

Л.Л. ЛИСА

Інститут фізіології рослин та генетики НАН України, Київ
E-mail: LLysa@yandex.ru

ІДЕНТИФІКАЦІЯ СИСТЕМИ ГЕНЕТИЧНОГО КОНТРОЛЮ ВМІСТУ БІЛКА В ЗЕРНІ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ



Встановлено адитивно-домінантну систему генетичного контролю вмісту білка в зерні озимої пшениці. Продемонстровано провідну роль адитивних ефектів в експресії генів, що контролюють білковість зерна озимої пшениці. Показано, що успадкування гібридами рівня вмісту білка в зерні відбувається за проміжним типом.

© Л.Л. ЛИСА, 2009

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2009. № 4

Вступ. Отримання пшеничного зерна високої якості є пріоритетним в агровиробництві збіжжя. При цьому особливо значущим показником якості зерна виступає вміст білка, який в останній період завдяки активній селекції за вектором високої врожайності у сучасних сортів, в кращому випадку, залишався на одному рівні з вихідними формами [1–5].

Підвищення білковості зерна озимої пшениці пов'язане з багатьма труднощами, основними з яких є обернена залежність з величиною врожаю, значна фенотипічна мінливість ознаки та складний полігенний характер успадкування [6–12]. Так, Бебякінім та ін. [11] встановлено, що вміст білка в зерні ярої м'якої пшениці контролюється переважно генами з адитивними ефектами, а ефекти домінування є ненаправленими. В протипагу цьому Шаяхметов та ін. [13] стверджують, що для ярої м'якої пшениці головним у контролі вмісту білка в зерні є зверхдомінування. Натомість інші автори [14], використовуючи аналіз діалельної схеми схрещування семи сортів м'якої пшениці без реципрокних гібридів, встановили адитивно-домінантну модель системи генетичного контролю за проміжного типу в успадкуванні вмісту білка у зерні.

Таким чином, в науковому світі досі не вироблено однозначності уявлень про систему генетичного контролю вмісту білка в зерні пшениці. Відомо, що значну роль в експресії генів, які контролюють білковість зерна, відіграють адитивні ефекти, а решта алельних та неалельних взаємодій зустрічаються (або не зустрічаються) залежно від генотипічних особливостей вихідного матеріалу, який включено до аналізу. Тому ідентифікація системи генетичного контролю вмісту білка в зерні з використанням як об'єктів досліджень сучасних сортів озимої пшениці має на меті поповнення знань про спадкову основу формування якісних характеристик збіжжя з наступним використанням отриманої інформації для розробки стратегії створення високобілкових сортів пшениці.

Матеріали та методи. Дослідження проведено впродовж 2006–2007 рр. у відділі експериментального мутагенезу та в польових умовах дослідного господарства Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. Предметом досліджень слугував вміст білка в зерні сортів і гібридів озимої пшениці.

Об'єктом досліджень були сорти озимої пшениці та міжсортіві гібриди F₁. Сорти, залучені до схрещувань, за місцем походження поділяються на три групи: 1) Мадер, MVM 52–91 і Palotas належать до сортів угорської селекції; 2) Скарбниця, Альбатрос одеський і Панна створені в Селекційно-генетичному інституті Національного центру насіннезнавства та сортовивчення УААН; 3) Київська остиста є сортом Лісостепу та Полісся, який оригінований Інститутом фізіології рослин і генетики НАН України. Відтворення для кожного сорту властивого йому рівня білковості зерна тестовано на стабільність в багаторічних польових випробуваннях відділу експериментального мутагенезу Інституту фізіології рослин та генетики НАН України. Гібриди отримано в результаті діалельних схрещувань батьківських форм,

Таблиця 1
Дисперсійний аналіз однорідності різниць між варіансою і коваріансою

Джерело мінливості	Сума квадратів	Ступені свободи	Середній квадрат	F _{факт}	P _{факт}
Загальна	5,215				
Форми	3,909	6	0,652	3,314	0,0853
Повторення	0,126	1	0,126	0,641	0,4539
Залишок	1,180	6	0,197		

Таблиця 2
Компоненти мінливості вмісту білка в зерні озимої пшениці

Компоненти	$\hat{A} \pm S_{\hat{A}}$	P _{факт}	Компоненти	$\hat{A} \pm S_{\hat{A}}$	P _{факт}
\hat{V}	1,71		$\frac{\hat{H}_1}{\hat{D}}$	0,561	
\hat{V}_p	6,85		$\sqrt{\frac{\hat{H}_1}{\hat{D}}}$	0,749	
\hat{V}_i	2,50		$\bar{F}_1 - \bar{P}$	0,204	
\hat{W}_i	3,18		\hat{h}^2 / \hat{H}_2	0,027	
\hat{D}	6,663 ± 0,429	<0,01	$\hat{H}_2 / 4\hat{H}_1$	0,188	
\hat{F}	0,716 ± 1,029	>0,40	$\frac{1/2\hat{F}}{\sqrt{[\hat{D}(\hat{H}_1 - \hat{H}_2)']}}$	0,144	
\hat{H}_1	3,736 ± 1,032	<0,01	$\frac{\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 + \hat{F}}}{\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 - \hat{F}}}$	1,155	
\hat{H}_2	2,809 ± 0,910	<0,05			
\hat{h}^2	0,075 ± 0,611	>0,90			
\hat{E}	0,187 ± 0,152	>0,20	$r[(W_i + V_i); \bar{x}_i]$	-0,258 ± 0,432	>0,50

які підібрані за принципом контрастності ознаки «вміст білка в зерні». Гібридні комбінації та батьківські форми висівали в повністю рендомізованих блоках у двох повторностях [15, 16].

Визначення вмісту білка в зерні проводили в лабораторних умовах за модифікованим мікрометодом Кельдаля [17].

Для ідентифікації системи генетичного контролю вмісту білка в зерні пшениці використовували метод 2 моделі I генетичного аналізу Хеймана [12, 15, 16, 18].

Результати досліджень та їх обговорення. В діалельних схрещуваннях використано сорти озимої пшениці, які за вмістом білка в зерні умовно можна розділити на дві групи: до першої групи відносяться Скарбниця, Альбатрос одеський та Мадер, білковість зерна яких коливалася в межах 13,0–14,0 %; до другої групи належать MVM 52–91, Palotas, Київська остиста і Панна, які характеризувалися вмістом білка в зерні від 17,8 до 18,9 %. Отримані гібриди F₁ мали білковість зерна, яка коливалася в межах від 13,3 до 19,6 %.

Дані діалельних схрещувань було тестовано з допомогою дисперсійного аналізу (табл. 1) на відповідність умовам, що накладає модель генетичного аналізу за Хейманом [12, 15, 16], в результаті чого встановлено однорідність різниць між варіансою і коваріансою (F_{факт} = 3,31; P_{факт} > 0,05). Таким чином констатовано відсутність неалельних взаємодій.

Разом з тим з допомогою критерію Ст'юдента було тестовано відсутність істотного відхилення графіка регресії V_r на W_r від лінії одиничного нахилу, в результаті чого таке відхилення визнано неістотним (t_{факт} = 0,58; P_{факт} > 0,50).

Наведені тести свідчать на користь виконання всіх умов, що накладає модель генетичного аналізу за Хейманом [12, 15, 16], а отже, серед досліджуваного матеріалу за ознакою «вміст білка в зерні» озимої пшениці не спостерігається ефектів неалельних взаємодій та залежного розподілу генів у батьківських форм.

В результаті аналізу діалельних схрещувань встановлено адитивно-домінантну систему генетичного контролю вмісту білка в зерні озимої пшениці, оскільки виявлено значимі адитивні (\hat{D}) та доміантні (\hat{H}_1 і \hat{H}_2) ефекти, причому в цій системі переважають адитивні ефек-

ти, оскільки значення компонента \hat{D} значно більше значень компонентів \hat{H}_1 та \hat{H}_2 (табл. 2). Істотність компонента \hat{H}_2 вказує на те, що в окремих локусах присутнє домінування. Виходячи з того, що значення компонента $\hat{F}_1 - \bar{P}$ більше нуля, середній вектор домінування направлено в бік збільшення ознаки, тому сорти з високим рівнем білка в зерні відзначатимуться більшою кількістю домінантних алелів в генотипі. Однак неістотність компонента $r[(W_r + V_r); \bar{x}_r]$ означає, що домінування за окремими локусами різнонаправлене, тому можлива наявність окремих генів, які детермінують високу білковість зерна і знаходяться в рецесивному стані. Оскільки значення компонента \hat{H}_1/\hat{D} знаходиться в межах від 0 до 1, то слід зробити висновок, що успадкування вмісту білка в зерні озимої пшениці відбувається за проміжним типом. Близькість значення компонента $1/2\hat{F}_1/\sqrt{\hat{D}(\hat{H}_1 - \hat{H}_2)}$ до нуля свідчить про варіювання пропорцій адитивних і домінантних ефектів незалежно по локусах.

Вивчена сукупність сортів відзначається асиметрією у пропорціях розподілу домінантних і рецесивних алелів, які проявляють домінування, на що вказує значення компонента, $\hat{H}_2/4\hat{H}_1$ яке менше 0,25. А оскільки значення компонента $\hat{F}_1 > 0$, то слід зробити висновок, що у генотипі батьківських форм наявна більша частка домінантних генів, ніж рецесивних. Такий висновок підтверджується й значенням компонента $\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 + \hat{F}_1}/\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 - \hat{F}_1}$, яке виявилось більшим одиниці.

Серед сукупності батьківських форм, які були залучені до схеми схрещування, більшою долею домінантних алелів відзначаються Панна, MVM 52–91 і Скарбниця, а рецесивні алелі переважають у Мадер, Palotas та Київської остистої (табл. 3). Виходячи з того, що значення параметра \hat{F}_5 було невіргодним на 5%-ному рівні значущості, то воно істотно не відрізняється від нуля, що свідчить про приблизно однакову кількість в генотипі Альбатроса одеського домінантних і рецесивних алелів, які визначають білковість зерна.

Аналізуючи графік залежності W_T від V_T (рисунок), слід зробити висновок про проміжний тип успадкування вмісту білка в зерні озимої пшениці, оскільки лінія регресії перетинає вісь ординат вище початку відліку координат,

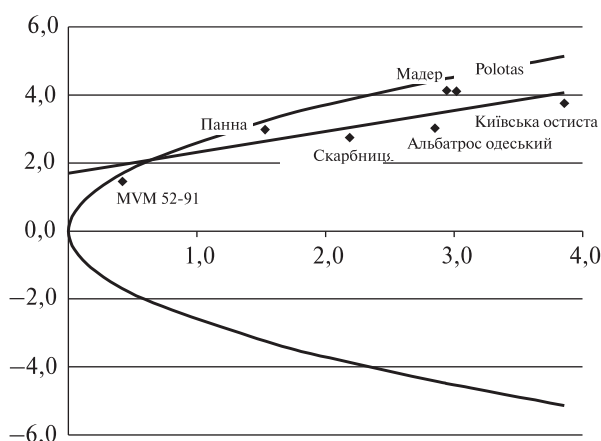
Таблиця 3
Оцінка співвідношення домінантних і рецесивних алелів у генотипах вихідних форм

Параметр	$\hat{A} \pm S_{\hat{A}}$	$P_{\text{факт}}$
\hat{F} сукупність сортів	$0,716 \pm 1,029$	$>0,40$
\hat{F}_1 Скарбниця	$1,909 \pm 0,837$	$<0,05$
\hat{F}_2 MVM 52-91	$8,093 \pm 0,837$	$<0,01$
\hat{F}_3 Palotas	$-2,458 \pm 0,837$	$<0,05$
\hat{F}_4 Київська остиста	$-3,558 \pm 0,837$	$<0,01$
\hat{F}_5 Альбатрос одеський	$0,179 \pm 0,837$	$>0,80$
\hat{F}_6 Панна	$2,825 \pm 0,837$	$<0,01$
\hat{F}_7 Мадер	$-2,179 \pm 0,837$	$<0,05$

що було вже відзначено вище, виходячи з оцінки значення компонента \hat{H}_1/\hat{D} .

Виходячи із розподілу досліджуваних сортів відносно лінії регресії W_T на V_T та початку відліку координат, слід зазначити, що найбільшою кількістю домінантних алелів, які детермінують вміст білка в зерні озимої пшениці, відзначається MVM 52–91, а рецесивних – Київська остиста. Отже, при створенні високобілкових сортів дані сорти можуть слугувати донорами домінантних чи рецесивних генів відповідно.

Розраховані коефіцієнти успадкування як у широкому, так і вузькому розумінні показали високий рівень детермінації генотипом вмісту білка в зерні пшениці – 0,957 та 0,794 від-



Залежність W_T від V_T за ознакою «вміст білка в зерні» сортів озимої пшениці: по вертикалі – коваріанса, по горизонталі – варіанса

повідно, причому, виходячи із значень коефіцієнтів успадкування у вузькому і широкому розуміннях, слід зазначити, що адитивні ефекти визначають до 80 % рівня білковості зерна озимої пшениці і лише близько 15 % припадає на ефекти домінування.

Висновки. Генетичний контроль вмісту білка в зерні озимої пшениці адекватно описується адитивно-домінантною моделлю, в структурі якої адитивні ефекти значно переважають домінантні, тому доцільно проводити добори високобілкових форм вже у ранніх поколіннях, починаючи з F₂. Успадкування відбувається за проміжним типом, неалельні взаємодії відсутні. Оскільки домінування ненаправлене, то добір високобілкових генотипів у пізніх поколіннях можна здійснювати як на основі домінантних, так і рецесивних алелів.

L.L. Lusa

IDENTIFICATION GENETIC CONTROLLING SYSTEM OF PROTEIN CONTENT IN WINTER WHEAT GRAIN

Additive-dominant system of genetic control of winter wheat grain protein content has been determined. The main role of additive effects in expression of genes of protein content has been demonstrated. The intermediate type of inheritance of grain protein content level in hybrids has been shown.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Nevo E., Grama F., Biles A., Golenberg E.M. Resources of high-protein genotypes in wild wheat, *Triticum dicoccoides* in Israel : Predictive method by ecologic and allozyme markers // *Genetica*. – 1986. – 68, № 3. – P. 215–227.
2. Levy A.A., Feldman M. Increase in grain protein percentage in high-yielding common wheat breeding lines by genes from wild tetraploid wheat // *Euphytica*. – 1987. – 36, № 2. – P. 353–359.
3. Жемела Г.П. Проблеми селекції озимої пшениці на якість зерна // *Наук. пр. Полтав. держ. аграр. академії*. – 2005. – 4(23). – С. 3–7.
4. Панченко І.А., Лучной В.В., Леонов О.Ю. Використання світового генофонду озимої пшениці в селекції на якість зерна // *Вісн. Полтав. держ. аграр. академії*. – 2005. – № 1. – С. 21–22.
5. Пинчук Л.Г. Продукционный потенциал яровой пшеницы и основные пути его реализации в условиях юго-востока Западной Сибири : Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – М., 2007. – 46 с.
6. Юдин А.А., Юдин А.Е. Селекция яровой мягкой пшеницы на качество зерна на Тулунской селекционной станции // *Сельскохозяйственная наука АПК Сибири, Монголии, Казахстана и Кыргызстана : Материалы VII Международ. науч.-практ. конф. (Улан-Батор, 19–23 июля, 2004 г.) // Сиб. вестн. с.-х. науки*. – 2005. – № 2. – С. 42–44.
7. Lupton F. Advances in work on breeding wheat with improved grain quality in the twentieth century // *J. Agr. Sci.* – 2005. – 143, № 2/3. – С. 113–116.
8. Евдокимов М.Г. Селекция яровой твердой пшеницы в условиях юга Западной Сибири : Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – Омск, 2006. – 36 с.
9. Никитина В.И. Изменчивость хозяйственно-ценных признаков яровой мягкой пшеницы и ячменя в условиях лесостепной зоны Сибири и ее значение для селекции : Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – СПб., 2007. – 46 с.
10. Созинов А.А., Хохлов А.Н., Попереля Ф.А. Проблемы увеличения белковости зерна пшеницы // *Проблемы повышения качества зерна*. – М., 1977. – С. 123–135.
11. Бебякин В.М., Шабаетова Л.А., Сайфуллин Р.Г. Диалельный анализ линий яровой мягкой пшеницы по содержанию белка в зерне // *С.-х. биология*. – 1998. – № 5. – С. 37–39.
12. Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. – Новосибирск : Наука, 1984. – 230 с.
13. Шаяхметов И.Ф., Асфандиярова Р.Р., Печура А.А. Генетический анализ содержания белка у яровой мягкой пшеницы // *Природа гетерозиса и пути его использования в растениеводстве*. – Уфа, 1982. – С. 63–68.
14. Rahman M.A., Siddique N.A., Alam M.R., Khan A.S.M.M.R., Alam M.S. Genetic analysis of some yield contributing and quality characters in spring wheat (*Triticum aestivum*) // *Asian J. Plant Sci.* – 2003. – 2(3). – P. 277–282.
15. Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А. Диалельный анализ в селекции растений. – Минск : Наука и техника, 1974. – 184 с.
16. Литун П.П., Проскурин Н.В. Генетика количественных признаков. Генетические скрещивания и генетический анализ. – К.: УМК ВО, 1992. – 97 с.
17. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. – Киев : Наук. думка, 1976. – 334 с.
18. Mather K., Jinks J.L. Biometrical Genetics. – London etc.: Chapman and Hall, 1982. – 463 p.

Надійшла 12.05.08