

УДК 633.11:631.523.5

НАСЛЕДОВАНИЕ ПАРАМЕТРОВ НЕСХОДСТВА ГЕНОТИПОВ В ДИАЛЛЕЛЬНОМ СКРЕЩИВАНИИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

А.В. СМИРЯЕВ, В.В. ПЫЛЬНЕВ

(Кафедра генетики,
кафедра селекции и семеноводства полевых культур)

Введены параметры для анализа наследования парного несходства генотипов. Для несходства по форме и норме реакции проведен корреляционный анализ этих параметров на примере сортов и гибридов F₂ диаллельного скрещивания яровой пшеницы.

В генетике количественных признаков используют различные метрики, характеризующие парное несходство (генетическое расстояние) генотипов. Например, коэффициент корреляции средовой изменчивости одного признака двух генотипов на основе комплекса признаков — евклидово расстояние и расстояние Махаланобиса и др. В селекции растений подобные метрики применяют для оценки генетической дивергенции — аллельного несходства при подборе пар сортов для скрещивания [2].

Ранее авторами была выявлена корреляционная связь парного несходства аллельного состава 22 сортов озимой пшеницы с несходством их формы реакции в онтогенезе по ростовым признакам при изменении условий совместного испытания сортов [4]. Количественно метрика такого несходства определяется суммой квадратов отклонений многократных измерений ростового признака от квадратичной регрессии этих значений у одного сорта относитель-

но другого [3]. Отклонения взвешиваются с учетом ошибок измерений в повторениях и автокорреляций этих ошибок в онтогенезе. Такая метрика разлагается на 2 составляющие: «негладкость» кривой относительно роста признака в онтогенезе для каждой среды (года) испытания, просуммированная по средам, и «расхождение» этих кривых по средам. Выявленную положительную корреляцию несходства формы реакции и аллельного состава сортов можно объяснить следующим образом.

В онтогенезе каждое существенное изменение условий выращивания вызывает отклонения скорости роста многих количественных признаков, причем различия таких реакций 2 сравниваемых сортов существенно зависят от большого числа полиморфных локусов. Позже обычно происходит частичная компенсация отклонений физиологических процессов, в т. ч. ростовых, но также по-разному в зависимости от аллельного состава полиморфных локусов [6].

Названная выше метрика несходства формы реакции 2 сортов по конкретному ростовому признаку (например, по высоте растений) накапливает информацию о несходстве отклонений и компенсаций у 2 сортов за весь период до окончания роста признака. В этом основное отличие метрики несходства по форме реакции, например, от евклидова расстояния, которое определяется по следующей формуле:

$$ds_{ij} = \sum_{k=1}^N (x_{ik} - x_{jk})^2 / \sigma_k^2,$$

где x_{ik} , x_{jk} — значения k -то признака комплекса из N признаков у i -го и j -го сортов, σ_k^2 — дисперсия значений k -го признака по всему набору сравниваемых сортов [2].

Можно использовать модификацию евклидова расстояния: в качестве комплекса признаков включать в метрику результаты многократных измерений 1 ростового признака в онтогенезе и в разных условиях совместного испытания сортов (формула в следующем разделе). Но при большем отклонении роста в онтогенезе у 1 из 2 сравниваемых сортов евклидово расстояние может даже сократиться, если значения признака у них сблизилась. Можно сказать, что в отличие от метрики несходства по форме реакции евклидово расстояние в большей степени отражает несходство по норме реакции сравниваемых генотипов.

Включение в любую метрику несходства повторных оценок признака (признаков) по каждому году совместного испытания сортов отдельно увеличивает информацию о несходстве их аллельного состава по все большему числу локусов. Это следствие так называемого переопределения генетической формулы

количественного признака [1]. В результате в поздних поколениях расщепления после скрещивания сортов-самоопылителей с большими значениями метрики парного несходства увеличивается вероятность получения трансгрессивных форм по многим количественным признакам.

Значение любой метрики несходства в отличие от величины количественного признака каждого из генотипов относится к их паре. Это качественно усложняет анализ наследования, например, при сопоставлении несходства у пар сортов-самоопылителей и их потомства. Целью данной работы является изучение наследования параметров несходства по форме и норме реакции, полученных на основе многократных измерений одного ростового количественного признака в рамках диаллельного скрещивания сортов.

Материал и методика

Использованы 4-летние данные измерений высоты растений 8 сортов и гомозиготных форм яровой пшеницы из коллекции ВИР (к58152, Сибирская 65, Сибирская 3, RT 81220, Planet, st. Mercheisto, SV Sonnett, Opal), а также их 28 гибридов F_2 . Каждый гибрид представлен растениями, полученными как от прямого, так и от обратного скрещивания 2 сортов, что позволяет не учитывать реципрокный эффект. Повторность опыта 3-кратная, каждая форма в повторении представлена тремя рядками по 12-15 растений. Каждое измерение в повторении — результат усреднения высоты 10-12 растений среднего рядка. По годам число измерений высоты у сортов и гибридов F_2 в онтогенезе составляло от 5 до 9, общее число — 29 измерений.

Исходными данными для всех вычислений служили величины $x_{i\bar{p}i}$ — средняя высота растений сорта или гибрида F_t \bar{i} -го и j -го сортов в κ -м измерении l -го повторения опыта. По этим данным вычисляли также $sr I$ — дисперсию ошибки каждого измерения признака в повторениях и автокорреляции этих ошибок между измерениями одного года.

Изучали наследование парного несходства генотипов диаллельной схемы по норме и форме реакции.

В первом случае для каждой пары сортов вычисляли евклидово расстояние

$$ds_{ij} = \sum_{k=1}^{29} (x_{ik} - x_{jk})^2 / \sigma_k^2,$$

где x_{ik} , x_{jk} — средние по \bar{b} повторениям значения высоты растений \bar{i} -го и j -го сортов в κ -ом измерении.

Аналогично для гибридов F_i диаллельной схемы оценивали евклидово расстояние между гибридом и каждым из 2 его родительских сортов.

Дополнительно введен ряд параметров. Основные из них: 1) $cLFS^{\wedge} = dFs, + cLFS$, — сумма евклидовых расстояний от гибрида F_i до \bar{i} -го и j -го родительских сортов; 2) $D_i = 1 - dFs, / cLFS_{ij}$ — степень доминирования \bar{i} -го сорта по норме реакции; 3) $dhij$ — параметр, подобный квадрату отклонения величины обычного количественного признака гибрида F_i от признака у F_a — гипотетического гибрида \bar{i} -го и j -го сортов при так называемой аддитивной схеме наследования. При этой схеме величина признака гибрида равна среднему арифметическому признака у 2 родителей. В данном случае $d\bar{r}_{i,j}$, равен евклидову расстоянию между гибридом F_i и $F_{i,j}$, высота которого в любом из 29 измерений равна $(x_{i,k} + x_{j,k}) / 2$. Такой гибрид

имеет минимальную сумму евклидовых расстояний до 2 родительских сортов, равную $ds_{ij} / 2$.

Во втором случае для оценки наследования парного несходства по форме реакции используется основная метрика $1/s_{ij}$ — сумма квадратов отклонения от квадратичной регрессионной связи \bar{i} -го и j -го сортов (см. введение). Кроме того, предлагаются аналогичные первому случаю 3 параметра: 1) $gr_{i,j} = d\bar{r}_{i,j} + c?$, — сумма несходств по форме реакции гибрида F_i и родительских сортов (\bar{i} и j); 2) $G_i = 1 - g_{i,j} / g_{i,j}$ — степень доминирования \bar{i} -го сорта по форме реакции; 3) fha — параметр отклонения от аддитивной схемы наследования. Он равен степени несходства по форме реакции гибрида F_j и F_a — определенного выше гипотетического гибрида \bar{i} -го и j -го сортов. Несложно показать, что, как и для евклидова расстояния, именно гибрид F_a имеет минимальное суммарное несходство по форме реакции с 2 родительскими сортами (\bar{i} и j), равное $fs_{ij} / 2$.

Результаты и их обсуждение

Степень наследования несходства, казалось бы, можно оценить через коэффициенты корреляции величин fs_H (или ds_{ij}) — показателей несходства 28 пар родителей и d_{ij} (или $dFs_{i,j}$) — 28 сумм несходства гибридов F_i с 2 их родителями. Однако последние суммы отчасти возрастают при увеличении несходства самих родителей, что наверняка зависит оценку степени наследования. Поэтому перед проведением корреляционного анализа следует устранить дополнительное прямое влияние несходства самих родителей на величину d_{ij} (или $dFs_{i,j}$): из каждой такой суммы достаточно вычесть минимальное по значению несходство гибрида F_a с 2 родитель-

скими сортами. Для несходства по форме и норме реакции это составит: $\partial_u - fS_{ij}/2$ и $dFs_{ij} - ds_{,,}/2$. Расчет показал, что такие разности очень тесно коррелируют с fh_{ij} и dh_{ij} соответственно. Коэффициенты корреляции составили 0,99 и 0,89.

Следовательно, в дальнейшем анализе можно обойтись без параметров $g_{,j}$ и $dFs_{,j}$. Достаточно оценить корреляционные связи $/s_{,,}$ с $/\gamma$, $ds_{,,}$ с dh_{ij} для 28 пар сортов и их гибридов E (таблица).

Корреляционная матрица параметров несходства по результатам 29 измерений высоты растений за 4 года. Критические значения коэффициентов: 0,37 для 95% уровня значимости, 0,48 — для 99%

	fs_{ij}	fh_{ij}	ds_{ij}	dh_{ij}
fs_{ij}	—			
fh_{ij}	0,70	—		
ds_{ij}	0,27	0,11	—	
dh_{ij}	0,61	0,52	0,54	—

Судя по коэффициентам корреляции наследуемость несходства как по форме ($r=0,70$), так и по норме ($r=0,54$) реакции достаточно высока.

В некоторых работах выявлена положительная корреляционная связь несходства сортов-самоопылителей по обычным количественным признакам или по ОКС с гетерозиготностью гибридов F₁ по локусам, определяющим изменчивость этих признаков. Причем связь гетерозиготности с отклонением от аддитивной схемы наследования и с гетерозисом гибридов F₁ сложна и неоднозначна [5]. Неоднозначность проявляется и для 2 рассмотренных метрик несходства.

С одной стороны, судя по коэффициентам из таблицы показатели неаддитивности наследования (dh_{ij} и fh_{ij}) по норме и форме реакции коррелируют между собой, fs^{\wedge} кор-

релируют с dh^{\wedge} , а ds_{ij} с fh_{ij} не коррелируют. С другой стороны, судя по коэффициентам из таблицы корреляционная связь между $/s_{,,}$ с $ds_{,,}$ незначима.

Последнее подтверждает для яровой пшеницы выводы, ранее полученные для озимой пшеницы: характеристики несходства пар сортов по норме и форме реакции отражают разные аспекты несходства. Причем несходство по норме реакции слабо связано с различиями аллельного состава сортов [4]. Такой вывод следовал из отсутствия корреляции между $/s_{,7}$ — параметром парного несходства сортов по форме реакции с $|b_{-}b_{-3}|$ — модулем разности коэффициентов линейной регрессии признака γ -го сорта на j -й и j -го на γ -й. Параметр $\backslash b_{\gamma}b_{\gamma} \backslash$ — еще одна оценка несходства сортов по норме реакции.

Этот параметр, оцененный по 29 измерениям высоты 8 сортов яровой пшеницы, коррелировал с $ds_{,,}$ ($r=0,64$), но не коррелировал с $/s_{,j}$ — несходством сортов по форме реакции ($r=0,17$). Дополнительно оценили связь двух последних параметров парного несходства 8 сортов с $\Lambda_{,,}$ — парным несходством средних за 4 года значений высоты их растений, измеренных при уборке. Была установлена значимая корреляция $D_{,,}$ с $ds_{,,}$ ($r=0,67$), но с fs_{ij} корреляция отсутствовала ($r=0,07$).

По-видимому, при селекции сортов-самоопылителей норму реакции по количественным признакам изменить проще, чем форму реакции. Например, достаточно ввести один-два гена короткостебельности, чтобы значительно снизилась норма реакции нового сорта по высоте растений и соответственно коэффициент $\>_{,,}$.

Показатель fs_{ij} парного несходства формы реакции сортов за 4 года

был разложен на 2 составляющие (см. введение). Выяснилось, что показатель f_{hij} гибридов более тесно коррелирует с суммарной «негладкостью» относительных кривых роста пар их родительских сортов ($r_{,j}=0,75$), чем с «расхождением» этих кривых по годам эксперимента ($r_p=0,44$). Обе эти составляющие не коррелируют с $ds_{,j}$ — несходством сортов по норме реакции ($r_{,j}=0,34$, $r_p=0,11$).

Между показателями доминирования по форме ($G_{,j}$) и норме ($D_{,j}$) реакции не отмечено значимой корреляции ($r=0,31$). Эти показатели доминирования нельзя прямо сопоставить с f_{hn} и $dhi_{,j}$ так как первые относятся лишь к одному из родительских сортов, а вторые — к гибриду 2 сортов. Для выяснения роли доминирования в отклонении от аддитивного наследования гибридов F_j дополнительно ввели параметр смещения каждого гибрида относительно наиболее сходного с ним родительского сорта. Для несходства по форме реакции смещение вводится следующим образом: $Gm_{ij} = \max(G_{,j}; G_{,i})$, аналогично по норме реакции: $Dm_{,j} = \max(D_{,j}; D_{,i})$.

Линейная связь между $Gm_{,j}$ и $h_{,j}$, отсутствовала ($r=-0,02$), а между $Dm_{,j}$ и $dhi_{,j}$ была значимо положительной ($r=0,47$). Следовательно, отклонения по форме реакции от аддитивного наследования у гибридов никак не связаны с доминированием одного из родительских сортов, а по норме реакции вклад доминирования существенен. Связь между самими показателями смещения $Gm_{,j}$ и $Dm_{,j}$, естественно, оказалась незначимой ($r=0,31$). Дополнительно оценили $r(s_{,j}; Gm_{,j}) = 0,21$ (незначима) и $r(s_{,j}; Dm_{,j}) = 0,53$ (значима).

Оценена также корреляционная связь среднего несходства каждого

сорта по отношению к остальным 7 сортам со средним уровнем неаддитивности наследования его гибридов F_i (8 пар чисел). Как по форме, так и по норме реакции эти связи высоко достоверны. В первом случае $r=0,87$, во втором $r=0,74$ при 95%-м критическом уровне $r=0,63$.

Наконец были оценены корреляции 2 дополнительных параметров, отражающих несходство генотипов с гипотетическим средним генотипом диаллельной схемы. Эти параметры подобны оценкам общей комбинационной способности в обычном диаллельном анализе количественного признака. Первый параметр — несходство по форме или норме реакции конкретного сорта с гипотетическим сортом, имеющим в каждом из 29 измерений значение высоты, усредненное по всем 8 сортам. Второй — среднее несходство 7 гибридов F_b где участвует тот же сорт с аналогичным гипотетическим гибридом, усредненным по всем 28 гибридам диаллельной схемы. По форме реакции корреляция этих 2 параметров несходства для 8 сортов составила 0,77, что достоверно больше 0. То есть в рассмотренной диаллельной схеме наследуемость отклонения от гипотетического среднего сорта по форме реакции высока. По норме реакции аналогичная корреляция недостоверна ($r=0,41$).

Все выводы, полученные при анализе коэффициентов корреляции, естественно, относятся лишь к линейным составляющим связей между значениями пар изученных параметров. Однако при непосредственном просмотре распределений экспериментальных значений параметров на плоскости ни для одной пары параметров не проявились нелинейные тенденции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720-729. —
2. Смиряев А.В., Мартынов С.П., Кильчевский А.В. Биометрия в генетике и селекции растений. М.: Изд-во МСХА, 1992. —
3. Смиряев А.В. Анализ сходства генотипов по эколого-онтогенетической изменчивости ростового признака // Генетика, 1997. Т. 33. № 1. С. 61-67. —
4. Смиряев А.В., Пыльное В.В., Тао Юн-Шен. Сопоставление параметров относительной изменчивости ростовых признаков и генетического сходства сортов озимой пшеницы // Генетика. 1997. Т. 33. № 1. С. 68-77. —
5. Смиряев А.В., Мартынов С.П., Толстова О.В. Прогноз гетерозиса и сравнение гетерозиготности гибридов F₂ самоопылителей с помощью евклидова расстояния // Изв. ТСХА, 1999. Вып. 3. С. 51-57. —
6. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М.: Колос, 1992.

SUMMARY

Parameters for analysis of pair genotype dissimilarity heritability were introduced. Correlative analysis of these parameters was made to show dissimilarity of reaction form and norm with spring wheat and hybrids F₂ diallele crossed.