

И.А. КИБКАЛО, В.М. БЕБЯКИН, Т.В. КУЛАГИНА

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства
Юго-Востока РАСХН, Саратов

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФЛЮОРЕСЦЕНТНОГО ЗОНДИРОВАНИЯ, ТЕСТИРУЮЩИХ КАЧЕСТВО КЛЕЙКОВИНЫ



Показатели гидрофобных взаимодействий в белковом комплексе клейковины, рекомендованные авторами для оценки ранних поколений, контролируются в основном аддитивно-доминантной системой генов. Наследование их идет по типу неполного доминирования. По некоторым критериям (Φ_0 , P_1 , Φ_0/P_1 , Φ_5 , C_{oc} , Φ_{x} , K_{oc}) проявляются и неаллельные взаимодействия генов (эпистаз). Изучены генетические свойства семи сортов и селекционных форм. Носителями рецессивных аллелей являются Юго-Восточная 2, С 177/98 и Альбидум 2087.

© И.А. КИБКАЛО, В.М. БЕБЯКИН, Т.В. КУЛАГИНА, 2004

Введение. Качество клейковины пшеницы, по заключению многих исследователей, зависит от плотности упаковки белковой макромолекулы. Использование флюоресцентных красителей, широко применяемых в различных отраслях биологии и медицины для изучения подобных структур эндосперма, позволило бы более эффективно оценивать физико-химические свойства клейковины. В результате поисковых экспериментов нами [1] разработан принципиально новый подход к оценке ее качества. С помощью нового метода регистрируются следующие показатели: интенсивность флюоресценции (Φ_0), падение интенсивности флюоресценции за 1 мин (P_1), интенсивность флюоресценции после 5 мин отстаивания взвеси (Φ_5), падение интенсивности флюоресценции за 5 мин (P_5), точка замедленного осаждения (ТЗО), скорость осаждения взвеси муки (C_{oc}), интенсивность флюоресценции при бесконечном отстаивании взвеси (Φ_x), константа осаждения взвеси (K_{oc}) и Φ_0/P_1 , Φ_0/P_5 . Некоторые из них (Φ_0 , Φ_5 , ТЗО, K_{oc} , Φ_0/P_1 , Φ_0/P_5) несут обратный знак. Для минимизации флюоресцентных оценок в интересах селекции представлялось необходимым изучить характер взаимодействия генов, ответственных за количественные различия между генотипами по новым критериям качества клейковины.

Материал и методика. В скрещиваниях по полудиадальной схеме привлекали разнокачественные сорта и селекционные формы яровой мягкой пшеницы: Саратовская 55, Юго-Восточная 2, Тулайковская степная, Акмолинка 1, Альбидум 1616, С177/98 и Альбидум 2087. Гибриды F_1 и их родительские формы выращивали на однорядковых делянках (Саратов, 2002 г.) в двукратной повторности, площадь питания растений — 100 см² (20 × 5), размещение генотипов в блоках рендомизированное. Качество клейковины оценивали методом флюоресцентного зондирования [1]. Генетический анализ проводили по методике Хеймана [2, 3]. Основные генетические ограничения в экспериментальном материале соблюдены. Предполагалось, что значимый множественный аллелизм отсутствует. Экспериментальные данные обрабатывали на компьютере в ВЦ НИИСХ Юго-Востока.

Результаты исследований и их обсуждение. Сорта и селекционные формы, вовлеченные в скрещивания, в целом достоверно различаются

между собой по всем характеристикам гидрофобных взаимодействий, что доказывается высокой значимостью F-критерия по данным дисперсионного анализа (табл. 1). Высокое качество клейковины в условиях 2002 г. формировали Саратовская 55, Тулайковская степная, С177/98 и Альбидум 2087, низкое — Акмолинка 1 и Альбидум 1616.

Диаллельный анализ показал неадекватность аддитивно-доминантной модели наследования по двум критериям — Φ_0/P_1 и K_{oc} . Проявление эпистатических эффектов генов по данным признакам обнаружилось у селекционной формы Альбидум 2087 и сорта Альбидум 1616. Неаддитивные взаимодействия генов имели место и по Φ_0 , Φ_{oc} (Альбидум 1616), P_1 и

C_{oc} (Тулайковская степная), Φ_5 (Альбидум 2087), что доказывается значимостью отклонения линии регрессии W_r/V_r от линии единичного наклона ($t = 2,65^* - 3,44^*$). После исключения из дальнейшего анализа сортов и линий, у которых проявились эффекты эпистаза, отклонения линии регрессии от линии единичного наклона по t-критерию оказались незначимыми (табл. 2). На отсутствие эпистатических взаимодействий указывает и достоверность коэффициента регрессии W_r (коварианса) на V_r (варианса) по всем показателям флюоресцентного анализа. Незначимость отличий коэффициента регрессии (b) от 1 может свидетельствовать, кроме того, о независимом распределении генов у родительских форм.

Таблица 1

Качество клейковины у родительских сортов и форм, усл. ед.

Родительские сорта и формы	Φ_0	P_1	Φ_0/P_1	Φ_5	P_5	Φ_0/P_5	ТЗО	C_{oc}	Φ_{oc}	K_{oc}
Саратовская 55	37,0	4,5	8,8	26,2	10,8	3,7	5,0	113,3	3,7	3,5
Акмолинка 1	38,0	1,5	38,2	31,5	6,5	5,9	7,7	54,0	3,1	5,8
Юго-Восточная 2	38,3	3,7	12,1	28,2	10,2	3,9	4,5	97,3	3,5	3,8
Альбидум 1616	38,5	1,3	39,4	32,3	6,2	6,5	6,7	50,0	3,1	6,5
Тулайковская степная	36,8	3,7	10,3	26,8	10,0	3,7	4,7	105,0	3,7	3,6
С177/98	36,7	2,8	18,8	26,5	10,2	3,7	4,6	105,3	3,7	3,6
Альбидум 2087	35,3	3,0	12,6	28,8	9,5	3,7	5,0	112,7	3,9	3,5
F-критерий	3,3*	5,0*	5,2*	13,6*	5,4*	4,0*	3,8*	10,5*	13,0*	4,2*
HCP	3,1	1,9	30,1	3,1	2,9	3,8	3,7	30,8	0,4	4,4

Примечание. Φ_0 , Φ_0/P_1 , Φ_5 , Φ_0/P_5 , ТЗО, K_{oc} — показатели со знаком минус. * Значимо на 1%-ном уровне.

Таблица 2

Статистические характеристики, полученные при полудиаллельном анализе сортов пшеницы по критериям качества клейковины

Показатель	t	r	$b \pm S_b$
Φ_0	1,01	0,78	$0,68 \pm 0,32$
P_1	0,69	0,92*	$0,89 \pm 0,15$
Φ_0/P_1	0,45	0,98*	$1,02 \pm 0,01$
Φ_5	1,11	0,45	$0,75 \pm 0,23$
P_5	2,05	0,84*	$0,77 \pm 0,11$
Φ_0/P_5	0,88	0,95*	$0,95 \pm 0,05$
ТЗО	1,42	0,91**	$0,84 \pm 0,11$
C_{oc}	1,42	0,97**	$0,91 \pm 0,07$
Φ_{oc}	2,29	0,82*	$0,59 \pm 0,17$
K_{oc}	0,06	0,99**	$0,99 \pm 0,07$

Примечание. t—критерий значимости отклонения линии регрессии W_r/V_r от линии единичного наклона, r — коэффициент корреляции между выраженностью признака и доминированием, $b \pm S_b$ — коэффициент регрессии и его ошибка. Исключены Альбидум 1616 (Φ_0 , Φ_{oc} , K_{oc}), Тулайковская степная (P_1 , C_{oc}) и Альбидум 2087 (Φ_0/P_1 , Φ_5). *, ** Значимо соответственно на 5- и 1%-ном уровнях.

Коэффициенты корреляции (r) между средним значением (X) большинства показателей гидрофобных взаимодействий, тестирующих качество клейковины, и уровнем доминантности (W_r+V_r) имеют высокие и положительные значения (табл. 2), что может указывать на то, что увеличение количественного выражения данных признаков связано с действием рецессивных генов. Коэффициенты корреляции между средним значением Φ_0 , Φ_5 и суммой W_r+V_r достоверно не отличаются от нуля, что может свидетельствовать о ненаправленности доминирования или о наличии доминантных и рецессивных генов, усиливающих и ослабляющих выраженность указанных признаков.

Исходя из средних квадратов (MS) в дисперсионном анализе (табл. 3), можно прийти к заключению, что в генетическом контроле показателей качества клейковины, оцениваемых с помощью метода флюоресцентного зондирования, преобладают гены с аддитивными эффектами. Компонент А, тестирующий достоверность аддитивных эффектов, значим по всем характеристикам гидрофобных взаимодействий (табл. 3). По критерию F_{α} проявляются и доминантные эффекты генов, что доказывается значимостью компонента В. Отклонение среднесемейных значений Φ_0/P_1 от соответствующих средних значений признака у обоих родителей статистически доказывается, что может

Таблица 3

–Дисперсионный анализ (MS) показателей флюоресцентного зондирования

Источники варьирования	Φ_0	P_1	Φ_0/P_1	Φ_5	P_5	Φ_0/P_5	ТЗО	C_{α}	Φ_{-}	K_{α}
Повторения	37,3**	1,4	37,7	16,2**	9,3	2,2	2,0	341,5	0,099	3,7
Варианты	6,4*	6,3**	1600,4**	50,0**	17,3**	21,5**	19,2**	3832,6**	0,484**	22,9**
А	16,6**	19,9**	6067,9**	186,2**	67,5**	87,9**	75,7**	13870,2**	1,652**	75,0**
В	3,0	1,8	111,3	4,6	2,9	2,5	3,0	486,7	0,095*	5,5
B_1	0,1	4,2	185,9*	5,3	0,4	7,1	2,0	496,0	0,003	15,6
B_2	3,9	1,6	149,5	6,2	2,0	1,4	3,0	493,1	0,106	11,3
B_3	2,9	1,6	81,7	3,6	3,5	2,6	3,1	482,1	0,098	1,1
Ошибка	3,3	1,3	395,9	3,1	3,2	5,4	5,1	323,7	0,047	4,0

Примечание. df для Φ_0 , P_1 , Φ_0/P_1 , Φ_5 , C_{α} , Φ_{-} , K_{α} — 62 (общее), 2 (повторения), 20 (варианты), 5 (А), 15 (В), 1 (B_1), 5 (B_2), 9 (B_3), 40 (ошибка); df для P_5 , Φ_0/P_5 , ТЗО — 83 (общее), 2 (повторения), 27 (варианты), 6 (А), 21 (В), 1 (B_1), 6 (B_2), 14 (B_3), 54 (ошибка). *, ** Значимо соответственно на 5- и 1%-ном уровнях.

Таблица 4

Компоненты генетической дисперсии

Компонент	Φ_0	P_1	Φ_0/P_1	Φ_5	P_5	Φ_0/P_5	ТЗО	C_{α}	Φ_{-}	K_{α}
D	1,3	2,6**	344,7**	23,0**	8,4**	15,6**	12,6**	1692,5**	0,2**	27,9**
F	-1,0	-0,8	-65,7	-9,6*	-2,9	3,6	2,9	-822,2	-0,1**	22,2
H_1	-0,3	0,4	-270,2	2,1	-2,3	-5,1	-2,6	83,4	0,1	-0,5
H_2	-1,0	0,6	-65,6	1,9	-1,2	-4,1	-2,3	120,6	0,1	-3,5
H	-2,1	0,1	-216,5	-0,9	-1,7	-1,7	-2,5	-102,7	-0,1	0,7
E	3,3**	1,3**	395,9**	3,1**	3,2**	5,4**	5,1**	323,7**	0,1**	4,0
FR1	3,3	-2,2	420,5	-2,3	-7,0	20,1	14,5	-1658,1	-0,1	39,2
FR2	5,5	4,7*	-902,7	-11,7	5,9	-21,2	-43,4**	1665,1*	0,2**	-49,0
FR3	-6,9	-5,6*	537,5	-15,1*	-7,6	-15,2	11,0	-1934,2*	-0,2*	35,2
FR4	-2,8	4,3	-1097,6	-13,3	3,0	-39,5**	-2,9	1721,4*	-0,3*	39,4
FR5	-4,7	-2,8	539,9	-2,1	1,4	21,6	19,5	-1858,6*	-0,2**	37,7
FR6	-0,2	-3,1	108,1	-12,8	-4,4	21,3	14,7	-2869,0**	-0,3**	31,0
FR7	—	—	—	—	11,4*	7,4	7,1	—	—	—

Примечание. df для Φ_0 , P_1 , Φ_0/P_1 , Φ_5 , C_{α} , Φ_{-} , K_{α} — 22 (общее); df для P_5 , Φ_0/P_5 , ТЗО — 26. *, ** Значимо соответственно на 5- и 1%-ном уровнях.

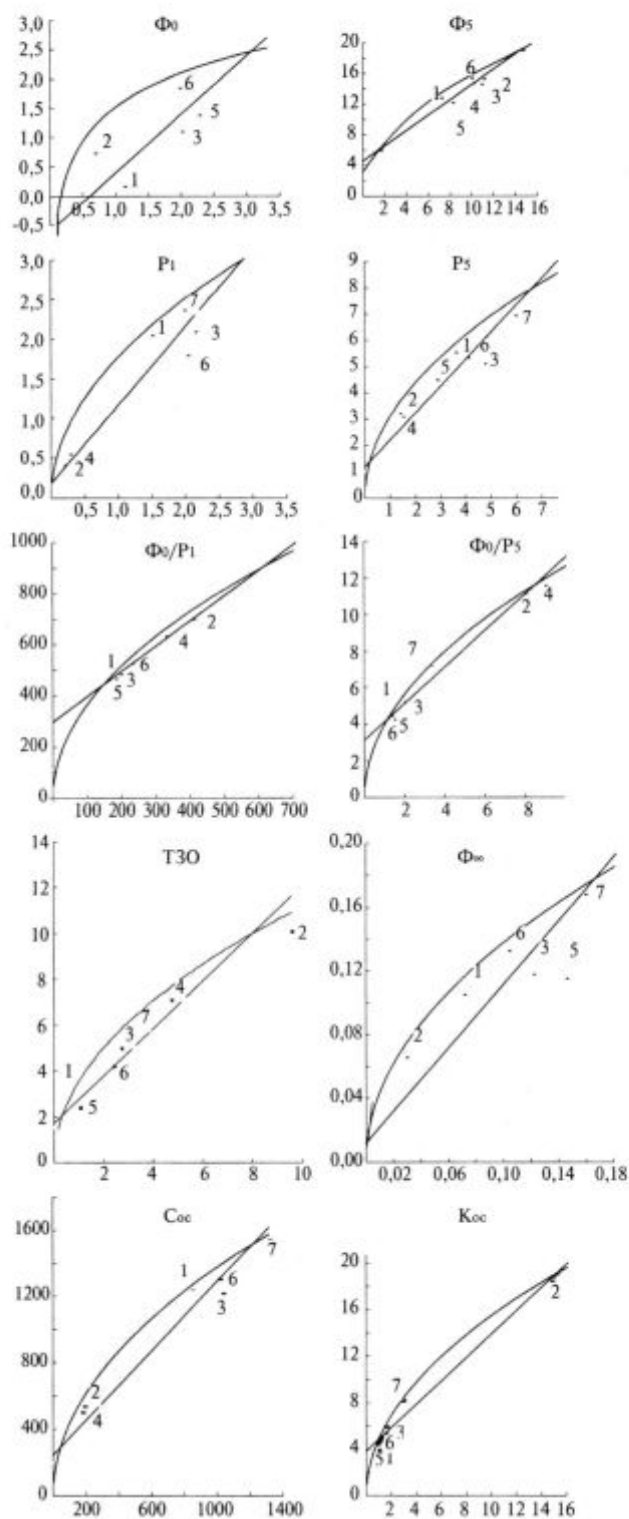
являться прямым доказательством того, что эффекты доминирования преимущественно однонаправленны.

Вычисление компонентов генетической дисперсии подтвердило, что критерии гидрофобных взаимодействий в белковом комплексе клейковины, за исключением Φ_0 , детерминированы в основном генами с аддитивными эффектами, что доказывается высокой значимостью компонента D (табл. 4). Отсюда следует, что фенотип более или менее достоверно отражает генотип, что само по себе благоприятно для отборов в ранних поколениях, так как аддитивные эффекты в меньшей степени зависят от изменений условий внешней среды, они более стабильны в своем проявлении.

Что касается эффектов доминирования, то они статистически не доказываются (табл. 4). Достоверное и отрицательное значение параметра F по Φ_5 и Φ_∞ дает основание считать, что в схеме наследования этих признаков преобладают рецессивные аллели. Для селекционных целей наиболее важен анализ параметра FR, отражающего характер наследования признака каждой родительской формы.

Расчеты показали, что значения FR у всех сортов по критериям Φ_0 , Φ_0/P_1 и K_{oc} достоверно не отличаются от нуля (табл. 4). Отсюда следует, что доминантные и рецессивные аллели у исследуемых сортов по данным признакам представлены примерно в равных пропорциях. То же самое можно сказать и в отношении большинства сортов по другим показателям качества клейковины (P_1 , Φ_5 , P_5 , Φ_0/P_5 , ТЗО). Больше рецессивных аллелей в Акмолинке 1 представлено по ТЗО, в Юго-Восточной 2 — по P_1 , Φ_5 , C_{oc} , Φ_∞ , в Альбидум 1616 — по Φ_0/P_5 , Φ_∞ , в Тулайковской степной — по C_{oc} , Φ_∞ , в С177/98 — по C_{oc} , Φ_∞ и в Альбидум 2087 — по P_5 (табл. 4). Преобладание доминантных аллелей доказывается у Акмолинки 1 по P_1 , C_{oc} , Φ_∞ и у Альбидум 1616 по C_{oc} .

Выше было отмечено (табл. 3–4), что за показатели флуоресцентного зондирования ответственны главным образом гены с аддитивными эффектами. Проявление же доминантных эффектов, за редким исключением, не доказывается. Однако на графиках зависимости W_r от V_r (рисунок) линия регрессии по всем показателям флуоресцентного зондирования, за исключе-



Графики зависимости W_r (по вертикали) от V_r (по горизонтали) по показателям флуоресцентного зондирования: 1 — Саратовская 55; 2 — Акмолинка 1; 3 — Юго-Восточная 2; 4 — Альбидум 1616; 5 — Тулайковская степная; 6 — С177/98; 7 — Альбидум 2087

нием критерия Φ_0 , проходит выше начала координат, что указывает на неполное доминирование. Исходя из этого и учитывая незначимость компонентов H_1 и H_2 , можно предполагать, что ранние отборы форм как с низким, так и с высоким значением показателей гидрофобных взаимодействий вполне возможны. Ценные по качеству клейковины гомозиготные генотипы могут быть с большой вероятностью выявлены уже в F_2 . По Φ_0 имеет место сверхдоминирование (рисунок), поэтому от ранних отборов по этому признаку целесообразнее воздерживаться, так как неизбежно высщепление рецессивов, снижающих его. Согласно выданному компьютером прогнозу выраженность показателей P_1 , P_5 и C_{oc} у полностью рецессивной линии значительно выше, чем у полностью доминантной.

Из графиков Хеймана видно, что наибольшее число рецессивных аллелей по Φ_0 имеет селекционная форма С177/98, по P_1 — Юго-Восточная 2 и Альбидум 2087, по Φ_0/P_1 — Акмолинка 1, по Φ_5 — Акмолинка 1 и Юго-Восточная 2, по P_5 — Альбидум 2087, по Φ_0/P_5 — Акмолинка 1 и Альбидум 1616, по ТЗО — Акмолинка 1, по C_{oc} — С177/98 и Альбидум 2087, по Φ_{oc} — Альбидум 2087 и по K_{oc} — Акмолинка 1. К полностью рецессивным можно отнести селекционную форму Альбидум 2087 (C_{oc} , Φ_{oc}) и Акмолинку 1 (K_{oc}), которым соответствуют точки, расположенные в верхнем конце линии регрессии, вблизи пересечения их с параболой (рисунок).

Низкая дисперсия (V_f) и коварианса (W_f) по P_1 , Φ_5 , C_{oc} обнаружилась у Акмолинки 1 и Альбидум 1616, по Φ_0/P_5 — у Саратовской 55, Акмолинки 1, Тулайковской степной и С177/98, по ТЗО — у Саратовской 55 и Тулайковской степной и по K_{oc} — у Саратовской 55, Юго-Восточной 2, Тулайковской степной и С177/98 (рисунок). Примерно равное число рецессивных и доминантных аллелей имеют Альбидум 1616 по Φ_0/P_1 , Саратовская 55 и Тулайковская степная по Φ_5 , Тулайковская степная по P_5 и Альбидум 1616 по ТЗО.

Выводы. Показатели флуоресцентного зондирования, рекомендованные для тестирования качества клейковины в ранних поколениях, контролируются главным образом аддитивно-доминантной системой генов. Наследование их идет в основном по типу неполного доминирования, а повышение количественного

выражения большинства из них связано с рецессивными генами. Неаллельные взаимодействия генов (эпистаз) проявляются по Φ_0 , Φ_{oc} , K_{oc} (Альбидум 1616), Φ_5 , Φ_0/P_1 (Альбидум 2087) и P_1 , C_{oc} (Тулайковская степная). Ранние отборы генотипов с высоким качеством клейковины по всем характеристикам гидрофобных взаимодействий, за исключением Φ_0 , вполне возможны. Наибольшее число рецессивных аллелей, по данным статистического и графического анализов, несут Юго-Восточная 2 (P_1 , Φ_5), селекционные формы С177/98 (C_{oc}) и Альбидум 2087 (P_5), а также сорта Альбидум 1616 (Φ_0/P_5) и Акмолинка 1 (ТЗО). Первые три из них, кроме того, отличаются и высоким качеством клейковины, поэтому представляют наибольшую селекционную ценность. Доминантные аллели преобладают у сортов с низким качеством клейковины — Акмолинка 1 (P_1 , C_{oc}) и Альбидум 1616 (C_{oc}). Примерно равное число аллелей, проявляющих аддитивный и доминантный эффекты, имеют Альбидум 1616 по Φ_0/P_1 и ТЗО, Саратовская 55 и Тулайковская степная — по Φ_5 , Тулайковская степная — по P_5 .

SUMMARY. The interactions of genes on 10 indices defined by fluorescent sound probe in the system of half-diallele crossings were studied. The indexes of hydrophobic interactions are controlled by additive-dominant system of genes. The epistatic interactions take place as well. Genetic properties of 10 cultivars and breeding forms of spring wheat were studied. The carriers of recessive alleles of breeding value were revealed.

РЕЗЮМЕ. В системі напівдіалельних схрещувань досліджено генну взаємодію за десятьма критеріями якості клейковини, які визначаються за допомогою флуоресцентного зондування. Показники гідрофобної взаємодії контролюються адитивно-домінантною системою генів, наявна і епістатична взаємодія. Показано генетичні властивості семи сортів та селекційних форм ярової м'якої пшениці. Вивлено носії рецесивних алелей, що мають селекційну цінність.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Тучин С.В., Кибкало И.А., Бебякин В.М. Способ определения качества клейковины // Патент на изобретение № 216797, приоритет от 27.08.1999 г.
2. Hayman B.J. The theory and analysis of diallel crosses // Genetics. — 1954. — 39. — P. 789–809.
3. Hayman B.J. The analysis of variance diallel tables // Biometrics. — 1954. — 10. — P. 235–244.

Поступила 19.12.03