

СТУПІНЬ ФЕНОТИПОВОГО ДОМІНУВАННЯ ТА УСПАДКОВУВАНІСТЬ ЗА ОЗНАКОЮ ВИСОТА РОСЛИНИ У ГІБРИДІВ ПШЕНИЦІ З РІЗНИМИ АЛЕЛЯМИ *RHT*-ГЕНІВ

І.І. Моцний¹, А.І. Гончарова¹, Г.О. Чеботар¹, С.В. Чеботар^{1,2}

¹*Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення, Одеса, Україна, e-mail: motsnyui@gmail.com*

²*Одеський національний університет імені І.І.Мечникова, Одеса, Україна*

Характер успадкування висоти рослини (ВР) у м'якої пшениці *Triticum aestivum* L., як і будь якої іншої кількісної ознаки, підпорядковується менделівським закономірностям, але його аналіз ускладнюється великою кількістю генів зі слабкими ефектами та взаємодією між ними. Зокрема, необхідно враховувати адитивну та кумулятивну дію головних генів, епістаз, компліментарність, мінорні ефекти генів-модифікаторів та ін. При цьому, внесок кожного з цих генів порівняно з

внеском неспадкової компоненти в мінливість ознаки часто настільки малий, що границі фенотипової мінливості для різних генотипів можуть перекриватися під дією чинників середовища, і дискретні генотипові групи практично не розрізняються [1]. Тому, застосування ПЛР аналізу для виявлення окремих детермінантів ВР (генів *Rht*) у пшениці набагато ефективніше, оскільки не залежить від негенетичних чинників [2].

Ступінь фенотипового домінування одного алеля над іншим залежить від його експресивності. При схрещенні двох ліній фенотипова різноманітність F_1 , як і вихідних форм (P_1 , P_2) визначається лише неспадковими чинниками. В F_2 в результаті розщеплення генів, за якими розрізняються батьківські лінії, загальна фенотипова мінливість включає окрім паратипової ще й генотипову компоненту. Таким чином, успадковуваність віддзеркалює генотипову компоненту, зумовлену дією того чи іншого алеля, в загальній фенотиповій мінливості. Як правило, ступінь домінування та успадковуваність застосовують для загальної характеристики тієї чи іншої кількісної ознаки. Можливість застосувати ці, загалом, давно вже відомі коефіцієнти для з'ясування алельної взаємодії у визначених *Rht*-локусах пшениці становили певний інтерес для даної роботи. У зв'язку з цим, метою дослідження було визначення ступеню домінування і коефіцієнта успадковуваності як характеристик (генетичних ефектів) ідентифікованих алелів генів короткостебловості (*Rht8* та *Rht-B1*).

Дослідження проводили в 2010-2011 роках в умовах дослідного поля відділу загальної та молекулярної генетики СГІ – НЦСС (м. Одеса). Погодні умови протягом років досліджень, в цілому, були сприятливими для росту та розвитку рослин пшениці. Ідентифікацію алелів генів карликовості (*Rht8* та *Rht-B1*) виконували за допомогою молекулярних маркерів [2].

Ступінь домінування (hp) розраховували за формулою [1]:

$$hp = 2^{n-1}(F_n - MP) / (HP - MP),$$

де F_n – середня арифметична ознаки у рослин гібрида n -го покоління; MP – середня арифметична ознаки у обох батьківських форм; HP – значення ознаки у більш високорослої лінії. Інтерпретацію оцінок hp проводили за шкалою G.M. Veil, R.E. Atkins [3]: $hp=0$ – домінування відсутнє; $0 < hp < 1$ – часткове, а при $hp=1$ – повне домінування більш високорослої форми; $hp > 1$ – гетерозис (наддомінування); $hp < -1$ – негативний гетерозис (депресія); $-1 < hp < 0$ – часткове та $hp = -1$ – повне домінування короткостеблової форми.

Коефіцієнт успадковуваності (H^2) визначали за формулою [3]:

$$H^2 = (\sigma^2_{F_2} - \sigma_e^2) / \sigma^2_{F_2},$$

де $\sigma^2_{F_2}$ – загальна фенотипова дисперсія F_2 ; σ_e^2 – середньозважена із внутрішньо групових дисперсій для P_1 , P_2 і F_1 . Якщо $0,66 < H^2 < 1$ – успадковуваність висока; $0,33 < H^2 < 0,66$ – середня; $0 < H^2 < 0,33$ – низька.

При розрахунках hp в мультиалельних локусах *Rht8* (алелі a , x та c) і *Rht-B1* (a , b , e) установили позитивне наддомінування, повне або часткове домінування більшої ВР, якщо батьківські лінії мали різні алелі (табл. 1). Виняток становлять окремі комбінації за участю алелів *Rht8x* або *Rht-B1e*, де в 2011 р виявлена зворотна залежність.

При схрещенні високорослих ліній з генотипами *Rht8a Rht-B1a* та *Rht8x Rht-B1a*, а також ліній з однаковими генотипами часто спостерігали ефект гетерозису ($hp > 1,0$). Причина якого – гетерозиготний стан в локусах, що не мають відношення до *Rht*. При схрещенні ліній з генотипами *Rht8a Rht-B1a* та *Rht8c Rht-B1a* алель

Rht8a частково або повністю домінував над алелем *Rht8c*. В парі *Rht-B1a/e* ступінь домінування *Rht-B1a* відносно алелю *e*, як правило, був позитивний ($hp > 0,0$) і, в деяких комбінаціях, наближався до повного домінування. В парі *Rht-B1b/e* алель *b* домінував над *e*. Таким чином, в 2010 р. алелі зі слабшим прямим негативним ефектом або без нього домінували над алелями, які знижують ВР в більшій мірі ($Rht8a=Rht8x > Rht8c$; $Rht-B1a > Rht-B1b > Rht-B1e$). Проте, означена закономірність модифікувалась умовами 2011 р.

Найвищий коефіцієнт успадкованості ($H^2=0,9$) закономірно спостерігався в одній з комбінацій, що характеризують «найальтернативнішу» пару алелів *Rht-B1a/e*. Проте, в інших комбінаціях ця особливість не виявлена (табл.). В цілому, при схрещенні ліній з різними генотипами H^2 був дещо вищим, ніж в комбінаціях, де батьківські форми мали однакові генотипи за ідентифікованими алелями *Rht*. Хоча, в останньому випадку значення H^2 в переважній більшості комбінацій ($H^2=0,1-0,5$) перевищували очікуване 0,0. Це може бути пов'язано з розщепленням за іншими генами *Rht*, окрім ідентифікованих, або проявом гетерозису у частини гібридів F_2 .

Таблиця

Ступінь фенотипового домінування (hp) та коефіцієнт успадкованості (H^2) за ознакою висота рослини алелів генів короткостебловості у гібридів озимої пшениці F_1 і F_2

Алелі	F_n	Рік	hp			H^2		
<i>Rht8a/x*</i>	F_1	2010	3,64	5,43	2,50			
		2011	-0,60	2,20	-			
<i>Rht8a/c</i>	F_1	2010	0,76	1,00				
		2011	0,11	0,77				
	F_2	2011	0,70	1,01		0,2	0,6	
<i>Rht-B1a/b</i>	F_1	2010	0,54					
		2011	2,20					
	F_2	2011	4,40			0,4		
<i>Rht-B1a/e</i>	F_1	2010	0,43	0,41	0,97			
		2011	0,56	0,23	-0,42			
	F_2	2011	1,24	-0,56	0,32	0,0	0,2	0,9
<i>Rht-B1b/e</i>	F_1	2010	0,91					
	F_2	2011	0,26					
<i>Rht8a/a</i>	F_1	2010	1,00	1,68	58,0			
		2011	-0,44	-0,50				
	F_2	2011	3,6	-0,35	1,60	0,0	0,5	
<i>Rht8c/c</i>	F_1	2010	9,18	28,2	13,2			
		2011	1,86	4,60	-0,98			
	F_2	2011	3,17	8,40	1,30	0,1	0,1	0,4
<i>Rht-B1e/e</i>	F_1	2010	-0,29					
		2011	1,20					
	F_2	2011	2,10			0,1		

* – алель *Rht8x* маркується ампліконом 214 п.н. за ДНК-локусом *Xgwm261*

Слід зазначити, що визначені таким чином коефіцієнти характеризують взаємодію генів лише частково і обмежуються рамками комбінації, в якій вони були обчислені. А наявність гетерозису, спричиненого гетерозиготністю по іншим генам, вочевидь спотворює оцінку ступеню домінування і коефіцієнту успадкованості в якості характеристик алельних взаємовідносин в досліджених локусах при схрещенні сортів або ліній. Коректну оцінку hp і H^2 можна одержати на гібридах між квазіізогенними за *Rht* генами лініями. А більш детальну і об'єктивну інформацію стосовно генетичних ефектів надає діалельний аналіз [1].

Виходячи з міркувань Мазера і Джинкса [1] популяція F_2 (50% гетерозигот) повинна бути нижча за F_1 (100% гетерозигот) у випадку наддомінування, повного (лише 75% гібридів F_2 на рівні HP) або часткового домінування більшої BP ($hp > 0$). При відсутності домінування ($hp = 0$) – $F_1 = F_2$, а при домінуванні короткостебловості ($hp < 0$) повинна спостерігатись зворотня картина – $F_1 < F_2$ з тих же причин. Загалом, в умовах 2011 р. гібриди F_1 перевищували за абсолютними значеннями BP аналогічні гібриди F_2 в семи комбінаціях, в двох – $F_1 = F_2$ і в шести – $F_1 < F_2$. І хоча ці відмінності були невірогідні через обмеженість вибірки, тенденція відповідності емпіричних даних очікуваним проглядається досить чітко. Якщо зіставити отримані співвідношення з показниками hp в F_1 і знехтувати двома комбінаціями, де відмінності між усіма середніми відсутні, то виявилось, що лише одна комбінація із п'ятнадцяти досліджених суперечить визначеній тенденції, що може бути обумовлено випадковістю.

Висновки. Алельна взаємодія в локусах *Rht8(a, x, c)* та *Rht-1(a, b, e)* характеризується частковим та повним домінуванням або наддомінуванням більшої висоти рослин. При схрещенні ліній з однаковими генотипами має місце позитивний гетерозис, а у випадку *Rht8c Rht-1e* – слабке часткове домінування низькорослої форми. Алелі зі слабшим прямим негативним ефектом або без нього домінують над алелями з сильнішим впливом на висоту рослин (*Rht8a = Rht8x > Rht8c*; *Rht-1a > Rht-1b > Rht-1e*). Проте, означена закономірність модифікується умовами року. В парі *Rht-1a/e* ступінь домінування і коефіцієнт успадкованості вищі, ніж в парі *Rht-1a/b*. В комбінаціях схрещення ліній з різними *Rht*-генотипами коефіцієнт успадкованості був вищим, ніж в комбінаціях з однаковими генотипами. Значення коефіцієнта успадкованості в переважній більшості комбінацій з однаковими генотипами перевищували 0, що може бути пов'язано з розщепленням за неідентифікованими генами *Rht* або проявом гетерозису у частини гібридів F_2 .

Наявність гетерозису, спричиненого гетерозиготністю по іншим генам, які можуть і не мати безпосередніх ефектів на досліджувану ознаку, спотворює оцінку ступеню домінування і коефіцієнту успадкованості в якості характеристик алельних взаємовідносин в досліджених локусах, тому коректну оцінку hp і H^2 можна одержати при схрещенні майже ізогенних ліній, створених на однорідному генфоні.

Література

1. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
2. Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В., Моцный И.И., Лобанова Е.И., Сиволап Ю.М. Молекулярно-генетический анализ линий-аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вестник Одесского национального университета. 2009. Т. 14, вып. 8 (Биология). С. 61-71.
3. Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum // Iowa State Journ. of Sci. 1965. Vol. 39, № 3. P. 345–358.