

ДИАЛЕЛЬНИЙ АНАЛІЗ ДАТИ КОЛОСІННЯ ОЗИМОЇ М’ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ПРИ ВАРІЮВАННІ ЯРОВІЗАЦІЇ ТА ФОТОПЕРІОДУ

А.Ф.Стельмах¹, В.П. Герасименко²

¹ Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства і сортовивчення УААН

² Одеський державний аграрний університет

У повному діалельному F₁ наборі гібридів 6 ліній озимої м’якої пшениці з окремими ідентифікованими якісними *Vrd-* і *Ppd-* генами вивчали можливість оцінки генетичних параметрів систем, що контролюють кількісні ознаки відповіді на яровізацію, фотореакцію та скоростиглість *per se*. Діалельний аналіз дати колосіння характеризував ці параметри, головним чином, за ознакою скоростиглості *per se* у варіанті 60-добової яровізації з наступним вирощуванням на природному фотоперіоді. Подібне вирощування на скороченому до 10 годин фотоперіоді сприяло виявленню генетичних параметрів систем контролю фотореакції, а варіант 30-добової яровізації з вирощуванням на природному освітленні – параметрів систем контролю яровізації.

Озима пшениця, генетичні системи, яровізація, фотореакція, скоростиглість, діалельний аналіз, генетичні параметри

Озимі генотипи м’якої пшениці відрізняються від ярих рецесивністю за системою *vm* генів (наявність чіткої відповіді на яровізацію) при різноманітності обох типів за системою генів *Ppd* (контроль фотореакції) і за мінорною системою *Eps* пізньо-/скоростиглості *per se*. Тривалість потреби в яровізації контролюється іншою системою генів *Vrd* [1]. Для вказаних систем (окрім *Eps*) відомі окремі локуси, ідентифіковані їх алелі з чіткими якісними ефектами щодо темпів початкового розвитку. Причому різноманіття даних ефектів виявляється у тривалості проходження 2-го етапу органогенезу за системами *Vm/Vrd* генів, 3-5-х етапів – *Ppd* і до 8-го етапу – *Eps* [2], що впливає не тільки на темпи колосіння і формування елементів структури врожаю, але й на особливості адаптивних реакцій [3, 4]. Вказані якісні ефекти окремих локусів вивчені, головним чином, класичним генетичним аналізом з використанням ідентифікованих ізогенних та конгенних ліній.

У той же час темпи розвитку (дата колосіння, зокрема) відносяться до класичних кількісних ознак, різноманіття яких контролюється полігенними системами, більшість ефектів їх окремих локусів мінорні і не ідентифікуються якісно. Генетичні параметри таких ознак виявляються звичайно діалельним аналізом [5], який поки що не використовувався для характеристики цілісних систем (а не окремих локусів) контрольно тривалості яровизаційної потреби, фотореакції та скоростиглості *per se*. Тому нами здійснена спроба оцінки можливостей діалельного аналізу дати колосіння в спеціально спланованому експерименті для характеристики вказаних систем озимої м'якої пшениці.

За повною діалельною схемою у 2006 році схрещували 6 ліній з окремими ідентифікованими генами систем *Vrd* і *Ppd* (табл. 1). Наступного року пророщували в паперових рулонах по 15 зерен кожної комбінації схрещування і батьківських ліній (всього 36 генотипів) для 4 варіантів комбінації тривалостей попередньої яровизації та наступного фотоперіоду при вирощуванні: яровизація 30 діб + природний фотоперіод (30П), яровизація 45 діб + природний фотоперіод (45П), яровизація 60 діб + природний фотоперіод (60П) і яровизація 60 діб + скорочений до 10 годин фотоперіод (60К). Методики яровизації та скорочення фотоперіоду детально описані раніше [6].

Таблиця 1.

Перелік використаних ліній та їх генотипи

Лінія	Скорочення	<i>Vrd</i>	<i>Ppd</i>
Миронівська 808	M00	рецесив	рецесив
Миронівська 808 <i>Vrd 1</i>	MV1	<i>Vrd 1</i>	рецесив
Миронівська 808 <i>Vrd 2</i>	MV2	<i>Vrd 2</i>	рецесив
Миронівська 808 <i>Ppd B1a</i>	MP2	?	<i>Ppd B1a</i>
Сappelle Desprez <i>Ppd B1a</i>	CP2	?	<i>Ppd B1a</i>
CIANO <i>Ppd D1a</i>	CP1	?	<i>Ppd D1a</i>

Строки пророщування розраховували з наміром подальшої одночасної висадки проростків усіх 4 варіантів 25 квітня при мінімальній імовірності низьких яровизаційних температур. По 10 проростків кожного генотипу в кожному варіанті висаджували в окремий посуд з 5 кг просіяного чорнозему. Скорочення фотоперіоду тривало 5 тижнів до початку колосіння першої рослини. Під час вегетації здійснювали полив, підживлення розчином нітроамфоски та обробку проти захворювань і шкідників. З появою верхівки колоса із піхви верхнього листа центрального стебла реєстрували дати колосіння індивідуальних рослин, які трансформували в кількість днів від висадки до колосіння

(КДК). Отримані дані в кожному із 4 варіантів піддавали діалельному аналізу за Мазером і Джінксом [7].

Вихідна модель для аналізу отриманих результатів у конкретному варіанті експерименту відповідала формулі:

$$X_i = m + V_i + P_i + L_i + e, \quad \text{де}$$

X_i – середня КДК i -го генотипу; m – загальна середня всіх генотипів у межах варіанта; V_i – ефект системи генів *Vrd*; P_i – ефект системи генів *Ppd*; L_i – ефект системи генів *Eps*; e – середовищне відхилення. Відповідно, варіанса середньої КДК включала суму варіанс усіх ефектів.

Теоретичне підґрунтя для співставлення результатів аналізу різних варіантів досліду базувалося на відомих положеннях, що максимальна яровизація задовольняє її потребу всіх генотипів і тим самим нівелює різноманіття за КДК, яке обумовлено системою генів *Vrd* (виключає компонент варіанси). Недояровизація ж, навпаки, дозволяє виявити таке різноманіття, а різниця між варіантами тривалості яровизації при вирощуванні на подовженому (природному) фотоперіоді характеризує ступінь відповіді генотипів на яровизацію прискоренням або затримкою колосіння. Аналогічно, подовжений фотоперіод на 3-5 етапах органогенезу нівелює різноманіття за фоточутливістю (після задоволення яровизаційної потреби), а скорочений фотоперіод сприяє його виявленню. Тобто, різниця середніх між варіантами 60К – 60П має характеризувати ступінь фотореакції конкретних генотипів. Відповідно, різниця варіанс між вказаними варіантами буде мірою варіювання характеристик, що обговорюються.

Варіант 45П виявився проміжним з точки зору задоволення яровизаційної потреби лише у частки дослідних генотипів, і щоб не загроможувати статтю експериментальним матеріалом, тут його аналізувати не будемо. Оскільки для оцінок використано аж 36 різних комбінацій генотипів, для прикладу вихідних даних наведемо результати оцінок КДК у 3 варіантах лише для батьківських ліній всього набору (табл. 2). Дійсно, різноманіття генотипів за КДК у варіанті 60П мінімальне, і воно могло бути обумовлено в основному генетичним компонентом L_i та слабким залишком ефектів *Vrd* і *Ppd* генів (якщо знехтувати компонентом $G \times E$ взаємодії). Головним чинником максимального генетичного варіювання у варіанті 30П міг бути ефект *Vrd* генів, при слабкій участі ефектів L_i та залишку P_i ; а у варіанті 60К, – навпаки, ефект *Ppd* генів при слабкій участі ефектів L_i та залишку V_i .

Таблиця 2.

Середня КДК батьківських ліній (діб) та їх реакції					
Лінії	Варіанти			відгук на яровизацію	фото-реакція
	30П	60П	60К		
M00	118,8	48,0	73,8	70,8	25,8
MV1	58,2	45,0	72,2	13,2	27,2
MV2	73,2	45,2	73,4	28,0	28,2
MP2	55,6	41,6	64,2	14,0	22,6
CP2	54,2	44,2	55,2	10,0	11,0
CP1	42,2	40,4	43,0	1,8	2,6
HP _{0,05}	1,52	1,31	1,37	3,13	2,05

Ефект яровизації виявився максимальним у рецесивного генотипу M00, він суттєво зменшився у ізогенної лінії-носія домінантного *Vrd 2* і ще більш суттєво – у носія *Vrd 1*. Цей ефект у лінії MP2 був однаковим з таким у лінії MV1, а у двох останніх ліній – ще меншим (тобто їх потреба в яровизації була ще коротшою). Рівень фотореакції перших трьох ліній виявився практично однаковим, що могло свідчити про їх рецесивність за системою *ppd* генів у схожому генотипі. А фотореакція носіїв домінантних *Ppd* генів зменшувалася, причому максимально у лінії CP1 з домінантним *Ppd D1a* геном. Аналогічним чином міг бути охарактеризований і кожен з гібридів F₁.

Розглянемо кількісні оцінки дії конкретних генетичних систем на підставі результатів діалельного аналізу. Дисперсійний аналіз виявив у кожному варіанті високо достовірне різноманіття генотипів за КДК (табл. 3), а також щодо ЗКЗ і СКЗ цієї ознаки у конкретних генотипів (F фактичне перебільшувало F_{0,01}). У той же час не виявлено впливу реципрокних ефектів у використаному наборі.

Таблиця 3.

Фактичні значення F-критерію із дисперсійного аналізу				
Джерело варіювання	Варіанти			F _{0,01} табличне
	30П	60П	60К	
Генотипи	4578,9	50,07	698,1	
ЗКЗ	26272,5	260,11	3134,3	3,32
СКЗ	1926,1	29,10	582,8	2,04
Реципроки	0,69	1,03	1,21	2,04

Як і очікувалося, аналіз ефектів ЗКЗ досліджуваних генотипів за КДК (табл. 4) свідчить про їх максимальний розмах у варіанті 30П (середнє квадратичне відхилення дорівнює 13,2), тобто недостатнє задо-

волення потреби в яровизації окремих генотипів є головним чинником варіювання КДК у даному досліді. Задоволення ж потреби в яровизації і нівелювання фотореакції у варіанті 60П призвело до мінімалізації варіювання ефектів ЗКЗ між генотипами ($\sigma = 1,16$ лише), яке могло бути головним чином обумовлено різноманіттям за мінорною системою *Eps* генів). Варіювання ефектів ЗКЗ за рахунок дії різноманіття генів контролю фотореакції у даному наборі (варіант 60К, $\sigma = 4,06$) було суттєво більше такого у варіанті 60П, але значно поступалося йому у варіанті 30П. Тобто, діалельний аналіз показує, що система контролю яровизації виступає головним чинником різноманіття темпів початкового розвитку озимих пшениць, різноманіття за фотореакцією призводить до значно слабших ефектів, яким суттєво поступаються ефекти генів скоростиглості *per se*.

Таблиця 4.

Ефекти ЗКЗ ліній (діб КДК) за варіантами досліді

Лінії \ варіанти	30П	60П	60К
M00	+24,16	+1,60	+2,13
MV1	-1,82	+0,65	+2,54
MV2	+1,98	+0,57	+2,94
MP2	-1,84	-1,48	+1,90
CP2	-14,86	-0,58	-2,12
CP1	-7,62	-0,95	-7,40
σ	13,2	1,16	4,06
HP _{0,05} середніх	0,15	0,13	0,13
HP _{0,05} різниць	0,23	0,20	0,20

Генотип M00 виявляє максимальну ЗКЗ затримки колосіння у варіанті 30П через рецесивність *vrd* генів, деяка затримка притаманна й лінії MV2. А лінії CP2 і CP1 виявили значну ЗКЗ прискорення колосіння, що могло свідчити про наявність у них домінантних *Vrd* генів. Ефект же ЗКЗ ліній MV1 і MP2 був практично однаковим, можливо, через присутність у MP2 домінантного *Vrd 1* гена. Рецесивність генів *ppd* у перших трьох ліній обумовила значні й близькі величини ефектів ЗКЗ затримки колосіння у варіанті 60К, а домінантність *Ppd* генів у двох останніх ліній – суттєві ефекти ЗКЗ прискорення колосіння (з перевагою носія *Ppd D1a*). У цьому варіанті трохи дивує різниця ефектів ЗКЗ між лініями MP2 і CP2, що можливо лише через суттєві відмінності генофонів цих ліній за іншими (крім ідентифікованих) генами. Така можливість підтверджується фактом значного ЗКЗ прискорення колосіння для лінії MP2 у варіанті 60П через систему *Eps* генів.

Припущення про можливість виявлення генетичних ефектів різних систем контролю темпів початкового розвитку, що успадковуються незалежно, за прийнятими варіантами досліджується відсутністю достовірних кореляцій виявлених ефектів між даними варіантами. Ці кореляції дорівнювали 0,51-0,53 і не досягали межі достовірності при використаному об'ємі матеріалу.

Співвідношення варіанс ЗКЗ до варіанс СКЗ у конкретних генотипів характеризує основний тип дії генів щодо затримки або прискорення колосіння в певному варіанті досліджу (табл. 5). Якщо вірне припущення щодо виявлення у варіанті 60П головним чином ефектів *Eps* генів (лише із залишковими ефектами генів *Vrd* і *Ppd*), то найбільш чітко в ньому виявляються адитивні ефекти затримки колосіння у лінії М00 і адитивні ефекти прискорення колосіння у МР2. Щодо останніх носіїв ідентифікованих домінантних генів, то лінії з генами *Vrd* затримують (генофон Миронівської 808!) і з генами *Ppd* прискорюють колосіння, причому за рахунок адитивних ефектів у носіїв найбільш ефективних перших генів, а ефектів домінування – у носіїв слабших других генів.

Таблиця 5.

Варіанси ЗКЗ та СКЗ (за КДК) і типи дії генів

Вар-нт	30П			60П			60К		
	ЗКЗ	СКЗ	тип	ЗКЗ	СКЗ	тип	ЗКЗ	СКЗ	тип
Лінія									
М00	584	129	A	2,56	0,54	A	4,55	5,14	D
MV1	3,31	19,0	D	0,72	0,52	A	6,46	7,55	D
MV2	3,91	27,9	D	0,32	0,51	D	8,65	2,75	A
MP2	3,38	63,8	D	2,20	0,96	A	3,61	26,2	D
CP2	220	101	A	0,34	0,42	D	4,48	12,2	D
CP1	58,1	24,2	A	0,90	0,59	A	54,8	17,7	A

Різниці відповідних варіанс між варіантами 30П - 60П та 60К - 60П мають характеризувати в наборі ефектів ЗКЗ і СКЗ за системами генів *Vrd* і *Ppd* відповідно. А співвідношення цих різниць для певної системи виявить головний тип дії конкретних генів, який і наведено в таблиці. Так, за системою контролю потреби в яровизації, у рецесивної М00 лінії виявляються адитивні ефекти затримки колосіння, як і у двох ліній з домінантними *Ppd* – адитивні ефекти максимального прискорення колосіння. Решті ізогенних ліній Миронівської 808 притаманні більш слабкі ефекти домінування часткових затримки або прискорення розвитку. Аналогічно, за системою контролю фотореакції (варіант 60К) у даному наборі виявлено максимальні адитивні ефекти затримки

(лінія MV2) або прискорення (лінія CP1) колосіння. Іншим 4 лініям були характерні ефекти домінування за цією системою.

У подальшому буде наведено результати аналізу цих даних за Хейманом для деталізації можливостей характеристики дії вказаних систем генів, у тому числі й за співвідношенням домінантних і рецесивних алелів у конкретних генотипів, які поки що не ідентифіковані у них за якісними величинами ефектів.

Висновки. Виявлені діалельним аналізом особливості генетичного контролю окремими системами генів за темпами початкового розвитку озимої пшениці у різних варіантах досліду дійсно відносяться до конкретного систем генів *Vrd*, *Ppd* і *Eps*. Підтвердженням цьому є наведені факти різного типу дії окремих систем у конкретних генотипів, значна відповідність величин і направленості виявлених ефектів затримки або прискорення колосіння раніше описаним генетичним ефектам окремих ідентифікованих якісно генів тощо. Причому подібний аналіз характеризує окремо дії кожної системи цілком, включаючи й не ідентифіковані полімерні локуси. А генетична незалежність (відсутність зчеплення) цих систем доводиться ще й відсутністю достовірних кореляцій величин ефектів ЗКЗ між використаними трьома варіантами досліду. Тобто, діалельний аналіз КДК у варіанті 30П чітко виявляє генетичні параметри конкретних генотипів за системою контролю яровизаційної потреби, у варіанті 60К – за системою контролю фотореакції, а у варіанті 60П – за мінорною системою решти генів скоростиглості *per se*.

Бібліографічний список

1. *Стельмах А.Ф., Файт В.И., Мартынюк В.Р.* Генетические системы типа и скорости развития мягкой пшеницы // Цитология и генетика. 2000. 34 (2): 39-45.
2. *Стельмах А.Ф., Мартынюк В.Р.* Эффекты доминантных генов *Ppd* по особенностям органогенеза у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. 1998. 32 (6): 27-34.
3. *Стельмах А.Ф.* Генетичні системи типу та темпів розвитку пшениць // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. Київ, 2001. т.2: 337-360.
4. *Prasil I.T., Prasilova P., Pankova K.* The relationship between vernalization requirement and frost tolerance in wheat // *Biologia Plantarum*. 2005. 49 (2): 195-200.
5. *Герасименко В.Ф.* Генетический анализ количественных признаков в связи со взаимодействием генотип-среда у озимых тритикале и пшеницы: дисс. д-ра биол. наук: 03.00.15 / Одесский гос. агр. ун-т Министерства аграрной политики Украины. Одесса. 2006: 317с.

6. Стельмах А.Ф., Литвиненко М.А., Файт В.І. Яровизаційна потреба та фоточутливість сучасних генотипів озимої м'якої пшениці // Зб. наук. праць СГІ. 2004. вип. 5: 118-127.
7. Mather K., Jinks J.L. Biometrical Genetics. / London. Chapman and Hall Ltd. 2nd edition. 1974: 382p.

Для изучения возможностей диаллельного анализа по оценке генетических параметров сложных систем, контролирующих количественные признаки отзывчивости на яровизацию, фотореакции и скороспелости *per se*, использовали полный диаллельный набор гибридов F₁ между 6 линиями озимой мягкой пшеницы с некоторыми идентифицированными качественными генами *Vrd* и *Ppd*. Диаллельный анализ даты колошения характеризует эти параметры главным образом по системам скороспелости *per se* в варианте выращивания при естественном фотопериоде после предварительной 60-суточной яровизации. Подобное выращивание в условиях укороченного до 10 часов дня способствует выявлению генетических параметров систем фотореакции, а вариант сокращенной до 30 суток яровизации и последующего выращивания на естественном фотопериоде выявляет параметры систем контроля потребности в яровизации соответственно.

The complete diallel F₁ set of 6 lines with some identified qualitative *Vrd* and *Ppd* genes was used for study of diallel analysis possibilities to estimate genetic parameters of complex systems controlling quantitative traits of vernalization response, photoreaction and earliness *per se*. Diallel analysis of heading date characterizes these parameters of mostly earliness *per se* systems in the variant of planting under natural photoperiod followed preliminary 60 days vernalization. Similar planting in short day (10 hours) promotes revealing genetic parameters of photoreaction systems, and variant of shortened to 30 days vernalization with planting under natural photoperiod does the parameters of vernalization response systems. Bibl. 7.