходства двух генотипов — это просто сумма вкладов их полиморфных локусов [3].

Для экспериментальной оценки эффективности названных методов подбора пар использованы 15 популяций F_2 (2008), F_3 (2009) и F_4 (2010), полученные при диаллельном скрещивании шести сортов и гомозиготных форм яровой пшеницы из коллекций системы ВИР: 1) к-58152, 2) Сибирская 3, 3) КГ 81220, 4) Planet, 5) st Mercheisto, 6) SV Sonett.

Опыты проводили на полях лаборатории селекции и семеноводства полевых культур РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева. Посев был проведен вручную, по 20 зерен в каждом из пяти учетных и двух защитных рядков делянки, по схеме рандомизированных повторений. Повторность опыта — 3-кратная. Уборку проводили вручную в фазу полной спелости, защитные и учетные рядки убирали отдельно. Каждая гибридная популяция представлена в повторении делянкой, на которой измеряли значения 8 признаков — элементов структуры урожайности у 20~30 растений. Это высота растения (далее признак имеет номер 1), длина колосового стержня (2), продуктивная кустистость (3), число продуктивных колосков главного колоса (4), число зерен главного коло-

са (5), масса зерна главного колоса (6), число зерен боковых колосьев (7), масса зерен боковых колосьев (8). Кроме того анализировали три расчетных признака: число зерен с растения (9), масса зерна с растения (10), масса 1000 зерен (11).

С помощью r — коэффициента корреляции — характеристики количественных признаков в гибридных популяциях F_2 , F_3 и F_4 сопоставлялись с показателями $(P_1+P_2)/2$, Π и H у пар их родителей.

Например, в соответствии с морфофизиологическим методом проф. Ю.Б. Коновалова [1] использовали такие показатели, как масса побега в фазу полного формирования зерна (п.ф.з.), обозначенная как M , и коэффициент использования массы побега — $K_{исп}$, показывающий отношение массы зерна в созревшем колосе к биомассе побега в п.ф.з. Следовало убедиться, что эти тесты адекватно характеризуют процессы формирования продуктивности колоса. Для этого был проведен корреляционный анализ их связи с продуктивностью колоса. Показатели обоих тестов сложили, предварительно пронормировав $K_{исп}$ по M , чтобы соблюсти их паритет. В качестве коэффициента нормирования $K_{норм}$ использовали отношение сумм показателей тестов в данный год: $\Sigma M / \Sigma K_{исп}$. Суммарный показатель $\Pi = (K_{исп} \times K_{норм} + M)$ назван показателем продукционного процесса (показатель взаимного дополнения физиологических процессов двух родительских сортов при формировании продуктивности растения).

Коэффициенты корреляции между показателем продукционного процесса Π и продуктивностью колоса для набора сортов, определенные в течение 6 лет, колебались от 0,98 до 1,00, т.е. свидетельствовали о функциональной связи, что, в свою очередь, говорит о том, что предложенные тесты полностью характеризуют уровень формирования продуктивно-

сти колоса [1]. Между M и $K_{исп}$ корреляция отсутствовала или была очень мала, что свидетельствует о возможности свободной рекомбинации и, в частности, о возникновении генотипов с максимальной биомассой побега и максимальным ее использованием для формирования продуктивности колоса. Последнее и является целью при подборе пар по морфофизиологическому принципу.

В соответствии с этими соображениями оценивали r — коэффициент корреляции показателя Π у пар сортов, во-первых, cm — средними значениями продуктивности главного колоса в их гибридных популяциях F_2 , F_3 и F_4 , во-вторых — с показателем $m+1,76\sqrt{D}$ в них. Последний показатель оценивает среднее значение продуктивности колоса в 10%-й доле растений, лучших по этому показателю, в каждой гибридной популяции. Подобные корреляции оценивали также для остальных 10 количественных признаков.

В соответствии с биометрико-генетическим методом [3] для прогноза генотипического разнообразия в популяциях F_2 , F_3 и F_4 использован

показатель H — несходной формы реакции родительских форм яровой пшеницы [4]. Прямую оценку генотипической изменчивости каждой популяции по каждому признаку проводили на основе показателя \sqrt{D} — среднего квадратического отклонения признака в популяции F_2 и отдельно в F_3 и F_4 . Окончательно оценивали r между показателем H и \sqrt{D} в F_2 , F_3 и F_4 .

Результаты и их обсуждение

в таблице 1 представлены коэффициенты корреляции для популяций F_2 , F_3 и F_4 по всем 11 признакам.

Из данных таблицы 1 видно, что для большинства признаков коэффициенты корреляции m — средних значений признаков в популяциях F_2 , F_3 и F_4 со средними значениями тех же признаков у двух родителей $[(P_1+P_2)/2]$ — достоверно положительны, т.е. первый метод подбора родительских форм выглядит надежным. Однако отметим, во-первых, различия коэффициентов корреляции одних и тех же признаков в F_2 , F_3 и F_4 . Возможно, это связано с различием условий выращивания в

Таблица 1

Коэффициенты корреляции ($r \times 100$) показателей трех методов для пар родителей с характеристиками их гибридных популяций F_2 (2008), F_3 (2009) и F_4 (2010)

Признак	1-й метод — $r \times 100 (P_1+P_2)/2$ с m			2-й метод — $r \times 100$ П с m и с $m+1,76 \sqrt{D}$ (после l)			3-й метод — $r \times 100$ H с \sqrt{D}		
	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.
1	93*	89*	93*	-13/-33	-49*/-45	20/7	14	-2	-30
2	60*	55*	83*	-4/-8	-8/-14	17/9	-6	-32	9
3	56*	67*	45	-16/-22	18/-2	18/-22	25	-12	-59*
4	44	53*	67*	-18/-13	35/-19	20/-47	14	-1	-1
5	71*	88*	7	38/22	4/-4	6/1	2	-4	-4
6	25	73*	18	22/-32	-6/-13	2/-6	28	-17	-52*
7	33	75*	51*	18/21	4/-7	-2/-37	-11	-23	-53*
8	6	75*	26	-12/-4	-3/-13	-5/-41	-12	-28	-52*
9	44	81*	59*	24/22	4/-5	4/-27	-10	-24	-57*
10	-17	72*	20	1/-5	-4/-25	1/-29	-7	-64*	-63*
11	88*	57*	92*	-31/-51*	-32/-4	-2/-6	48*	-25	52*

Примечание. * — Здесь и в других таблицах значимо при $p < 0,05$.

разные годы (учитывая экстремально засушливый 2010 г.), а также с высоким уровнем гетерозиготности популяций F_2 и F_3 . Во-вторых, для наиболее важных признаков (масса зерна главного колоса, масса зерна с растения) коэффициенты корреляции низкие. В третьих, сам принцип сравнения $(P_1+P_2)/2$ с m в один и тот же год недостаточно обоснован: прогноз эффективности подбора пар логично проводить по данным испытания родительских сортов в другие (например, предыдущие) годы.

В связи с этим дополнительно оценили коэффициенты z характеристики m гибридных популяций за каждый из трех лет со значениями $(P_1+P_2)/2$ пар их родительских сортов, усредненными за два другие года эксперимента. Этот способ 2 оценки $(P_1+P_2)/2$ по сравнению со способом оценки в таблице 1 показал некоторое снижение коэффициентов z для большинства признаков (табл. 2). Тем не менее, большинство коэффициентов z значимо положительны, но для важных признаков — незначимо отличаются от нуля.

Причины низких корреляций для наиболее важных признаков становятся ясными при оценке изменений самих значений m каждого признака гибридов по трем годам (2008, 2009, 2010). Пример приведен на рисунке 2. По годам существенно меняются даже ранги значений m для одних и

Таблица 2

Коэффициенты корреляции ($r \times 100$) для метода 1, оцененные способом 2

Признак	m за 2008 г., $(P_1+P_2)/2$ за 2009–2010 гг.	m за 2009 г., $(P_1+P_2)/2$ за 2008–2010 гг.	m за 2010 г., $(P_1+P_2)/2$ за 2008–2009 гг.
1	90*	88*	93*
2	56*	56*	87*
3	-41	3	-13
4	15	53*	75*
5	68*	81*	81*
6	5	56*	11
7	6	68*	64*
8	-48*	24	33
9	25	73*	74*
10	-47	61*	20
11	82*	63*	79*

тех же гибридов. Метод 1 при более обоснованном способе 2 оценки параметра $(P_1+P_2)/2$ родительских сортов не дает достаточно надежного прогноза для подбора пар по этим признакам.

В таблице 3 приведены коэффициенты корреляций $R_{8,9}$, $R_{8,10}$ и $R_{9,10}$ средних m и отдельно \sqrt{D} у гибридов для всех 11 признаков. Можно сделать вывод, что различия условий выращивания за три года, вызывающие взаимодействие «генотип - среда», высокая, хотя и снижающаяся гетерозиготность гибридных популяций F_2 , F_3 , F_4 , а также, возможно, аллоконкуренция между растениями на каждой делянке часто искажают

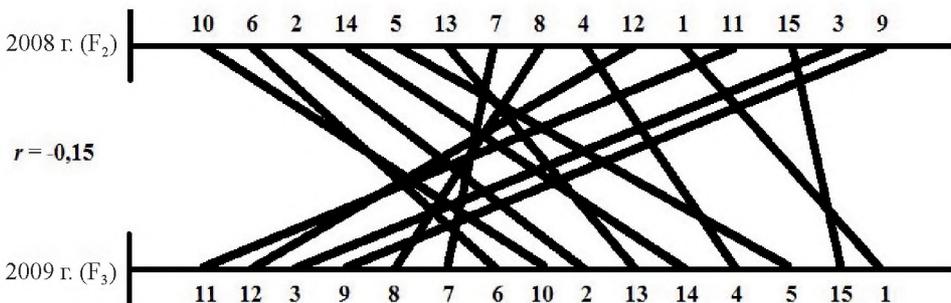


Рис. 2. Пример изменения показателя m гибридных популяций по признаку масса зерна с растения за 2 года. Приведено к одному масштабу

Таблица 3

Коэффициенты корреляций ($r \times 100$)
характеристик гибридных популяций
по годам

При- знак	2008–2009		2008–2010		2009–2010	
	m	\sqrt{D}	m	\sqrt{D}	m	\sqrt{D}
1	95*	93*	85*	62*	88*	80*
2	43	33	63*	4	59*	51*
3	4	5	2	-2	-8	26
4	31	1	27	-20	63*	42
5	70*	36	57*	47	64*	33
6	8	-8	15	24	15	22
7	27	59*	19	12	54*	43
8	-11	33	-3	10	14	10
9	36	57*	28	12	62*	41
10	-15	15	2	9	20	17
11	65*	18	64*	50	52*	32

целевую характеристику — среднее значение признака в будущих гомозиготных популяциях яровой пшеницы. Отметим также, что у шести родительских сортов (без гибридов) коэффициенты корреляций R_{8-9} , R_{8-10} и R_{9-10} для всех 11 признаков по средним m оказались достаточно высокими, а по \sqrt{D} — низкими.

В результате подобных изменчивых данных недостаточно для методически надежной оценки прогностической способности первого метода подбора пар для наиболее важных признаков.

Для оценки эффективности метода 2 подбора пар вначале на основе характеристик родительских форм по годам оценили $K_{исп}$ и M (табл. 4), а также средние значения по признаку масса зерна (продуктивность) главного колоса и показатели продукционного процесса в гибридных популяциях (табл. 5).

Показатель Π (метод 2 подбора пар) не имел значимых корреляций, ни с m — средними значениями, ни с показателями $m + 1,76\sqrt{D}$ признака масса зерна (продуктивность) главного колоса (отмечено жирным

Таблица 4

Показатели M — массы побега (г)
и $K_{исп}$ — коэффициенты использования
массы побега родительских форм
по годам

Роди- тели	2008 (F_2)		2009 (F_3)		2010 (F_4)	
	M	$K_{исп}$	M	$K_{исп}$	M	$K_{исп}$
1	46,15	0,49	35,09	0,52	30,25	0,29
2	59,62	0,40	50,01	0,46	36,34	0,28
3	49,65	0,35	50,08	0,36	38,46	0,25
4	53,12	0,50	42,81	0,55	38,01	0,28
5	54,17	0,48	46,81	0,49	39,89	0,28
6	67,99	0,45	47,79	0,47	31,84	0,30

шрифтом в табл. 1). То же относится к остальным 10 признакам таблицы 1.

Кроме того, методическая проблема оценки эффективности метода 2 аналогична методу 1: с учетом низких корреляций по годам характеристик гибридных популяций (см. табл. 3). Важно отметить, что оценки показателя Π были получены за те же годы, что и m , $m + 1,76\sqrt{D}$ (см. табл. 1). Поэтому дополнительно для каждой пары родительских сортов оценили показатель Π , усредненный за 4 года, предшествующие диаллельному скрещиванию сортов. Новые коэффициенты корреляции усредненных Π по 11 признакам в популяциях F_2 , F_3 , F_4 представлены в таблице 6. Они также оказались низкими.

Для популяций F_2 корреляции \sqrt{D} с Π (метод 3 подбора пар) низкие. Следует напомнить, что показатели Π несходства пар сортов (см. табл. 5) были оценены по данным за 4 года, предшествующих экспериментам по оценке эффективности методов подбора пар [4]. Неожиданные результаты получены при сопоставлении Π (см. табл. 5) с \sqrt{D} — генетической изменчивостью в популяциях F_3 и F_4 . В F_3 единственный достоверный коэффициент корреляции Π проявился с продуктивностью растений, при-

Таблица 5

Показатели m — средних значений массы зерна главного колоса (г),
 Π (г) — продукционного процесса (метод 2)
и H — несходства родительских форм (метод 3)
для 15 гибридных популяций F_2 , F_3 и F_4 по годам

Номер гибридов	2008 (F_2)		2009 (F_3)		2010 (F_4)		H
	m	Π	m	Π	m	Π	
1×2	1,94	119,95	1,73	98,99	1,32	72,78	1,29
1×3	2,15	109,98	1,44	99,06	1,43	74,9	0,85
1×4	2,19	114,69	2,00	94,62	1,32	74,45	1,68
1×5	1,90	114,5	1,78	95,79	1,18	76,33	1,45
1×6	2,28	128,32	1,67	96,77	1,14	69,54	0,93
2×3	2,11	108,87	1,46	93,41	1,18	73,64	1,60
2×4	2,02	121,19	1,76	101,82	1,37	73,19	1,39
2×5	2,14	118,72	1,88	96,17	1,29	75,07	0,98
2×6	2,11	123,4	1,77	94,28	1,25	74,04	1,09
3×4	2,13	114,69	1,67	101,89	1,13	73,64	1,75
3×5	1,87	113,27	1,61	96,24	1,04	75,07	1,56
3×6	2,33	123,4	1,52	94,35	1,21	76,16	1,01
4×5	2,17	115,74	1,79	98,62	1,37	75,07	0,76
4×6	1,85	129,56	1,75	99,60	1,18	75,71	1,44
5×6	2,44	127,09	1,91	93,95	1,21	77,59	1,19

Таблица 6

Коэффициенты корреляции ($r \times 100$) показателей Π , усредненных за 4 года,
и двух характеристик гибридных популяций (m и $m+1,76x\sqrt{D}$),
представляющих интерес в методе 2 подбора пар

Признак	2008 (F_2)		2009 (F_3)		2010 (F_4)	
	m	$m+1,76x\sqrt{D}$	m	$m+1,76x\sqrt{D}$	m	$m+1,76x\sqrt{D}$
1	27	7	33	6	46	17
2	17	26	39	28	50*	27
3	-42	-44	11	-6	7	-23
4	41	59*	37	27	41	12
5	-37	-49*	5	-18	6	-30
6	-27	-42	13	-6	33	6
7	-57*	-58*	14	-7	-6	-29
8	-55*	-54*	21	-4	8	-18
9	-57*	-58*	12	-8	0	-26
10	-44	-49*	19	-40	19	-12
11	24	-4	12	8	26	16

чем он был отрицательный (-0,64*). В F_4 он также был достоверно отрицательный (-0,63*), как и корреляции с несколькими другими признаками, т.е. r имеет противоположный знак по сравнению с ожидаемым. Исключение составил признак массы 1000 зерен (см. табл. 1).

С учетом остаточной гетерозиготности в популяциях F_3 и экстремальных условий 2010 г. для получения более надежных оценок эффективности методов подбора пар следует продолжить эксперимент в поколениях расщепляющихся популяций яровой пшеницы.

Библиографический список

1. *Коновалов Ю.Б.* Отчет по теме «Исследование комплементации продуктивных процессов у пшеницы и селекция яровой пшеницы, ячменя и узколистного люпина». М.: МСХА, 2002.
2. *Коновалов Ю.Б., Тарарина В.В., Хунацария Т.И.* Новые морфофизиологические показатели для оценки сортов яровой пшеницы // Доклад ВАСХНИЛ, 1990. № 12. С. 2-4.
3. *Смиряев А.В.* Биометрико-генетический анализ несходства генотипов. Модель и параметры // Генетика, 2008. Т. 44. № 2. С. 269-275.
4. *Смиряев А.В., Пыльное В.В.* Биометрико-генетический анализ несходства генотипов в диаллельном скрещивании яровой пшеницы // Генетика, 2008. Т. 44. № 2. С. 276-282.
5. *Смиряев А.В., Кильчевский А.В.* Генетика популяций и количественных признаков. М.: КолосС, 2007.
6. *Наутан В.И.* The theory and analysis of variance of diallel crosses // Genetics, 1958. V. 43. P. 63-85.

SUMMARY

The experimental evaluation of effectiveness for three methods of selection of parental pairs for hybridization is made on the data of eleven traits in F₂, F₃, F₄ spring wheat populations. First selection method is based on the average values of quantitative traits of two parents. The second method — on the calculation of physiologically based indicators of the production process. The third method — on the biometrical-genetic dissimilarity index of shape reaction of two parents. Methodological problems that arise during the experimental evaluation are posed.

Key words: selection of pairs, genetic diversity of parents, classical, morpho-physiological and biometrical-genetic indicators, spring wheat.

Нгуен Тхань Туан — асп. кафедры селекции и семеноводства полевых культур РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева. Тел. (499) 972-12-72.

Смиряев Анатолий Владимирович — д. б. н. Тел. (499) 976-08-94.

Эл. почта: genetics@timacad.ru

Баженова Светлана Сергеевна — к. с.-х. н.