

УДК 581.15: 633.1

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕТИКО-СТАТИСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
TRITICUM AESTIVUM И *HORDEUM VULGARE* В ОНТОГЕНЕЗЕ**

Лыкова Н.А., – к. б. н., докторант
ГНУ Агрофизический НИИ РАСХН, Санкт-Петербург

Амплитуда изменчивости представлена коэффициентом вариации, доля генотипического разнообразия – коэффициентом наследуемости. Некоторые признаки рекомендованы к учёту в зональном ускоренном экологическом сортоиспытании зерновых культур (УЭСИ). Определено влияние условий пре-вегетации на развитие количественных признаков и рассчитанных показателей.

The genotypic variability is submitted by a coefficient of variation, a genotypic diversification coverage - by a coefficient of heritability. Some attributes are recommended to the count in the Rapid Ecological Crop Trial (RECT). It is determined that pre-vegetation environment influenced on development of quantitative characters and the designed parameters.

Изучение биологической изменчивости служит отправным пунктом любого биологического исследования. Традиционно генетический анализ количественных признаков включал параметры – коэффициент наследуемости, генотипическую дисперсию, генотипический коэффициент вариации, фенотипические и генотипические корреляции [1]. Несмотря на критику использования коэффициента наследуемости для представления того, насколько фенотип отражает генотип, другие методы исследования количественных признаков для иллюстрации эффективности селекции, пока ещё слабо разработаны [2].

Современные эколого-генетические исследования требуют развития новых разделов генетики количественных признаков растений – временной (онтогенетической), экологической и ценогической. Существуют рекомендации к исследованию количественных признаков не только по параметрам генотипических распределений, но и по результатам тщательного анализа динамики лимитирующих факторов среды [3]. Кроме того, исследования приспособительных реакций в разных поколениях растений при изменении одной (родной) среды на другую (чужую) имеет

определённую селекционную и генетическую ценность [4]. Выявление потенциала генотипической адаптации растений с одновременной оптимизацией факторов, управляющих онтогенезом – это базис для достижения потенциальной продуктивности растений [5].

Ранее нами было представлено исследование количественных признаков растений яровой пшеницы в онтогенезе и прогнозирования продуктивности генотипа в разных агроэкологических условиях [6], в том числе в зональном ускоренном экологическом сортоиспытании [7]. Целью настоящего исследования было выявление наиболее оптимального соотношения между изменчивостью (C_v) и наследственностью (H^2) для определения адаптационной способности злаков в зональном ускоренном экологическом сортоиспытании в связи с изменением комплексного градиента среды.

Материал и методы. Эксперименты проводили в полевых условиях в 1992-2003гг. Было использовано 7 генотипов растений яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. emend. Fiori et Paol.: сорта Ленинградская 92, Ленинградская 88, Саратовская 29, Московская 35 (1992-1997гг.), Крепыш, Иргина (1998-2003гг.). За стандарт был принят сорт Ленинградка во всех опытах. Кроме того, в период с 1998 по 2003г. исследовали 4 генотипа ярового ячменя *Hordeum vulgare* L. sensu lato, представленные сортами Криничный, Суздалец, Эльф, Андрей. Семена высевали из расчёта 500 всхожих семян на 1 м². Заданный градиент среды обеспечивали в диапазоне ГТК (гидротермический коэффициент Селянинова) от 0,4 до 4,5, НРК от 120 до 660 мг д.в./кг почвы. Анализировали от 90 до 225 растений каждого сорта одновременно.

Исследовали признаки, характеризующие развитие метамеров (междоузлие, влагалище, лист), а также изменчивость структурных признаков растений (число колосков, цветков, зёрен в колосе, высота

побега и т.п.). Размах изменчивости представлен коэффициентом вариации (C_v), наследуемость признаков (H^2) - в широком смысле слова [8].

Результаты и обсуждение. Были вычислены значения параметров изменчивости и наследственности для группы количественных признаков злаков двух видов: яровой пшеницы и ярового ячменя, - полученных нами в разные годы, в разных регионах, в регулируемых и естественных условиях, то есть в достаточно разнообразной среде произрастания родительских и потомственных растений с посемейственным учётом признаков (Табл. 1, 2).

Таблица 1 - Коэффициенты вариации (C_v , %) и наследуемости (H^2) количественных признаков для сортов яровой пшеницы в опытах 1992-1997гг.

Признак	Изменчивость (C_v)	Наследуемость (H^2)
Число метамеров	44-45	0,1
Всхожесть	27-32	0,4
Кустистость общая	28-50	0,2-0,6
Кустистость продуктивная	25-50	0,4-0,8
Длина соломины, см	7-10	0,5-0,8
Длина колоса, см	16-23	0,1-0,6
Число колосков в колосе	8-16	0,2-0,3
Число цветков в колосе	14-20	0,2-0,6
Число зёрен в колосе	35-49	0,6-0,7
Сухой вес 1000 зёрен, г	26-48	0,1-0,7
Сухой вес одного растения, г	24-50	0,4-0,8
Сухой вес зёрен1 растения, г	19-49	0,8
Длина колеоптиле, мм	17-49	0,1
Длина листовой пластинки, мм	8-18	0,4-0,9
Длина влагалища листа, мм	10-24	0,1-0,5
Площадь листа, см ² :		
1й	метамеры снизу вверх	0,4
2й		0,5
3й		0,1
4й		0,9
5й		0,9
6й		0,9
7й		0,9

Таблица 2 - Коэффициенты вариации (C_v , %) и наследуемости (H^2) количественных признаков для сортов яровой пшеницы и ярового ячменя в опытах 1998-2003гг.

		Пшеница		Ячмень	
Сорт		C_v	H^2	C_v	H^2
Число побегов кущения		35-44	0,8-0,9	22-37	0,4-1
Число продуктивных побегов		40-51	0,5-0,9	36-47	0,8-0,9
Масса побега без колоса (г)		29-36	0,9-1	39-49	0,8-0,9
Длина междоузлия (см)					
4й	Метамеры снизу вверх	47-50	0,7-0,9	48-50	0,7-0,9
5й		34-37	0,6-0,9	29-44	0,5-0,9
6й		32-39	0,5-1	22-36	0,3-0,8
7й		34-44	0,3-0,4	32-37	0,5-0,7
8й		17-50	0,2-0,3	28-37	0,6-0,9
9й		-	-	27-33	0,6-0,9
Длина соломины от основания колоса до верхнего стеблевого узла (см)		43-50	0,7-0,9	22-36	0,2-0,9
Длина колоса, см		21-24	0,8-1	17-27	0,6-0,7
Число колосков в колосе		9-17	0,5-0,7	15-23	0,6-0,9
Число цветков в колоске в середине колоса		17-25	0,6	-	-
Число зёрен в колосе		49	0,8-0,9	31-40	0,8

Вычисленные нами коэффициенты вариации зависели от года исследования. Например, для сорта Ленинградка по признаку масса зерна с одного растения коэффициент вариации варьировал по годам от 27 до 49%, для сорта Саратовская 29 – от 25 до 29%, для сорта Московская 35 – от 40 до 46%.

Размах коэффициентов вариации внутри одной культуры по отдельным количественным признакам находился в пределах, указанных в таблицах 1 и 2. Коэффициенты вариации (и, следовательно, фенотипическая изменчивость в экстремальных условиях) были максимальными (30-50%), для следующих признаков: общая кустистость, продуктивная кустистость и признаков, формирующихся на последних

этапах органогенеза (VIII-XII, по [9]). Средние значения коэффициентов вариации (10-30%) были характерны для большей части формирующихся метамеров побега. По результатам, полученным в 1992-1997гг., к константным признакам с высокой долей генотипического разнообразия возможно отнести длину соломины пшеницы ($C_v < 10\%$, H^2 до 0,8). Для сортов Ленинградской экогруппы была отмечена тенденция к снижению размаха изменчивости по признакам кустистости у сортов, выведенных позднее: Ленинградка – 29-50%, Ленинградская 88 – 28-33%, Ленинградская 92 – 33-36%. Наследуемость признаков, как и размах изменчивости, варьировала по годам. Степень изменчивости морфометрических признаков метамерных структур росла, если фиксировали признаки, значение которых определяется в несколько этапов, например, площадь листа, в сравнении с длиной и шириной листа. Таким образом, изменчивость количественных признаков зависела от условий среды вегетации, от сорта, от культуры, и могла варьировать в зависимости от способа представления данных.

Для метамерных признаков было определено, что наилучшими в использовании в тест-системе будут характеристики развития с 5 до предпоследнего для пшеницы и с 5 до последнего метамеров для ячменя. Этот вывод основан на том, что для перечисленных выше метамеров изменчивость размерных характеристик частей метамеров средняя, а наследственность высокая. То есть в градиенте среды средний уровень фенотипических различий будет лучше всего характеризовать генотипическое разнообразие. И для характеристики состояния растения лучше использовать именно длину (площадь) листа, а не длину междоузлия. Листовые характеристики верхних метамеров имели достаточно высокий коэффициент наследуемости в сравнении с междоузлиями тех же метамеров.

Допустимые признаки для исследования процесса адаптации злаков к разнообразной среде: масса зерна с колоса и масса растения, число зёрен в колосе и длина соломины от основания колоса до верхнего стеблевого узла (последний для пшеницы), - они характеризуют генотип, имея высокий коэффициент наследуемости, несмотря на фенотипическое разнообразие внутри популяции растений. Все эти признаки по данным разных авторов коррелируют с урожайностью зерновых культур [6,10,11].

Существует мнение, что количественные признаки растений могут быть подвержены эффекту материнского генотипа и среды (ЭМГС) [12]. ЭМГС касается растений потомственного поколения, выращенных в определённой (чужой) среде и проявляется в изменении количественных показателей жизнеспособности, фотосинтеза, продуктивности и т.п. в зависимости от условий пре-вегетации [13]. Данные об изменчивости и наследственности 35 количественных признаков были сгруппированы по двум категориям: признаки, подверженные ЭМГС и признаки, для которых ЭМГС не был отмечен по данным нескольких десятков авторов (1927-2006гг.). Изменчивость признаков, которые подвержены ЭМГС, достоверно не отличалась от изменчивости признаков, значение которых не меняется с изменением условий пре-вегетации (Табл. 3).

Таблица 3 - Коэффициенты вариации (%) и наследуемости количественных признаков для двух родов сем. Poaceae

род	Эффект материнского генотипа и среды	Число учётных признаков	Изменчивость (C_v)	Наследуемость (H^2)
Triticum	нет	34	32,1±2,01	0,59±0,055
	есть	36	30,0±2,51	0,58±0,044
Hordeum	нет	16	32,8±2,32	0,67±0,055
	есть	10	33,7±3,41	0,79±0,055

При сравнении двух родов *Poa* был выявлен более высокий коэффициент наследования количественных признаков, подверженных ЭМГС у рода *Hordeum*, в сравнении с родом *Triticum*. Из работ других исследователей известно, что злаки гибридного происхождения [14] (пшеница, овёс) имели более выраженный ЭМГС, чем злак с одним геномом (ячмень) [15-17]. Таким образом, приходится признать, что, признаки, которые имеют более высокий коэффициент наследуемости, меньше зависят от среды пре-вегетации, или иначе, климатических, почвенных, технологических условий формирования семян. Изменчивость же указанных признаков связана только с условиями среды произрастания.

Если говорить о выборе количественных признаков для ускоренных экологических испытаний в течение вегетации, то следует обратить внимание на морфометрические признаки пятого-шестого метамеров. Поскольку именно на этом этапе развития растений мы наблюдали средние показатели изменчивости в сочетании с довольно высокой долей наследования.

Итак, было выявлено, что ячмень характеризуется более высоким потенциалом генотипической адаптации, в сравнении с яровой пшеницей, в целях ускоренной оценки селекционных образцов на адаптивность рекомендовано использовать морфометрические характеристики пятого-шестого метамеров (снизу). Длина соломины является константным признаком с высокой долей генотипического разнообразия. В фенотипическом разнообразии растений злаков по признакам масса зерна с колоса и масса растения, число зёрен в колосе довольно высокая доля генотипических изменений, поэтому эти признаки рекомендованы для учёта в зональном ускоренном экологическом сортоиспытании.

Литература

1. Изменчивость и наследование хозяйственно ценных признаков у томатов /А.А.Жученко, В.К.Андрющенко, М.М.Король и др. Кишинёв: "Картя Молдовеняскэ", 1973. 632 с.
2. Тихомирова М.М. Генетический анализ. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. 280 с.
3. Драгавцев В.А. Эколого-генетическая модель организации количественных признаков растений //Сельскохозяйственная биология. 1995. №5. С. 20-30.
4. Животовский Л.А. Приспособленность и популяционный стресс //Жизнь популяций в гетерогенной среде: Сборник научных материалов II Всероссийского популяционного семинара Ч.2; Марийский государственный университет. Йошкар-Ола, 1998. С.126-140.
5. Жученко А.А. Стратегия адаптивной интенсификации растениеводства //Доклады РАСХН. 1999. №8. С. 5-11.
6. Стефанова Н.А., Батыгин Н.Ф. Продуктивность растений яровой пшеницы под влиянием генетических, агроклиматических и агротехнических факторов //Сельскохозяйственная биология. 1999. №5. С. 23-27.
7. Лыкова Н.А. Методология зонального ускоренного экологического сортоиспытания яровых зерновых культур //Вестник Россельхозакадемии. 2006. №3. С. 27-29
8. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высшая школа, 1978. 448 с.
9. Куперман Ф.М. Основные этапы развития и роста злаков. //Этапы формирования органов плодоношения злаков, том 1; Московский государственный университет. М., 1955. С. 26-33.
10. Морозова З.А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М.:Изд-во МГУ, 1986. 164с.
11. Ростова Н.С. Корреляционный анализ в популяционных исследованиях //Экология популяций; Ин-т. эволюционной морфологии животных им. А.Н.Северцова М., 1991. С. 69-86.
12. Wulff R.D., Ca'ceres A., Schmitt J. Seed and seedling responses to maternal and offspring environments in *Plantago lanceolata* //Functional Ecology. 1994. № 8. P. 763-769.
13. Лыкова Н.А. Адаптивность злаков трибы Triticeae (Poaceae) в связи с материнским фенотипическим эффектом //Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в СПб; БИН им. В.Л.Комарова РАН. СПб, 2006. С.375
14. Цвелёв Н.Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (Poaceae) //Цвелёв Н.Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений: Сборник избранных трудов; БИН им. В.Л.Комарова РАН. М.-СПб., 2005. С. 280-292.
15. Гриценко В.В., Бугаев П.Д., Шаронов Д.А., Бакеев В.В., Дмитриева В.А. Влияние уровня минерального питания на качество семян ячменя и овса //Разраб. селекц. и семеновод. технологий: Сб. науч. тр.; ТСХА. М, 1987. С. 79-85.
16. Яблоков Ю.Н. Об оценке партий семян //Селекция и семеноводство. 1990. Т. 5. С. 51-52.
17. Гусакова Л.П., Лыкова Н.А. Определение оптимальных условий формирования семян в многофакторном эксперименте // Зерновое Хозяйство. 2004. № 4. С.14-16.