

LZA Bioloģijas institūts

I. Rašais

AUGU ĢENETISKĀ MAINĪBA
UN TĀS LĪMENA EKSPERIMENTĀLĀ PAAUGSTINĀŠANA

Habilitācijas darbs
habilitētā doktora grāda iegūšanai bioloģijā (ģenētika)
uz rakstu sērijas pamata

Rīga, 1993

Satura rādītājs

| | |
|---|----|
| Augu genētiskā mainība un tās līmeņa eksperimentālā | 3 |
| paaugstināšana | |
| Ievads | 3 |
| Augu genētiskās mainības analīzes metožu izpēte | 6 |
| Genētiskās mainības analīze konkrētā selekcijas materiālā | 11 |
| Augu rezistences genētiskās mainības izpēte | 13 |
| Augu genētiskās mainības paaugstināšana | 16 |
| Slēdziens | 19 |
| | |
| Evaluation of the plant genetic variation and its | 21 |
| experimental increase | |
| | |
| Оценка генетической изменчивости растений и ее | 39 |
| экспериментальное повышение | |
| | |
| Publikāciju saraksts | 58 |
| | |
| Pielikums. Publikāciju kserokopijas | 63 |

IEVADS

No genētikas viedokļa jaunu šķirņu izveidošana ir vairākpakāpju process, kas iesākas ar genotipiskās dažādības iegūšanu ar kādu no selekcionāram pieejamiem paņēmieniem, turpinās ar labāko genotipu identificēšanu un izlasi un noslēdzas ar izlasīto genotipu pārbaudi. No tā izriet, ka selekcijas izejmaterāla genētiskās mainības amplitūde un tās kvalitāte, kā arī iespēja kontrolēt šo mainību lielā mērā nosaka selekcijas rezultativāti.

Genētikas arsenālā ir vesela rinda paņēmieni, kurus izmanto genētiskās mainības noteikšanai un paaugstināšanai un kuri kopumā veido augu izlases teorijas būtisku sastāvdaļu. Tomēr šo paņēmieni pielietošana bieži ir saistīta ar daudzām metodiskām grūtībām un ne vienmēr ir efektīva.

Teiktais pilnā mērā attiecas uz augu kvantitatīvām pazīmēm; būtiski, ka no selekcijas viedokļa svarīgām augu pazīmēm pārsvarā piemīt tieši kvantitatīvs mainības un iedzimšanas raksturs. Atšķirībā no augu kvalitatīvām pazīmēm, kuru genētiskā kontrole ir samērā vienkārša un kuru analīzei ir izmantojamas klasiskās genētikas metodes, kvantitatīvo pazīmju genētiskā analīze ir iespējama tikai ar īpaši izstrādātiem paņēmieniem, kuru pielietošanas metodiskie jautājumi vēl nav galīgi atrisināti.

No augu kvantitatīvo pazīmju genētiskās mainības analīzes metodēm īpaši plašu pielietojumu ir atradušas metodes, kuras ir virzītas uz atsevišķu pazīmju fenotipiskās dispersijas sastāvdaļu (genotipiskās, paratipiskās un c. dispersiju), kā arī dažādu genotipu kombinatīvās spējas noteikšanu. Taču faktoriālo dispersiju sastāvdaļu noteikšanai visplašāk izmantojamo metožu pielietošana (dispersijas un korelācijas-regresijas analīzes) ir saistīta ar īpašu eksperimenta organizāciju un līdz ar to ar pētamo augu paaudžu maiņu. Tas nozīmē, ka iegūstamā informācija par attiecīgās augu kopas genētisko mainību kļūst pieejama ar laika novirzi, kas nosaka tās vērtības pazemināšanos, īpaši ja runājam par selekcijas procesu. Turklāt jāpasvītro, ka gan minētās dispersijas komponentu noteikšanas

metodes, tā arī plaši pielietotās kombinatīvo spēju noteikšanas metodes ir orientētas uz atsevišķu pazīmju neatkarīgu izpēti. Līdz ar to netiek ņemtas vērā kā genotipa, tā arī ārējās vides izraisītās pazīmju sarežģītās mijiedarbības, un iegūto informāciju ir grūti izmantot selekcijas procesā, jo izlase vienmēr tiek virzīta uz pazīmju kopas uzlabošanu.

Ņemot vērā augstāk minēto, savā darbā mēs izvirzījām mērķi izpētīt iespējas augu genētiskās mainības analīzei izmantot īpašas tā saucamās ekspresmetodes, kuru pielietošanai nav vajadzīgas vairākas augu paaudzes, kā arī daudzdimensiju statistiskās analīzes metodes, kuras pamatojas uz vairāku pazīmju vienlaicīgu analīzi.

Līdzīgas problēmas ir saistītas arī ar genētiskās mainības inducēšanas metožu pielietošanu. Tradicionālo mutagēnu (radiācija, ķīmiskie mutagēni) iedarbība uz atsevišķām pazīmēm ir izpētīta pietiekami labi. Tani pašā laikā maz informācijas ir par mutagēnu ietekmi uz pazīmju saistību, kurai ir liela kā teorētiska, tā arī praktiska nozīme. Tāpēc šādas ietekmes izpēti mēs iekļāvām savā darba programmā.

Mūs piesaistīja arī iespēja apvienot augu mutagenēzi ar dabiskās izlases procesiem, kas ļautu paaugstināt no selekcijas viedokļa nozīmīgo izmaiņu iznākumu.

Pēdējos gados ir konstatēta principiāla iespēja izsaukt lielu iedzimstošas mainības spektru ar augu audu kultūras palīdzību. Tomēr līdz šim nav skaidrs, vai šāda mainība ir perspektīva no selekcijas viedokļa. Tāpēc mūsu darbā tika noteikta iespēja izraisīt ar augu audu kultūras starpniecību labvēlīgās izmaiņas agronomiski svarīgām kvantitatīvām pazīmēm un iegūt ar šo metodi vērtīgu selekcijas izejmateriālu.

Bez augstāk minētajiem vispārējā rakstura jautājumiem, no selekcijas genētiskā pamatojuma viedokļa ir ļoti svarīgi noteikt pazīmju genētiskās mainības raksturu konkrētām augu sugām selekcijas materiāla konkrētos paraugos. Attiecīgās atšķirības nosaka kā sugai specifiskā pazīmju genētiskā determinācija, tā arī dažādā ceļā iegūtā selekcijas materiāla īpatnības. Šai sakarā no vienas puses tika pētīta genētiskā mainība plašam laukaugu, ogulāju un dekoratīvo augu, kā arī

lapu un skuju koku lokam, tanī skaitā tādām sugām, par kurām informācija par genētiskās mainības īpatnībām literatūrā bija vai nu ierobežota, vai vispār nebija sastopama. No otras puses tika veikti konkrēti pētījumi par miežu, Latvijas galvenās graudaugu kultūras, genētisko mainību, kas ir saistīta ar saimniekauga izturību pret vienu no postošākiem patogēniem - miežu miltrasas Latvijas populāciju. Šādi sistemātiski pētījumi ne Latvijā, ne vispār Baltijas reģionā līdz šim netika veikti.

Nemot vērā minētos apsvērumus par galveniem sava darba mērķiem mēs izvirzījām:

1. Izvērtēt augu kvantitatīvo pazīmju genētiskās mainības analīzes metožu pielietojamību.
2. Izstrādāt jaunus augu kvantitatīvo pazīmju genētiskās mainības un pazīmju savstarpējās saistības analīzes paņēmienus, pamatojoties uz daudzdimensiju statistiskās analīzes metodēm.
3. Izstrādāt jaunus paņēmienus augu genētiskās mainības paaugstināšanai.
4. Noteikt genētiskās mainības parametrus dažādām augu sugām.
5. Izveidot jaunu perspektīvu selekcijas izejmateriālu.

Darbā aprakstītie eksperimenti iekārtoti pēc randomizēto bloku shēmas. Rezultātu apstrāde veikta ar genētiski-statistiskām metodēm un galveno komponentu metodi ar dažādu tipu ESM, izmantojot kā autora izstrādāto, tā arī standarta programmu nodrošinājumu.

AUGU ĢENĒTISKĀS MAINĪBAS ANALĪZES METOŽU IZPĒTE

Kvantitatīvo pazīmju fenotipiskās dispersijas sastāvdaļu noteikšana

Viena no būtiskākajām augu kvantitatīvo pazīmju īpatnībām pretstatā kvalitatīvām pazīmēm ir liela ārējo faktoru ietekme uz šo pazīmju fenotipisko realizāciju. Tā rezultātā pēc pazīmju fenotipiskās mainības līmeņa nevar spriest par attiecīgās pazīmes genotipisko dažādību. Īpaši izstrādāti paņēmieni ļauj noteikt iedzimstošo un vides faktoru ieguldījumu kopējā fenotipiskā dispersijā. Informācija par genotipiskās un paratipiskās mainības attiecību ļauj novērtēt iedzimstošās dažādības pakāpi pētījamā augu kopā un nopamatot racionālāko selekcijas paņēmieni izvēli, noteikt pazīmes, pēc kurām visefektīvāk veikt selekciju konkrētajā materiālā.

Faktoriālo dispersiju noteikšanai visplašāk tiek izmantotas dispersijas un korelācijas-regresijas analīzes (Falconer, 1964). Šo metožu pielietošanai ir nepieciešama īpaša eksperimenta organizācija, kas ļautu veikt pazīmju uzskaiti augu grupās ar attiecīgu radniecības pakāpi. Lai nodrošinātu šādu iespēju parasti ir nepieciešama paaudžu maiņa, tas pagarina vajadzīgās informācijas iegūšanu. Vairākām piedāvātām tā saucamām ekspresmetodēm, t.i. tādām metodēm, kuru pielietošanai paaudžu maiņa nav nepieciešama, nebija noteiktas to izmantošanas ticamība un ierobežojumi.

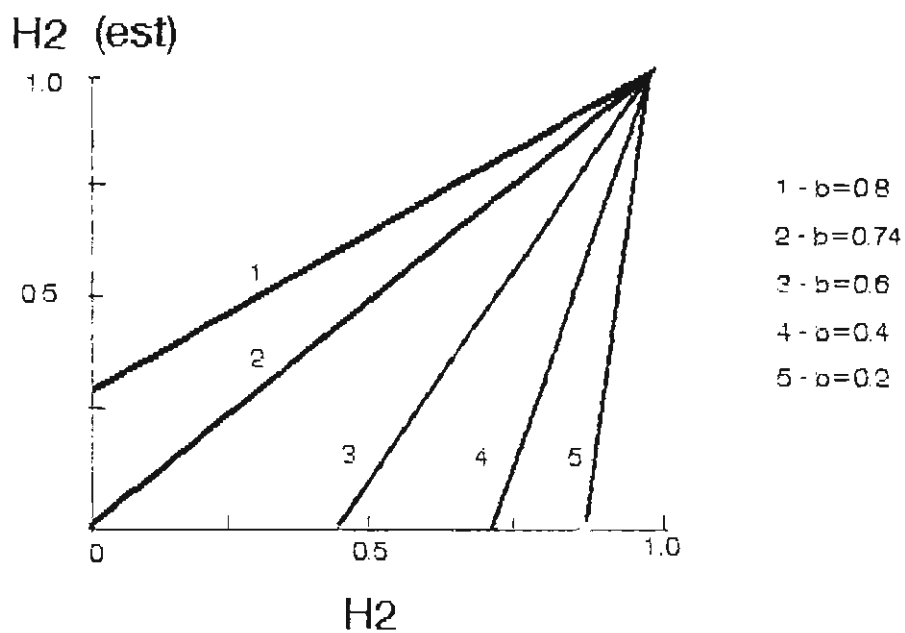
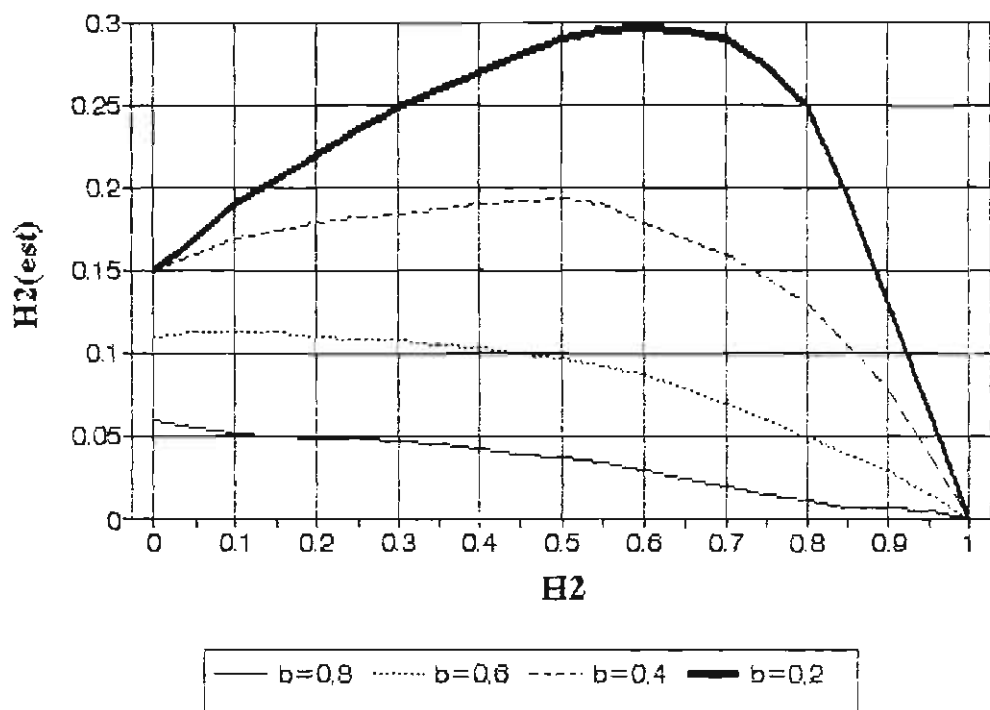
Starp šīm metodēm mūsu īpašu vērību saistīja Shrikhande (1957) izstrādātā metode, kura paredzēja plašas iespējas, t.sk. dabisko populāciju analīzi, un kuru samērā plaši sāka izmantot ģenētiskos un uz selekciju orientētos pētījumos. Lai noskaidrotu Shrikhande metodes pielietojamību, tika veikti kā speciāli eksperimenti, tā arī izmantota modelēšana ar ESM [8, 10, 11]. Izstrādātais modelis deva iespēju novērtēt aprēķināmo parametru atkarību no augsnes heterogenitātes īpatnībām, genotipiskās un paratipiskās mainības īpatsvara un c. apstākļiem. Analizējām vairākas situācijas ar dažādu modelētās mainības sakrītības pakāpi ar teorētisko. Tika novērtēts kā

originālais Shrikhande algoritms, tā arī dažas tā modifikācijas. Modeļa analīzes rezultātā mēs konstatējām genētiskās mainības, augsnes auglības heterogenitātes un ārējās vides mijiedarbības likumsakarības, kas nosaka augu fenotipisko mainību. Pierādīts, ka izmantojot aprēķinos piedāvātās modifikācijas, tiek iegūts neatbilstošs faktiskam genētiskās mainības novērtējums (1. att.). Originālais Shrikhande algoritms sniedz aprēķināto parametru neizkropļotas vērtības tikai pie metodes priekšnoteikumu ideālas izpildes. Taču noskaidrojām, ka Shrikhande metodes priekšnoteikumu izpildes kontrole praktiski nav iespējama un ka arī ievērojot visus priekšnosacījumus aprēķinu rezultātiem ir liela izvēles kļūda. No tā var secināt, ka šī metode nav lietojama genētiskajos pētījumos un selekcijā.

Fārbaudot vairākas augu kvantitatīvo pazīmju genētiskās mainības noteikšanas metodes eksperimentos ar arābidopsi (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) un zirņiem (*Pisum sativum* L.) pierādīts, ka no ekspresmetodēm adekvātākos rezultātus dod tā saucamā fona pazīmju metode (Aparaeçes, 1963, 1969), bet no tradicionālām metodēm ar paaudžu maiņu - dispersijas un regresijas analīzes [19, 25, 29].

Kombinatīvās spējas noteikšana

Dažādu genotipu kombinatīvās spējas analīzei tiek plaši pielietotas Griffing (1956) izstrādātās metodes. Tomēr ar tām var noteikt pētamo augu genētiskās īpašības tikai katrai pazīmei atsevišķi, nepņemot vērā to saistību. Tādejādi var rasties lielas grūtības perspektīvāko augu izvēlē, īpaši gadījumos, kad vienam un tam pašam genotipam pēc atsevišķām pazīmēm ir labvēlīgs kombinatīvo spēju novērtējums, bet pēc citām - nelabvēlīgs. Tāda situācija tika novērota nosakot vispārējās kombinatīvās spējas (VKS) efektus grupai perspektīvu Alkemade rases gerberu kloniem [6, 7, 9]: starp tiem nebija neviena, kuri raksturotos ar pozitīviem VKS efektiem visām no selekcijas viedokļa nozīmīgām pazīmēm - ražībai, ziedkāta



1. att. Aprēķinātā iedzimstamības koeficienta vērtība atkarībā no faktiskās izmantojot Shrikhande metodes modifikācijas pēc Рашалъ, 1978 (augšā) un Мартынов, 1977 (apakšā).

garumam un diametram, ziedkopas diametram (1. tab.). Lai novērstu šīs grūtības, mēs piedāvājām izmantot daudzdimensiju statistiskās analīzes metožu iespējas [24]. Veicot analīzi ar galveno komponentu metodi noskaidrojām, ka gerberu produktivitāti kontrolē divas komponentes (I un IV). Būtiski, ka ražības paaugstināšana uz IV komponentes rēķina nelietekmēs negatīvi augu dekoratīvās īpašības, tai laikā kad ziedkopu skaita palielināšana uz I komponentes rēķina noved pie

1. tabula

VKS efekti Alkemade rases gerberu kloniem

| Klons | Fazīmes | | | | | | | | |
|-------|---------|----|-----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| H-4 | -2 | +2 | | +3 | +4 | -5 | | | |
| H-10 | | -2 | +10 | -2 | -4 | -5 | +2 | -2 | -3 |
| 39 | | -3 | -3 | -3 | | | -4 | +3 | |
| H-11 | | | +2 | +5 | +4 | -5 | +3 | | |
| 30 | -4 | +5 | -5 | | +6 | +8 | -4 | -7 | -5 |
| 10 | | +2 | -4 | +5 | | +9 | +3 | | |
| H-1 | +5 | | | -3 | | -4 | -2 | | |
| H-17 | | | | | -4 | +2 | | +3 | |
| 24 | | -5 | -1 | -5 | -4 | | -4 | | +2 |

Piezīme: tabulā uzrādītie skaitļi norāda, par cik reizēm absolūtās VKS efektu vērtības pārsniedz attiecīgo starpības standarta kļūdu (ar "+" atzīmētas pozitīvās VKS vērtības, ar "-" - negatīvās). Pazīmju nosaukumi sniegti 2. tab.

Gerberu kvantitatīvo pazīmju genotipisko korelāciju matricas galveno komponentu analīzes rezultāti

| Pazīme | Komponentu svāra koeficienti | | | |
|------------------------------|------------------------------|--------|--------|--------|
| | I | II | III | IV |
| 1. Produktivitāte | -0.612 | -0.183 | -0.294 | 0.578 |
| 2. Ziedkopas diametrs | 0.587 | -0.291 | -0.544 | 0.129 |
| 3. Stobrziedu diska diametrs | 0.690 | -0.358 | -0.340 | -0.296 |
| 4. Mēžziedu skaits | 0.827 | -0.171 | -0.150 | 0 |
| 5. Mēžziedu platums | -0.145 | 0.809 | -0.464 | 0.098 |
| 6. Ziedneša garums | 0.439 | -0.517 | 0.578 | 0.345 |
| 7. Ziedneša diametrs | 0.587 | -0.291 | -0.544 | 0.129 |
| 8. Lapu skaits (jūlijs) | -0.644 | -0.591 | -0.248 | -0.160 |
| 9. Lapu skaits (oktobris) | -0.662 | -0.547 | -0.334 | -0.041 |
| Komponentes īpatsvars, % | 40.0 | 20.7 | 14.7 | 7.5 |

ziedkopas diametra un citu dekoratīvitāti raksturojošo pazīmju samazināšanās (2. tab.). Kā rādītāju, kas sniedz atsevišķu vecākformu integrētu novērtējumu pēc pazīmju kopas, katram no vecākiem tika aprēķināti to hibrīdu atsevišķu komponentu vidējās vērtības. Hibrīdu galveno komponentu vērtību sadalījuma analīze parādīja, ka tās atspoguļo pētīto klonu genētiskās īpatnības. Tādejādi piedāvātais rādītājs var tikt izmantots dialēlā analīzē iekļauto genotipu kompleksai novērtēšanai. Tas ir VKS analogs attiecīgo komponentu līmenī; salīdzinot ar atsevišķu pazīmju VKS tam ir sekojošas priekšrocības: 1) samazinās analizējamo rādītāju skaits, 2) tiek ņemta vērā pazīmju mijiedarbība, kas ļauj novērtēt vienas pazīmes izmaiņas veicot izlasi citu pazīmju uzlabošanai.

Pazīmju genētiskās saistības noteikšana

Attiecīgā genētiskās mainības analīzes metožu grupa ir orientēta uz vairāku pazīmju genētiskās saistības noteikšanu. Tika parādīta pazīmju korelācijas līmeņa nozīme augu selekcijā [14]. Nodemonstrēta daudzdimensiju statistiskās analīzes metožu izmantošanas efektivitāte pazīmju saistības noteikšanai [18-20, 24, 26]. Izstrādāts paņēmieni, kas ar galveno komponentu analīzes metodes palīdzību dod iespēju izmantot dažādu augu pazīmju saistību, samazinot izlases darbietilpīgumu [18]. Paņēmieni pamatojas uz nelielas, bet reprezentatīvas "apmācošās" paraugkopas izvēli un tās īpatņu morfoloģisko, bioķīmisko un fizioloģisko parametru detalizētu analīzi. Uz šo datu pamata nosaka pētīto pazīmju faktoru struktūru un izdala būtiskākās galvenās komponentes. Pārējiem augiem analīzē vienīgi relatīvi viegli nosakāmos morfoloģiskos rādītājus, pēc kuriem tad arī aprēķina attiecīgo komponentu vērtības un izmanto tās kā kompleksu pazīmi atsevišķu augu novērtēšanai. Šis paņēmieni ir īpaši svarīgi tādu daudzgadīgu vegetatīvi pavairojamo augu selekcijā, kuriem stādījumos nav būtiskas nozīmes konkurences efektiem, bet ir svarīga labāko augu agrinā diagnostika.

GENĒTISKĀS MAINĪBAS ANALĪZE KONKRĒTĀ SELEKCIJAS MATERIĀLĀ

Izmantojot aprakstīto paņēmieni grupas, tika veikta genētiskās mainības analīze konkrētā selekcijas materiālā plašam laukaugu, ogulāju un dekoratīvo augu, kā arī lapu un skuju koku lokam [29]. Informācija par genētiskās mainības īpatnībām vairākām pētītajām sugām, piemēram viengadīgajai aīrenei, papelēm, upenēm, gerberām un c., literatūrā bija vai nu ierobežota, vai tās vispār nebija.

Tika noteikts saimnieciski svarīgo pazīmju genētiskās mainības līmenis pļavas skarenei (*Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans.) atkarībā no augšanas apstākļiem un pļāvuma [13, 20]. Konstatēts, ka augstākās genētiskās mainības

vērtības ir 1. pļāvuma rādītājiem. Taču korelatīvo attiecību izpēte parādīja, ka 1. pļāvuma ieguldījums kopējā produktivitātē ir zems un ka tādejādi perspektīvāko formu izlase jāveic pēc 2. un turpmākajiem pļāvumiem.

Papeļu (*Populus*) un vītoli (*Salix*) starpsugu hibrīdu heterozo klonu un to vecāku kvantitatīvo pazīmju mainības un korelācijas analīze parādīja, ka iespējams būtiski samazināt pirmatnējās uzskaites apjomu, izslēdzot no analīzes mazinformatīvās pazīmes [16, 26]. Pappelēm konstatēta produktivitātes atkarība no tādām rādītājiem, kā posmu masa, tilpums un skaits, bet noteikts, ka vidējais auga dzinumu skaits produktivitāti neietekmē. Noskaidrots, ka iespējama augsttražīgo heterozo klonu agrīnā izlase pēc posmu skaita, to vidējā garuma, 3. posma diametra, kā arī pēc lapu skaita. Parādīts, ka vītolēm līdzīgi papelēm, no pētītajām kvantitatīvajām pazīmēm augstākā genētiskā mainība ir dzinuma un posma masai, 3. posma garumam, kā arī lapu skaitam. Šīs pazīmes izmantojamas labāko vītoli klonu izlasei.

Parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) perspektīvajiem kloniem, kuri atlasīti kā augstvērtīgi sveķu ražotāji, 4-7 gadu vecumā noteikti vairāki rādītāji, kas raksturo to augšanas tempu atkarībā no audzēšanas apstākļiem [27]. Novērota pēdējo būtiska ietekme, kas apgrūtina agrīno genētisko izvērtēšanu. Konstatēta relatīvi augsta genētiskā determinācija izturībai pret skujbīri, kas norāda uz iespēju veikt agrīnu izlasi pēc šīs pazīmes.

Perspektīviem gerberas (*Gerbera jamesonii* H.Bolus) kloniem noteikts produktivitātes, kā arī dekoratīvāti determinējošo pazīmju genētiskās mainības un genotipisko korelāciju līmenis, noteikta to kombinatīvā spēja [6, 7, 9, 23, 24, 28]. Izdalīti perspektīvākie kloni kā pēc atsevišķām pazīmēm, tā arī pēc to kompleksa.

Analīzēti upeņu starpsugu hibrīdu *Ribes nigrum* L. x *R. petiolare* Dougl. saimnieciskie, morfoloģiskie un bioķīmiskie rādītāji [17, 18]. Noteiktas pazīmju korelatīvo saistību plejādes. Kaut arī pastāv negatīva fenotipiska korelācija starp ķekara garumu, blīvumu un vitamīnu saturu ogās, iespējams iegūt

tādu genotipu, kurā šīs pazīmes izpaustos pietiekoši augstā līmenī. Izstrādāti kritēriji hibrīdu agrīnai izlasei pēc pazīmju kompleksa.

AUGU REZISTENCES ĢENĒTISKAS MAINĪBAS IZPĒTE

Kā no praktiskā, tā arī no teorētiskā viedokļa, būtiska nozīme ir augu imunitātes ģenētisko īpatnību mainībai laikā un dažādos ģeogrāfiskos reģionos. Šai sakarā mēs veicām ilggadīgos pētījumus skaidrojām miežu (*Hordeum vulgare* L.), Latvijas galvenās graudaugu kultūras, ģenētiski noteikto izturību pret vienu no postošākajiem patogēniem - miežu miltrasas (*Erysiphe graminis* DC, f.sp. *hordei* Marchal) Latvijas populāciju. Sistemātiski pētījumi par šo jautājumu līdz šim nebija veikti ne Latvijā, ne arī vispār Baltijas valstu reģionā.

Lai konstatētu atsevišķu rasuspecifisko gēnu klātbūtni pētāmajā materiālā un noteiktu to efektivitāti papildus klasiskai hibrīdizācijas metodei, kura ir ļoti darbietilpīga, izmanto metodi, kas pamatojās uz pierēmuma par saimniekauga un patogēna mijiedarbību pēc principa "gēns preti gēnam". Lai varētu izmantot šo metodi, tika izstrādāts īpašs, Latvijas apstākļiem optimāls miežu šķirņu un līniju testsortiments, kurš saturēja vai selekcijā plaši izmantotos, vai arī Latvijā īpaši efektīvos, miežu miltrasas izturības rasuspecifiskos gēnus [31] (3. tab.). Par patogēna populācijas ģenētisko sastāvu mēs spriedām ne vis pēc patogēna rasu (attiecīgo virulences gēnu kombināciju) sastāva, kā tas bija pieņemts literatūrā līdz šim, bet pēc konkrētā virulences gēna sastopamības frekvences (4. tab.). Tāds pieņēmums dēva iespēju darba gaitā modificēt minēto testsortimentu, izslēdzot no tā mazefektīvus (maksimāli uzņēmīgos) testerus un to papildinot ar jaunām, perspektīvām līnijām; šis pieņēmums arī neliedza iespēju salīdzināt patogēna populācijas ģenētisko struktūru dažādos reģionos pat tādos gadījumos, kad izmantotie testsortimenti nebija pilnīgi identiski. Tika noteiktas miežu miltrasas Latvijas populācijas ģenētisko izmaiņu galvenās likumsakarības [31, 35, 37, 39].

Miežu šķirņu un līniju testsortiments
miltprasas populācijas analīzei

| Šķirne/līnija | Rezistences gēni | Rezistences tips |
|---------------------|---------------------|------------------|
| 1. Algerian CI 1179 | M1a + M1at | |
| 2. Rabat (Delta) | M1a | Algerian |
| 3. Ricardo | M1a3 | Ricardo |
| 4. Gopal | M1a5 | |
| 5. Monte Cristo | M1a9 + M1k | Monte Cristo |
| 6. A 222 | M1a11 | |
| 7. Emir | M1a12 | Arabische |
| 8. Rupal | M1a13 | |
| 9. Akme | M1a6 + M1g | Spontaneum |
| 10. BWP np.p. 5196 | M1g | Weihenstephan |
| 11. AmseI | M1a7 + M1g | Lyalipur |
| 12. Klaxon | M1(La) + M1k + M1a7 | Laevigatum |
| 13. M66 | m1o1 | |
| 14. BWP np.p. 5178 | M1p | |
| 15. BWP np.p. 5179 | unknown | |
| 16. Atlas CI 4118 | M1at | |

Parādītas Latvijas populācijas īpatnības un tās atšķirības no šī patogēna populācijām citos tā izplatības reģionos [39, 40].

Ipaša uzmanība tika pievērsta miežu rasunspecifiskā gēna m1o izturības izpausmēm. Jaatzīmē, ka visa pētījuma laikā Latvijā netika atrasts neviens izolāts, kas būtu virulents pret šo gēnu. Tāds nav atrasts arī nekur citur pasaulē. Tomēr mums izdevās konstatēt, ka pastāv atšķirības attiecīgā patogēna virulences gēna agresivitātes pakāpes ziņā starp dažādiem

Izolātu procents miežu miltņās Latvijas populācijā,
kas pārvar attiecīgo izturības tipu

| Izturības tips | Izturības gēns | 1981 | 1986 | 1987 | | | 1988 | | 1989 | | |
|----------------|-------------------|------|------|------|----|-----|------|----|------|-----|----|
| | | Sp | Sp | Sp | Pr | St | Sp | Fr | Sp | Fr | St |
| Algerian | Mla1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 2 | 5 | 4 |
| Arabic | Mla12 | 53 | 100 | 90 | 39 | 45 | 86 | 81 | 66 | 65 | 80 |
| Hauters | Mlh | 100 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - |
| Kwan | Mlk | 100 | 95 | 98 | - | - | - | - | - | - | - |
| Laevigatum | Ml(La) | - | - | - | 14 | 18 | 10 | 17 | 69 | 60 | 55 |
| Lyallpur | Mla7 | 97 | 78 | 93 | 90 | 82 | 100 | 93 | 93 | 94 | 86 |
| Monte Cristo | Mla9 | 97 | 87 | 82 | 56 | 85 | 93 | 75 | 82 | 66 | 82 |
| Ragusa | Mla | 88 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - |
| Ricardo | Mla3 | 41 | 18 | 17 | 17 | 5 | 49 | 7 | 12 | 15 | 10 |
| Rupée | Mla13 | - | - | - | 10 | 11 | 0 | 9 | 26 | 25 | 21 |
| Spontaneum | Mla6 | 60 | 86 | 93 | 90 | 98 | 95 | 93 | 64 | 74 | 91 |
| Weihenstephan | Mlg | 100 | 84 | 99 | 76 | 100 | 85 | 94 | 93 | 100 | 84 |

Apzīmējumi: Pr - Priekūji, Sp - Salaspils, St - Stende (izolātu ievākšanas vietas).

dabiskās izceļsmes izolātiem. Bez tam parādīta arī atšķirība starp dažādiem mlo gēna aleļiem ekspresivitātes ziņā un konstatētas mlo gēna ekspresijas īpatnības miltņas attīstības agrīnajās stādijās [33, 42].

Lai noteiktu augu kvantitatīvo izturību pret miltņasu izstrādāti īpaši augu inokulācijas un analīzes paņēmieni [15]. Noskaidrots, ka labākais rādītājs kvantitatīvās izturības raksturošanai ir pustulu skaits lapas virsmas laukuma vienībā. Ar galveno komponentu analīzi noteikts to faktoru īpatsvars, kas ietekmē pustulu skaitu izmantotās metodikas apstākļos. Parādīta rasunspecifiskās izturības iedzīmšana miežu dialēliem hibrīdiem, kā arī fitohormonu ietekme uz dažādu genotipu izturības kvantitatīvo pakāpi pret miltņasu [38].

AUGU ĢENĒTISKĀS MAINĪBAS PAAUGSTINĀŠANA

Atsevišķu pazīmju ģenētiskās mainības inducēšana

Lielākajai daļai eksperimentāli izsaukto mutāciju ir nelabvēlīga ietekme uz augu attīstību un līdz ar to no selekcijas viedokļa perspektīvu mutāciju frekvence parasti ir visai zema. Tāpēc svarīgi ir izstrādāt paņēmienus, kas ļautu palielināt labvēlīgo izmaiņu īpatsvaru. Mūsu interesi piesaistīja iespēja izmantot šai nolūkā dabisko izlasi. Speciāli iekārtotos eksperimentos tika parādīts, ka iespējams efektīvi apvienot klasiskās mutagenēzes metodes ar dabisko izlasi populācijās [1-5]. Tika konstatēts, ka ar mutagēniem apstrādātās populācijās ne tikai risinās ģenētiskās rekombinācijas procesi, kas sekmē labvēlīgu pazīmju kombināciju veidošanos, bet arī pastāv intensīva dabiskā izlase, kas eliminē genotipus ar pazeminātu konkurences un dzīvotspēju. Šie rezultāti ļauj secināt, ka šādās populācijās mākslīgā izlase jāveic izretinātos sējumos un ne vēlāk, ka 3-4 paaudzes pēc mutagēnu iedarbības.

Pēdējos gados literatūrā ir aprakstīta principiāla iespēja inducēt ģenētiskās izmaiņas augos ar augu kultūras palīdzību

(somaķlonālā mainība). Tomēr līdz šim vēl nav skaidrs šīs mainības rašanās mehānisms, nav pietiekoši izpētīts inducēto izmaiņu diapazons un līdz ar to nav arī vienota uzskata par to, cik somaķlonālā mainība ir perspektīva no selekcijas viedokļa. Atsevišķas augu sugas šajā jomā ir izpētītas dažādā pakāpē; miežu somaķlonālā mainība, īpaši lauka aptākļos, ir pētīta maz un iegūtie dati ir pretrunīgi. Tapēc mēs savā darbā skaidrojām iespēju ar augu audu kultūras starpniecību izraisīt miežu agronomiski svarīgu kvantitatīvo pazīmju labvēlīgās izmaiņas un iegūt tādā veidā perspektīvu selekcijas izejmateriālu. Konstatējam, ka no miežu kallišiem (tie tika inducēti kā no nenobriedušiem, tā arī no nobriedušiem embrijiem) iegūtajiem augiem-regenerantiem kvantitatīvo pazīmju somaķlonālās mainības pakāpe ir vienā līmenī ar mutagenēzi inducētās mainības pakāpi (5. tab). Izdalītas ģimenes ar iedzimstošām, no selekcijas viedokļa labvēlīgām novirzēm - ar saīsinātu vegetācijas periodu un mazāku stiebra garumu [41].

5. tabula

R2 paaudzes ģimeņu auga garuma mainība

| Ģenotips | MS(B) | MS(E) | G | H |
|-------------------------|------------|--------|-------|-------|
| | | | | 2 |
| Ābavas ģimenes (kopā) | 1736.29*** | 108.02 | 68.99 | 0.394 |
| (nenobr. embr.) | 1567.39*** | 80.36 | 44.66 | 0.381 |
| (nobr. embr.) | 1613.71*** | 117.96 | 69.90 | 0.379 |
| 92 64505 ģimenes (kopā) | 350.97*** | 80.98 | 11.51 | 0.125 |
| (nenobr. embr.) | 375.49*** | 57.01 | 22.91 | 0.297 |
| (nobr. embr.) | 364.88*** | 89.51 | 8.80 | 0.090 |
| R2 ģimenes (kopā) | 1541.27*** | 90.98 | 60.94 | 0.403 |

Pazīmju saistības eksperimentālā izmaiņa

Par mutagēnu ietekmi uz kvantitatīvo pazīmju saistību ir ļoti maz ziņu, bet šim jautājumam ir liela teorētiska un praktiska nozīme. Mūsu darbā parādīta iespēja kā ar radiācijas, tā arī ar ķīmisko mutagēnu palīdzību izmainīt augu atsevišķu pazīmju korelācijas [12, 29, 30]. Konstatēta viļņveidīga pašapputes augu fenotipisko korelāciju reakcija uz jonizējošo starojumu. Starojums nelielās devās pazemina pazīmju korelatīvo sakarību, bet ar starojuma devas pieaugumu saistības līmenis paaugstinās, sasniedzot un pat pārsniedzot kontroles rādītājus. Parādīts, ka fenotipisko korelāciju izmaiņas ir paralēlas genotipisko korelāciju izmaiņām. Lai iegūtu augus ar vajadzīgo pazīmju kombināciju tika izstrādāts paņēmieni, kas ietver augu apstrādi ar mutagēniem iespējami plašākā mutagēnu devu diapazonā un turpmāko vēlamo augu izlasi. Izmantojot šo paņēmieni no šķirņu Maja (garš stiebrs, normāli attīstīta sakņu sistēma) un Brachytic (īss stiebrs, vāji attīstīta sakņu sistēma) apstarotiem hibrīdiem izdevās atlasīt līnijas, kurās īss stiebrs kombinējās ar normāli attīstītu sakņu sistēmu [21]. Tas nozīmē, ka mums izdevās pārraut pozitīvo saikni starp stiebra garumu un sakņu sistēmas attīstību. Šā iemesla dēļ minētās līnijas tika izmantotas kā fizioloģiski-genētiskos pētījumos, tā arī kā īsstiebrainības donori miežu selekcijā [22, 32, 34, 36]; tās iekļautas arī Visskrieivijas (bijušā Vissavienības) augkopības institūta (St. Pēterburga) kolekcijā.

Selekcijas materiāla iegūšana

Pētīta miežu F1 un F2 paaudžu perspektīvo hibrīdu izmantojamība dihaploīdu izveidošanai, lietojot embriju kultūras metodi, lai iegūtu izejformu vērtīgāko īpašību rekombinācijas [41]. Konstatēts, ka dihaploīdu veidošanas spēja dažādiem kultūras miežu genotipiem ir atšķirīga, kā arī atlasīti efektīvākie haploproducenta kloni. Pētījumu rezultātā iegūtās dihaploīdās līnijas nodotas selekcijas stacijām tālākai izvērtēšanai; labākās formas 1992. g. tika iekļautas lauku izmēģinājumos iepriekšējā šķirņu salīdzināšanā.

SLEDZIENS

Habilitācijas darbā risināti jautājumi, kas saistīti ar vienu no augu selekcijas teorijas pamatproblēmām, t.i. ar augu genētiskās mainības pakāpes noteikšanu un tās paaugstināšanu. Darbs tika veikts divos virzienos: 1) metodiskā aspektā, lai izstrādātu genētiskās mainības līmeņa noteikšanas un paaugstināšanas paņēmienus; 2) augu īpatnējās genētikas un praktiskās selekcijas jomā, nosakot genētiskās mainības pakāpi un veicot tās paaugstināšanu konkrētā selekcijas materiālā.

Augu genētiskās mainības noteikšanas metodiskie aspekti risināti analizējot speciālus ar ESM izveidotus modeļus un īpaši iekārtoto eksperimentu rezultātus. Novērtētas augu kvantitatīvo pazīmju genētiskās mainības analīzes tradicionālās un ekspresmetodes, noskaidrotas pēdējo pielietošanas īpatnības un ierobežojumi. Īpaša vērība tika veltīta tādām līdz šim samērā maz izmantotām metodēm, kuras ļauj pētīt ne tikai katras atsevišķas pazīmes genētisko mainību, bet ņem vērā arī pazīmju genētisko un paratipisko saistību. Izmantojot vienu no daudzdimensiju statistiskās analīzes metodēm - galveno komponentu analīzes metodi, izstrādāti paņēmieni, kas ļauj būtiski paplašināt iegūto datu interpretācijas iespējas un to praktisko izmantošanu, tanī skaitā iespēju genētiski novērtēt un izvēlēties labākos vecākus krustošanaī, kā arī izlasīt vērtīgākos hibrīdus.

Parādītas daudzdimensiju statistiskās analīzes metožu iespējas pazīmju saistību izpētē izmēģinājumos ar eksperimentālo mutagenēzi. Noskaidrotas augu kvantitatīvo pazīmju korelāciju izmaiņu likumsakarības mutagēnu ietekmē, iegūtas no teorētiskā un praktiskā viedokļa nozīmīgas miežu formas.

Izstrādāti vairāki netradicionāli paņēmieni augu genētiskās mainības līmeņa paaugstināšanai. Tā, piemērām, eksperimentālā mutagenēze apvienota ar dabiskās izlases procesiem populācijās, kas ļauj palielināt no selekcijas viedokļa perspektīvo izmaiņu skaitu. Parādīts, ka efektīvs paņmiens miežu agronomiski svarīgu kvantitatīvo pazīmju genētiskās mainības palielināšanai

ir audu kultūru izmantošana. Ar kallusu un embriju kultūras palīdzību iegūts perspektīvs miežu selekcijas materiāls, tai skaitā dihaploidās līnijas, kura pārbaude veiksmīgi norit selekcijas iestādēs.

Vienlaicīgi ar dažādu metožu izstrādi pazīmju genētiskās mainības līmeņa analīzei un palielināšanai veikta arī konkrēta selekcijas materiāla genētiskās mainības analīze. Šajos pētījumos iegūtajiem datiem ir ne tikai būtiska praktiska, bet arī teorētiska nozīme augu īpatnējā genētikā. Pētījumi šai virzienā veikti plašā augu sugu diapazonā. Tika noteikti genētiskās un paratipiskās mainības un to mijiedarbības parametri saimnieciski svarīgām kvantitatīvām pazīmēm, tai skaitā tādu sugu pārstāvjiem, par kuru genētiskās mainības īpatnībām informācija literatūrā bija ļoti trūcīga, vai tās vispār nebija (viengadīgā aitrene, papeles, vītoli, upenes, gerbera).

Bez minēto pētījumu grupas tika veikti ilggadīgi novērojumi par miežu, Latvijas galvenās graudaugu kultūras, genētisko mainību sakarā ar to izturību pret vienu no postošākajiem patogēniem - miežu miltrasas Latvijas populāciju. Līdz tam sistemātisku pētījumu par šo jautājumu nebija ne Latvijā, ne citās Baltijas valstīs. Šai darbā mēs izmantojām jaunu patogēna populācijas genētiskā sastāva uzskaites paņēmieni un izveidojām Latvijas apstākļiem optimālu testsortimentu. Noskaidrotas miežu miltrasas Latvijas populācijas genētiskās mainības īpatnības, tās atšķirības no šī patogēna populācijām citos regionos. Izstrādāti paņēmieni, kas ļauj konstatēt miežu kvantitatīvās izturības līmeni pret miltrasu; noteikta iedzimstošo un ārējo faktoru ietekme uz inficēšanās pakāpi.

Tādejādi habilitācijas darbā, izmantojot netradicionālās datu statistiskās apstrādes un pazīmju genētiskās mainības izraisīšanas paņēmienus, ir izstrādātas jaunas augu genētiskās mainības pakāpes noteikšanas un paaugstināšanas metodes. Ar šo metožu palīdzību noteiktas genētiskās mainības īpatnības plaša sugu loka augiem un iegūtas jaunas miežu formas, kuras tiek izmantotas kā genētiskos pētījumos, tā arī selekcijas procesā.

EVALUATION OF THE PLANT GENETIC VARIATION AND ITS EXPERIMENTAL INCREASE

INTRODUCTION

From the point of view of genetics the development of new commercial varieties is a multistage process beginning with the obtaining of genotypic diversity by some techniques accessible for breeders, continued by identification and selection of the best genotypes, and finished by testing the selected ones. Hence, breeding results are determined mainly by the quantity and quality of the breeding source genotypic variability, and the possibility to control this variability as well.

Genetics has a number of approaches used for evaluation and increase of genetic variability, and which on the whole form an essential component of plant breeding theory. However, the application of them is connected with many technological difficulties and not always it efficient.

All this fully concerns the plant quantitative traits; just quantitative variation and inheritance is typical for plant characters important for breeding purposes. Opposite to plant qualitative characters, the genetic control of which is ordinary enough and their analysis is realized by classic genetic approaches, the genetical analysis of quantitative traits is possible only by specially developed approaches, the technical aspects of which are not finally decided.

Among methods for analysing genetic variability of plant quantitative characters, a wider application have acquired those focused on phenotypical variance (genotypical, paratypical variance and others) of separate characters as well as on evaluation of combining ability in different genotypes. However, the estimation of factorial variance by the analyses of variance and correlation-regression is related with special organization of experiment and with generation changes. As a result, the obtained information on genetic variation of the corresponding plant unity is shifted time lowering its importance especially for breeding process. It is necessary to add that both the evaluation methods for estimation of variance components described above and those for estimation of combining ability are focused on independent study of separate

characters. Thus, the complicated interactions caused by genotype and environment are not taken into consideration, and the obtained information is difficult to be used in breeding process as far as selection is always directed to the improvement of character unity.

According to all this mentioned above we have chosen a goal to study the application of so-called express-methods needing no generation changes for the analysis of plant genetic variation, and to use multidimensional statistical analysis based directly on simultaneous analysis of several characters.

Similar problems are related with the use of techniques for genetic variation induction. Effects of traditional mutagens (radiation, chemical agents) on individual characters have been studied sufficiently well. However, little is known about the effect of mutagens on trait association being of great importance both theoretically and practically. This study we have included in our programme. Additionally, we were interested in the possibility to unite plant mutagenesis with natural selection allowing to increase the variation level important for breeding.

In the recent years a principal possibility to induce a wide spectrum of inherited variability by plant tissue culture has been observed. However, the breeding perspectives of this variability are unclear. Therefore we looked for a possibility to induce favourable changes in quantitative traits important for agriculture and to obtain valuable breeding sources by plant tissue culture techniques.

Besides these general problems, it is essential to evaluate the genetic variability of plant characters in certain breeding patterns of definite species. The corresponding differences are determined by both the specific genetic determination of characters in each species and the features of breeding sources obtained in different ways. In this respect, the genetic variability of many agricultural, berry and ornamental plants, as well as deciduous and conifer trees was studied including also species with limited or no information on the character of their genetic variation. On the other hand, certain

investigations were carried out on genetic variation of barley, the basic grain crop in Latvia, related to plant host resistance against one of the most damaging pathogen, Latvian population of barley powdery mildew. No such systematic investigations have been carried out in Latvia or in the Baltic area in general until recently.

Taking into account all the considerations we put forward the following aims:

1. To evaluate the applicability of genetical variation analysis methods in quantitative traits of plants.
2. To work out new ways of genetic variation in quantitative traits of plants and interrelation analysis based on multidimension methods of statistical analysis.
3. To work out new ways to increase the plant genetic variation.
4. To evaluate the genetic variation parameters in various plant species.
5. To develop new perspective initial material for breeding.

Plant quantitative trait experiments were organized by random replications. Data were calculated on different types of computers by statistical genetic methods and principal component method using conventional software or that developed by the author.

STUDY OF METHODS FOR PLANT GENETIC VARIATION ANALYSIS

Evaluation of phenotypical variation components in quantitative traits

One of the most essential character in plant quantitative traits, opposite to the qualitative ones, is the great influence of environmental factors on phenotypical establishment of traits. Therefore the genotypic diversity of the corresponding trait cannot be judged by the level of phenotypic variation. Specially developed approaches allow to evaluate the contributions of inherited and environmental factors in phenotypical variance. Information about the relations between the genotypical and paratypical variances allows to evaluate the level of inherited diversity in plant unit examined, to select the most rational breeding ways, and to determine traits on the basis of which breeding is most efficient in the given material.

Variance and correlation-regression analyses have been used most extensively for evaluation of factorial variances (Falconer, 1964). To use these methods a special experiment organization is needed allowing to register traits for plant groups of a certain relationship. For this purpose generation changes are needed prolonging the time for obtaining the indispensable information. Many of the proposed so-called express-methods, i.e. such where, generation changes are not needed, have not been tested for their significance and limitations.

Among these methods, our attention was fixed by the method developed by Shrikhande (1957) providing much possibilities including the analysis of natural populations widely applied for genetic and breeding investigations. Both special experiments and simulations by computer have been operated [8, 10, 11]. The obtained model allowed to estimate the regularities of interaction of genetic variation, soil fertility and environment heterogeneity. The executive control

of limitations in Shrikhande method was not possible, and calculation results had many sampling errors even when all the preliminary limitations were in progress. Some modifications of Shrikhande method cannot give correct results (Fig. 1). It is concluded that Shrikhande method cannot be used for genetic investigations and breeding.

When other evaluation methods for genetic variations in plant quantitative traits were tested in experiments on *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. and peas (*Pisum sativum* L.), it was demonstrated, that among express-methods adequate results were obtained by the so-called background trait method (Апараэубе, 1963, 1969), and among traditional ones with generation changes the analysis of variance and regression were recommended [19, 25, 29].

Evaluation of combining ability

Methods developed by Griffing (1956) have been used extensively for analysis of combining ability in many genotypes. However, in tested plants these methods enable to evaluate the genetic specifics of separate traits only, without their relations. As a result, there can be difficulties in the selection of perspective plants, especially if the same genotype has favourable estimation of combining ability for some traits, and negative for other ones. Such a situation was with gerbera [6, 7, 9] (Tab. 1). To overcome these difficulties, multidimensional statistical analysis was applied for the investigations. The possibility to use principal component methods for explanation of diallel cross data has been demonstrated [24] (Tab. 2). In order to make integrated evaluation of separate parental forms, it is required to calculate the component mean estimations of hybrids for each parent. This index is similar to the general combining ability (GCA) on the level of corresponding components; if it is compared with GCA of separate traits, it has the following advantages: 1) the number of tested indices is reduced; 2)

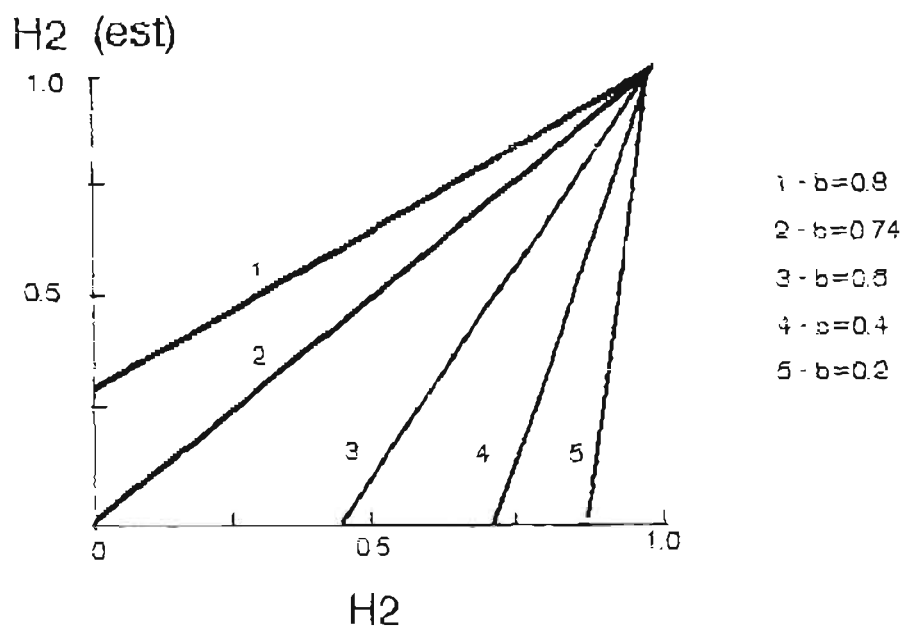
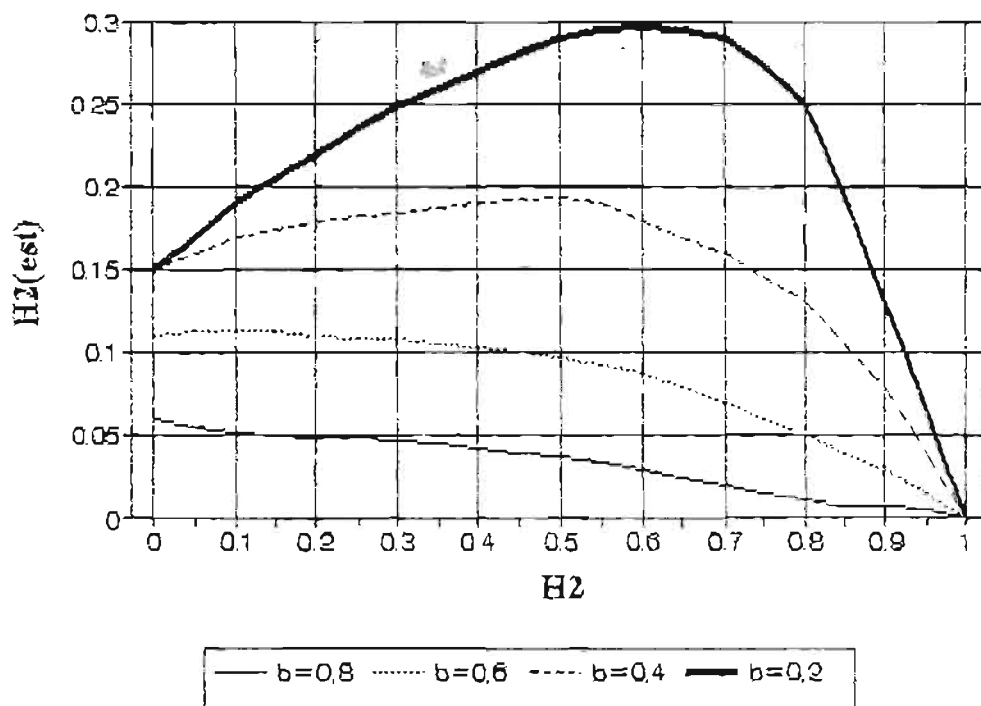


Fig. 1. Heritability estimated by Shrikanthe method modified by Pashal, 1978 (above) and Martynov, 1977 (below) depending on true heritability.

Table 1

GCA effects of Alkemade race clones of gerbera

| Clones | Traits | | | | | | | | |
|--------|--------|----|-----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| H-4 | -2 | +2 | | +3 | +4 | -5 | | | |
| H-10 | | -2 | +10 | -2 | -4 | -5 | +2 | -2 | -2 |
| 39 | | -3 | -3 | -3 | | | -4 | +3 | |
| H-11 | | | +2 | +5 | +4 | -5 | +3 | | |
| 30 | -4 | +5 | -5 | | +6 | +8 | +4 | -5 | -5 |
| 10 | | +2 | -4 | +5 | | +9 | +3 | | |
| H-1 | +5 | | | -3 | | -4 | -2 | | |
| H-17 | | | | | -4 | +2 | | +3 | |
| 24 | | -5 | -1 | -5 | -4 | | -4 | | +2 |

The figures show how many times the absolute value of GCA effects exceeds its sampling error ("+" - positive GCA values, "-" - negative). Names of traits given in Table 2.

trait interactions are taken into consideration allowing to evaluate variations of a single trait when selection for improvement of other traits is in operation.

Evaluation of trait genetic interrelations

By a set of corresponding methods, the analysis of genetic variation was orientated to the evaluation of genetic interrelations among many traits. The importance of trait correlation levels for plant breeding has been studied [14].

Table 2

Results of principal components analysis
of genotypical correlation matrix of gerbera quantitative traits

| Traits | Loadings of principal components | | | |
|-------------------------------|----------------------------------|--------|--------|--------|
| | I | II | III | IV |
| 1. Productivity | -0.612 | -0.183 | -0.294 | 0.578 |
| 2. Diameter of inflorescence | 0.587 | -0.291 | -0.544 | 0.129 |
| 3. Diameter of disk flowers | 0.690 | -0.358 | -0.340 | -0.296 |
| 4. Number of marginal flowers | 0.827 | -0.171 | -0.150 | 0 |
| 5. Width of marginal flowers | -0.145 | 0.809 | -0.464 | 0.098 |
| 6. Length of flower stalk | 0.439 | -0.517 | 0.578 | 0.345 |
| 7. Diameter of flower stalk | 0.587 | -0.291 | -0.544 | 0.129 |
| 8. Number of leaves (July) | -0.644 | -0.591 | -0.248 | -0.160 |
| 9. Number of leaves (October) | -0.662 | -0.547 | -0.334 | -0.041 |
| % of total variation | 40.0 | 20.7 | 14.7 | 7.5 |

The efficiency of multidimensional statistical analysis was demonstrated for the evaluation of trait interrelations (18-20, 24, 26). The method of principal component analysis enables to use interrelations of different plant traits to reduce the laborious selection procedures [18]. This approach is based on relatively small but significant "learning" unit of patterns and a detailed analysis of morphological biochemical and physiological parameters of its specimens. On the basis of these data the structure of examined traits is determined, and the most essential components are picked out. In other tested plants only relatively easy determined morphological indices are analysed on the base of which corresponding component values are calculated, and they are used as a complex trait for

evaluation of separate plants. This approach is particularly important in breeding of such perennial plants of vegetative reproduction, for which competition effects at sprout stage are not significant, but early testing for improved plants is necessary.

ANALYSIS OF GENETIC VARIATION IN A EXACT BREEDING MATERIALS

By using the approaches described above, analysis of genetic variation in certain breeding material of many cereals, berry and ornamental plants as well as deciduous and conifer trees has been carried out [29]. Information on genetic variation features for several plant species examined, e.g. Italian ryegrass, poplar, black currant, gerbera and others, was either limited or no at all.

In patterns of Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans.), the genetic variation levels of agronomically important traits have been determined according to growing and cutting conditions [13, 20]. It was found out that the highest values of genetic variation were after the 1st cutting. But the study of correlative interrelations showed, that contribution of the 1st cutting to total yield was low, and that the selection of perspective forms had to be realized after the 2nd and the following cuttings.

Carrying out the analysis of variation and correlation in quantitative traits among poplar (*Populus*) and willow (*Salix*) interspecific hybrid heterozygous clones and their parents [16, 26], a possibility was demonstrated to reduce significantly the trait number examined preliminary excluding traits of little information. In poplar, yield dependence was shown from such indices as internode weight, volume and number, but the mean number of plant shoots did not affect the yield. A possibility was stated to select productive heterozygous clones at early stages according to internode number, internode average length, 3rd internode diameter and the number of leaves. In willow similar to poplar, the highest genetic variation among the

quantitative traits examined belonged to shoot and internode weights, 3rd internode length and the number of leaves. These traits can be used for selection of the best willow clones.

In perspective clones of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) selected as valuable resin producers, several indices were pointed out at the age of 4-7 years characterizing the growth rate according to growing conditions [27]. A relatively high genetically determined resistance to *Laphodermium pinastri* was observed indicating to a possibility of early selection according to this trait. In pine the growth rate traits at young age are closely bound with growing conditions, hindering considerably the early genetic evaluation.

In perspective gerbera (*Gerbera jamesonii* H. Bolus) clones, the level of productivity was estimated as well as that of genetic variation and genotypic correlation of traits determining their ornamental character. Their combining ability was also established [6, 7, 9, 13, 24, 28]. Perspective clones have been selected on the basis of both characters and their complex.

Economical, morphological and biochemical performances of black currant interspecific hybrids *Ribes nigrum* L. x *R. petiolare* Dougl. were analysed [17, 18]. Trait comparative complexes have been established. Although a negative phenotypical correlation exists among the bunch length, density, and vitamin content in berries, it is possible to obtain such a genotype where these traits are on a sufficiently high level of expression. Criteria for hybrid early selection have been developed on the basis of trait complex.

STUDY OF GENETIC VARIATION IN PLANT RESISTANCE

Long-term and geographical studies on features of plant immunity genetic variation are very important for both practice and theory. In this respect long-term evaluations of genetic variations related with plant host resistance against one of the most damaging pathogen, barley powdery mildew, and namely,

its Latvian population were carried out in barley, the most important grain crop in Latvia. Prior to this no such systematic investigations were done in Latvia or the Baltic region.

To state some race-specific genes in the tested material, and to establish their efficiency alongside with the classical hybridization techniques which is very labour consuming, a method based on hypothesis "gene-on-gene" for plant host and pathogen interactions is in use. For this purpose a special barley (*Hordeum vulgare* L.) test-assortment has been developed optimal for Latvian conditions and mainly consisting of race-specific resistance genes effective in Latvia and used extensively in selection against barley powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal) [39] (Tab. 3). In our work, we judged about the genetic structure of pathogen population not on the basis of pathogen race (a combination of virulent genes) structure as described in literature, but on the occurrence frequency of the given virulent gene (Tab. 4). This made it possible to modify the test-assortment excluding less effective (maximally susceptible) testers from it and adding new more perspective lines. This approach made it possible to compare the genetic structure of pathogen populations of different regions even then if the test-assortments were not completely identical. The basic regularities of genetic variations in Latvian population of barley powdery mildew have been determined [31, 35, 37, 39]. Difference between the features of Latvian population and the populations of this pathogen in other its distribution areas have been documented [39, 40].

A particular attention was paid to the resistance expressions of barley race-nonspecific gene *ml-o*, as far as no isolate virulent to this gene was found during examination period in Latvia nor elsewhere in the world. However we succeeded to state the difference in aggressiveness level in virulence gene of the corresponding pathogene among different isolates of natural origin. Furthermore, expressivity difference among different *ml-o* alleles has been shown, and some features of gene *ml-o* expression have been documented at early stages of its development [33, 42].

Table 3

List of test varieties used to analyse
the genetical composition of barley mildew population in Latvia

| Variety/line | Resistance gene | Sources of resistance |
|---------------------|---------------------|-----------------------|
| 1. Algerian CI 1179 | Mla + Mlat | |
| 2. Rabat (Delta) | Mla | Algerian |
| 3. Ricardo | Mla3 | Ricardo |
| 4. Gopal | Mla5 | |
| 5. Monte Cristo | Mla9 + Mlk | Monte Cristo |
| 6. A 222 | Mla11 | |
| 7. Emir | Mla12 | Arabische |
| 8. Rupal | Mla13 | |
| 9. Akme | Mla6 + Mlg | Spontaneum |
| 10. BNP np.p. 5196 | Mlg | Weihenstephan |
| 11. Amsel | Mla7 + Mlg | Lyalipur |
| 12. Klaxon | Ml(La) + Mlk + Mla7 | Laevigatum |
| 13. M66 | mlol | |
| 14. BNP np.p. 5176 | Mlp | |
| 15. BNP np.p. 5179 | unknown | |
| 16. Atlas CI 4118 | Mlat | |

Special approaches of plant inoculation and analysis have been developed for quantitative evaluation of resistance against powdery mildew [15]. It has been shown, that the best indicator for characterization of quantitative resistance is the number of pustules on leaf surface area unit. By principal component analysis the importance of factors has been estimated which influence the number of pustules under the given method. Inheritance of race-nonspecific resistance in barley diallel hybrids has been shown as well as the effect of plant hormones on quantitative resistance of different genotypes against powdery mildew [38].

Per cent of barley mildew isolates
overcoming the corresponding resistance type in Latvia

| Source of resistance | Resistance gene | 1981 | 1986 | 1987 | | | 1988 | | 1989 | | |
|-------------------------|--------------------|------|------|------|----|-----|------|----|------|-----|----|
| | | Sp | Sp | Sp | Pr | St | Sp | Pr | Sp | Pr | St |
| Algerian | Mla1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 2 | 5 | 4 |
| Arabic | Mla12 | 53 | 100 | 90 | 39 | 45 | 86 | 81 | 66 | 65 | 80 |
| Hauters | Mlh | 100 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - |
| Kwan | Mlk | 100 | 95 | 98 | - | - | - | - | - | - | - |
| Laevigatum | Ml (La) | - | - | - | 14 | 18 | 10 | 17 | 69 | 60 | 55 |
| Lyallpur | Mla7 | 97 | 78 | 93 | 90 | 82 | 100 | 93 | 93 | 94 | 86 |
| Monte Cristo | Mla9 | 97 | 87 | 82 | 56 | 85 | 93 | 75 | 82 | 66 | 82 |
| Ragusa | Mlra | 88 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - |
| Ricardo | Mla3 | 41 | 18 | 17 | 17 | 5 | 49 | 7 | 12 | 15 | 10 |
| Rupée | Mla13 | - | - | - | 10 | 11 | 0 | 9 | 26 | 25 | 21 |
| Spontaneum | Mla6 | 60 | 86 | 93 | 90 | 98 | 95 | 93 | 64 | 74 | 91 |
| Weihenstephan | Mlg | 100 | 84 | 99 | 76 | 100 | 85 | 94 | 93 | 100 | 84 |

Pr - Priekuši, Sp - Salaspils, St - Stende (location of sampled isolates).

INCREASE OF GENETIC VARIATION IN PLANTS

Induction of genetic variation in some traits

Most mutations caused by experimental mutagenesis have an unfavourable influence on plant development and, therefore, frequencies of mutations perspective for breeding are very low. It is important to develop approaches enabling to increase the contribution of favourable variations. Our attention was attracted by the possibility to use of natural selection for this purpose. Special experiments demonstrated the possibility to unite effectively classical mutagenesis techniques with natural selection in populations [1-5]. In populations treated by mutagens genetic recombination processes are occurring allowing to form favourable trait complexes and on the other hand, intensive natural selection takes place that eliminates genotypes with reduced competitive ability and vitality. It can be concluded that in such populations the artificial selection should be carried out in sowings of reduced density and no later than 3-4 generations after mutagene treatments.

In recent years the possibility to induce genetic variations in plants by tissue culture (somaclonal variation) has been shown. However, the mechanism of this variation is still unknown, the induced variation range is not clear either, and therefore, there is no consolidated opinion on the perspectiveness of somaclonal variation in breeding. Separate plant species have been studied in various level in this respect, barley somaclonal variation, particularly in field trials is not much studied, and the obtained results are contradictory. Therefore we studied the possibility to cause favorable changes in agriculturally important quantitative traits of barley by plant tissue culture and thus to obtain perspective breeding sources. It was stated that the somaclonal variation level of quantitative traits in regenerated plants obtained from barley calli (induced from both mature and immature embryos) was similar to that one induced by mutagenesis (Tab. 5). Families have been isolated with inherited changes favourable for breeding i.e. reduced vegetation period and shorter stem [41].

Table 5

Variation of plant height in R2 plants

| Genotype | MS(B) | MS(E) | G | 2 |
|---------------------------|------------|--------|-------|-------|
| | | | | H |
| Abava families (total) | 1736.29*** | 108.02 | 68.99 | 0.394 |
| (imm. emb.) | 1567.39*** | 80.36 | 44.66 | 0.381 |
| (mat. emb.) | 1613.71*** | 117.96 | 69.90 | 0.379 |
| Sv 64505 families (total) | 350.97*** | 80.98 | 11.51 | 0.125 |
| (imm. emb.) | 375.49*** | 57.01 | 22.91 | 0.297 |
| (mat. emb.) | 364.88*** | 89.51 | 8.80 | 0.090 |
| R2 families (total) | 1541.37*** | 90.98 | 60.94 | 0.403 |

Experimental change of trait interrelationship

There is little information about the influence of mutagenes on interrelationship of quantitative traits, but this is very important theoretically and practically, we have revealed the possibility how to change some correlations of plant traits by radiation and chemical mutagenes [12, 29, 30]. In self-pollinating plants a wavelike phenotypical correlation response to ionized rays has been observed. Low ray irradiation doses reduce the relative interrelationship of traits but if ray irradiation doses are increased the interrelationship level also increases reaching and even exceeding the controls. The phenotypical correlation changes are shown to be parallel the genotypic ones. To obtain plants with the necessary trait combination, an approach, has been developed consisting of plant treatment by mutagenes with wide range of doses and the

following selection of improved plants. This methods used for hybrids of var. Maja (long stem, well developed roots) and var. Brachytic (dwarf, weakly developed roots) enabled to select lines in which short stem was combined with well developed roots [21]. It means, that we managed to break the positive correlation between stem length and root development. For this reason the described lines were applied for physiological and genetic investigations and, they were donors for short-stem barley breeding [22, 32, 34, 36].

Obtaining of breeding material

The application of perspective barley hybrids F1 and F2 has been studied for obtaining dihaploides by embryo culture techniques in order to obtain sources with recombinations of the most important characters [41]. Dihaploid induction ability was shown to be dependent on various barley genotypes, and the most effective haploproducer clones have been isolated. Dihaploid lines obtained in experiments were given to the breeding stations for further testing; the best ones after trial in 1992 have been transferred to field tests for variety probing.

CONCLUSION

The habilitation work deals with problems of breeding theory an important part of which is evaluation of genetic variation and methods for its increase.

Particular attention has been paid to methods not used previously which enable to study not only genetic variation of separate traits without specifics of other traits, but the genetic and paratypic interrelations of traits as well. The use of this method significantly extends the possibility to interpret the obtained data and allows to expand its practical applications. The use of multidimensional statistical methods, namely principal component analysis, the approaches enabling to evaluate genetically and to select best parents for crossing and improved hybrids have been developed. Working with experimental mutagenesis trait interrelationships were under analysis, and new possibilities were found. Regularities for mutagene influence on correlation changes in plant quantitative traits have been shown, and interesting forms for theoretical and practical use were obtained.

Other nontraditional approaches have also been used. Along with special experiments with plants some express-methods for evaluation of genetic variation have been examined by newly developed models realized in computer. Experimental mutagenesis was combined with natural selection in populations that enables to increase variations important for breeding. Plant tissue culture is shown to be an effective tool for increasing genetic variation. Perspective barley breeding material including dihaploid lines, which have been tested successfully in breeding stations, has been obtained by calli and embryo culture.

Simultaneously with the development of some genetic variation analyses and increase methods, the analysis of genetic variation in certain breeding material was also done. Data obtained in these investigations are important for practical and theoretical use in plant genetics. In this respect agriculturally important quantitative traits were under

study in many cereals as well as trees, berry and ornamental plant species (Italian ryegrass, poplar, willow, black currant, gerbera), including such with limited and little knowledge about the genetic variation features or without it. On other hand, long-term evaluations of genetic variation related to plant host resistance against one of the most damaging diseases - barley powdery mildew, namely, its Latvian population was done in barley, the most important Latvian grain crop. No such systematic investigations have been carried out in Latvia or in the Baltic area in general until recently. For this purpose, a new approach for evaluation of genetic structure in pathogen population was in operation, and test-assortment optimal for Latvian conditions has been developed. Features of genetic variation in Latvian population of barley powdery mildew and their difference according to regions has been documented. Approaches enabling to evaluate barley quantitative resistance against powdery mildew have been developed; influence of inherited and environmental factors on the infection degree has been shown.

In habilitation work nontraditional approaches are used for data statistical calculation and induction of trait genetic variation, new methods have been developed for evaluation and increasing of plant genetic variation. By these methods, features of genetic variation have been evaluated in plants of wide range, and new barley forms are obtained used in genetic investigations and breeding.

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПОВЫШЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

С точки зрения генетики выведение новых сортов — многоступенчатый процесс, который начинается с получения генотипического разнообразия одним из доступных селекционеру способов, продолжается идентификация и отбором лучших генотипов и заканчивается проверкой отобранных форм. Из этого следует, что как качество, так и объем генетической изменчивости исходного материала для селекции, а также возможность контролировать эту изменчивость, в значительной мере определяют результативность селекции.

В арсенале генетики имеется целый ряд способов, используемых как для оценки генетической изменчивости, так и для ее повышения, которые в совокупности составляют существенную часть теории отбора растений. Однако применение этих методов часто связано со многими методическими трудностями и не всегда эффективно.

В полной мере сказанное относится к количественным признакам растений; существенно, что селекционно-значимые признаки растений обычно имеют количественный характер изменчивости и наследования. В отличие от качественных признаков, чем генетический контроль более прост и для анализа которых могут быть использованы методы классической генетики, генетический анализ количественных признаков возможен только с помощью специально разработанных способов, методические вопросы использования которых еще не во всем разрешены.

Среди методов анализа генетической изменчивости количественных признаков растений широкое использование нашли методы, которые предназначены для определения компонент фенотипической дисперсии (генотипическая, паратипическая и др. дисперсии) отдельных признаков, а также комбинационной способности различных фенотипов. Однако применение наиболее часто используемых методов определения факториальных дисперсий (дисперсионный, корреляционный и регрессионные анализы) связано с особой организа-

ей опыта, которая требует, обычно, смены поколений. Это означает, что получаемая информация о генетической изменчивости соответствующей совокупности растений становится доступной со сдвигом по времени, что приводит к уменьшению ее актуальности и, следовательно, значимости, особенно, если речь идет о селекционном процессе. К тому же надо подчеркнуть, что как упомянутые способы определения компонент дисперсии, так и широко используемые методы определения комбинационной способности, ориентированы на независимый анализ отдельных признаков. Таким образом игнорируются сложные, обусловленные как генотипическими, так и средовыми факторами, сложные взаимодействия признаков и полученную информацию бывает трудно использовать в селекционном процессе, поскольку отбор всегда ведется на комплекс признаков.

Принимая во внимание вышесказанное в своей работе мы поставили целью исследовать возможность использования для анализа генетической изменчивости растений так называемые экспресс-методы, для применения которых не требуется смена поколений, а также использовать для этих целей методы многомерного статистического анализа, которые непосредственно основаны на одновременном анализе многих признаков.

Схожие проблемы связаны с использованием методов индуцирования генетической изменчивости. Влияние традиционных мутагенов (радиация, химические мутагены) на отдельные признаки изучено достаточно хорошо. В то же самое время накоплено мало информации о влиянии мутагенов на взаимосвязь признаков, что имеет как большое теоретическое, так и практическое значение. Поэтому исследование такого влияния мы выдвинули как одну из задач нашего исследования. Одновременно нас интересовала возможность объединить у растений мутагенез с процессами естественного отбора, что позволило бы увеличить выход положительных с точки зрения селекции изменений.

В последние годы выявлена принципиальная возможность вызвать широкий спектр наследственной изменчивости с помощью культуры тканей. Однако до сих пор неясен вопрос о перспективности такой изменчивости с точки зрения селекции. Поэтому в нашей работе проводилась также оценка возможности индуцировать с помощью метода культуры тканей селекционно значимые изменения агрономически важных признаков и получить перспективный для селекции исходный материал.

Кроме выше перечисленных вопросов, которые имеют общий характер, с точки зрения генетического обоснования селекции очень важно определить характер генетической изменчивости растения в конкретных совокупностях конкретного вида. Соответствующие различия этой изменчивости могут определяться как специфическое для данного вида генетической детерминацией признака, так и особенностями происхождения селекционного материала. В этом связи с одной стороны изучалась генетическая изменчивость для широкого спектра полевых, лесных, плодово-ягодных и декоративных культур, в т.ч. и для таких, о которых информация об особенностях генетической изменчивости в литературе либо отсутствовала, либо была весьма ограниченной. С другой стороны, проводились исследования генетической изменчивости ячменя, главной зерновой культуры Латвии, связанной с устойчивостью хозяина к латвийской популяции одного из наиболее вредоносных патогенов - мучнистой росы ячменя. Систематические исследования в этой области ни в Латвии, ни в регионе государств Балтии вообще, до сих пор не проводились.

Учитывая вышесказанное основными задачами нашей работы мы выдвинули:

1. Провести оценку применимости методов анализа генетической изменчивости количественных признаков растений.
2. Разработать новые способы анализа генетической изменчивости и взаимосвязи количественных признаков растений основываясь на методах многомерного статистического анализа.
3. Разработать новые способы повышения генетической изменчивости растения.
4. Оценить параметры генетической изменчивости у различных видов растений.
5. Создать новые перспективные исходные материалы для селекции.

Описанные в работе эксперименты с количественными признаками растений проведены по схеме рандомизированных блоков. Обработка данных велась генетико-статистическими методами и методом главных компонент на разных типах ЭВМ с использованием как разработанного автором, так и стандартного программного обеспечения.

ИЗУЧЕНИЕ МЕТОДОВ АНАЛИЗА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Определение компонент фенотипической дисперсии количественных признаков

Одной из существенных особенностей количественных признаков является, в противоположность качественным признакам, значительное влияние на их фенотипическую реализацию факторов внешней среды. В результате этого по уровню фенотипической изменчивости нельзя судить о генотипическом разнообразии соответствующего признака. Специально разработанные методы дают возможность оценить вклад наследственных и средовых факторов в общую фенотипическую дисперсию. Информация о соотношении генотипической и паратипической изменчивости позволяет оценить степень наследственного разнообразия в изучаемой совокупности растений и обосновать выбор наиболее рационального способа селекции, выбрать признаки, по которым можно проводить наиболее эффективный отбор в конкретном материале.

Наиболее широко для определения факториальных дисперсий используются дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализы (Falconer, 1964). Для использования этих методов необходима специальная организация опыта, которая позволила бы проводить учет признаков в группах особей с соответствующей степенью родства. Чтобы реализовать такую возможность обычно необходима смена поколения, что приводит к задержке с получением соответствующей информации. В свою очередь для ряда предложенных так называемых экспресс-методов, т.е. таких методов, для применения которых нет необходимости в осуществлении смены поколения, не была определена корректность и ограничения их использования.

Среди этих методов наше особое внимание привлек метод, предложенный Shrikhande (1957), который провозглашал широкие возможности, в т.ч. анализ природных популяций, и который весьма широко начал применяться в генетико-селекционных исследованиях. Для оценки этого метода были проведены как специальные эксперименты, так и осуществлено моделирование на ЭВМ [8, 10, 11]. Разработанная модель позволила оценить зависимость расчетных параметров генетической изменчивости от пестроты почвенного

плодородия, соотношения генотипической и паратипической изменчивости и др. условия. Анализировалось несколько ситуаций с различной степенью совпадения характера изменчивости с теоретически предполагаемой. Оценивался как оригинальные алгоритмы расчета, предложенные Shrikhande (1957), так и несколько его модификации. В результате анализа модели были определены закономерности взаимосвязи генетической изменчивости, гетерогенности почвенного плодородия и средовых факторов, которые определяют фенотипическую изменчивость растения. Показано, что рассмотренные модификации дают искаженную оценку уровня генотипической изменчивости даже при выполнении всех предпосылок метода (рис. 1). Оригинальный алгоритм Shrikhande дает точную оценку искомым параметрам лишь при идеальном выполнении условия метода. Показано, однако, что контроль выполнения предпосылок метода Shrikhande практически невозможен и, кроме того, результаты расчета имеют большую выборочную ошибку и при выполнении всех предпосылок метода. Из этого вытекает следствие, что указанный метод не применим в генетико-селекционных исследованиях.

Проводя оценку применимости других методов определения генотипической изменчивости растения в специально организованных экспериментах с арабидопсисом (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) и горохом (*Pisum sativum* L.) показано, что среди экспериментальных методов наиболее адекватные результаты дает метод фоновых признаков (Драгавцев, 1963, 1969), а среди традиционных методов со сменой поколений – дисперсионный и регрессионный анализ [19, 25, 29].

Определение комбинационной способности

Методы, предложенные Griffing (1956) широко используются для анализа комбинационной способности различных генотипов. Однако этим методом можно оценить генетические особенности изучаемых растений только по каждому признаку в отдельности, без учета их взаимосвязи. В связи с этим могут возникнуть большие трудности при выборе наиболее перспективных растений, особенно в случаях, когда у одного и того же генотипа по отдельным признакам полу-

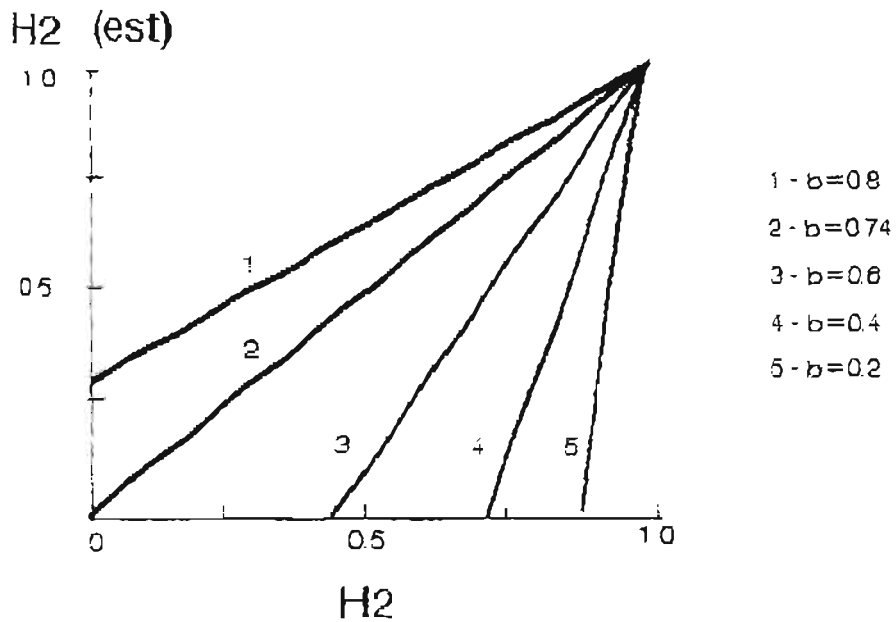
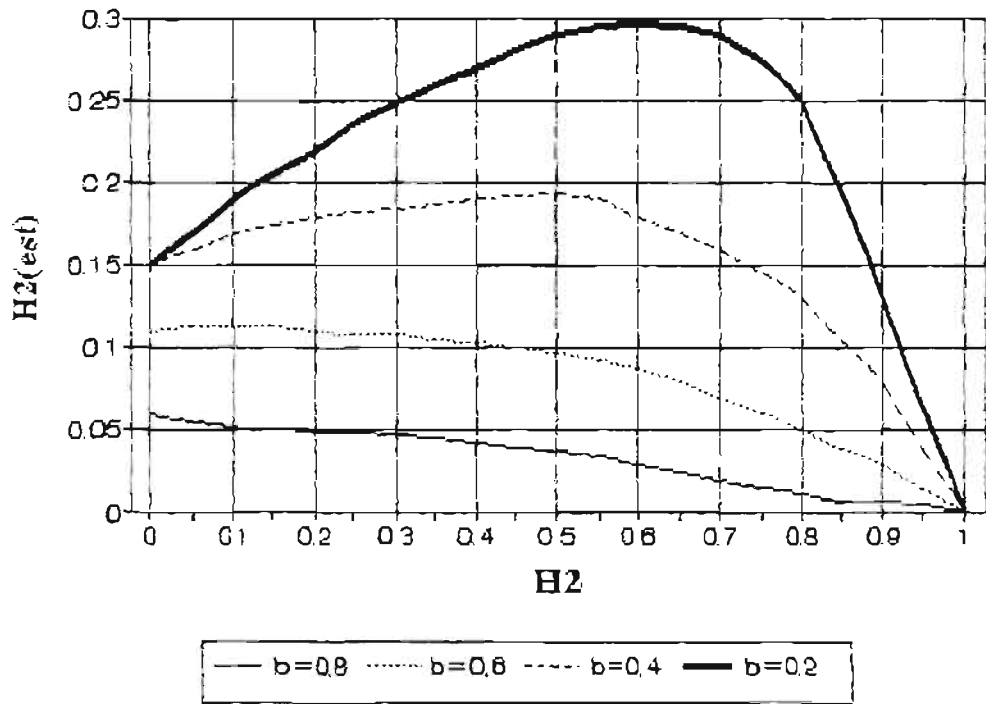


Рис. 1. Зависимость коэффициента наследуемости, рассчитанного используя модификации метода Shrikhande по Рашаль, 1978 (наверху) и Мартынов, 1977 (внизу), от его фактического значения.

чена положительная, а по другим - отрицательная с точки зрения селекции оценка комбинационной способности. Такая ситуация выявилась при определении эффектов общей комбинационной способности (ОКС) у ряда перспективных клонов гербер расы Alkemade [6, 7, 9]: среди них не оказалось ни одного, обладающего положительными эффектами ОКС по всем основным селекционно-значимым показателям - продуктивности, длине и диаметру цветоноса, величине соцветия (табл. 1). Для преодоления подобных трудностей

Таблица 1

Оценки эффектов ОКС у девяти клонов гербер расы Alkemade

| Клон | Признаки | | | | | | | | |
|------|----------|----|-----|----|----|----|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| H-4 | -2 | +2 | | +3 | +4 | -5 | | | |
| H-10 | | -2 | +10 | -2 | -4 | -5 | +2 | -2 | -2 |
| 39 | | -3 | -3 | -3 | | | -4 | +3 | |
| H-11 | | | +2 | +5 | +4 | -5 | +3 | | |
| 30 | -4 | +5 | -5 | | +6 | +8 | +4 | -5 | -5 |
| 10 | | +2 | -4 | +5 | | +9 | +3 | | |
| H-1 | +5 | | | -3 | | -4 | -2 | | |
| H-17 | | | | | -4 | +2 | | +3 | |
| 24 | | -5 | -1 | -5 | -4 | | -4 | | +2 |

Примечание: приведенные в таблице величины показывают, во сколько раз абсолютные значения эффектов ОКС превышают соответствующую стандартную ошибку разности (знаком "+" отмечены положительные значения эффектов ОКС, знаком "-" - отрицательные). Наименование признаков см. в табл. 2.

Результаты анализа матрицы генотипических коэффициентов
корреляции количественных признаков гербер
методом главных компонент

| Признак | Коэффициенты нагрузок компонент | | | |
|-----------------------------|---------------------------------|--------|--------|--------|
| | I | II | III | IV |
| 1. Продуктивность | -0.612 | -0.183 | -0.294 | 0.578 |
| 2. Диаметр соцветия | 0.587 | -0.291 | -0.544 | 0.129 |
| 3. Диаметр корзиночки | 0.690 | -0.358 | -0.340 | -0.296 |
| 4. Число язычковых цветков | 0.827 | -0.171 | -0.150 | 0 |
| 5. Ширина язычковых цветков | -0.145 | 0.809 | -0.464 | 0.098 |
| 6. Длина цветоноса | 0.439 | -0.517 | 0.578 | 0.345 |
| 7. Диаметр цветоноса | 0.587 | -0.291 | -0.544 | 0.129 |
| 8. Число листьев (июль) | -0.644 | -0.591 | -0.248 | -0.160 |
| 9. Число листьев (октябрь) | -0.662 | -0.547 | -0.334 | -0.041 |
| Доля влияния компоненты, % | 40.0 | 20.7 | 14.7 | 7.5 |

нами предложено использовать возможности многомерного статистического анализа [24]. Анализ методом главных компонент показал, что продуктивность гербер контролируется двумя компонентами (I и IV), причем увеличение продуктивности за счет компоненты IV не должно отрицательно сказываться на декоративных качествах растения, в то время как увеличение числа соцветия за счет компоненты I приводит к снижению диаметра соцветия и других признаков, характеризующих декоративность (табл. 2). В качестве показателя интегральной оценки отдельных родительских форм по совокупности признаков для каждого из родителей были рассчитаны средние значения отдельных компонент их гибридов. Анализ рас-

ределения значения главных компонент у гибридов показал, что они отражают генотипические особенности изученных клонов. Таким образом, предложенный параметр может быть использован для комплексной оценки вовлеченных в диаллельный анализ генотипов. Он является аналогом ОКС на уровне соответствующей компоненты; по сравнению с ОКС отдельных признаков у него следующие преимущества: 1) уменьшается число анализируемых признаков 2) учитывается взаимодействие признаков, что позволяет оценить изменения одного признака при отборе по другому.

Определение генетической взаимосвязи признаков

Эта группа методов анализа генетической изменчивости ориентирована на определение генетической взаимосвязи нескольких признаков. Проанализирована роль уровня корреляции в селекции растений [14]. Показана эффективность применения методов многомерного статистического анализа для определения взаимосвязи признаков [18-20, 24, 26]. Разработан способ использования метода анализа главных компонент, который позволяет использовать взаимосвязь признаков для уменьшения трудоемкости отбора [18]. С этой целью в относительно небольшой, но репрезентативной "обучающей" выборке проводят детальный учет каждой особи как по морфологическим, так и по биохимическим и физиологическим показателям. На основании этих данных определяют факторную структуру изучаемых признаков и выделяют наиболее существенные главные компоненты. У остальных растений учитывают лишь относительно легко определяемые морфологические показатели, по которым и рассчитывают значения соответствующих компонент и используют их как комплексный признак для оценки отдельных растений. Этот прием особенно важен в селекции вегетативно размножаемых многолетних культур, в насаждениях которых эффекты конкуренции несущественны, но важную роль имеет ранняя диагностика ценных растений.

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В КОНКРЕТНОМ СЕЛЕКЦИОННОМ МАТЕРИАЛЕ

Используя описанные выше методы был проведен анализ генетической изменчивости конкретного селекционного материала для широкого круга полевых, лесных, плодово-ягодных и декоративных культур [29]. По некоторым из изученных видов, например райграсу вестервольдскому, тополям, черной смородине, герберам и др. информация об особенностях генетической изменчивости в литературе или отсутствовала или была ограниченной.

Был определен уровень генетической изменчивости хозяйственно-полезных признаков у образцов райграса вестервольдского (*Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans.) в зависимости от условия произрастания и укоса [13, 20]. Найдено, что максимальные значения генетической изменчивости наблюдаются у показателей 1-го укоса. Однако анализ коррелятивных связей признаков показал, что вклад 1-го укоса в общую продуктивность невелик и что отбор перспективных форм надо вести по данным 2-го и последующих укосов.

В исследованиях изменчивости и взаимосвязей количественных признаков у гетерозисных межвидовых гибридов тополя (*Populus*) и ивы (*Salix*) и у их родителей [16, 26] показана возможность существенно снизить объем первичных учетов, исключив из анализа малоинформативные признаки. Для тополя показана зависимость продуктивности от таких ее составляющих, как масса, объем и число междоузлия, а также выявлено, что среднее число побегов на растении не влияет на продуктивность. Показана возможность раннего отбора высокопродуктивных гетерозисных клонов по числу междоузлия, их длине, диаметру 3-го междоузлия, а также по числу листьев. Показано, что среди изученных количественных признаков ив наибольшая генетическая изменчивость, подобно наблюдаемому у тополя, имеет место по массе побега и междоузлия, а также по числу листьев. Эти признаки могут быть использованы для отбора лучших клонов ив.

У перспективных клонов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), отобранных по смолопродуктивности, в 4-7-летнем возрасте в

разных условиях произрастания определен ряд показателей, характеризующих их скорость роста [27]. Обнаружена относительно высокая генетическая обусловленность устойчивости к шютте, что указывает на возможность вести ранний отбор по этому признаку. Признаки, характеризующие скорость роста, в молодых посадках сосны обыкновенной имеют достоверные взаимодействия с условиями произрастания, что существенно затрудняет раннюю генетическую оценку изучаемых форм.

Определен уровень генетической изменчивости и взаимосвязи продуктивности и признаков, определяющих декоративность у перспективных клонов гербер (*Berberga jamesonii* H. Bolus), а также определена их комбинационная способность [6, 7, 9, 23, 24, 28]. Выделены наиболее перспективные клоны как по отдельным признакам, так и по их комплексу.

Проведен анализ хозяйственных, морфологических и биохимических показателей у межвидовых гибридов *Ribes nigrum* L. x *R. petiolare* Dougl. [17, 18]. Выявлены корреляционные плеяды признаков. Показано, что несмотря на отрицательную фенотипическую корреляцию между длиной кисти и ее плотностью с одной стороны и содержанием витаминов с другой, существует возможность совместить достаточно высокий уровень проявления этих признаков в одном генотипе. Разработаны критерии раннего отбора гибридов по комплексу признаков.

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РЕЗИСТЕНТНОСТИ РАСТЕНИЙ

Существенное значение как с практической, так и с теоретической точки зрения имеет исследование географической и темпоральной изменчивости генетических особенностей устойчивости растений к патогенам. В этой связи мы проводили многолетние исследования генетической обусловленности устойчивости ячменя (*Hordeum vulgare* L.), главной зерновой культуры Латвии, к латвийской популяции мучнистой росы ячменя (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal) – возбудителя одного из наиболее вредоносных заболеваний. Систематические исследования в этом направлении ни в Латвии, ни в регионе государств Балтии в целом до

сих пор не проводились.

Для выявления наличия отдельных расоспецифических генов в изучаемом материале и для определения их эффективности помимо классического гибридационного анализа используют метод, заключающийся в допущении взаимодействия хозяин-патоген по принципу "ген-на-ген". Для этой цели был разработан особый, оптимальный для условия Латвии, тест-сортимент сортов и линия ячменя, который содержит главным образом эффективные в Латвии, а также широко используемые в селекции расоспецифические гены устойчивости [39] (табл. 3). В нашей работе о генетическом составе

Таблица 3

Тест-сортимент

для анализа популяция возбудителя мучнистой росы ячменя

| Сорт/линия | Гены устойчивости | Тип устойчивости |
|---------------------|----------------------|------------------|
| 1. Algerian CI 1179 | Mla + Mlat | |
| 2. Rabat (Delta) | Mla | Algerian |
| 3. Ricardo | Mla3 | Ricardo |
| 4. Gopal | Mla5 | |
| 5. Monte Cristo | Mla9 + Mlk | Monte Cristo |
| 6. A 222 | Mla11 | |
| 7. Emir | Mla12 | Arabische |
| 8. Rupal | Mla13 | |
| 9. Akme | Mla6 + Mlg | Spontaneum |
| 10. ВИР н.р. 5196 | Mlg | Weihenstephan |
| 11. Amsel | Mla7 + Mlg | Lyallpur |
| 12. Klaxon | Ml (La) + Mlk + Mla7 | Laevigatum |
| 13. M66 | mlo1 | |
| 14. ВИР н.р. 5178 | Mlp | |
| 15. ВИР н.р. 5179 | unknown | |
| 16. Atlas CI 411B | Mlat | |

ее популяции патогена мы судили не по расовому (комбинации определенных генов вирулентности) составу, как это было принято в литературе, а на основании расчета частоты встречаемости конкретного гена вирулентности (табл. 4). Именно такой способ предоставил возможность модифицировать тест-сортимент, исключив из него малозффективные (максимально восприимчивые) тестеры и добавить к ним новые, перспективные линии; этот подход позволял также провести сравнение генетической структуры популяции патогена в различных регионах несмотря на то, что использованные тест-сортименты в них не были идентичны. Найдены основные закономерности изменения латвийской популяции возбудителя мучнистой росы [31, 35, 37, 39]. Показаны особенности латвийской популяции и ее отличия от популяции других регионов распространения этого патогена [39, 40].

Особое внимание было обращено на исследование проявления расо-неспецифического гена устойчивости ячменя *m10*, поскольку во все изученные годы, так же как и в других регионах, не найден ни один вирулентный к этому гену изолят. Нам впервые удалось показать наличие изменчивости по уровню агрессивности соответствующего гена вирулентности между различными изолятами природного происхождения. Показано также различие в экспрессивности ряда аллелей гена *m10*, выявлены характерные особенности проявления гена *m10* на ранних стадиях развития мучнистой росы [33, 42].

Для количественной оценки устойчивости ячменя к мучнистой росе разработаны особые методы инокуляции и анализа пораженности растения [15]. Показано, что лучшим показателем для характеристики количественной устойчивости является число пустул на единицу листовой поверхности при ограничении интенсивности инфекции в пределах, в которых ее изменения не имеют существенного влияния. Методом анализа главных компонент определен вклад различных факторов в определении числа пустул в условиях использования разработанной методики. Показано наследование расо-неспецифической устойчивости у диаллельных гибридов, влияние фитогормонов на количественную устойчивость различных генотипов [38].

Доля изолятов в популяции возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии,
преодолевающих соответствующий тип устойчивости

| Тип устойчивости | Ген устойчивости | 1981 | 1986 | 1987 | | | 1988 | | 1989 | | |
|------------------|------------------|------|------|------|----|-----|------|----|------|-----|----|
| | | Сп | Сп | Сп | Пр | Ст | Сп | Пр | Сп | Пр | Ст |
| Algerian | Mla1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 2 | 5 | 4 |
| Arabic | Mla12 | 53 | 100 | 90 | 39 | 45 | 86 | 81 | 66 | 65 | 80 |
| Hauters | Mlh | 100 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - |
| Kwan | Mlk | 100 | 95 | 98 | - | - | - | - | - | - | - |
| Laevigatum | Ml(La) | - | - | - | 14 | 18 | 10 | 17 | 69 | 60 | 55 |
| Lyallpur | Mla7 | 97 | 78 | 93 | 90 | 82 | 100 | 93 | 93 | 94 | 86 |
| Monte Cristo | Mla9 | 97 | 87 | 82 | 56 | 85 | 93 | 75 | 82 | 66 | 82 |
| Ragusa | Mla | 88 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - |
| Ricardo | Mla3 | 41 | 18 | 17 | 17 | 5 | 49 | 7 | 12 | 15 | 10 |
| Rupée | Mla13 | - | - | - | 10 | 11 | 0 | 9 | 26 | 25 | 21 |
| Spontaneum | Mla6 | 60 | 86 | 93 | 90 | 98 | 95 | 93 | 64 | 74 | 91 |
| Weihenstephan | Mlg | 100 | 84 | 99 | 76 | 100 | 85 | 94 | 93 | 100 | 84 |

Примечания: Пр - Приекули, Сп - Саласпилс, Ст - Стенде (места сбора изолятов)

ПОВЫШЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Индукцирование генетической изменчивости отдельных признаков

Большая часть мутаций, полученных с помощью методов экспериментального мутагенеза, имеют неблагоприятное влияние на развитие растений, в то время как частота перспективных с точки зрения мутация обычно низка. Поэтому важна разработка способов, позволяющих повысить долю благоприятных изменений. Наше внимание привлекла возможность использовать в этих целях естественный отбор. В специально организованных экспериментах показано, что имеется возможность эффективно объединить методы классического мутагенеза с естественным отбором в популяциях [1-5]. Установлено, что в популяциях, обработанных мутагеном, с одной стороны протекают процессы генетической рекомбинации, которые способствуют образованию благоприятных комбинаций признаков, а с другой стороны осуществляется интенсивный естественный отбор, который элиминирует генотипы с пониженной жизнеспособностью и конкурентоспособностью. Сделан вывод, что естественный отбор в таких популяциях надо проводить в изреженных посевах и не позднее, чем 3-4 поколения после воздействия мутагенами.

В последнее время показана принципиальная возможность индуцирования наследственных изменений с помощью культуры тканей (соматоклональная изменчивость). До сих пор не выяснен механизм возникновения изменений, недостаточно изучен диапазон индуцированных изменений и, в связи с этим, нет единого мнения о перспективности соматоклональной изменчивости с точки зрения селекции. Отдельные виды растений изучены в этом смысле в разной степени; соматоклональная изменчивость ячменя, особенно в условиях полевого эксперимента, исследована мало и полученные результаты противоречивы. Поэтому мы в своей работе изучали возможность индуцирования с помощью культуры тканей благоприятных изменений хозяйственно-полезных количественных признаков и получения перспективного исходного материала для селекции. Установлено, что у растений-регенерантов, полученных из каллусов зрелых и незрелых зародышей ячменя, уровень соматоклональной изменчивости имеет один порядок с индуцированной изменчивостью при

Изменчивость высоты растения у семей R2

| Генотип | MS (B) | MS (E) | G | 2 |
|------------------|------------|--------|-------|-------|
| | | | | H |
| Агава (итого) | 1736.29*** | 108.02 | 68.99 | 0.394 |
| (незр. зарод.) | 1567.39*** | 80.36 | 44.66 | 0.381 |
| (зрел. зарод.) | 1613.71*** | 117.96 | 69.90 | 0.379 |
| Sv 64505 (итого) | 350.97*** | 80.98 | 11.51 | 0.125 |
| (незр. зарод.) | 375.49*** | 57.01 | 22.91 | 0.297 |
| (зрел. зарод.) | 364.88*** | 89.51 | 8.80 | 0.090 |
| Семьи R2 (итого) | 1541.37*** | 90.98 | 60.94 | 0.403 |

традиционном мутагенезе (табл. 5). Выделены семьи с наследственными, благоприятными с точки зрения селекции изменениями как по протяженности вегетационного периода, так и по длине стебля [41].

Экспериментальное изменение взаимосвязи признаков

О влиянии мутагенов на взаимосвязь количественных признаков растения имеется относительно мало сведений, хотя оно имеет большое теоретическое и практическое значение. Наши исследования в этом направлении показали возможность изменения корреляции отдельных признаков как при воздействии ионизирующим облучением, так и химическими мутагенами [12, 29, 30]. Обнаружена волновая зависимость реакции уровня фенотипической корреляции на воздействие ионизирующим облучением. Облучение в небольших дозах вызывает понижение корреляционной зависимости, с повышением дозы облучения уровень взаимосвязи возрастает достигая и

превышая уровень контроля. Показано, что изменение фенотипических корреляций осуществляется параллельно с изменением генотипических корреляций. Разработан метод получения растений с необходимым сочетанием признаков, включающий в себя обработку растений в широком диапазоне доз мутагена с последующим отбором растений с желаемой комбинацией признаков. Используя этот метод при облучении гибридов сорта Maja (длинная стебель, нормально развитая корневая система) и Brachytic (короткая стебель, слабо развитая корневая система) удалось отобрать линии, у которых короткая стебель сочетался с нормально развитой корневой системой. Это означает, что удалось разорвать положительную связь между длиной стебля и степенью развития корневой системы. По этой причине упомянутые линии были использованы как в физиолого-генетических исследованиях, так и как доноры короткостебельности в селекции ячменя [22, 32, 34, 36]. Линии включены в коллекцию генетических ресурсов ВИРа (С.-Петербург).

Создание селекционного материала

Изучалась возможность привлечения перспективных с точки зрения селекции гибридов ячменя для создания дигамлоидных линий методом эмбриокультуры с целью получить рекомбинации наиболее ценных свойств исходных форм [41]. Выявлена зависимость частоты выхода дигамлоидов от генотипа культурного ячменя, выявлены лучшие гамлопродуценты. Полученные в процессе исследования дигамлоидные линии переданы для дальнейшего оценки в селекционные учреждения Латвии; лучшие образцы в 1992 г. были включены в предварительное сортоиспытание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Габитационная работа посвящена дальнейшей разработке теории отбора у растений, существенная часть которой являются методы определения и повышения генетической изменчивости.

Особое внимание было привлечено к таким до сих пор малоиспользуемым методам, которые позволяют оценить генетическую изменчивость каждого признака не только в отрыве от особенностей изменчивости других признаков, но учитывают как генетическую, так и паратипическую взаимосвязь. Показано, что использование этих методов существенно расширяет возможности интерпретации полученных данных и позволяет расширить их практическое применение. Используя один из методов многомерного статистического анализа — метод анализа главных компонент, были разработаны способы, которые позволяют дать генетическую оценку и на этой основе выбрать как лучших партнеров для скрещивания, так и отобрать наиболее ценные гибриды. Показаны также новые возможности при анализе взаимосвязи признаков в опытах с экспериментальным мутагенезом. Показаны закономерности изменения корреляции количественных признаков растения под влиянием мутагенов, получены новые формы растения, интересные как с теоретической, так и с практической точек зрения.

Использованы и другие нетрадиционные подходы. Так, только при помощи специально разработанной модели, реализованной на ЭВМ, параллельно со специально организованными экспериментами с растениями, дана оценка отдельных экспресс-методов определения генотипической изменчивости растений. Экспериментальный мутагенез объединен с процессами естественного отбора в популяциях, что позволяет повысить частоту изменений, благоприятных с селекционной точки зрения. Показано, что эффективным способом повышения изменчивости является использование культуры тканей. С помощью культуры каллусов и эмбриокультуры получен перспективный селекционный материал ячменя, включая дигаллоидные линии, которые проходят успешную оценку в селекционных учреждениях.

Одновременно с разработкой различных методов анализа и повышения генетической изменчивости был осуществлен анализ генетической изменчивости конкретного селекционного материала. Дан-

ные, полученные в этих исследованиях, имеют не только существенное практическое, но и теоретическое значение с точки зрения частной генетики растений. В этом направлении с одной стороны были изучены хозяйственно-важные количественные признаки целого ряда полевых, лесных, плодово-ягодных и декоративных культур, в том числе таких, по которым информация о генетических особенностях изменчивости в литературе либо отсутствовала, либо имелась в крайне ограниченном объеме (райграс вестервольдский, тополь, ивы, черная смородина, гербера). С другой стороны были проведены многолетние исследования по изменчивости, связанной с устойчивостью ячменя, главной зерновой культуры Латвии, к латвийской популяции одного из наиболее вредоносных патогенов - возбудителя мучнистой росы ячменя. Подознанные систематические исследования ни в Латвии, ни в других регионах стран Балтии, до сих пор не проводились. С этой целью использован новый метод анализа генетической структуры популяции патогена, создан оптимальный для условий Латвии тест-сортимент. Выявлены особенности генетического состава латвийской популяции возбудителя мучнистой росы ячменя, его отличия от популяции этого патогена в других регионах. Разработаны способы определения количественной устойчивости ячменя к мучнистой росе; показано влияние наследственных и средовых факторов на степень поражения.

Таким образом в газификационной работе используя нетрадиционные приемы статистической обработки данных и повышения генетической изменчивости признаков были разработаны новые методы определения и повышения генетической изменчивости растений. С помощью этих методов определены особенности генетической изменчивости у широкого круга растений, получены новые формы ячменя, которые используются как в генетико-физиологических исследованиях, так и в селекционном процессе.

PUBLIKACIJU SARAKSTS

1. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. Сообщение I. Реакция растения M1 и M2 на облучение. - Известия АН ЛатвССР, 1973, N. 7, с. 24-28. [63]*
2. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. Сообщение II. Изменение арифметического среднего количественных признаков в M2 - M3. - Известия АН ЛатвССР, 1975, N. 3, с. 44-50. [68]
3. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. Сообщение III. Изменение вариативности количественных признаков в M2-M3. - Известия АН ЛатвССР, 1975, N. 5, с. 24-31. [75]
4. В.Я.Дишлер, Н.К.Конрад, И.Д.Рашаль. Конкурентоспособность сортов и естественных отбор в облученной синтетической популяции овса. - Известия АН ЛатвССР, 1975, N. 11, с. 34-39. [83]
5. V.Y.Dishlers, I.D.Rashals. The influence of γ - or neutron radiation on the changes of plant productivity in populations of *Arabidopsis thaliana* in eight generations. - *Arabidopsis Information Service*, 1977, N. 14, p. 58-61. [89]
6. Г.Я.Муцениеце, И.Д.Рашаль, В.Я.Дишлер. Изучение наследования количественных признаков герзер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение I. Продуктивность растения. - *Генетика*, 1978, т. 14, N. 2, с. 238-241. [93]
7. Г.Я.Муцениеце, И.Д.Рашаль, В.Я.Дишлер. Изучение наследования количественных признаков герзер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение 2. Признаки соцветия. - *Генетика*, 1978, т. 14, N. 5, с. 779-783. [97]
8. И.Д.Рашаль. Возможность определения компонент фенотипической изменчивости количественных признаков в популяциях растения методом Шрикганди. - В кн.: *Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений*. М., Наука, 1978, с. 88-93. [102]

9. Г.Я.Муцениеце, И.Д.Рашаль, В.Я.Дишлер. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение III. Признаки роста. - Генетика, 1979, т. 15, N. 5, с. 883-886. [108]
10. И.Д.Рашаль. Анализ метода Шрикганди с помощью моделирования на ЭВМ. - Известия АН ЛатвССР, 1979, N. 8, с. 135-139. [112]
11. И.Д.Рашаль, С.П.Мартынов. Критический анализ применимости метода Шрикганди в генетике количественных признаков растений. - Известия АН ЛатвССР, 1979, N. 10, с. 111-126. [117]
12. I.D.Rashals. The effect of irradiation on the variability and the correlative relationships of quantitative characters of *Arabidopsis thaliana*. - *Arabidopsis Information Service*, 1980, N. 17, p. 19-26. [133]
13. И.Н.Холмс, И.Д.Рашаль. Изменчивость количественных признаков у райграса вестервольдского. - В кн.: Селекционно-генетические исследования многолетних трав. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 95-99. [141]
14. И.Д.Рашаль. Значение корреляция количественных признаков растения при отборе и возможность их экспериментального изменения. - В кн.: Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев, Наукова думка, 1980, с. 150-154. [146]
15. И.Д.Рашаль, В.В.Васильев. Эффективность различных способов количественной оценки пораженности растения ячменя мучнистой росой. - Известия АН ЛатвССР, 1982, N. 11, с. 104-107. [151]
16. Н.В.Старова, И.Д.Рашаль, Ш.Я.Гилязетдинов, В.И.Руденко, Л.П.Преснухина, Э.Н.Адлер, И.В.Галимова. Гетерозис у лесных древесных растений. - В кн.: Гетерозис. Минск, Наука и техника, 1982, с. 62-81. [155]
17. А.А.Мелехина, И.Д.Рашаль, Б.Б.Янкевич. Корреляционные взаимосвязи морфологических, биохимических и хозяйственных признаков у межвидовых гибридов *Ribes nigrum* L. x *Ribes petiolare* Dougl. - Сельскохозяйственная зоология, 1983, N. 9, с. 44-47. [164]

18. И. Д. Рашаль, А. А. Мелехина. Многомерный статистический анализ сопряженной изменчивости у межвидового гибрида смородины *Ribes nigrum* L. x *Ribes petiolare* Dougl. – Генетика, 1983, т. 19, N. 11, с. 1869–1875. [168]
19. В. Я. Дишлер, И. Д. Рашаль. Совершенствование методов селекции растений в лаборатории генетики Института биологии АН Латвийской ССР. – Известия АН ЛатССР, 1983, N. 12, с. 57–68. [175]
20. И. Д. Рашаль, И. Н. Холмс. Анализ изменчивости и взаимосвязи количественных признаков райграса вестервольдского (*Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans.). – Генетика, 1983, т. 19, N. 12, с. 2002–2007. [187]
21. И. Д. Рашаль, В. Ф. Филипека. Изменение сопряженности длины стебля и прочности корневой системы у ячменя методом экспериментального мутагенеза. – Сельскохозяйственная биология, 1984, N. 4, с. 48–51. [193]
22. И. Д. Рашаль. Корреляционная структура количественных признаков у короткостебельных линий ячменя с развитой корневой системой. – Цитология и генетика, 1984, т. 18, N. 5, с. 360–364. [197]
23. И. Д. Рашаль, Г. Я. Муцениеце. Изучение наследования количественных признаков герзер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение IV. Взаимосвязи признаков. – Генетика, 1985, т. 21, N. 4, с. 680–683. [202]
24. И. Д. Рашаль, Г. Я. Муцениеце. Изучение наследования количественных признаков герзер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение V. Использование метода главных компонент для комплексной оценки родительских форм по нескольким признакам. Генетика, 1985, т. 21, N. 4, с. 599–604. [206]
25. И. Д. Рашаль. Генетический анализ количественных признаков. – В кн.: Пути генетического улучшения лесных древесных растений. М., Наука, 1985, с. 35–49. [212]
26. И. Д. Рашаль. Особенности проявления гетерозиса у древесных растений. Анализ изменчивости и взаимосвязи количественных признаков клоновых биологических моделей. – В кн.: Пути генетического улучшения лесных древесных растений. М., Наука, 1985, с. 112–135. [227]

27. И.Д.Рашаль, Я.Я.Биргелис. Анализ диаллельных скрещиваний клонов сосны обыкновенной. - Цитология и генетика, 1985, т. 19, N. 5, с. 351-354. [251]
28. G.Muceniece, I.Raschal. Investigation of the inheritance of quantitative characters of gerbera in diallele crosses. - Papers submitted at the International Symposium EUCARPIA Breeding and Propagation of Ornamental Plants, September 16. - 18. 1986. Prague, 1986, p. 6-14. [255]
29. И.Д.Рашаль. Использование методов количественной генетики в генетико-селекционных исследованиях. - В кн.: Генетика и селекция в Латвийской ССР. Рига, Зинатне, 1987, с. 30-35. [264]
30. В.Я.Дишлер, И.Д.Рашаль. Индуцирование рекомбинации количественных признаков растений. - В кн.: Современные проблемы теории химического мутагенеза. Таллин, АН Эст-ССР, 1987, с. 60-66. [270]
31. И.Д.Рашаль, Р.Х.Туряпина. Расовый состав возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвийской ССР. - Известия АН ЛатвССР, 1987, N. 9, с. 129-133. [277]
32. И.Д.Рашаль, Г.Р.Озолина, Л.Л.Лапина. Зависимость продольного роста корней ячменя от генотипа при воздействии солями меди и серебра. - Физиология и биохимия культурных растений, 1987, т. 19, N. 5, с. 505-509. [282]
33. Г.Н.Мишина, Г.В.Сережкина, И.Д.Рашаль, Л.Н.Андреев. Особенности развития *Erysiphe graminis* DC. f. sp. hordei Marchal на листьях различных по устойчивости генотипов ячменя. - Микология и фитопатология, 1988, т. 22, N. 4, с. 292-295. [287]
34. С.А.Каллер, Н.А.Ламан, И.Д.Рашаль. Действие экзогенного гиббереллина на проростки короткостебельного и высокорослого сортов ячменя. - Физиология и биохимия культурных растений, 1988, т. 20, N. 6, с. 603-608. [295]
35. K.Buivids, I.Raschal. Interaction of the forms *Erysiphe graminis* DC f. sp. hordei March. and *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. with barley. - Tagungsbericht, Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR, Berlin, 1988, N. 271, Teil I, S. 195-198. [301]

36. И.Д.Рашаль, С.А.Каллер, Н.А.Ламан. Особенности реакции генотипов ячменя с геном карликовости *br* на экзогенным гизбереллин. - Цитология и генетика, 1989, т. 23, N. 1, с. 31-35. [305]
37. I.Rashal, K.Buivids, R.Tyeryapina. Genetical trends in Baltic populations of some fungi of *Hordeum vulgare* L. and *Poa pratensis* L. - Bericht zum 6. Internationales Symposium Schaderreger des Getreides (6 th International Symposium Pests and Diseases of Small Grain Cereals and Maize). Jubiläumsveranstaltung 100 Jahre Pflanzenschutzamt Halle, Halle/Saale, 5. bis 9. November 1990. Teil II. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, 1990, p. 531-533. [310]
38. И.Д.Рашаль, В.В.Васильев. Зависимость размера pustul мучнистой росы *Erysiphe graminis* DC. f.sp. *hordei* Marchal от генотипа ячменя. - В кн.: Облигатный паразитизм. Цитофизиологические аспекты. М., Наука, 1991, с. 118-123. [313]
39. И.Д.Рашаль, Р.Х.Тюряпина. Особенности генетического состава популяции возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии. - В кн: Проблемы защиты зерновых культур от фузариоза и других болезней. Минск, Белорусский НИИ защиты растений, 1991, с. 11-17. [319]
40. Р.Х.Тюряпина, В.Е.Сечняк, И.Д.Рашаль, Л.А.Духинина. Составление популяции возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии и на юге Украины. - Научно-технический бюллетень ВСГИ, 1991, N 2 (79), с. 53-57. [326]
41. I.D.Rashal. Application of tissue culture for barley breeding in Latvia. In: Breeding, Propagation, Disease Control of Glasshouse Flowers and Other Ornamental Plants. Theses of the International Symposium, Salaspils, Latvia, September 3-5, 1991. Ed. K.Buivids. Botanical Garden of the Latvian Academy of Sciences, 1992, p. 47. [331]
42. И.Д.Рашаль, Г.Н.Мишина, Г.В.Сереежкина, В.В.Васильев. Особенности взаимоотношения *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal и различных по устойчивости генотипов ячменя. - Латвийас Зинатню Академияс Вестис. В. 1992, N 8, с. 62-65. [332]

Ģenētika ○ Генетика

УДК 575.14+581.736

В. Я. Дишлер, И. Д. Рашаль

АДАПТИВНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ОБЛУЧЕННЫХ СИНТЕТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ *ARABIDOPSIS THALIANA*

СООБЩЕНИЕ I. РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ M_1 И M_2 НА ОБЛУЧЕНИЕ

Эволюционный метод селекции растений, основывающийся на естественном отборе в синтетических популяциях, в ряде случаев может быть весьма эффективным [1, 2]. Перспективным является сочетание естественного отбора с индуцированным мутагенезом в синтетических популяциях [3]. В настоящей работе изучалась реакция синтетических популяций модельного растения *Arabidopsis thaliana* в течение двух поколений на облучение γ -лучами и быстрыми нейтронами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Синтетические популяции были составлены из равных пропорций семян трех рас *Arabidopsis thaliana*: дикой формы *Enkheim* и мутантных форм *celer* и *glau*.

Некоторые семена облучали γ -лучами (в дозах 30 и 80 кр) и быстрыми нейтронами (в дозах 3 и 10 крад). Контрольная популяция была создана из тех же, но необлученных семян.

Семена высевали в день облучения, каждый вариант в двух повторностях (I и II). Растения выращивали в пластмассовых чашках, наполненных почвой (каждая чашка — одна повторность) под люминесцентными лампами в условиях непрерывного дня. В каждую чашку высевали примерно 100 семян. Для каждой повторности применялся несколько различных составов удобрений, поэтому экспериментальные данные обрабатывали отдельно по каждой повторности. Влияние условий удобрения на эволюционные процессы в половитных популяциях будет описано в последующих сообщениях.

Растения первого поколения анализировали по признакам «высота растений» и «время зацветания».

На второе поколение (M_2) высевали случайно отобранную часть тщательно перемешанных семян, собранных со всех фертильных растений M_1 . Условия выращивания растений в M_2 такие же, как и в M_1 .

При уборке растения M_2 анализировали по трем количественным признакам: высота растений, длина стебля и число междоузлий. Кроме того, определяли раз у растений.

Для признаков «высота растений» и «число междоузлий» определяли наследственность в M_2 по реакции на положительный и отрицатель-

ный отбор 10% интенсивности. При расчете коэффициента наследуемости (h^2) значения селекционного дифференциала (S) и реакции на отбор (R) брали не в абсолютном, а в относительном выражении:

$$h^2 = \frac{R}{S} \cdot \frac{\bar{x}_1}{\bar{x}_2}$$

где \bar{x}_1 — среднее арифметическое признака в поколении отбора, \bar{x}_2 — среднее арифметическое в поколении после отбора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Число выживших растений в M_1 и их изменчивость по количественным признакам представлены в табл. 1. Как видно по данным этой таблицы, доза γ -лучей 80 кр оказалась летальной. В одной из повторностей этого варианта выжило всего лишь 5 растений, причем все они были стерильными. В варианте с облучением более высокой дозой быстрых нейтронов (10 крад) выжило примерно 30% растений. Снижение выживаемости растений обнаружено также в вариантах с облучением семян γ -лучами в дозе 30 кр и быстрыми нейтронами в дозе 3 крад.

Таблица 1
Средние арифметические (\bar{x}) и стандартные отклонения σ растений *A. thaliana* в M_1

| Вариант | Повт. обработка | Высота растений | | Брикет цветков | | Число растений | |
|--------------------|-----------------|-----------------|------------|----------------|------------|----------------|----|
| | | \bar{x} | σ | \bar{x} | σ | | |
| Контроль | I | 19,9 ± 0,6 | 5,37 | 29,0 ± 0,5 | 4,28 | 74 | |
| | II | 17,5 ± 0,5 | 4,65 | 30,2 ± 0,5 | 4,47 | 76 | |
| γ -Лучи, кр | 30 | I | 16,3 ± 0,7 | 3,71 | 29,4 ± 0,7 | 4,11 | 31 |
| | | II | 15,7 ± 0,8 | 4,92 | 27,8 ± 0,7 | 4,29 | 41 |
| | 80 | I | 13,0 ± 1,7 | 3,75 | 32,0 ± 2,9 | 5,34 | 5 |
| | | II | — | — | — | — | — |
| Б. нейтр., крад | 3 | I | 19,6 ± 1,1 | 6,61 | 32,4 ± 0,6 | 3,51 | 34 |
| | | II | 17,8 ± 0,6 | 4,65 | 30,1 ± 0,5 | 3,93 | 33 |
| | 10 | I | 13,9 ± 0,7 | 4,04 | 32,5 ± 0,8 | 4,76 | 37 |
| | | II | 15,1 ± 0,7 | 3,78 | 32,4 ± 0,9 | 4,57 | 31 |

Облучение вызвало угнетение роста и развития растений пропорционально дозе облучения, что выражалось в уменьшении высоты растений и увеличении срока зацветания (табл. 1). Однако по показателям репутационной изменчивости в необлученных и облученных вариантах достоверных различий не обнаружено.

В табл. 2 приведены данные о количестве растений рас *Enkheim* и *göter* в разных вариантах опыта во втором поколении. Растения расы *göter* в этом поколении были полностью элиминированы из всех вариантов опыта, в том числе контроля, что свидетельствует об их низкой приспособленности. В вариантах без облучения и с облучением в меньшей дозе быстрых нейтронов (3 крад) преобладала дикая форма *Enkheim*, благодаря ее более высокой приспособленности, в частности — изживаемости. В тоже время в популяциях, облученных γ -лучами и в более высокой дозе быстрых нейтронов (10 крад), большинство растений оказалось представителями расы *göter*. Очевидно, раса *göter* является более радиорезистентной, чем раса *Enkheim*.

В табл. 3 приведены средние арифметические и стандартные отклонения трех количественных признаков растений M_2 . В вариантах с об-

Таблица 2

Количество растений разных рас *A. thaliana* в M_2 в зависимости от вида и дозы облучения семян смеси

| Вариант | Повторность | | | | | | | | |
|-----------------|----------------|--------------|----------|----------|----------------|--------------|----------|----------|----|
| | I | | | | II | | | | |
| | <i>Enkheim</i> | <i>ec'er</i> | <i>s</i> | <i>n</i> | <i>Enkheim</i> | <i>ec'er</i> | <i>s</i> | <i>n</i> | |
| Контроль | 75,8 | 24,2 | 7,5 | 33 | 62,8 | 37,2 | 5,0 | 94 | |
| γ-Тува, 30 кр | 15,5 | 84,5 | 4,3 | 71 | 17,9 | 82,1 | 6,1 | 89 | |
| Б. нейтр., крэд | 3 | 72,2 | 27,8 | 7,5 | 36 | 59,3 | 40,7 | 5,1 | 27 |
| | 10 | 4,3 | 95,7 | 4,2 | 23 | 7,4 | 92,6 | 5,0 | 91 |

Примечание. *Enkheim*, *ec'er* — процент растений соответствующих рас; *s* — ошибка доли; *n* — количество растений в повторности.

лучением по всем признакам наблюдается снижение средних арифметических этих признаков, причем четко проявляется зависимость показателей от дозы облучения. Чтобы выяснить причину этого явления, были подсчитаны средние арифметические количественных признаков отдельно по каждой расе растений. Результаты представлены в табл. 4 (для варианта с облучением быстрыми нейтронами в дозе 10 крэд отдельный расчет не проводился, так как в этом варианте были лишь единичные растения расы *Enkheim*). Данные табл. 4 показывают, что средние арифметические признаков по расам в вариантах с облучением близки к таковым в контроле. Таким образом, снижение средних арифметических количественных признаков растений M_2 является следствием изменения численного соотношения рас после облучения.

Таблица 3

Изменчивость растений *A. thaliana* в M_2

| Вариант | Повторность | Высота растений | | Длина стебля | | Число междоузлий | | |
|-----------------|-------------|-----------------|------------|--------------|--------------|------------------|-----------|-------|
| | | \bar{x} | σ | \bar{x} | σ | \bar{x} | σ | |
| Контроль | I | 27,2 ± 1,7 | 9,83 | 12,18 ± 0,77 | 4,42 | 3,9 ± 0,2 | 0,57 | |
| | II | 23,6 ± 1,0 | 9,46 | 9,56 ± 0,40 | 3,80 | 4,3 ± 0,1 | 0,970 | |
| γ-Тува, 30 крэд | I | 17,4 ± 0,9 | 7,80 | 7,48 ± 0,36 | 3,00 | 4,0 ± 0,1 | 1,049 | |
| | II | 21,1 ± 1,7 | 10,36 | 7,58 ± 0,48 | 3,01 | 3,1 ± 0,1 | 0,882 | |
| Б. нейтр., крэд | 3 | I | 26,4 ± 1,6 | 9,49 | 10,72 ± 0,52 | 3,14 | 4,2 ± 0,1 | 0,668 |
| | | II | 22,2 ± 1,0 | 9,62 | 7,94 ± 0,36 | 3,41 | 3,9 ± 0,1 | 0,949 |
| | 10 | I | 18,9 ± 1,0 | 4,96 | 7,21 ± 0,36 | 1,72 | 4,0 ± 0,2 | 0,876 |
| | | II | 18,4 ± 1,7 | 8,81 | 5,71 ± 0,46 | 2,41 | 3,3 ± 0,1 | 0,734 |

Рядом работ показано, что воздействие мутагенными агентами, в том числе облучением, эффективно повышает генотипическую изменчивость растений по количественным признакам, и это обуславливает повышенный генетический прогресс при массовом отборе в селекции растений (обзор: [4]). В табл. 5 представлены коэффициенты наследуемости количественных признаков «высота растений» и «число междоузлий» в M_2 полученные в настоящем опыте по реакции на отбор. Данные этой таблицы показывают, что высокие значения наследуемости исследуемых признаков установлены даже в контрольной популяции, в особенности для признака «высота растений». Однако облучение наследуемость этого признака не повысило. Неэффективность облучения для повыше-

Таблица 4
Средние арифметические трех количественных признаков отдельных рас (*Abies* и *Pinus*) растений *Abies balsamifera* в М₂

| Вариант | № посева | Высота растений | | Ширина кроны | | Ширина междурядья | |
|----------------|----------|-----------------|----------------|--------------|----------------|-------------------|----------------|
| | | Среднее | σ ² | Среднее | σ ² | Среднее | σ ² |
| Контроль | I | 57 ± 1,4 | 13,0 ± 0,8 | 13,7 ± 0,72 | 0,7 ± 0,1 | 3,9 ± 0,2 | 3,8 ± 0,2 |
| | II | 51 ± 0,7 | 13,0 ± 0,3 | 12,97 ± 0,32 | 0,47 ± 0,05 | 4,6 ± 0,1 | 3,8 ± 0,1 |
| Улучш. 30 кр. | I | 3,3 ± 1,5 | 11,5 ± 0,5 | 18,2 ± 0,61 | 3,9 ± 0,2 | 5,2 ± 0,4 | 3,8 ± 0,2 |
| | II | 9,3 ± 1,1 | 17,1 ± 0,7 | 22,7 ± 1,03 | 4,9 ± 0,2 | 4,3 ± 0,4 | 3,3 ± 0,2 |
| Б. нейтр. кр-т | I | 69,8 ± 1,4 | 11,8 ± 0,7 | 22,0 ± 0,97 | 1,4 ± 0,2 | 4,3 ± 0,1 | 3,9 ± 0,1 |
| | II | 28,8 ± 0,9 | 12,5 ± 0,4 | 19,25 ± 0,5 | 1,5 ± 0,1 | 4,4 ± 0,1 | 3,3 ± 0,1 |

для генотипической изменчивости этого же признака обнаружена и в других видах растений [5, 6]. В то же время при признаку «число междурядий», для которого в контроле наследуемость значительно ниже, наследуемость признака «высота растений», обусловлене повысило значение показателя h^2 от 1,5 до 7 раз, кроме первой и второй дозы облучения — улучш. в дозе 30 кр., в котором наследуемость этого признака ниже, чем в контроле. Таким образом, результаты настоящего опыта подтверждают возможность повышения генотипической изменчивости количественных признаков растений воздействием радиационными излучениями, что в определенных условиях может обуславливать повышенную эффективность естественного и искусственного отбора.

Таблица 5
Коэффициенты наследуемости (h^2) количественных признаков *A. thaliana* в М₂, рассчитанные по реакции на отбор

| Вариант | № посева | Коэффициент наследуемости | |
|----------------|----------|---------------------------|-------------------|
| | | высота растений | ширина междурядья |
| Контроль | I | 31,7 | 10,9 |
| | II | 39,9 | 21,8 |
| Улучш. 30 кр. | I | 27,1 | 5,7 |
| | II | 49,1 | 53,4 |
| Б. нейтр. кр-т | 3 | I | 39,5 |
| | | II | 23,5 |
| | 10 | I | 23,9 |
| | | II | 42,5 |

ВЫВОДЫ

1. Облучение семян улучш. и быстрыми нейтр. излучениями вызвало изменение развития количественных признаков растений в М₂ в соответствующих популяциях, составленных из разных рас растений *Arabidopsis thaliana*.
2. Во втором поколении мутантная раса *glan* была выведена из популяции арабидопсы — как в контрольном варианте, так и в варианте с облучением. В этом поколении в контроле и вариантах с облучением в небольших дозах преобладающей была более поздняя раса *late* *Abies*, тогда как в вариантах с применением радиации в более высоких дозах доминирующей оказалась более радиорезистентная раса *reser*.

3. В M_2 не обнаружено снижение средних арифметических количественных признаков растений, рассчитанных отдельно для рас *Enkheim* и *vc'er*.

4. Облучение не вызвало повышения коэффициента наследуемости в M_2 по признаку «высота растений», тогда как по признаку «число междоузлий» наследуемость, за исключением одного случая, была в 1,5 — 7 раз выше, чем в контроле. В определенных условиях такое повышение наследуемости обеспечивает повышенную эффективность естественного и искусственного отбора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Suneson A. — *Agronomy Journal*, 1956, 48, 4, 188.
2. Suneson A. — *Crop. Sci.*, 1969, 9, 2, 119.
3. Дишлер В. Я. — *Генетика*, 1965, 3, 167.
4. Ахунд-заде А. И. — В кн.: Теория химического мутагенеза М., «Наука», 1971, 94.
5. Rawlings J. O., Hanway D. G., Gardner C. O. — *Agronomy Journal*, 1958, 50, 9, 524.
6. Дишлер В. Я., Кавац Г. Э., Рашаль И. Д. — В кн.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин. 1972, 177.

Поступила 25 VII 1972 года

Институт биологии
АН ЛатвССР

THE PROCESS OF ADAPTATION AND EVOLUTION IN IRRADIATED SYNTHETIC POPULATIONS OF *ARABIDOPSIS THALIANA* REPORT I. RESPONSE OF M_1 AND M_2 PLANTS TO IRRADIATION

V. Dišlers, I. Rašals

SUMMARY

The analysis of variability of quantitative traits and race composition is given in this paper. It is a response of the first two generations in synthetic populations of *Arabidopsis thaliana*, composed of a mixture of 3 races, to irradiation with γ -rays and fast neutrons. In the first generation (M_1) the delay of plant growth and development is observed. In the second generation (M_2) in populations without or with irradiation in small doses the prevailing race turns out to be more fertile wild form *Enkheim*, while in populations with higher doses of irradiation the most radiation-resistant race turns out to be *vc'er*. The realised heritability of the feature "plant height" does not exceed that of the control population but the heritability of "number of internodes" is higher.

Ģenētika ○ *Генетика*

УДК 575.1+581.736

В. Я. Дишлер, И. Д. Рашаль

АДАПТИВНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В
ОБЛУЧЕННЫХ СИНТЕТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ

ARABIDOPSIS THALIANA

СООБЩЕНИЕ II. ИЗМЕНЕНИЕ АРИФМЕТИЧЕСКОГО СРЕДНЕГО
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В M_2 — M_1 .

В предыдущем сообщении [1] о результатах исследований с облученными популяциями *A. thaliana* было показано, что в первых поколениях после облучения (M_1 и M_2) наблюдается снижение арифметического среднего ряда количественных признаков по сравнению с уровнем развития этих признаков у необлученных растений контроля. В M_2 это снижение было связано с уменьшением частоты более мощной, но менее радиоустойчивой расы *Enkheim* в облученных популяциях. Было показано также, что наследуемость признака «число междоузлий» в M_2 значительно превышает наследуемость этого признака в необлученной популяции, что свидетельствует о наличии индуцированной наследственной изменчивости, используемой при отборе растений в селекционных целях.

При анализе экспериментальных данных, полученных в последующих поколениях опыта, интерес представляло в первую очередь изменение арифметического среднего количественных признаков с ростом числа поколений, так как данные о фенотипическом выражении признаков дают возможность судить о наличии, интенсивности и характере направляющего естественного отбора при различных видах воздействия. Этому вопросу посвящена настоящая статья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Популяции были составлены из трех рас растений *A. thaliana*: дикой формы *Enkheim* и мутантных форм *uc'er* и *gl'an* в равных отношениях. Покоящиеся семена облучали гамма-лучами в дозе 30,0 кр (доза 80,0 кр оказалась летальной) при создании смеси (вариант γ -30) и повторно через два поколения (вариант γ -30/ γ -30). Таким же образом семена облучали быстрыми нейтронами в дозах 3,0 и 10,0 крад (варианты n_3 -3, n_9 -10, n_9 -3/ n_9 -3, n_3 -10/ n_9 -10, n_{32} -10/ n_3 -3, n_9 -3/ n_9 -10. Перед каждым дробью доза первичного облучения, после — доза повторного облучения). Растения расы *gl'an* полностью элиминировались в M_1 во всех вариантах опыта, включая контроль.

Растения каждого варианта опыта, как и необлученная популяция (контроль), выращивались в двух чашках с почвой (две повторности) в условиях непрерывного освещения. В каждой повторности высевалось

примерно по 100 семян, представляющих собой случайную выборку из семян, собранных со всех фертильных растений предыдущего поколения.

Анализ проводился по признакам «длина растения», «длина стебля» (измеряется от корневой шейки до первого соцветия), «число междоузлий». Поколения после повторного облучения обозначаются через R_i (индекс к символу указывает на число поколений после повторного облучения)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В необлученном контроле в первых поколениях после создания популяций значения среднего всех трех признаков, за исключением отдельных случаев, выше, чем в более поздних поколениях, вплоть до M_4 .

В таком случае для раскрытия влияния облучения на направленность эволюционных процессов в результате естественного отбора наиболее подходящим методом является сопоставление не абсолютных значений количественных признаков, а относительных их величин. Значения признаков в процентах к контролю в каждом поколении при однократном и повторном облучении представлены в табл. 1 и 2 соответственно.

Из данных таблиц видно, что характер изменения относительных значений признаков для всех вариантов опыта общий и выражается в повышении этих значений с ростом числа поколений. Для более наглядного выявления направленности и степени изменения признаков в разных вариантах опыта мы решили считать в первом приближении изменения признаков в последовательных поколениях линейными. Это допущение дало возможность вычислить коэффициенты регрессии относительного значения признака на поколение и построить регрессионные прямые для каждого признака и каждого воздействия.

Для того чтобы сопоставить регрессионные прямые при однократном и повторном облучении, мы определяли регрессию начиная с M_3 , так как при повторном облучении анализ подопытных растений проводился только с R_3 поколения. Чтобы упростить схему опыта и выявить влияние дозы повторного облучения независимо от дозы первичного облучения, при расчетах объединялись данные по вариантам n_3-3/n_0-3 и n_0-10/n_0-3 , а также по вариантам n_0-3/n_0-10 и n_0-10/n_0-10 . Коэффициенты регрессии приведены в табл. 1 и 2, а регрессионные прямые демонстрируются на рисунке. Ошибки приведены только для коэффициентов регрессии, полученных в вариантах с однократным облучением в интервале M_3-M_5 , так как из-за малого числа поколений в вариантах с однократным облучением в интервале M_3-M_4 , а также с повторным облучением они в большинстве случаев превышают сами коэффициенты регрессии.

При рассмотрении коэффициентов и прямых регрессии выявляются следующие закономерности.

1. Коэффициенты регрессии относительных значений арифметического среднего признаков на поколение имеют положительное значение, т. е. с повышением числа поколений арифметическое среднее признаков, как правило, повышается. Исключение составляет лишь одно воздействие — однократное облучение быстрыми нейтронами в дозе 3,0 крад, при котором для признаков «длина растения» и «число междоузлий» коэффициенты регрессии в интервале поколений M_3-M_5 имеют отрицательное значение. Однако, если учесть изменение арифметического среднего в более длительный период — M_3-M_6 (см. табл. 1), то и при этом воздействии коэффициент регрессии имеет положительное значе-

Относительные арифметические средние (\bar{x} , %) количественных признаков (в % к контролю), число проанализированных растений (n) и коэффициент

| Показатель | Воздействие | M ₁ | | M ₆ | | M ₃ | |
|------------------|--------------|----------------|-----|----------------|-----|----------------|-----|
| | | \bar{x} , % | n | \bar{x} , % | n | \bar{x} , % | n |
| Длина растения | Контроль | 24,6 | 125 | 17,7 | 184 | 16,5 | 185 |
| | γ -30 | 76,8 | 110 | 66,1 | 42 | 64,8 | 90 |
| | n_0 -3 | 95,8 | 127 | 112,4 | 195 | 99,4 | 190 |
| | n_0 -10 | 75,6 | 50 | 76,3 | 65 | 90,0 | 152 |
| Длина стебля | Контроль | 10,3 | 125 | 8,6 | 184 | 7,7 | 185 |
| | γ -30 | 72,8 | 110 | 66,2 | 42 | 71,4 | 90 |
| | n_0 -3 | 84,4 | 127 | 101,1 | 195 | 105,1 | 190 |
| | n_0 -10 | 62,1 | 50 | 61,6 | 65 | 79,2 | 152 |
| Число междоузлий | Контроль | 4,2 | 125 | 3,2 | 184 | 3,1 | 185 |
| | γ -30 | 96,4 | 110 | 84,3 | 42 | 87,0 | 90 |
| | n_0 -3 | 97,6 | 127 | 109,3 | 195 | 93,5 | 190 |
| | n_0 -10 | 85,7 | 50 | 100,0 | 65 | 80,6 | 152 |

Примечания:

1) в контроле значение \bar{x} признака дано в абсолютных единицах измерения;

2) различие между разными воздействиями заключается только в различном значении этого коэффициента. Характер регрессионных прямых свидетельствует о том, что в облученных популяциях идет интенсивный процесс направляющего естественного отбора. В необлученной популяции действие такого отбора не наблюдается или же оно выражено значительно слабее. Возможно даже, что в необлученной популяции направленность естественного отбора была противоположна направленности отбора в облученных популяциях.

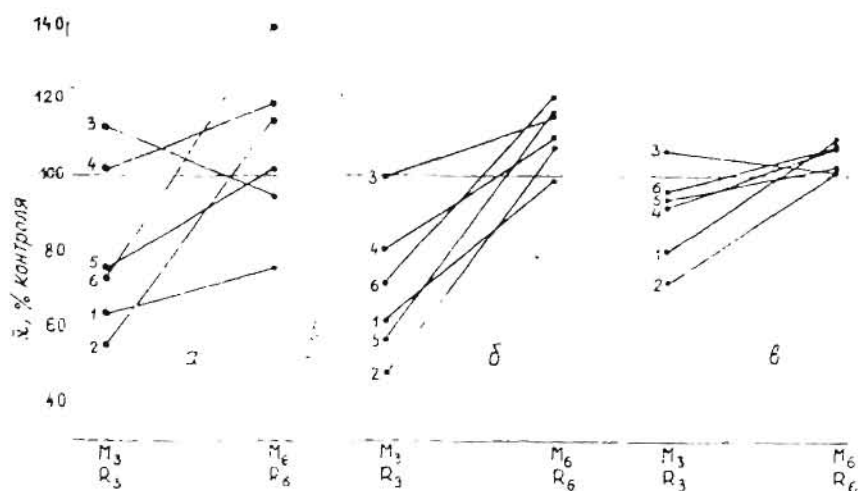


Рис. Регрессионные прямые относительных значений арифметического среднего количественных признаков *A. thaliana* в последовательных поколениях после однократного (M₁) и повторного (R₁) облучения: а — длина растения, б — длина стебля, в — число междоузлий.

1) γ -30; 2) γ -30/ γ -30; 3) n_0 -3; 4) n_0 -3/ n_0 -3 + n_0 -10/ n_0 -3 (среднее); 5) n_0 -10; 6) n_0 -3/ n_0 -10 + n_0 -10/ n_0 -10 (среднее).

Таблица 1

A. thaliana в последовательных поколениях после однократного облучения популяций регрессии λ , % на поколение

| M_0 | | M | | M | | Коэффициент регрессии | |
|---------------|-----|---------------|-----|---------------|-----|-----------------------|------------------|
| \bar{x} , % | n | \bar{x} , % | n | \bar{x} , % | n | $M - M_0$ | $M - M$ |
| 19,2 | 93 | 18,2 | 298 | 14,9 | 54 | — | — |
| 80,2 | 96 | 84,8 | 87 | 124,1 | 61 | 19 | $8,6 \pm 4,47$ |
| 94,8 | 65 | 96,7 | 158 | 133,5 | 116 | -6,0 | $3,1 \pm 3,56^*$ |
| 103,1 | 100 | 101,1 | 66 | 171,8 | 72 | 8,6 | $15,8 \pm 2,05$ |
| 6,5 | 93 | 8,1 | 298 | 8,5 | 54 | — | — |
| 107,6 | 96 | 60,4 | 87 | 97,6 | 61 | 12,2 | $4,3 \pm 5,66$ |
| 118,6 | 65 | 92,5 | 158 | 114,1 | 116 | 5,3 | $1,3 \pm 1,81^*$ |
| 127,6 | 100 | 104,9 | 66 | 138,8 | 72 | 19,9 | $11,8 \pm 5,67$ |
| 2,7 | 93 | 3,1 | 298 | 3,3 | 54 | — | — |
| 118,5 | 96 | 87,0 | 87 | 90,9 | 61 | 10,0 | $1,5 \pm 2,48$ |
| 107,4 | 65 | 100,0 | 158 | 112,1 | 116 | -1,7 | $0,5 \pm 1,33$ |
| 114,8 | 100 | 112,9 | 66 | 118,1 | 72 | 2,8 | $5,0 \pm 2,70$ |

2) * — разность по сравнению с коэффициентом регрессии в варианте n_0-10 превышает $\alpha=5\%$.

2. По всем признакам и при всех воздействиях, кроме однократного облучения гамма-лучами в дозе 30,0 кр, значения арифметических средних к M_0-M_5 , R_5 поколению превышают уровень контроля. Особенно интенсивное повышение арифметического среднего наблюдается при повторном облучении всеми видами и дозами радиации, а также при однократном облучении быстрыми нейтронами в дозе 10,0 крад. Коэффициенты регрессии при воздействии нейтронами в этой дозе по признакам «длина растения» и «длина стебля» статистически

Таблица 2

Относительные арифметические средние (\bar{x} , %) количественных признаков *A. thaliana* в последовательных поколениях после повторного облучения популяций (в % к контролю), число проанализированных растений (n) и коэффициент регрессии λ , % на поколение

| Показатель | Воздействие | R_1 | | R_2 | | R_3 | | Коэффициент регрессии |
|------------------|-----------------------|---------------|-----|---------------|-----|---------------|-----|-----------------------|
| | | \bar{x} , % | n | \bar{x} , % | n | \bar{x} , % | n | |
| Длина растения | $\gamma-30/\gamma-30$ | 54,5 | 101 | 84,6 | 155 | 124,5 | 117 | 19,8 |
| | n_0-3/n_1-3 | 131,5 | 180 | 89,0 | 191 | 165,1 | 159 | 5,9 |
| | n_0-10/n_1-3 | 87,3 | | 92,9 | | 195,4 | | |
| | n_0-3/n_0-10 | 81,8 | 117 | — | 155 | 142,3 | 63 | 22,1 |
| n_0-10/n_0-10 | 77,0 | — | | — | | | | |
| Длина стебля | $\gamma-30/\gamma-30$ | 51,9 | 101 | 71,1 | 155 | 116,5 | 117 | 19,9 |
| | n_1-3/n_1-3 | 94,8 | 178 | 87,7 | 191 | 162,4 | 159 | 10,0 |
| | n_0-10/n_1-3 | 75,3 | | 80,2 | | 120,6 | | |
| | n_0-3/n_0-10 | 64,9 | 117 | — | 155 | 127,1 | 63 | 19,5 |
| n_0-10/n_0-10 | 74,0 | — | | — | | | | |
| Длина междоузлий | $\gamma-30/\gamma-30$ | 74,2 | 101 | 83,0 | 153 | 106,1 | 159 | 9,7 |
| | n_1-3/n_1-3 | 96,8 | 180 | 90,3 | 191 | 139,4 | 159 | 5,4 |
| | n_0-10/n_1-3 | 95,5 | | 96,5 | | 115,1 | | |
| | n_0-3/n_0-10 | — | 63 | — | 155 | 100,0 | 63 | 4,0 |
| n_0-10/n_0-10 | 50,0 | — | | — | | | | |

Таблица 3

Разность между арифметическим средним (\bar{x}) количественных признаков *A. thaliana* в популяциях (M_5 , R_6 поколения) и в линиях рас *Enkheim* и *cc'er*

| Воздействие | Длина растения (см), разность по \bar{x} с расой | | Длина стебля (см), разность по \bar{x} с расой | | Число междоузлий, разность по \bar{x} с расой | |
|----------------------------|--|--------------|--|--------------|---|--------------|
| | <i>Enkheim</i> | <i>cc'er</i> | <i>Enkheim</i> | <i>cc'er</i> | <i>Enkheim</i> | <i>cc'er</i> |
| Контроль | - 0,1 | -17,2 | -2,8 | +4,1 | -0,4 | +0,2 |
| γ -30 | -10,9 | + 6,4 | -6,7 | +0,2 | -0,9 | -0,3 |
| n_0 -3 | - 1,4 | +15,9 | -3,5 | +3,4 | -0,4 | -0,2 |
| n_0 -10 | 0,0 | +17,3 | -2,3 | +4,6 | -0,1 | +1,7 |
| γ -30/ γ -30 | - 5,0 | +12,3 | -5,3 | +1,6 | -1,1 | -0,5 |
| n_0 -3/ n_0 -3 | } среднее | +14,3 | -5,0 | +1,9 | -0,7 | -0,1 |
| n_0 -10/ n_0 -3 | | | | | | |
| n_0 -3/ n_0 -10 | } среднее | +21,9 | +0,5 | +7,4 | -0,2 | -0,4 |
| n_0 -10/ n_0 -10 | | | | | | |

превышают коэффициенты регрессии, вычисленные в варианте с применением нейтронов в более низкой дозе — 3,0 крад.

3. Разброс относительных значений арифметических средних признаков «длина стебля» и «число междоузлий» в M_5 по разным воздействиям значительно больше, чем в M_6 . Так, по признаку «длина стебля» в M_5 относительное значение арифметического среднего (по расчетам регрессии) при разных воздействиях находится в пределах 47,5 — 99,6% (амплитуда 52,1%), а в M_6 — в пределах 98,8—120,8% (амплитуда 22,0%). Для признака «число междоузлий» эта амплитуда в M_5 составляет 34,3% (от 72,0 до 106,3%), а в M_6 — 5,2% (от 101,1 до 106,3%). По признаку «длина растения» эта закономерность также проявляется, но только в случае исключения варианта с однократным облучением гамма-лучами. Уменьшение разброса значений арифметического среднего в более поздних поколениях является косвенным доказательством стабилизирующей отбора.

При использовании массовых популяций в селекционных целях критерием успеха может быть сопоставление арифметического среднего признаков растений в каком-то поколении после создания смеси с арифметическими средними компонентов исходной популяции, в особенности ее лучшего компонента. Результаты такого сопоставления по данным нашего опыта приводятся в табл. 3. В этой таблице показана разность между арифметическим средним признака в разных вариантах опыта в M_5 или R_6 поколений с арифметическим средним лучшего (*Enkheim*) и худшего (*cc'er*) компонента (по данным отдельного анализа растений этих рас в M_5 контроля). Чтобы привести арифметические средние признаков растений в соответствие с условиями среды в M_5 , арифметические средние признаков растений M_5 и R_6 поколения были помножены на отношение $\bar{x}_{\text{Enkheim}} / \bar{x}_{\text{Enkheim}}$ или $\bar{x}_{\text{cc'er}} / \bar{x}_{\text{cc'er}}$ контроля.

Как видно из данных табл. 3, арифметические средние признаков «длина растения» и «длина стебля» в M_5 и R_6 во всех вариантах опыта и также в контроле, значительно превышают средние этих признаков расы *cc'er*. При воздействии гамма-лучами в дозе 30,0 кр, а также при повторном облучении гамма-лучами и быстрыми нейтронами в дозе 3,0 крад средние признаки «число междоузлий» в M_5 и R_6 ниже сред-

него расы *ester*. Среднее признаков «длина растения» и «длина стебля» в R_6 было выше среднего этих признаков расы *Enkheim* только при повторном воздействии быстрыми нейтронами в дозе 10,0 крад: по признаку «число междоузлий» небольшое повышение получено при однократном облучении быстрыми нейтронами в дозе 10,0 крад. Однако, так как в M_7 и M_8 , а также в R_8 и R_6 не наблюдается снижения прироста арифметического среднего по сравнению с приростом этого показателя в более ранних поколениях, при продолжении совместного выращивания ожидается дальнейшее повышение фенотипического выражения количественных признаков.

Так как изменение арифметического среднего изученных признаков оказалось несвязанным с изменением частоты компонентов исходной популяции, можно предположить, что основным фактором, обеспечивающим генотипическую разнородность популяций для эффективного естественного отбора, была индуцированная радиацией генотипическая изменчивость. На этой же основе можно предположить также, что под мутагенным действием радиации возникают новые генотипы растений с измененной конкурентоспособностью. Сходное явление обнаружил Берг [2] при сопоставлении результатов совместного выращивания до F_8 гибридов двух сортов ячменя и гибридов их мутантных линий. По мнению Берга, в мутационной селекции растений весьма перспективно использование обнаруженной в опытах повышенной конкурентоспособности мутантных форм.

ВЫВОДЫ

1. В облученных синтетических популяциях *A. thaliana* идет интенсивный процесс направляющего естественного отбора, в результате которого через 6—8 поколений после облучения арифметические средние ряда количественных признаков («длина растения», «длина стебля», «число междоузлий») превышают арифметические средние растений необлученной популяции.

2. Процесс направляющего отбора идет более интенсивно при повторном облучении, чем при однократном облучении растений.

3. Интенсивность направляющего отбора при облучении растений быстрыми нейтронами в дозе 10,0 крад достоверно выше интенсивности при воздействии нейтронами в дозе 3,0 крад. При воздействии гамма-лучами в дозе 30,0 кр наблюдалась промежуточная интенсивность отбора.

4. При однократном и повторном облучении растений быстрыми нейтронами в дозе 10,0 крад в M_3 и R_6 наблюдалось превышение арифметического среднего отдельных признаков лучшего компонента исходной популяции (расы *Enkheim*).

ЛИТЕРАТУРА

1. Дишлер В. Я., Рашидья И. Д. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. Сообщение I. Реакция растений M_1 и M_2 на облучение. — «Изв. АН ЛатвССР», 1973, № 7, с. 24.
2. Berg T. — «Hereditas», 1971, vol. 69, N 2, p. 288.

THE PROCESS OF ADAPTATION AND EVOLUTION IN IRRADIATED
SYNTHETIC POPULATIONS OF *ARABIDOPSIS THALIANA*. REPORT II. THE
CHANGE OF THE ARITHMETICAL MEANS OF QUANTITATIVE CHARACTERS
IN M_2-M_8

V. Dišlers, I. Rašals

SUMMARY

In irradiated synthetic populations of *A. thaliana* an intense process of directed natural selection was observed. At the end of 6—8 generation interval after irradiation the arithmetical mean of plant height, stalk length and number of internodes exceed the level of development of such indices in plants of non-irradiated control population. After repeated irradiation a particularly intense process of directed selection takes place. Irradiation with fast neutrons at the dose of 10 krad had greater efficiency than that with 3.0 krad and the 30.0 kr of gamma-rays. The change of the arithmetical mean for characteristics in the successive generations after irradiation was connected with the natural selection of mutant genotypes.

Genētika ○ Генетика

УДК 575.1+581.738

В. Я. Дишлер, И. Д. Рашаль

АДАПТИВНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ
В ОБЛУЧЕННЫХ СИНТЕТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ
ARABIDOPSIS THALIANA
СООБЩЕНИЕ III. ИЗМЕНЕНИЕ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В M_2 — M_8

В предыдущих сообщениях¹ о результатах исследований с облученными популяциями резущки Таля (*A. thaliana*) было показано наличие индуцированной варибельности в первых поколениях после облучения [1], а также установлен интенсивный процесс направляющего естественного отбора [2] в пределах M_2 — M_4 по ряду количественных признаков. Были получены также некоторые данные о зависимости интенсивности процесса отбора от вида и дозы ионизирующей радиации, а также от кратности облучения [2].

Для разработки рекомендаций по применению ионизирующей радиации в селекции растений первостепенное значение, помимо данных о наличии и интенсивности направляющего естественного отбора, имеет также изучение динамики уровня индуцированной изменчивости количественных признаков в течение ряда поколений после облучения. Такие данные позволяют определить поколения, в которых индуцированная изменчивость имеет наиболее высокое значение, и вместе с тем момент, когда наиболее эффективно применение искусственного отбора. В настоящем сообщении изложены результаты проведенных нами исследований по изменению индуцированной изменчивости трех количественных признаков растений в популяциях *A. thaliana* в интервале M_2 — M_8 при разных режимах воздействия ионизирующими излучениями.

Материал и методика работы подробно описаны в предыдущем сообщении [2]. Здесь поясним только сокращения обозначений вариантов облучения.

Однократное облучение γ -лучами в дозе 30 кр обозначено как γ -30, быстрыми нейтронами в дозе 3 и 10 крад — через p_0 -3 и p_0 -10 соответственно. Повторное облучение (поколения после повторного облучения обозначаются индексом к символу R) γ -лучами и быстрыми нейтронами, проведенное через 2 поколения после первого, сокращенно обозначено через γ -30/ γ -30, p_0 -x/ p_0 -x (где x — доза крад): перед знаком дроби — доза первичного облучения, после дроби — доза повторного облучения. Растения каждого варианта опыта выращивались в двух повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ фенотипической изменчивости количественных признаков («длина растения», «длина стебля», «число междоузлий») показал, что

значения стандартных отклонений этих признаков различались в несколько раз (табл. 1 и 2), причем величина стандартного отклонения оказалась связанной с арифметическим средним. Поэтому в качестве показателя изменчивости мы выбрали коэффициент вариации (v), который позволяет сопоставлять изменчивость различных признаков независимо от арифметического среднего.

Таблица 1

Стандартное отклонение количественных признаков *A. thaliana* в последовательных поколениях после однократного облучения

| Воздействие | Значение стандартного отклонения в поколениях | | | | | |
|------------------|---|----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|
| | M_1 | M_2 | M_3 | M_4 | M_5 | M_6 |
| Длина растения | | | | | | |
| Контроль | $9,5 \pm 0,59$ | $5,4 \pm 0,28$ | $7,7 \pm 0,40$ | $10,8 \pm 0,79$ | $9,2 \pm 0,45$ | $6,6 \pm 0,53$ |
| γ -30 | $8,7 \pm 0,55$ | $3,3 \pm 0,36$ | $5,6 \pm 0,42$ | $6,0 \pm 0,49$ | $4,1 \pm 0,31$ | $5,3 \pm 0,43$ |
| p_0 -3 | $9,6 \pm 0,60$ | $6,4 \pm 0,35$ | $7,3 \pm 0,39$ | $7,9 \pm 0,70$ | $6,7 \pm 0,72$ | $7,1 \pm 0,47$ |
| p_0 -10 | $7,1 \pm 0,71$ | $4,7 \pm 0,41$ | $8,1 \pm 0,47$ | $6,6 \pm 0,47$ | $8,3 \pm 0,72$ | $7,9 \pm 0,66$ |
| Длина стебля | | | | | | |
| Контроль | $3,0 \pm 0,24$ | $2,1 \pm 0,18$ | $3,9 \pm 0,22$ | $3,7 \pm 0,27$ | $3,9 \pm 0,19$ | $3,5 \pm 0,29$ |
| γ -30 | $3,0 \pm 0,20$ | $3,3 \pm 0,43$ | $2,5 \pm 0,19$ | $3,3 \pm 0,26$ | $2,1 \pm 0,16$ | $3,0 \pm 0,24$ |
| p_0 -3 | $3,3 \pm 0,26$ | $2,9 \pm 0,15$ | $5,3 \pm 0,27$ | $4,2 \pm 0,37$ | $2,9 \pm 0,18$ | $1,3 \pm 0,11$ |
| p_0 -10 | $2,1 \pm 0,21$ | $2,3 \pm 0,20$ | $3,8 \pm 0,22$ | $2,8 \pm 0,20$ | $5,3 \pm 0,46$ | $3,5 \pm 0,23$ |
| Число междоузлий | | | | | | |
| Контроль | $0,9 \pm 0,56$ | $1,0 \pm 0,07$ | $0,9 \pm 0,05$ | $1,1 \pm 0,08$ | $0,9 \pm 0,05$ | $0,9 \pm 0,08$ |
| γ -30 | $1,0 \pm 0,07$ | $0,8 \pm 0,03$ | $0,7 \pm 0,05$ | $1,1 \pm 0,09$ | $0,7 \pm 0,05$ | $1,2 \pm 0,09$ |
| p_0 -3 | $0,9 \pm 0,06$ | $1,0 \pm 0,07$ | $1,1 \pm 0,06$ | $1,2 \pm 0,11$ | $0,9 \pm 0,05$ | $3,5 \pm 0,29$ |
| p_0 -10 | $0,8 \pm 0,03$ | $0,9 \pm 0,03$ | $1,0 \pm 0,05$ | $1,0 \pm 0,07$ | $0,9 \pm 0,03$ | $1,1 \pm 0,11$ |

Таблица 2

Стандартное отклонение количественных признаков *A. thaliana* в последовательных поколениях после повторного облучения

| Воздействие | Значение стандартного отклонения в поколениях | | | |
|----------------------------|---|------------------|----------------|----------------|
| | R_1 | R_2 | R_3 | R_4 |
| Длина растения | | | | |
| γ -30/ γ -30 | $6,2 \pm 0,44$ | $6,8 \pm 0,50$ | $5,5 \pm 0,31$ | $3,9 \pm 0,26$ |
| p_0 -3/ p_0 -3 | $7,5 \pm 0,48$ | $9,5 \pm 1,17$ | $6,4 \pm 0,49$ | $5,3 \pm 0,49$ |
| p_0 -3/ p_0 -10 | $5,7 \pm 0,53$ | $6,7 \pm 0,47$ | — | $6,7 \pm 0,60$ |
| p_0 -10/ p_0 -3 | $6,1 \pm 0,56$ | $6,2 \pm 0,51$ | $5,9 \pm 0,40$ | $6,0 \pm 0,42$ |
| p_0 -10/ p_0 -10 | $6,6 \pm 0,60^*$ | $5,7 \pm 1,13^*$ | — | — |
| Длина стебля | | | | |
| γ -30/ γ -30 | $2,1 \pm 0,15$ | $3,0 \pm 0,22$ | $2,8 \pm 0,16$ | $1,9 \pm 0,14$ |
| p_0 -3/ p_0 -3 | $3,3 \pm 0,22$ | $4,1 \pm 0,51$ | $3,6 \pm 0,28$ | $3,2 \pm 0,30$ |
| p_0 -3/ p_0 -10 | $2,7 \pm 0,25$ | $3,2 \pm 0,23$ | — | $3,7 \pm 0,33$ |
| p_0 -10/ p_0 -3 | $2,9 \pm 0,27$ | $2,4 \pm 0,20$ | $2,6 \pm 0,18$ | $3,0 \pm 0,21$ |
| p_0 -10/ p_0 -10 | $2,4 \pm 0,21^*$ | $2,7 \pm 0,21^*$ | — | — |
| Число междоузлий | | | | |
| γ -30/ γ -30 | $0,7 \pm 0,05$ | $0,9 \pm 0,07$ | $1,0 \pm 0,06$ | $0,9 \pm 0,06$ |
| p_0 -3/ p_0 -3 | $0,6 \pm 0,04$ | $1,2 \pm 0,15$ | $1,0 \pm 0,07$ | $1,4 \pm 0,13$ |
| p_0 -3/ p_0 -10 | — | $1,0 \pm 0,07$ | — | $0,8 \pm 0,07$ |
| p_0 -10/ p_0 -3 | $1,0 \pm 0,09$ | $1,0 \pm 0,08$ | $1,0 \pm 0,07$ | $0,9 \pm 0,06$ |
| p_0 -10/ p_0 -10 | $0,7 \pm 0,07^*$ | $1,0 \pm 0,07^*$ | — | — |

* Одна повторность.

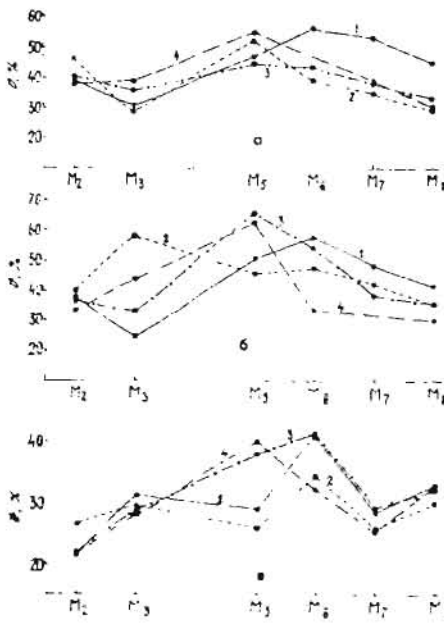


Рис. 1. Изменение коэффициента вариации (v , %) количественных признаков *A. thaliana* в последовательных поколениях после однократного облучения. а — длина растения; б — длина стебля; в — число междоузлий. 1 — γ -30; 2 — p_0 -3; 3 — p_0 -3/ p_0 -10; 4 — p_0 -10.

На рис. 1 представлено изменение коэффициента вариации изученных признаков в разных поколениях после однократного облучения, а на рис. 2 — после повторного облучения растений. Кривые рисунков показывают, что нижний уровень изменчивости всех изученных признаков примерно одинаков (v около 20). В то же время высший уровень коэффициента вариации признака «число междоузлий» в разных поколениях и вариантах опыта примерно на одну треть не достигает максимальных значений изменчивости двух других признаков. Относительная стабильность признака «число междоузлий» затрудняет выявление закономерностей динамики изменчивости этого признака в последовательных поколениях после создания популяций. Эти закономерности с большей достоверностью выявляются по признакам «длина растения» и «длина стебля».

При рассмотрении кривых рис. 1 обнаруживается, во-первых, что так же, как и в необлученных популяциях коэффициент вариации признаков в течение ряда поколений повышается, достигая максимума в облученных популяциях в поколении M_5 (кроме варианта γ -30 по признаку «длина стебля», в котором максимальная изменчивость обнаружена в M_3 , и вариантов γ -30 и p_0 -3 по признаку «число междоузлий», в которых максимальная изменчивость была в M_2). В необлученной популяции характер кривых поколение—коэффициент вариации признака сходен с таковым в облученных популяциях, однако достижение максимальной изменчивости наблюдается несколько позже — по всем признакам в шестом поколении. Во-вторых, после пика изменчивости начинается сни-

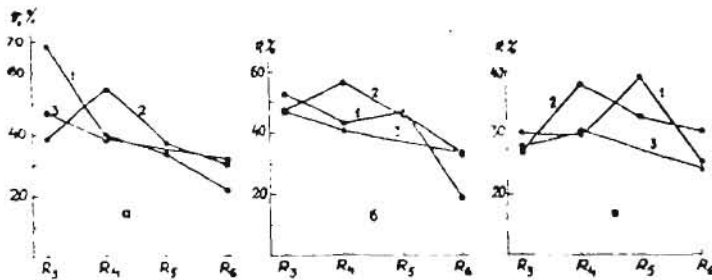


Рис. 2. Изменение коэффициента вариации (v , %) количественных признаков *A. thaliana* в последовательных поколениях после повторного облучения. а — длина растения; б — длина стебля; в — число междоузлий. 1 — γ -30/ γ -30; 2 — p_0 -3/ p_0 -3 + p_0 -10/ p_0 -10; 3 — p_0 -3/ p_0 -10 (среднее).

жение величины коэффициента вариации в необлученной популяции, опять-таки с некоторым отставанием по сравнению с облученными популяциями.

Таким образом, если снижение коэффициента вариации в более поздних поколениях является результатом действия стабилизирующего отбора, то в облученных популяциях интенсивность такого отбора несколько выше интенсивности его в необлученной популяции.

Таблица 3

Наследуемость (h^2) количественных признаков А. thaliana в разных поколениях однократного облучения

| Возраст (лет) | Коэффициент наследуемости (h^2) в поколениях | | |
|------------------|--|---------|--------|
| | M_2 | M_5 | M_7 |
| Длина растения | | | |
| Контроль | 43,15 | -1,37 | 2,76 |
| у-30 | 27,75 | 11,75 | -24,75 |
| п-3 | 41,25 | 3,37 | -7,37 |
| п-10 | 25,32 | -22,36* | 19,07* |
| Число междоузлий | | | |
| Контроль | 16,44 | 31,69 | 0,12 |
| у-30 | 27,01 | 32,61 | 4,41* |
| п-3 | 46,42 | 2,91 | 2,05 |
| п-10 | 39,15 | 10,07 | 13,84* |

* Одна или две пары

Возникает вопрос, является ли изменение фенотипической изменчивости признаков следствием динамики генотипической изменчивости популяций, или же обнаруженные изменения коэффициента вариации следует рассматривать как результат реакции одних и тех же генотипов на изменение условий среды в разных поколениях опыта. Для решения этого вопроса в трех поколениях (M_2 , M_5 и M_7) проводилось определение коэффициента наследуемости двух признаков — «длины растения» и «числа междоузлий» — по реакции на отбор 10% интенсивности, причем определялись средние реакции на положительный и отрицательный отбор. Коэффициент наследуемости в узком смысле определяли по формуле:

$$h^2 = \frac{R}{S} \cdot \frac{\bar{x}_1}{\bar{x}_2},$$

где \bar{x}_1 — среднее арифметическое признака в поколении отбора;

\bar{x}_2 — среднее арифметическое признака в соответствующем варианте в поколении после отбора;

R — средняя реакция на отбор;

S — селекционный дифференциал.

Коррекция $\frac{\bar{x}_1}{\bar{x}_2}$ вводилась для того, чтобы привести арифметические средние признаков в поколении после отбора в соответствие с условиями среды в поколении отбора.

Значения полученных коэффициентов наследуемости признаков (в %) в M_2 , M_5 и M_7 приводятся в табл. 3. Исходя из этих коэффициен-

тов, определялась генотипическая вариация (σ_g^2) признаков по уравнению:

$$\sigma_g^2 = \sigma_p^2 h^2,$$

где σ_p^2 — фенотипическая вариация признака.

Полученные значения генотипической вариации приводятся в табл. 4 (в случае отрицательного значения наследуемости значение σ_g^2 принято за нулевое). По данным этой таблицы видно, что изменения генотипической вариации по поколениям не соответствуют изменениям фенотипического коэффициента вариации. Генотипическая вариация имеет наибольшее значение, как правило, в M_2 , а самое низкое — в M_7 . В то же время изменение значения генотипической вариации, соответствующее характерной для коэффициента фенотипической вариации кривой с пиком в M_5 — M_6 , наблюдается только в одном случае — в контроле по признаку «число междоузлий». Резкое снижение величины генотипиче-

Таблица 4

Значения генотипической вариации (σ_g^2),
вычисленные через коэффициент наследуемости

| Воздействие | Генотипическая вариация в поколениях | | |
|------------------|--------------------------------------|-------|-------|
| | M_2 | M_5 | M_7 |
| Длина растения | | | |
| Контроль | 38,97 | 0,00 | 2,31 |
| γ -30 | 21,0 | 3,64 | 0,00 |
| ρ_3 -10 | 31,60 | 1,80 | 0,00 |
| ρ_6 -10 | 12,76 | 0,00 | 13,14 |
| Число междоузлий | | | |
| Контроль | 0,133 | 0,257 | 0,001 |
| γ -30 | 0,270 | 0,160 | 0,022 |
| ρ_6 -3 | 0,376 | 0,035 | 0,017 |
| ρ_6 -10 | 0,250 | 0,101 | 0,112 |

ской вариации с поколения M_2 до M_7 свидетельствует об эффективном действии стабилизирующего отбора, в частности на аддитивный компонент генотипической изменчивости, который и обнаруживается при анализе изменчивости по реакции на отбор.

Из вышесказанного следует, что высокий уровень фенотипической изменчивости, обнаруженный по всем признакам и вариантам опыта до M_5 — M_6 , обусловлен самим миксированием и совместным выращиванием растений различных генотипов. Можно предположить, что при миксировании проявляется особый класс изменчивости, обусловленной различной конкурентоспособностью растений, входящих в состав популяций. При определении каузальных компонентов изменчивости по реакции на отбор этот класс изменчивости сливается с ее паратипическим компонентом.

Постепенное повышение фенотипической вариации с M_2 до M_5 — M_6 обусловлено, по-видимому, повышением изменчивости растений по их конкурентоспособности на основе проявления эффекта аллельного и неаллельного взаимодействия генов. В контрольной популяции проявление этого эффекта может быть обусловлено спонтанным перекрестным оплодотворением разных рас растений и выщеплением в гибридном потомстве новых генотипов, а в облученных популяциях, кроме того, расщеплением в потомстве гетерозигот по индуцированным мутациям.

Начиная с поколения M_5 — M_6 в результате стабилизирующего от-

более формы растений с низкой конкурентоспособностью элиминируются, вследствие чего коэффициент генотипической вариации уменьшается.

Наличием изменчивости, обусловленной различной внутривидовой силой конкурентоспособности, следует объяснить, по нашему мнению, случаи неудач при отборе растений по количественным признакам у гибридов, и в особенности в мутационной селекции. При определении наследуемости признаков в популяциях растений различными методами, например дисперсионным анализом, изменчивость конкурентоспособности входит в класс генотипического компонента, тогда как после отбора растений с высокой конкурентоспособностью теряют свои преимущества и в популяции до отбора. Следовательно, отбор растений по количественным признакам, во избежание ошибок, обусловленных изменчивой конкурентоспособностью растений, следует проводить в нескольких посевах, причем не позже, чем в поколении M_2 — M_3 , т. е. до снижения индуцированной аддитивной изменчивости в результате действия стабилизирующего естественного отбора.

Таблица 5

Сопоставление коэффициентов вариации (σ) при однократном и повторном облучении растений *L. italica*

| Возрастание | Отношение σ в R_1 к σ в M_1 (в %) | | |
|-----------------------|--|---------------|---------------|
| | R к M | R_1 к M_1 | R_2 к M_2 |
| Длина растения | | | |
| $\gamma-30/\gamma-30$ | 241,3 | 68,2 | 53,8 |
| n_1-3/n_2-3 | } среднее | 110,7 | 83,6 |
| n_1-10/n_2-10 | | | |
| n_2-3/n_2-10 | } среднее | 135,3 | 71,7 |
| n_2-10/n_2-10 | | | |
| Длина стебля | | | |
| $\gamma-30/\gamma-30$ | 90,7 | 102,4 | 40,6 |
| n_1-3/n_2-3 | } среднее | 142,9 | 69,4 |
| n_1-10/n_2-10 | | | |
| n_2-3/n_2-10 | } среднее | 110,8 | 65,3 |
| n_2-10/n_2-10 | | | |
| Число междоузлий | | | |
| $\gamma-30/\gamma-30$ | 102,7 | 148,6 | 74,7 |
| n_1-3/n_2-3 | } среднее | 95,4 | 92,6 |
| n_1-10/n_2-10 | | | |
| n_2-3/n_2-10 | } среднее | 99,7 | 76,0 |
| n_2-10/n_2-10 | | | |

Эффект повторного облучения характеризуется четко выраженным повышением интенсивности стабилизирующего отбора. Это видно по данным табл. 5, в которой приводятся отношения (в %) значений коэффициентов вариации признаков в R_1 (R_3 , R_5 , R_7) к значениям этих коэффициентов в M_1 ; отношение R_3 к M_3 в большинстве случаев превышает 100% (что указывает, в частности, на усиленное генетическое действие повторного облучения) или незначительно ниже, тогда как в последующих поколениях это отношение резко снижается и в R_5 , M_6 составляет только 40,6—75,2%. В предыдущей работе было показано, что повторное облучение сходным образом повышает также интенсивность направляющего отбора. Следовательно, в случае применения метода эволюционной

селекции растений повторное облучение может быть перспективно, если направленность естественного отбора совпадает с целями селекции.

Следует заметить, что в опыте не удалось выявить достоверных различий в характере изменения коэффициента вариации в последовательных поколениях как после однократного, так и после повторного облучения при воздействии растений видами и дозами радиации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение двух-пяти поколений после создания искусственной популяции путем микробного мутагенеза расы *A. thaliana* наблюдается повышение коэффициента фенотипической вариации всех изученных количественных признаков: «длины растения», «длины стебля» и «числа междоузлий». В шестом-седьмом поколении происходит перегиб кривой коэффициента вариации, после которого его значение вновь уменьшается. Предполагается, что это повышение фенотипической изменчивости определяется особым ее классом — интрапопуляционной изменчивостью конкурентоспособности растений.

Установлено, что облучение γ-лучами и бета-лучами нейтронами индуцирует генотипическую изменчивость растений по признаку «число междоузлий». Величина генотипической изменчивости количественных признаков, обусловленной микробным мутагенезом разных рас растений *A. thaliana* или индуцированной облучением наиболее высока в M_2 , в то время как в M_3 и M_7 , в результате действия стабилизирующего естественного отбора, значительно снижена.

Повторное облучение популяций *A. thaliana* может вызвать вновь повышение уровня изменчивости количественных признаков и значительно усиливает интенсивность стабилизирующего отбора.

На основе результатов данного исследования рекомендуется проводить отбор растений по количественным признакам в искусственных посевах. В случае применения методов мутационной селекции отбор следует проводить до снижения уровня аддитивной части индуцированной генетической изменчивости в результате действия стабилизирующего естественного отбора, т. е. не позже поколения M_3 — M_4 . В случае отсутствия направленности естественного отбора целям и задачам селекции перспективно повторное облучение растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дишлер В. Я., Раšаль И. Д. — «Изв. АН ЛатвССР», 1973, № 7, с. 24
2. Дишлер В. Я., Раšаль И. Д. — «Изв. АН ЛатвССР», 1973, № 3, с. 44

Институт Биологии
АН ЛатвССР

Поступила 16 IV 1974 года

THE ADAPTION AND EVOLUTION PROCESS IN IRRADIATED SYNTHETIC POPULATION OF *ARABIDOPSIS THALIANA*. COMMUNICATION III. CHANGE OF VARIABILITY OF QUANTITATIVE CHARACTERS IN M_1 — M_8

V. Dišlers, I. Rašals

SUMMARY

Irradiation causes an increased genotypical variability in the populations of *Arabidopsis thaliana* in M_2 according to the number of internodes

not to the plant height. The variability induced by irradiation and that caused by a mixture of different races of plants (*L. thaliana* at M_3-M_5 generations) was considerably decreased because of a stabilizing natural selection. The mixture itself determines a special class of variability caused by different intrapopulation competitive abilities of plants. The manifestation of this variability was greatest in M_3-M_5 and may be the cause of the resultant artificial selection.

Repeated irradiation increases the variability of quantitative characters in a number of cases but the main effect was the increased intensity of stabilizing selection.

Ģenētika ○ Генетика

УДК 575.1—581.75

В. Я. Дишлер, Н. К. Конрад, И. Д. Рашаль

КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ СОРТОВ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР В ОБЛУЧЕННОЙ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОВСА

На основе эволюционных процессов, проходящих в гетерогенных растительных популяциях, разработан и успешно применяется в селекции полевых культур метод массовых популяций или метод эволюционной селекции [5, 6]. Предложенное нами [1] облучение гетерогенных популяций является модификацией метода массовых популяций и в настоящее время этот метод в селекционной практике уже дал положительные результаты. Так, Н. А. Соболевым (личное сообщение) разработан метод «рентгеноселекции» для улучшения сортов гречихи. Использование эволюционных процессов в облученной популяции *Mentha piperita* привело к повышению устойчивости этой популяции к *Verticillium* [12]. В облученных популяциях растений эффективными оказались как массовый [7—9, 11, 13], так и индивидуальный [10] отбор.

Однако экспериментальных данных относительно направленности эволюционных процессов в облученных популяциях высших растений накоплено пока еще очень мало на весьма ограниченном числе видов и в небольшом диапазоне экологических условий.

Из-за недостатка экспериментальных данных до сих пор не раскрыт ряд закономерностей направляющего и стабилизирующего отбора в условиях конкуренции в облученных популяциях растений, что затрудняет разработку рекомендаций для применения метода массовых популяций в сочетании с методами экспериментального мутагенеза в селекции.

В нашей работе изучалось влияние разового облучения на изменение компонентного состава, урожайности, развития ряда количественных признаков и на эффективность массового отбора в популяции овса в течение нескольких поколений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыт был заложен на Стендской селекционно-опытной станции в 1965 году. На гамма-контуре атомного реактора ИРТ-2000 облучалась смесь семян, составленная из четырех сортов овса: 'Лиго', 'Стендский поздний', Стендский желтый' и № 12188. Доза облучения — 12 кр при мощности 8 р/сек. Облученная популяция выращивалась с 1965 по 1973 год на участках конкурсного сортоиспытания в шести повторностях при площади каждой повторности 25 м². Сомена для выращивания каждого последующего поколения были получены путем создания среднего образца из всех семян лучшей фракции после их обмола та и сортировки. Плотность посева — 22 г семян на 1 м².

В течение ряда поколений (в M_1 — M_4 и в M_6) проводился компонентный анализ популяции на основе анализа двух апробационных снопов, взятых в разных местах на площади 2 м² посева. В M_1 — M_6 проводился учет урожайности зерна и ряда других агрономических показателей и сопоставление их с показателями исходных сортов, выращенных также на участках конкурсного сортоиспытания. В связи с исключением сорта 'Лиго' и № 12188 из числа перспективных, начиная с 1966—1967 годов, эти сорта в конкурсном сортоиспытании не использовались, поэтому в последующие годы показатели облученной популяции сопоставлялись только с показателями сортов 'Стендский поздний' и 'Стендский желтый'.

Определялась также реакция на 10% отбор растений M_5 (в 1973 г.) по двум количественным признакам: высоте растений и числу колосков на растение. В этих целях измеряли и анализировали 1869 растений двух апробационных снопов, взятых с двух делянок конкурсного сортоиспытания. На основе этого анализа были составлены группы положительного и отрицательного отбора по обоим вышеуказанным признакам. От каждого растения группы отбора использовали для посева по 2 семени, а с каждого проанализированного растения для создания выборки «общей популяции» — по одному семени. Отобранные семена весной 1974 года были посеяны на опытном участке Института биологии АН Латвийской ССР в делянках, в 4 систематически расположенных повторностях. Делянки были размещены в рядках шириной 1 м, расстояние между рядками 20 см; в каждом рядке было посеяно по 20 семян. У созревших растений измеряли высоту, подсчитывали число колосков. На основе этих измерений определяли статистические показатели, среднюю реакцию на отбор, наследуемость и генотипическую дисперсию проанализированных признаков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты компонентного анализа представлены в табл. 1. По данным этой таблицы видно, что в год облучения частота растений сорта № 12188 в подопытной популяции в два раза больше, чем в исходной смеси, тогда как в последующих поколениях частота растений этого сорта постепенно уменьшается. Погодовые изменения частоты растений сорта 'Лиго' противоположны изменениям частоты растений сорта № 12188. Следовательно, радиочувствительность сорта в этом случае не коррелирует с их конкурентоспособностью в обычных условиях, т. е. без облучения.

Таблица 1

Погодовое изменение компонентного состава облученной популяции овса

| Сорт | Процент растений в | | | | | |
|---------------------|--------------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | исходной популяции | 1965 г. | 1966 г. | 1967 г. | 1968 г. | 1970 г. |
| 'Лиго' | 28,3 | 17,6 | 32,2 | 17,9 | 24,0 | 34,5 |
| 'Стендский поздний' | 28,3 | 23,6 | 21,0 | 31,3 | 17,9 | 22,6 |
| 'Стендский желтый' | 28,3 | 28,7 | 27,2 | 34,7 | 42,7 | 22,5 |
| № 12188 | 15,1 | 30,1 | 19,6 | 16,1 | 16,4 | 10,4 |

В числе показателей облученной популяции и исходных сортов изучали: урожай зерна и соломы с единицы площади посева, абсолютный и объемный вес семян, высоту растений, длину метелки, число колосков в метелке, число зерен в колоске, относительный вес чешуй в зерне,

полегаемость, заболеваемость разными болезнями при естественном и искусственном заражении и другие показатели. Для иллюстрации в табл. 2 приводятся некоторые из этих показателей, полученных в разные годы анализа.

Таблица 2

Агронические показатели облученной популяции овса и ее компонентов в М - М₂ (1965—1973 гг.)

| Показатель | Сорт | 1965 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | 73 |
|--|----------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Урожай зерна, ц/га | Популяция 'Линго' | 37,6 | 34,0 | 42,5 | 27,2 | 28,1 | 32,0 | 47,0 | 28,1 | 36,2 |
| | 'Стендский поздний' | 43,9 | 32,3 | — | — | — | — | — | — | — |
| | 'Стендский желтый' № 12188 | 36,4 | 34,8 | 40,7 | 20,2 | 27,8 | 30,8 | 38,7 | 28,6 | 35,5 |
| | 'Стендский поздний' | 42,7 | 38,9 | 42,3 | 29,4 | 28,8 | 33,9 | 47,5 | 29,4 | 37,7 |
| | 'Стендский желтый' | 32,6 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Вес 1000 зерен, г | Популяция 'Линго' | — | 41,4 | 39,6 | 40,4 | 37,1 | 36,1 | — | 27,9 | 32,5 |
| | 'Стендский поздний' | — | 35,2 | — | — | — | — | — | — | — |
| | 'Стендский желтый' | — | 43,0 | 39,2 | 39,4 | 37,6 | 34,3 | — | 28,2 | 32,5 |
| | 'Стендский поздний' | — | 44,7 | 37,6 | 41,2 | 35,0 | 37,0 | — | 28,4 | 31,3 |
| | 'Стендский желтый' | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Вес гектолитра зерен, г | Популяция 'Линго' | — | — | 50,2 | 50,3 | 47,4 | 47,7 | — | 41,6 | 47,1 |
| | 'Стендский поздний' | — | — | 47,3 | 49,9 | 50,7 | 45,5 | — | 41,3 | 45,4 |
| | 'Стендский желтый' | — | — | 49,8 | 50,1 | 47,7 | 46,6 | — | 41,3 | 48,0 |
| | 'Стендский поздний' | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 'Стендский желтый' | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Высота растений, см | Популяция 'Линго' | — | — | — | 103 | 83 | 123 | — | — | 111 |
| | 'Стендский поздний' | — | — | — | 120 | 87 | 140 | — | — | 106 |
| | 'Стендский желтый' | — | — | — | 109 | 83 | 128 | — | — | 111 |
| | 'Стендский поздний' | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 'Стендский желтый' | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Количество растений (в %), заболевших листовой ржавчиной (полевая естественная инфекция) | Популяция 'Линго' | — | — | 6,5 | 0,4 | — | — | — | 21,1 | 1,2 |
| | 'Стендский поздний' | — | — | 4,7 | 0,3 | — | — | — | 17,5 | 0,6 |
| | 'Стендский желтый' | — | — | 5,6 | 0,9 | — | — | — | 17,0 | 0,7 |
| | 'Стендский поздний' | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 'Стендский желтый' | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

Данные табл. 2 показывают, что в конкретных условиях выращивания растений агрономические показатели облученной популяции за 9 поколений не превосходят показатели сортов-компонентов. Так, в 1973 году урожайность подопытной популяции близка к среднему уровню урожайности сортов-компонентов, но разности не превышают 5-процентные доверительные пределы. То же самое обнаружено относительно других показателей. Заболеваемость популяции листовой ржавчиной в 1973 году была даже выше, чем у сортов-компонентов, во всяком случае, устойчивость популяции к заражению болезнями была не ниже устойчивости исходных сортов.

Таблица 3
 Реакция на отбор (R), наследуемость (H) и генотипическая дисперсия (S^2_g) в популяции овса в M_2

| Признак | Арифметическое среднее | | | | в | в | в | в | в | в | в | в | в |
|-----------------|------------------------|----------|------------------|--------------|----|----------|------|--------|-------|------|-------|---|---|
| | в общей выборке | | в группах отбора | | | | | | | | | | |
| | \bar{x} | σ | \bar{x}_+ | \bar{x}_- | | | | | | | | | |
| Высота растений | 130,3 ± 0,49 | 1105 | 131,7 ± 1,28 | 133,0 ± 0,93 | 29 | 263,53 | 0,1 | - 27 | - 1,3 | — | — | — | — |
| Число колосков | 115,6 ± 3,79 | 1105 | 172,6 ± 9,70 | 160,3 ± 8,96 | 28 | 17574,22 | 27,3 | - 14,7 | 6,2 | 0,29 | 460,4 | — | — |

\bar{x} и \bar{x}_\pm — арифметическое среднее признака соответственно в группе положительного и отрицательного отбора;

R^+ и R^- — реакция на отбор соответственно по результатам положительного и отрицательного отбора;

\bar{R} — средняя реакция на отбор.

Результаты изучения реакции на положительный и отрицательный отбор в M_2 представлены в табл. 3. Данные этой таблицы показывают, что значения среднего арифметического признака «высота растений» в группах отбора и в выборке общей популяции отличаются незначительно и величина средней реакции имеет даже некоторое отрицательное значение. Из этого следует, что генотипического разнообразия в популяции в M_2 по данному признаку нет.

Число колосков — значительно более изменчивый признак, чем высота растений. Об этом свидетельствуют различия в значениях фенотипической дисперсии и стандартной ошибки среднего (табл. 3) и, следовательно, коэффициента вариации. Так, в выборке общей популяции коэффициент вариации по высоте растений составляет 12,9, а по числу колосков — 86,5. Высокой изменчивостью этого признака можно объяснить тот факт, что среднее в выборке общей популяции оказалось ниже среднего в группе отрицательного отбора. Поэтому показатели наследуемости и генотипической дисперсии, вычисленные по реакции на отбор, мало достоверны. Несмотря на определенную асимметричность реакции на отбор (реакция на положительный отбор $R^+ = 27,0$, реакция на отрицательный отбор $R^- = 14,7$), наиболее вероятно, что и по этому признаку в выборке общей популяции генотипического разнообразия нет, тем более, что разность между средними арифметическими в группах положительного и отрицательного отбора статистически недостоверна.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обобщая результаты проведенных нами исследований по изучению влияния радиации на компонентный состав популяций растений, следует сделать вывод, что совпадение высокой радиостойчивости и высокой конкурентоспособности растений является лишь частным случаем. Такое совпадение было обнаружено нами у яровой пшеницы сорта Норрен (неопубликованные данные). В опытах же с *Arabidopsis thaliana* [2] дикая форма *Enkheim* оказалась более конкурентоспособной, но менее радиостойчивой, чем мутантная форма *cc'er*. В настоящем опыте районированные сорта овса оказались или менее радиостой-

тойчивыми (сорт 'Луго'), или обладающими промежуточной устойчивостью ('Степановский розлив') и ('Степанский желтый') по сравнению с менее конкурентоспособным в обычных условиях № 12188. Из этого следует, что при выборе линии метода рентгеноотбора, используемого для отбора в популяции растений, в частности, в популяциях, формирующихся излучением в поле примерно ЛД₅₀ в целях отбора или менее радиустойчивых и менее устойчивых форм, можно говорить о недостаточном влиянии радиации.

Отсутствие стабилизирующего естественного отбора в облученной популяции может быть обусловлено несколькими причинами: недостаточной жесткостью конкуренции на опытном участке; отсутствием достаточного генотипического разнообразия растений для эффективного отбора; отсутствием адаптивного значения мутаций, индуцированных облучением. Само наличие индуцированных мутаций в облученной популяции растений в настоящее время не вызывает сомнения. Следовательно, отпадает вопрос о наличии генотипического разнообразия в первых поколениях опыта. Адаптивное значение индуцированных мутаций в разных условиях конкуренции следует изучать в специально поставленных опытах, что в этой работе нами не было сделано. В данном случае нас интересовал вопрос о наличии генотипического разнообразия в популяции через ряд поколений после облучения, для выяснения которого и проводилось определение реакции на отбор и компонентов фенотипической изменчивости в M_0 . Как было показано выше, результаты исследований свидетельствуют об отсутствии генотипического разнообразия в M_0 . Таким образом, результаты данного исследования подтверждают выводы, сделанные на основе изучения эволюционных процессов в популяциях *A. thaliana* [3, 4], а именно: индуцированная генотипическая изменчивость растений по количественным признакам быстро снижается под действием стабилизирующего естественного отбора. Это явление необходимо учитывать при использовании методов экспериментального мутагенеза в селекции: отбор растений по количественным признакам следует проводить в первые 2—3 поколения после облучения, т. е. до элиминации мутантных форм в результате стабилизирующего естественного отбора.

ВЫВОДЫ

1. Радиустойчивость разных сортов овса не коррелирует с их конкурентоспособностью.
2. В облученной популяции овса до M_0 поколения не наблюдается действия направляющего естественного отбора.
3. В облученной синтетической популяции овса в M_0 поколении отсутствует генотипическое разнообразие по признакам «высота растений» и «число колосков на растении».

ЛИТЕРАТУРА

1. Дишлер В. Я. Сочетание повышения изменчивости количественных признаков путем искусственного мутагенеза с естественным отбором в селекции растений. — «Генетика», 1965, № 3, с. 167—173.
2. Дишлер В. Я., Рашаль И. Д. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. I. Реакция растений M_0 и M_1 на облучение. — «Изв. АН ЛатвССР», 1973, № 7, с. 24—28.
3. Дишлер В. Я., Рашаль И. Д. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. II. Изменение ариметрического среднего количественных признаков в M_1 — M_8 . — «Изв. АН ЛатвССР», 1975, № 3, с. 44—50.

4. Диллер В. Я., Рашаль И. Д. Адаптивные и эволюционные процессы в облученных синтетических популяциях *Arabidopsis thaliana*. III. Изменение вариабельности количественных признаков в M_2 — M_6 — «Изв. АН ЛатвССР», 1975, № 5, с. 21—31.
5. Хатберг А. Современные методы селекции ячменя в Швеции. — В кн.: Селекция самоопыляющихся культур (труды советско-шведского симпозиума). М., «Колос», 1969, с. 78—87.
6. Allard R. W. Principles of Plant Breeding. N. Y., Wiley & S., 1966, pp. 129—149 (485 p.).
7. Gardner C. O. An Evaluation of Effects of Mass Selection and Seed Irradiation with Thermal Neutrons and Yield of Corn. — «Crop Sci.», 1966, vol. 1, N 4, pp. 241—245.
8. Gardner C. O. Genetic Variation in Irradiated and Control Populations of Corn after Ten Cycles of Mass Selection for Grain Yield — In: Induced Mutations in Plants. Vienna, IAEA, 1969, pp. 467—477.
9. Gardner C. O. The Role of Mass Selection and Mutagenic Treatment in Modern Corn Breeding — «Plant Breed. Abstracts», 1971, vol. 41, N 3, p. 4755.
10. Gaul H. P. K et al. Micro-mutations Influencing Yield of Barley — Studies over Nine Generations. — In: Induced Mutations in Plants. Vienna, IAEA, 1969, pp. 375—393.
11. Lonquist J. H. O., Cota A., Gardner C. O. Effect of Mass Selection and Thermal Neutron Irradiation — «Crop Sci.», 1966, vol. 6, N 4, pp. 330—332.
12. Murray M. J. Successful Use of Irradiation Breeding to Obtain *Verrucilium* Resistant Strains of Peppermint, *Mentha piperita* L. — In: Induced Mutations in Plants. Vienna, IAEA, 1966, pp. 345—371.
13. Scossiroli R. E. The Use of Induced Genetic Variability for Quantitative Traits after Seed Irradiation in *Triticum durum*. — «Savremen. Poljopr.», Novi Sad, 1966, vol. 4, N 11/12, pp. 221—234.

Институт биологии АН ЛатвССР
Стенская селекционно-опытная
станция

Поступила 27 II 1975 года

COMPETITION ABILITY OF VARIETES AND NATURAL SELECTION IN IRRADIATED SYNTHETIC POPULATION OF OAT

V. Dislers, N. Konrads, I. Rašals

SUMMARY

The population of oat, composed of a mixture of 4 varieties and irradiated with gamma-rays, the dose being 12 kr, was grown to the M_9 generation on the plots of competition trials. It was shown that the radioresistance of varieties did not correlate with the competition ability. The effect of directional natural selection in the irradiated population was not observed. The absence of variability of traits like "plant height" and "number of spikelets on plant" in M_9 was displayed. The selection of plants according to quantitative traits in the first 2—3 generations after irradiation, and hitherto the elimination of induces mutations as a result of stabilizing natural selection, is recommended.

THE INFLUENCE OF γ - OR NEUTRON RADIATION ON THE
CHANGES OF PLANT PRODUCTIVITY IN POPULATIONS OF
ARABIDOPSIS THALIANA IN EIGHT GENERATIONS

V.Y. DISHLERS and I.D. RASHALS

Institute of Biology of the Academy of Sciences of the
Latvian SSR, Salaspils, USSR

received 26/1/77

The aim of this investigation was to study the evolutionary changes in populations of self-pollinated plants treated by ionizing radiation.

The populations were composed as a mixture of seeds of 3 races of *A. thaliana*: En, vc'er and g'lan. The seeds of separate experimental variants were irradiated by γ -rays 30 and 80 kr (treatments γ -30 and γ -80) or by fast neutrons 3 and 10 krad (n_0 -3 and n_0 -10). Repeated irradiation was used after two generations (treatments γ -30x2, n_0 -3x2 and n_0 -10x2). The seeds were sown in plastic dishes (\emptyset 20 cm) with soil and grown under continuous illumination in two replications. In every dish (one replication) at each generation about 100 seeds were sown sampled with no selection from all fertile plants of the previous generation of the given experimental variant.

Analysis of changes in plant character was being done: plant height, stalk length (measured from root neck to the first node) and the number of internodes on central stalk. After single irradiation generations are indicated as M_1 , and after repeated irradiation as R_1 .

Dose of 30 Mr γ -rays appears to be lethal. Other treatments caused a depression in survival and plant growth and a prolonged period till the flowering time to M_1 . In M_2 the plants gl'as were completely eliminated from all experimental variants including the unirradiated control. With irradiation by n_0-3 and in the control the prevailing race turned out to be wild form of En, while by irradiation $\gamma-30$ and n_0-10 the most radiation resistant race was vcl'er (DISHLERS and RASHALS, 1973).

The values of arithmetical mean (\bar{x}) of characters analyzed (in relation to \bar{x} of those at control) in successive generations gradually increased under the influence of radiation. This effect is shown in Table 1 where the values of regression of relative \bar{x} on generation are present. By all treatments the values of \bar{x} of all three characters at M_3 and R_6 exceed those at the control. By repeated irradiation as well as by n_0-10 an extremely high increase of \bar{x} was observed. It indicates that an intense process of directed natural selection in irradiated populations of self-pollinated species takes place. The changes of \bar{x} of the characters analyzed was not related with any changes in the relative amount of different components of the initial population. Consequently, it was assumed (DISHLERS and RASHALS, 1975a) that an induced genotypic variability was the main source of evolutionary changes observed.

The data obtained after the study of plant variability showed the following (DISHLERS and RASHALS, 1975b). At irradiated as well as control populations the phenotypical coefficient of variability (v) of plant characters analyzed increased in some of the first generations. In M_5-M_6 the

maximum values of v were observed after which a decrease commenced. Evidently, this decrease is a display of stabilizing natural selection eliminating the plants with significant deviations from model class in growth.

Table 1.

The regression values of arithmetical mean of some characters of *A. thaliana* (in per cent to control) in successive generations after single and repeated irradiation.

| character | treatment | regression in the interval | |
|-----------------------|----------------------|----------------------------|-------------|
| | | $M_3 - M_0$ | $R_3 - R_0$ |
| plant height | $\gamma-30$ | 8.6 | - |
| | n_0-3 | 3.1 | - |
| | n_0-10 | 15.8 | - |
| | $\gamma-30 \times 2$ | - | 19.3 |
| | $n_0-3 \times 2$ | - | 5.9 |
| | $n_0-10 \times 2$ | - | 22.1 |
| stalk length | $\gamma-30$ | 4.5 | - |
| | n_0-3 | - | - |
| | n_0-10 | 4.0 | - |
| | $\gamma-30 \times 2$ | - | 19.9 |
| | $n_0-3 \times 2$ | - | 10.0 |
| | $n_0-10 \times 2$ | - | 19.5 |
| number of inter-nodes | $\gamma-30$ | 1.5 | - |
| | n_0-3 | .5 | - |
| | n_0-10 | 5.0 | - |
| | $\gamma-30 \times 2$ | - | 9.7 |
| | $n_0-3 \times 2$ | - | 5.4 |
| | $n_0-10 \times 2$ | - | 4.0 |

In order to find out the nature of changes of phenotypical variability the values of genotypical variance (σ_g^2) for such characters as plant height and number of internodes were determined in M_2 , M_5 and in M_7 through the response of the

selection of 10 per cent intensity. The data summarized in table 2 show that the changes of σ^2_g in successive generations are not connected with changes of v : the maximum values of σ^2_g , as a rule, were observed in M_2 and a sharp decrease in M_5 and M_7 . We suppose that an increase of v until the 5th - 6th generation is caused by growing different genotypes in a bulk. In this case the variability due to different intra-population competitive ability of plants ($\sigma^2_{g,com}$) is manifested. Determining the causal components of variability through the response on selection, the $\sigma^2_{g,com}$ joined together with an environmental variance. The decrease of σ^2_g in $M_5 - M_7$ is a result of stabilizing natural selection.

Table 2.

Values of σ^2_g in different generations of populations of Arabidopsis thaliana.

| character | treatment | σ^2_g in | | |
|----------------------|--------------|-----------------|-------|-------|
| | | M_2 | M_5 | M_7 |
| plant height | control | 38.97 | .00 | 2.34 |
| | γ -30 | 21.0 | 3.68 | .00 |
| | n_0 -3 | 31.60 | 1.80 | .00 |
| | n_0 -10 | 12.76 | .00 | 13.14 |
| number of internodes | control | .133 | .257 | .001 |
| | γ -30 | .270 | .160 | .022 |
| | n_0 -3 | .376 | .035 | .017 |
| | n_0 -10 | .250 | .161 | .112 |

References:

- DISHLERS, V.Y. and I.D. RASHALS: Latvian PSR Zinātņu Akadēmijas Vēstis 2, (312), 24-28 (1973)
- DISHLERS, V.Y. and I.D. RASHALS: Ibid. 3 (332), 44-50 (1975a)
- DISHLERS, V.Y. and I.D. RASHALS: Ibid. 5 (334), 24-31 (1975b)

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
ГЕРБЕР В ДИАЛЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

СООБЩЕНИЕ I. ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Г. Я. МУЦЕНИЦЕ, И. Д. РАШАЛЬ, В. Я. ДИЦЛЕР

*Ботанический сад АН ЛатвССР;
Институт биологии АН ЛатвССР, Силаспилс*

ВВЕДЕНИЕ

Среди методов изучения наследования количественных признаков растений широкое применение, несмотря на трудоемкость, имеет метод диаллельных скрещиваний. Этот метод дает возможность оценить общую (ОКС) и специфическую (СКС) комбинационную способность изучаемых форм, что важно для оценки перспективности исходного материала в скрещиваниях, и одновременно получить информацию о характере наследования изучаемых признаков. Благодаря этому метод диаллельных скрещиваний применялся для изучения наследования разнообразных признаков у многих видов растений [1-6].

Наследование количественных признаков гербер к настоящему времени изучено мало. В отдельных работах определены коэффициенты наследуемости по ряду признаков [7-9]. Методом диаллельного анализа описано наследование устойчивости к фитофторе и найдено, что оно имеет в основном аддитивный характер [10].

Известно [11-13], что оценка комбинационной способности может изменяться в зависимости от условий внешней среды, в частности от погодных условий и места выращивания изучаемых растений. Однако для гербер, которые выращиваются в теплицах, это обстоятельство имеет меньшее существенное значение.

Нами в диаллельных скрещиваниях изучено наследование ряда количественных признаков у гербер. В настоящем сообщении представлены результаты анализа продуктивности растений. В последующих сообщениях будут приведены данные анализа признаков соцветия и некоторых вегетативных органов гербер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве родительских форм использовали 9 клонов гербер расы *Alchemade* различного происхождения. Провели прямые и обратные скрещивания этих клонов, всего 72 комбинации.

Растения F₁ выращивали на торфяном субстрате в четырех повторностях.

В каждой комбинации скрещивания анализировали 10-15 растений. Продуктивность определяли в числе соцветий на растение в течение 1 года.

Математическую обработку данных вели по методу Э. Гриффитса [14]. Расчеты проводили на ЭВМ «ВАНУ-2200В».

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 представлена средняя продуктивность растений во всех комбинациях скрещивания. Как видно из этой таблицы, отдельные комбинации сильно различаются по продуктивности: наиболее урожайные имеют почти в 2 раза больше соцветий, чем наименее урожайные комбинации (от 17,5 до 32,0).

Дисперсионный анализ (табл. 2) показал достоверность генотипических различий по продуктивности между гибридами.

Различия родительских форм по ОКС высокодостоверны (табл. 3). Достоверно также влияние реципрокных эффектов ($\alpha < 0,05$). Влияние

Таблица 1

Средняя продуктивность гибридов герберы

| Клон | Н-4 | Н-10 | 39 | Н-11 | 30 | 10 | Н-1 | Н-17 | 24 |
|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Н-4 | — | 24,1 | 27,7 | 23,3 | 19,3 | 25,0 | 28,5 | 21,2 | 21,8 |
| Н-10 | 22,3 | — | 27,6 | 25,7 | 21,0 | 27,7 | 29,5 | 24,7 | 25,6 |
| 39 | 24,7 | 21,3 | — | 28,8 | 23,4 | 24,5 | 32,0 | 28,7 | 29,3 |
| Н-11 | 21,3 | 28,3 | 27,7 | — | 17,5 | 24,7 | 25,7 | 23,5 | 25,4 |
| 30 | 22,4 | 22,1 | 23,0 | 20,9 | — | 21,6 | 23,4 | 23,9 | 24,5 |
| 10 | 21,6 | 22,6 | 27,1 | 25,5 | 20,9 | — | 30,2 | 26,7 | 27,3 |
| Н-1 | 26,4 | 29,3 | 31,3 | 32,0 | 26,5 | 27,8 | — | 29,8 | 29,7 |
| Н-17 | 27,9 | 24,6 | 29,3 | 29,5 | 24,6 | 23,9 | 27,2 | — | 25,3 |
| 24 | 24,6 | 23,7 | 27,1 | 25,4 | 23,8 | 25,2 | 30,6 | 26,9 | — |

СКС на изменчивость гибридов по продуктивности оказалось недостоверным.

Для характеристики каждой родительской формы были рассчитаны эффекты ОКС, значения которых представлены в табл. 4.

Среди изученных родительских клонов одни имели положительную, другие — отрицательную ОКС. Среди родительских форм выделяется клон Н-1, который имеет наибольшее значение ОКС. В потомстве этого клона получены наиболее продуктивные гибриды. В то же время в потомстве клона 30, который обладает наиболее высоким отрицательным значением ОКС, встречаются гибриды с наименьшей продуктивностью.

Для селекции на повышенную продуктивность в селекцию следует использовать клоны Н-1. Другие клоны с положительными значениями ОКС могут быть использованы в селекции, если они окажутся ценными по какому-нибудь иному признаку. В скрещиваниях клона 30 получают гибриды с высокой продуктивностью.

В большинстве комбинаций скрещивания продуктивность прямых и обратных гибридов не различалась. Так, клон Н-1 дает одинаково высокопродуктивные гибриды при использовании его в качестве как материнской, так и отцовской формы. Однако в отдельных комбинациях скрещивания установлены незначительные различия по продуктивности у прямых и обратных гибридов. Так, гибриды клона Н-10 при скрещивании с клонами 39 и 10 оказались более продуктивными, если этот клон использовался в качестве материнской формы, а гибриды 10×Н-4, 10×Н-10 и 10×24 были более продуктивными, если клон 10 использовали в качестве отцовской формы. В целом различия между прямыми и обратными гибридами невелики и влияние реципрокных эффектов незначительно.

Клоны, использованные в нашем опыте, не являются гомозиготными, что затрудняет выяснение характера наследования изученных признаков. Однако высокодостоверные различия изученных клонов гербер по их ОКС и отсутствие различий по СКС указывают на то, что продуктивность гер-

Таблица 2

Дисперсионный анализ продуктивности гибридных растений герберы

| Источник вариации | <i>f</i> | MS | F |
|----------------------|----------|--------|---------|
| Гибриды | 71 | 44,996 | 3,026 * |
| Повторности | 3 | 44,093 | — |
| Случайные отклонения | 213 | 14,567 | — |

* Влияние фактора достоверно при $\alpha < 0,05$.

Таблица 3

Дисперсионный анализ комбинационной способности по продуктивности растений герберы

| Источник вариации | <i>f</i> | MS | F |
|--|----------|--------|----------|
| Общая комбинационная способность | 18 | 50,424 | 15,180 * |
| Специфическая комбинационная способность | 17 | 3,453 | 1,468 |
| Репродуктивные эффекты | 3 | 5,353 | 1,494 ** |
| Случайные отклонения | 213 | 3,713 | — |

* Влияние фактора достоверно при $\alpha < 0,001$. ** То же при $\alpha < 0,05$.

Таблица 4

Эффекты общей комбинационной способности по продуктивности растений

| Клон | Эффект O111 | Клон | Эффект OKC |
|------|-------------|--------------------------------|------------|
| H-4 | 2,1509 | H-1 | 4,171 |
| H-10 | -0,583 | H-17 | 0,885 |
| 39 | 1,007 | 24 | -0,547 |
| H-11 | 0,212 | Стандартная ошибка разности | 0,728 |
| 30 | -3,035 | | |
| 10 | -0,209 | | |

бер определяется преимущественно аддитивным действием генов. Аналогично интерпретированы результаты дисперсионного анализа разных сортов такого гетерозисного растения, как яблоня [15].

Вывод о преобладающей роли аддитивных эффектов действия генов в определении продуктивности гербер подтверждается отсутствием больших различий между коэффициентами наследуемости в широком и узком смысле. Значение этих коэффициентов в нашем исследовании равнялось 0,336 и 0,316 соответственно.

ВЫВОДЫ

Двадцатилетним анализом оценена комбинационная способность десяти клонов герберы расы *Alkeade* по признаку «продуктивность». Выделен клон, перспективный с точки зрения селекции по этому признаку. Изучен-

ные клоны достоверно отличаются по общей комбинационной способности, тогда как по специфической комбинационной способности различия были недостоверными. Реципрокные эффекты оказали незначительное влияние на продуктивность гибридов.

Результаты последования свидетельствуют о преобладающей роли аддитивных эффектов действия генов на продуктивность гербер.

Таблиц — 4, библиография — 15 назв.

Поступила в редакцию
20 января 1977 г.

Литература

1. W. A. Coe, J. O. Rawlings. Inheritance of forage yield and certain morphological and fruiting characteristics in crownvetch. *Crop Sci.*, v. 10, 360, 1970.
2. K. B. Singh, R. P. Jain. Heterosis and combining ability in cowpeas. *Indian J. Genet. Plant Breeding*, v. 22, 82, 1975.
3. R. S. Malhotra, R. P. Jain. Combining ability and inheritance studies in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Madras Agr. J.*, v. 60, 1197, 1973.
4. H. Z. Cross. Diallel analysis of nutrition and rate of grain filling of seven inbred lines of corn. *Crop Sci.*, v. 15, 532, 1975.
5. S. P. Song, P. D. Walton. Combining ability, genotype environmental interactions and genotype correlations of agronomic characters in *Medicago sativa* L. *Euphytica*, v. 24, 471, 1975.
6. E. T. Griffing. Heterosis and combining ability in a diallel cross of peas. *Crop Sci.*, v. 15, 453, 1975.
7. J. Maurer, W. Horn. Ergebnisse genetisch-züchterischer Untersuchungen bei Gerbera. *Gartenwelt*, Bd 67, 63, 1967.
8. J. Maurer. Genetisch-züchterische Untersuchungen bei Gerbera jamesonii. II. Bolus. *Z. Pflanzenzüchtung*, Bd 69, 113, 1973.
9. B. Borgli, V. Baldi. Variabilità tra cloni di gerbera (*Gerbera jamesonii*) allevati in diverse condizioni ambientali. *Sementi elette*, v. 16, 25, 1970.
10. L. D. Sparshoof, F. Garnett, W. Bekker. Additive inheritance of resistance to *Phytophthora cryptogea* Peckbridge Lafferty in *Gerbera jamesonii* Bolus. *Euphytica*, v. 24, 551, 1975.
11. Н. В. Гурбин, Л. В. Хатылева, Л. А. Тарутина. Изменчивость оперек гибридов и специфической комбинационной способности у линий кукурузы под влиянием внешних условий. В кн. Проблемы экспериментальной генетики. Минск. «Нью-ка и техника», 1974, стр. 2.
12. М. А. Честак, Д. Я. Сидор. Влияние условий выращивания на комбинационную способность сортов яровой пшеницы. *Урожай с.-х. науки*, № 2, 1977.
13. Н. Г. Симонякин, С. Г. Савкова. Изменчивость комбинационной способности сортов хлопчатника под влиянием условий выращивания. *Докл. ВАСХНИЛ*, № 16, 17, 1975.
14. B. Griffing. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.*, v. 9, 467, 1956.
15. L. P. S. Spangola, S. O. Fejer. Combining ability and correlations in apple fruit characteristics. *Canad. J. Plant Sci.*, v. 55, 615, 1955.

INVESTIGATION OF THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTERS OF GERBERA IN DIALLEL CROSSES

I. PRODUCTIVITY OF PLANTS

G. Ya. MUCENIECE, I. D. RAŠAĻS, V. Ya. DIŠLERS

*Botanic Garden of the Academy of Sciences of the Latvian SSR,
Institute of Biology,
Academy of Science of the Latvian SSR, Salaspils*

Summary

The 3rd Griffing's method of diallel analysis was used for the investigation of the inheritance of productivity in the hybrids of nine *Gerbera* clones. Differences between the parental forms in the general combining ability proved to be highly significant statistically, whereas the effect of the specific combining ability on the variation of productivity of hybrids was not significant. A conclusion is drawn, that the productivity of *Gerbera* forms is determined mainly by the additive effect of genes. A clone was isolated promising for breeding for productivity.

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
ГЕРБЕР В ДИАЛЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ
СООБЩЕНИЕ II. ПРИЗНАКИ СОЦВЕТИЯ

(Г. Я. МУЦЕНШЕЦЕ, И. Д. РАШАЛЬ, В. Я. ДЯШЛЕР

*Ботанический сад АН ЛатвССР,
Институт биологии АН ЛатвССР, Саласпилс*

ВВЕДЕНИЕ

Диаллельный анализ позволяет наиболее полно и точно определить соотношение аддитивных и неаддитивных факторов в развитии количественных признаков растений и оценить перспективность использования в селекции различных исходных форм как компонентов скрещивания [1]. Нами этим методом изучается наследование важнейших количественных признаков гербер. В предыдущем сообщении [2] представлены данные анализа признаков продуктивности. В настоящей работе сообщаются результаты изучения признаков соцветия гербер.

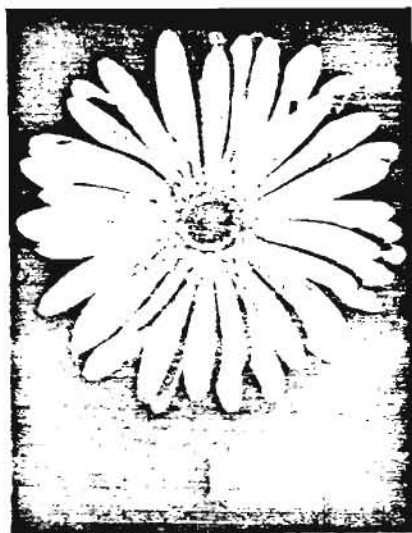
Форма соцветия гербер имеет большое декоративное значение. В селекции на форму соцветия, по мнению немецких авторов [3, 4], наиболее важны следующие показатели: 1) длина и ширина язычковых цветков; 2) расстояние между язычковыми цветками; 3) отношение диаметра соцветия к диаметру диска трубчатых цветков; 4) число язычковых цветков в одном соцветии; 5) число рядов язычковых цветков. Сравнительно легко удается получить герберы с отдельными желательными признаками, однако сортов с хорошим сочетанием разных показателей еще мало.

В настоящее время селекционная работа с герберами ведется в двух направлениях: а) клоновая селекция (отбор высокопродуктивных и качественных растений, размножаемых вегетативно); б) отбор форм, дающих выравненное, высокопродуктивное генеративное потомство. Поэтому необходимо оценить перспективность использования отдельных маточных растений в определенных комбинациях скрещивания.

С этой целью в Ботаническом саду АН ЛатвССР создана коллекция маточных растений гербер, которая изучается и оценивается по потомству в диаллельных скрещиваниях, в частности по признакам соцветия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучались основные признаки формы соцветия прямых и обратных гибридов девяти клонов гербер расы *Alchemade* (раса с широкими, более 6 мм, язычковыми цветками, см. рисунок); число и ширина язычковых цветков, диаметр соцветия, диаметр корзиночки (диаметр диска трубчатых цветков), а также индекс соцветия, вычисляемый как отношение диаметра соцветия к диаметру корзиночки. Растения выращивались в теплице на торфяном субстрате. В каждой комбинации скрещивания анализировали по 10–15 гибридных растений, выращенных в четырех повторностях. Математическую обработку вели по 3-му методу Гриффинга [5].



Соцветие герберы расы *Alchemade*

Относительную оценку вклада ОКС и СКС каждого клона в изменчивость между гибридами можно выучить, сопоставляя варианты ОКС и СКС. Соответствующие данные представлены в табл. 2. По всем изученным признакам для большинства клонов вариант ОКС в несколько раз превышает вариант СКС, что свидетельствует о преобладающей роли ОКС в определении степени выражения признака у потомства каждого клона.

В табл. 3 представлены коэффициенты наследуемости в широком и узком смысле для изученных признаков соцветия гербер. Для всех признаков они сходны и имеют значения от 0,44 до 0,61.

Использованные в опыте клоны не являлись гомозиготными, что создает определенные трудности при интерпретации данных с точки зрения характера наследования изученных признаков. Однако значительное превышение вариантов ОКС над вариантами СКС позволяет предположить, что на развитие изученных признаков преобладающее действие оказывают гены с аддитивными эффектами. Это предположение подтверждается также значительными различиями между наследуемостью изученных признаков в широком и узком смысле. Одновременно, хотя и в меньшей степени, на развитии этих признаков сказываются также неаддитивные эффекты, о чем свидетельствует достоверное влияние СКС на изменчивость между гибридами.

Так как значения вариант СКС в большинстве случаев невелики, перспективность использования отдельных клонов в скрещиваниях, проводимых с целью изменения размеров отдельных органов соцветия, определяется по оценкам эффектов ОКС (табл. 4).

В определении декоративности сорта большое значение имеет величина соцветия. Оптимальным диаметром соцветия считают 11—12 см [4]. Диаметр соцветия гибридов большинства изученных клонов находился в пределах 10—11 см. Наибольшую величину ОКС по этому признаку имел клон Н-11. Лишь в скрещиваниях с использованием этого клона встречаются гибриды с диаметром соцветия, превышающим 12 см (до 12,4 см). Следовательно, клон Н-11 перспективно использовать в скрещиваниях для повышения диаметра соцветия.

Изучение изменчивости язычковых цветков по длине и ширине показало, что в практической селекции достаточно учесть только их ширину [3].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Различия между гибридами по всем изученным признакам оказались высокостатистически достоверными, что определяло возможность вычисления эффектов общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности, а также реципрокных эффектов.

Результаты дисперсионного анализа представлены в табл. 1. Различия родительских форм по ОКС оказали достоверное влияние на изменчивость всех изученных признаков гибридов. Достоверным, но при более низком уровне значимости, оказалось также влияние различий родителей по СКС. Влияние реципрокных эффектов было достоверным лишь по ширине язычковых цветков.

Таблица 1

Дисперсионный анализ влияния ОКС, СКС и реципрокных эффектов

| Признак | Средние квадраты | | | |
|-------------------|------------------|-----------|------------------------|----------------------|
| | ОКС | СКС | Р-реципрокных эффектов | случайных отклонения |
| Язычковые цветки: | | | | |
| число | 55,916 *** | 4,298 * | 2,918 | 2,368 |
| ширина | 2,502 *** | 0,124 ** | 0,126 *** | 0,058 |
| Диаметр: | | | | |
| соцветия | 1,274 *** | 0,093 ** | 0,064 | 0,045 |
| корзиночки | 0,421 *** | 0,022 ** | 0,011 | 0,011 |
| Индекс соцветия | 0,337 *** | 0,021 *** | 0,010 | 0,009 |

Примечание. Достоверность: * $\alpha \leq 0,05$; ** $\alpha \leq 0,01$; *** $\alpha \leq 0,01$.

Таблица 2

Оценка дисперсии ОКС ($\sigma_{s_i}^2$) и дисперсии СКС ($\sigma_{k_i}^2$) девяти клонов гербер

| Клон | Язычковые цветки | | | | Диаметр | | | | Индекс соцветия | |
|------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| | число | | ширина | | соцветия | | корзиночки | | соцветия | |
| | $\sigma_{s_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ | $\sigma_{s_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ | $\sigma_{s_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ | $\sigma_{s_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ | $\sigma_{s_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ |
| H-4 | 1,223 | -0,561 | 0,013 | -0,002 | 0,055 | 0,006 | 0,027 | 0 | 0,998 | -0,002 |
| H-10 | 1,235 | -0,993 | 0,913 | 0,045 | 0,021 | 0,035 | 0,027 | 0,003 | 0,017 | 0,004 |
| 39 | 4,274 | 0,568 | 0,112 | -0,027 | 0,049 | -0,012 | 0,091 | -0,003 | 0 | -0,003 |
| H-11 | -0,106 | -0,473 | 0,049 | -0,004 | 0,172 | -0,014 | 0,035 | -0,004 | 0,006 | 0,001 |
| 39 | 11,106 | 0,712 | 0,257 | -0,000 | -0,044 | -0,011 | 0,058 | -0,001 | 0,051 | 0 |
| 19 | 1,385 | 0,576 | 0,127 | 0,015 | 0,156 | 0,013 | -0,001 | -0,002 | 0,005 | 0 |
| H-1 | -0,010 | -1,177 | -0,006 | 0,033 | 0,070 | 0,019 | 0 | 0 | 0,001 | -0,002 |
| H-17 | 0,268 | -0,939 | 0,006 | -0,006 | -0,053 | 0,006 | 0,034 | 0,091 | 0,053 | 0,011 |
| 24 | 9,867 | 0,596 | 0,060 | -0,023 | 0,159 | -0,002 | 0,032 | 0,002 | 0,003 | -0,001 |

Таблица 3

Коэффициенты наследуемости признаков соцветия гербер в широком (H^2) и узком (h^2) смысле

| Признак | H^2 | h^2 | Признак | H^2 | h^2 |
|-------------------|-------|-------|-----------------|-------|-------|
| Язычковые цветки: | | | Диаметр: | | |
| число | 0,427 | 0,414 | соцветия | 0,480 | 0,472 |
| ширина | 0,611 | 0,569 | корзиночки | 0,514 | 0,519 |
| | | | Индекс соцветия | 0,522 | 0,505 |

Для гербер расы Alchemade, изученных в нашем опыте, оптимальной является ширина язычковых цветков, достигающая 9 мм. Поскольку у большей части гибридов значение этого признака не достигает оптимального, необходима селекция на повышение ширины язычковых цветков. Для этой цели перспективно привлечение в скрещивания клона H-10, обладающего наибольшим значением ОКС по данному признаку.

Таблица 4

Оценка эффектов ОКС девяти клонов гербер

| Клон | Признак | | | | индекс соцветия |
|--------------------------------|------------------|--------|----------|------------|-----------------|
| | язычковые цветки | | диаметр | | |
| | число | ширина | соцветия | корзиночки | |
| H-4 | 1,234 | 0,144 | 0,246 | 0,170 | -0,100 |
| H-10 | -1,239 | 0,259 | -0,103 | -0,170 | 0,106 |
| 39 | -2,139 | -0,246 | -0,235 | -0,058 | -0,018 |
| H-11 | 0,440 | 0,286 | 0,122 | 0,192 | -0,987 |
| 39 | 0,377 | -0,514 | -0,007 | 0,264 | -0,287 |
| 10 | 1,298 | -0,007 | 0,102 | 0,10 | 0,004 |
| H-1 | -0,538 | 0,027 | -0,275 | -0,044 | -0,017 |
| H-17 | 0,754 | 0,117 | 0,947 | -0,189 | 0,230 |
| 24 | -3,188 | -0,201 | -0,406 | -0,184 | 0,009 |
| Стандартная связка разности | 0,582 | 0,001 | 0,050 | 0,040 | 0,001 |

Чтобы получить формы с широким, густым соцветием, проводится селекция на увеличение числа язычковых цветков. Анализ эффектов ОКС показывает, что наибольший успех в улучшении этого признака может быть достигнут при использовании в скрещиваниях клоны 39.

Важным показателем, определяющим декоративность соцветия, является индекс соцветия, т. е. отношение диаметра соцветия к диаметру корзиночки. Для расы *Aikenade* оптимальным считается соотношение 4:1. У изученных гибридов индекс соцветия меньше оптимального, следовательно, необходима селекция на увеличение этого показателя. Одновременно необходимо проводить отбор на уменьшение диаметра корзиночки. Поэтому для улучшения декоративности гербер перспективными будут клоны с положительным эффектом ОКС по индексу соцветия и отрицательным по диаметру корзиночки. Такими среди изученных являются клоны H-17 и H-10.

ВЫВОДЫ

Методом двучленного анализа оценена комбинационная способность девяти клонов гербер расы *Aikenade* по признакам, характеризующим соцветие. Изученные клоны достоверно отличаются как по общему так и по специфической комбинационной способности. Генероковые эффекты оказались достоверны лишь для ширины язычковых цветков.

Преобладающую роль в наследовании признаков соцветия имеют гены с аддитивным действием.

Выделены клоны, перспективные с точки зрения селекции на лучшую форму соцветия.

Таблиц — 4, иллюстраций — 1, библиография — 5 глав.

Поступила в редакцию
10 мая 1971 г.

Литература

1. И. В. Турбин, Л. В. Хоплева, Л. А. Таругина. Двучленный анализ селекции растений. Метод. «Наука и техника», 1974.
2. Г. Я. Муценiece, И. Д. Рашаль, В. Я. Дашлер. Изучение наследования количественных признаков гербер в двучленных скрещиваниях. Сообщение I. Продуктивность растений. Геветика, т. 14, № 2, 238, 1975.

3. J. Maurer, W. Horn. Ergebnisse genetisch-züchterischer Untersuchungen bei Gerbera. Gartenwelt, Bd 67, № 4-6, 1967.
4. R. Bove, W. Dänhardt, W. Fritsche, W. Gerstner, W. Junges. Gerbera. Leipzig, Neumann Verlag, 1969.
5. B. Griffing. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austral. J. Biol. Sci.*, v. 9, 463, 1956.

INVESTIGATION OF THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTERS IN GERBERA IN DIALLEL CROSSES

II. CHARACTERS OF INFLORESCENCE

G. J. MUCENIECE, I. D. RAŠALS, V. J. DISLERS¹

*Botanic Garden of the Academy of Sciences of the Latvian SSR;
Institute of Biology,
Academy of Sciences of the Latvian SSR, Salaspils*

Summary

Investigation of the inheritance of a number of quantitative characters determining the shape of inflorescence was carried out in nine Gerbera clones by means of diallel analysis according to the 3rd Griffing's method. The variation of all the hybrid's characters studied was significantly influenced by the differences between the parental clones both in their general and in their specific combining ability. The variance of the general combining ability exceeded by several times that of the specific combining ability. A conclusion is drawn about the prevailing role of genes with additive effect in the development of the characters of the inflorescence studied. For most characters the reciprocal effects proved to be statistically insignificant. Heritability coefficients both s , sr and s_i differed insignificantly. Clones are isolated promising for the improvement of the inflorescence shape in Gerberas.

- Драгаоцев В. А.* Методы популяционного эксперимента с растениями.— В кн.: Успехи современной генетики, вып. 5. М., «Наука», 1974, с. 221—228.
- Дрейпер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М., «Статистика», 1973.
- Литун П. П.* Критерий оценки померов в селекционном питомнике.— Республиканский межведомственный тематический научный сборник «Селекция в семеноводстве», вып. 25. Киев, «Урожай», 1973, с. 52—58.
- Мартьянов С. П.* К применению принципа Шрикганди для оценки генотипической вариации количественных признаков пшеницы.— Изв. СО АН СССР, 1975, вып. 1, № 5 (245), с. 82—89.
- Shrikhande V. J.* Some considerations in designing experiments on coconut trees.— J. Indian Soc. Agric. Statist., 1957, 9, p. 82—99.
- Smith H. F.* An empirical law describing heterogeneity in the yields of agricultural crops.— J. Agric. Sci., 1938, 28, p. 1—23.

ВОЗМОЖНОСТЬ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОМПОНЕНТОВ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ МЕТОДОМ ШРИКГАНДИ

И. Д. Рашаль

Институт биологии АН ЛатвССР, Саласпилс

Среди методов определения генотипической изменчивости и наследуемости растений особое место занимает метод, предложенный Шрикганди в 1957 г. (Shrikhande, 1957). Он выделяется как оригинальностью идеи, положенной в его основу, так и тем, что его применение не требует особой организации опыта и смены поколений, а также дает возможность определения генетических параметров естественных популяций.

Метод Шрикганди основывается на предположении, что средовая дисперсия определяется преимущественно почвенным плодородием и подчиняется закономерности Смита (Smith, 1938). В таком случае межгрупповой средний квадрат в дисперсионном анализе должен возрастать с увеличением объема группы, которая включает рядом произрастающие растения. Характер этого возрастания определяется выведенным Смитом (Smith, 1938) коэффициентом почвенного плодородия, значение которого находится в пределах от нуля до единицы.

К настоящему времени в литературе работ о применении метода Шрикганди относительно немного, что, вероятно, связано с одной стороны, со сложностью принципа, на котором он основан, и трудоемкими расчетами при его применении, а с другой —

с отсутствием к настоящему времени единого мнения о точности результатов, оценивающих фактические параметры популяции. В связи с этим нами изучалась возможность применения метода Шрикганди на популяциях гороха и ели.

Как показывают результаты анализа, важное значение имеют правильная организация и выбор группировок в дисперсионном анализе. При объединении растений в группы большого объема количество таких групп падает, и оценка межгрупповых средних квадратов становится ненадежной. При этом характер возрастания межгрупповых средних квадратов может изменяться, а иногда начинается и их снижение. Поэтому необходимо использовать лишь возрастающий участок кривой зависимости межгрупповых средних квадратов от объема групп.

При группировке растений должна учитываться неоднородность изменения почвенного плодородия вдоль и поперек экспериментального участка. Обычно характер возрастания межгрупповых квадратов существенно отличается при группировках по взаимно перпендикулярным направлениям. Как следствие, различаются и коэффициенты наследуемости при разных группировках. Так, наследуемость высоты ствола у ели при группировке растений вдоль участка равнялась 0,863, а поперек участка — 0,021. Для большей точности необходимо вычислять при каждом объеме групп средневзвешенный межгрупповой средний квадрат, но при этом надо следить, чтобы изменчивость вдоль и поперек участка была представлена делянками одинаковой формы и при каждом объеме группы имела одинаковый вес.

Ниже представлены коэффициенты наследуемости, рассчитанные по методу Шрикганди в чистой линии и в популяции, составленной из смеси шести линий гороха:

| Число | |
|------------|---------------|
| Междоузлий | 0,000 и 0,947 |
| Бобов | 0,124 и 0,498 |
| Зерен | 0,569 и 0,656 |

В чистой линии коэффициенты наследуемости равны нулю, в смеси же были определены значения реализованной наследуемости по отбору 10%-ной интенсивности. Они равнялись: для числа междоузлий — 0,254; для числа бобов — 0,0 и для числа зерен — 0,055.

Эти данные показывают, что в чистой линии по двум признакам из трех получена нулевая, т. е. соответствующая фактической наследуемости (генотипическая дисперсия по числу бобов недостоверна: $\sigma_g^2 = 1,051 \pm 3,091$). В то же время по числу зерен получен высокий и значимый коэффициент наследуемости. В смеси же по всем трем признакам получены сильно завышенные оценки наследуемости.

В. А. Драгавцевым (1974) на основе того, что по методу Шрикганди были получены адекватные оценки наследуемости в

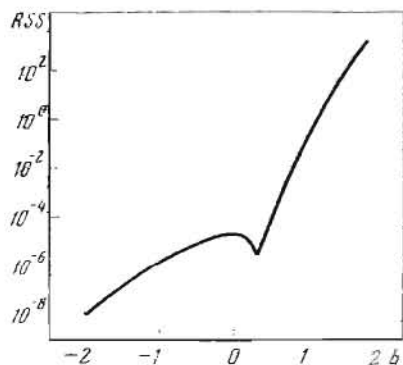
клоне тополя, предложено применять метод Шрикганди для поиска фоновых признаков. Однако, как показывают приведенные результаты, и при низком значении коэффициента наследуемости метод Шрикганди не всегда дает правильные результаты. В целом же этим методом получаются сильно завышенные оценки наследуемости. Подобными результатами располагают и другие авторы (Kedharnath *et al.*, 1969; Петров, 1974).

Такое завышение можно объяснить тем, что методом Шрикганди не выявляется полностью вся паратипическая дисперсия. Действительно, методом Шрикганди возможно выявить лишь ту долю паратипической изменчивости, которая подчиняется закономерности Смита. Однако, помимо гетерогенности почвенных условий, подчиняющейся этой закономерности, паратипическую изменчивость обуславливает также целый ряд других факторов, таких, как освещенность, степень увлажнения, скученность растений и др., влияние которых закономерности Смита не подчиняется. Для признаков, в незначительной степени зависящих от почвенного плодородия, межгрупповые средние квадраты не возрастают с увеличением объема групп (в соответствии с закономерностью Смита), а остаются на постоянном уровне. Следовательно, почвенное плодородие не оказывает существенного влияния на изменчивость этих признаков, последняя обусловлена генотипическими различиями растений, а также другими, кроме почвенного плодородия, факторами среды. В таком случае применение метода Шрикганди бессмысленно.

Аналогично объясняются завышенные оценки, получаемые методом Шрикганди С. П. Мартыновым (1975). По его мнению, генотипическую дисперсию при использовании этого метода завышает так называемая дисперсия ошибки, которая представляет собой средовую дисперсию, не подчиняющуюся закономерности Смита и не выявляемую поэтому методом Шрикганди. С. П. Мартыновым даны два способа вычисления дисперсии ошибки: 1) особая группировка данных, 2) использование генетически однородного материала (эталона). Кроме того, с целью придания большего веса группировкам с меньшим объемом, для которых закономерность Смита выполняется четче, им было внесено изменение в алгоритм расчета. С. П. Мартынов применил модифицированный таким образом метод Шрикганди для расчета генотипической дисперсии и наследуемости 13 количественных признаков пшеницы. Обнаружено хорошее совпадение рассчитанных значений и величин, полученных дисперсионным анализом.

Применяя модифицированный по С. П. Мартынову метод Шрикганди, мы обнаружили особую зависимость остаточной суммы квадратов (RSS) от величины b при определении компонентов дисперсии методом наименьших квадратов. При использовании оригинального алгоритма Шрикганди четко обнаруживаются оптимальные значения коэффициента b , дающие наимень-

шую величину RSS . При отклонении от оптимального значения b как в одну, так и в другую сторону остаточная сумма квадратов непрерывно возрастает. В случае же применения алгоритма, измененного С. П. Мартыновым, получается, что при увеличении значения b по сравнению с оптимальным RSS также непрерывно возрастает, однако при уменьшении b RSS увеличивается лишь в небольшой области значений b , при дальнейшем сдвиге b по числовой оси влево RSS падает (рисунок). Такая зависимость RSS от b , полученная применением модифицированного С. П. Мартыновым алгоритма расчета, является универсальной, она обнаружена нами как для гороха, так и для ели по всем изученным признакам. Эта закономерность подтвердилась также при пересчете данных, взятых из работы С. П. Мартынова (1975).



Зависимость остаточной суммы квадратов (RSS) от коэффициента b по признаку средняя масса зерна на колос у пшеницы

В смеси линий гороха нами были применены два способа расчета варiances ошибки по С. П. Мартынову (1975). Коэффициенты наследуемости количественных признаков, рассчитанные без эталона и с эталоном в смеси линий гороха модифицированным С. П. Мартыновым методом Шрикганди, оказались следующими:

| | Число | |
|------------|-------------|---------------|
| Междоузлий | 0,683 | и 0,000—0,099 |
| Бобов | 0,207—0,280 | и 0,229—0,315 |
| Зерен | 0,233—0,371 | и 0,058—0,092 |

Как видно, при обоих способах расчета значений наследуемости последние понизились по сравнению с данными расчета по оригинальному алгоритму Шрикганди. Наиболее близкое совпадение фактических и рассчитанных данных получено при использовании эталона.

При использовании модифицированного С. П. Мартыновым метода Шрикганди в посадках ели получены значения наследуемости по высоте дерева и величине прироста в пределах 0,06—0,29, т. е. низкие значения наследуемости. В данном случае мы не имеем объективных критериев, чтобы оценить точность полученных результатов.

Как при расчете по методу Шрикганди, так и по методу, модифицированному С. П. Мартыновым, результат может быть сильно искажен даже одной группировкой, не соответствующей

возрастанию межгруппового среднего квадрата с возрастанием объема групп. Такие группировки необходимо отбрасывать. Кроме того, подобное влияние могут оказывать и группировки больших объемов. Так, например, по высоте ствола у ели с использованием девяти группировок методом Шрикганди получено $h^2=0,999$ при $b=-5,03$ и методом, модифицированным С. П. Мартыновым, $h^2=0,657$ при $b=0$ (оптимальное значение b не обнаружено). При использовании же восьми группировок, исключая максимальную, получено: методом Шрикганди $h^2=0,682$ при $b=0,36$, а методом, модифицированным С. П. Мартыновым, $h^2=0,287$ при $b=0,28$.

На основе проведенных экспериментов можно рекомендовать следующую последовательность действий при определении наследуемости методом Шрикганди.

Проводить группировку растений с учетом возможной разницы градиента почвенного плодородия вдоль и поперек экспериментального участка. После проведения дисперсионного анализа использовать лишь возрастающий участок кривой зависимости межгрупповых средних квадратов от размера групп, при этом в пределах этого участка отбросить группировки, не соответствующие постоянному возрастанию межгрупповых средних квадратов. Первоначально провести расчеты по алгоритму, рекомендованному Шрикганди. Если при этом коэффициент b не находится в пределах от нуля до единицы, отбросить крайние значения межгрупповых средних квадратов и повторить расчет. Процедуру повторять до тех пор, пока коэффициент b принимает теоретическое значение (0—1). После этого проводить расчет по алгоритму, рекомендованному С. П. Мартыновым. Если оптимальное значение b не обнаруживается или оно не находится в пределах 0—1, расчет проводить при $b=0$.

В настоящее время вопрос о том, насколько точна оценка наследуемости методом Шрикганди, модифицированным С. П. Мартыновым, нельзя считать решенным. Особенно это касается популяций с высоким генотипическим разнообразием. Возможно, в этом случае рассматриваемый метод будет давать оценку варiances ошибки, соразмерной с некорректированной генотипической дисперсией, и, следовательно, будет получаться заниженная наследуемость. Это необходимо проверить в последующих экспериментах.

ЛИТЕРАТУРА

- Драгайцев В. А. Методы популяционного эксперимента с растениями.— В кн. Успехи современной генетики, вып. 5. М., «Наука», 1974, с. 224—228.
- Мартынов С. П. К применению принципа Шрикганди для оценки генотипической варiances количественных признаков пшеницы.— Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1975, вып. 1, с. 82—89.
- Петров С. А. Влияние некоторых статистических параметров популяции на эффективность отбора фенотипов по количественным признакам.— В кн.:

- Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974, с. 89—92.
- Kedharnath S., Chetty C. K. R., Rawat M. S. Estimation of genetic parameters in teak (*Tectona grandis*) without raising progeny.—*Indian Forster*, 1969, 95, p. 238—245.
- Shrikhande V. J. Some considerations in designing experiments on coconut trees.—*J. Indian Soc. Agric. Statist.*, 1957, 9, p. 82—99.
- Smith H. F. An empirical law describing heterogeneity in the yields of agricultural crops.—*J. Agric. Sci.* 1938. 28. p. 1—23.

ПРИЕМЫ УМЕНЬШЕНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ЕЕ КОМПОНЕНТОВ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОТБОРА В СЕЛЕКЦИИ

И. И. Литун

*Украинский научно-исследовательский институт
растениеводства, селекции и генетики им. В. Я. Юрвега, Харьков*

Создание исходного материала и отбор из него перспективных форм — важнейшие части селекционного процесса, от которых зависит успех селекции. Без современных методов создания исходного материала для селекции (гибридизация, полиплоидия, мутагенез и др.) невозможно получить новые формы растений, которые имели бы значения признаков и свойств и их сочетания, предусмотренные программами селекции. Но такие растения, даже если они и созданы, селекционер должен еще найти и выделить из огромной массы растений, большей частью неперспективных по своей природе. Поэтому при плохой несовершенной методике отбора можно потерять в процессе селекционной работы немногие растения нужных генотипов и свести к нулю всю работу.

Отбор предполагает проведение учетов и наблюдений признаков и свойств растений, оценку их результатов и принятые решения по определенной системе — сравнение с определенной моделью, со значением стандартного сорта и т. д. В таком смысле селекционер проводит отбор на протяжении всего селекционного процесса, начиная с проработки гибридных популяций и кончая районированием сорта.

Поэтому селекционный процесс можно рассматривать как многоступенчатый отбор, окончательные результаты которого определяются не только совершенством методики отбора на каждой из ступеней отбора, а и от преемственности их.

Ошибки, допущенные на одной из ступеней, невозможно исправить ни на какой другой ступени. В то же время плохая взаи-

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ГЕРБЕР В ДИАЛЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

СООБЩЕНИЕ III. ПРИЗНАКИ РОСТА

Г. Я. МУЦЕНИЦЕ, П. Д. РАШАЛЬ, В. Я. ДИШЛЕР

*Ботанический сад АН ЛатвССР
Институт биологии АН ЛатвССР, Салдусские*

Методом диаллельного анализа оценена комбинаторная способность 9 клонов герберы расы *Alchemade* по признакам роста. Изученные клоны достоверно отличаются как по общей, так и по специфической комбинаторной способности. Достоверные реципрокные гибриды наблюдались по длине и диаметру цветоноса.

Преобладающую роль в наследовании изученных признаков роста имеют гены с аддитивным действием.

Число листьев слабо коррелирует с продуктивностью гербер, поэтому оно не может быть использовано для ранней идентификации продуктивных форм.

Выявлены клоны, перспективные с точки зрения возможности отбора в селекционных целях.

Методом диаллельного анализа проводили оценку коллекции гербер Ботанического сада АН Латвийской ССР, что позволило выявить наиболее перспективные формы для использования в селекции. Одновременно изучали характер наследования количественных признаков гербер.

В предыдущих сообщениях представлены результаты изучения продуктивности [1] и признаков соцветия [2] гербер. В настоящем сообщении приводятся результаты анализа некоторых признаков роста.

Характер цветоноса имеет важное декоративное значение. Его длина должна быть достаточно большой и гармонировать с диаметром соцветия. В свою очередь от диаметра цветоноса зависит его прочность.

Среди других признаков роста внимание привлекает число листьев на растении. В литературе имеются данные о положительной связи облиственности гербер с их продуктивностью, что объясняется тесной корреляцией числа листьев с количеством боковых стеблей, за счет которых повышается продуктивность [3, 4].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали реципрокные гибриды 9 клонов герберы расы *Alchemade* (всего 72 комбинации). В каждой комбинации скрещивания анализировали по 10—15 гибридных растений, выращенных в теплице на торфяном субстрате в 4 повторностях. У каждого растения учитывали длину и диаметр цветоноса, а также число листьев. Учет числа листьев проводили дважды: 4 июля и 4 октября. Математическую обработку проводили по методу З. Гриффина [5].

Таблица 1

Дисперсионный анализ влияния ОКС, СКС и реципрокных эффектов на признаки роста гербер

| Признак | Средние квадраты | | | |
|-----------------------|------------------|------------|----------------------|----------------------|
| | ОКС | СКС | реципрокных эффектов | случайных отклонений |
| Длина цветоноса | 230,562 *** | 11,948 *** | 8,173 *** | 3,572 |
| Диаметр цветоноса | 0,218 *** | 0,020 *** | 0,015 * | 0,010 |
| Число листьев (4.VII) | 88,287 *** | 5,644 *** | 2,627 | 2,248 |
| Число листьев (4.X) | 1,4151 *** | 10,552 ** | 6,946 | 3,888 |

* $\alpha \leq 0,05$. ** $\alpha \leq 0,01$. *** $\alpha \leq 0,001$.

Таблица 2

Оценка варiances ОКС ($\sigma_{g_i}^2$) и варiances СКС ($\sigma_{k_i}^2$) 9 клонов гербер

| Клон | Длина цветоноса | | Диаметр цветоноса | | Число листьев | | | |
|------|------------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
| | | | | | 4.VII | | 4.X | |
| | $\sigma_{g_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ | $\sigma_{g_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ | $\sigma_{g_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ | $\sigma_{g_i}^2$ | $\sigma_{k_i}^2$ |
| H-4 | 15,243 | -1,310 | 0 | -0,091 | 0,477 | 0,737 | 1,784 | 2,283 |
| H-10 | 13,082 | 10,672 | 0,004 | 0 | 2,446 | 0,904 | 2,578 | -2,235 |
| 39 | -0,319 | -1,783 | 0,720 | -0,001 | 2,739 | 0,245 | -0,510 | -0,581 |
| H-11 | 15,726 | -2,256 | 0,316 | 0,010 | 0,083 | 1,718 | 0,706 | 0,537 |
| 3 | 35,158 | -1,522 | 0,123 | 0,022 | 9,522 | 1,301 | 2,121 | -0,534 |
| 4 | 40,700 | 4,216 | 1,714 | 2,015 | 1,953 | -1,234 | 0,580 | -1,156 |
| H-1 | 9,635 | 9,583 | 0,710 | 0,007 | 0,469 | -0,575 | 2,127 | 1,912 |
| H-17 | 2,625 | 0,874 | 0,001 | -0,091 | 0,355 | -0,009 | -0,502 | -0,780 |
| 24 | 0,351 | -0,427 | 0,022 | 0 | 2,267 | 1,978 | 0,479 | -0,780 |

Таблица 3

Коэффициенты наследуемости признаков роста гербер в широком (H^2) и узком (h^2) смысле

| Признак | H^2 | h^2 | Признак | H^2 | h^2 |
|-------------------|-------|-------|-----------------------|-------|-------|
| Длина цветоноса | 0,650 | 0,635 | Число листьев (4.VII) | 0,383 | 0,264 |
| Диаметр цветоноса | 0,415 | 0,347 | Число листьев (4.X) | 0,289 | 0,242 |

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дисперсионным анализом показана достоверность различий между гибридами по всем изученным признакам. На основании этого проводили дальнейший анализ эффектов общей комбинационной способности (ОКС) и специфической (СКС), а также реципрокных эффектов.

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что между родительскими формами существует различие как по ОКС, так и по СКС, которое достоверно влияло на изменчивость гибридных растений гербер по всем изученным признакам. Реципрокные эффекты оказались достоверными для признаков, характеризующих цветонос (по диаметру цветоноса лишь при $\alpha \leq 0,05$). На изменчивость гибридов по числу листьев реципрокные эффекты не оказывали достоверного влияния.

В табл. 2 представлены варiances ОКС и СКС. Их сопоставление позволяет оценить роль ОКС и СКС отдельного клона в изменчивости гибридов.

Таблица 4

Оценка эффектов ОКС 9 клонов гербер

| Клон | Длина цветоноса | Диаметр цветоноса | Число листьев | |
|--------------------------------|-----------------|-------------------|---------------|--------|
| | | | 4XII | 4X |
| H-4 | -3,961 | -0,031 | 0,872 | 1,591 |
| H-10 | -3,679 | 0,076 | -1,652 | -1,823 |
| 39 | -0,366 | -0,146 | 1,733 | 0,497 |
| H-11 | -4,022 | 0,131 | -0,606 | -0,874 |
| 30 | 5,970 | 0,158 | -3,131 | -4,557 |
| 10 | 6,422 | 0,126 | 1,112 | 1,314 |
| H-1 | -3,014 | -0,107 | 1,533 | 1,645 |
| H-17 | 1,754 | -0,053 | -0,709 | -0,294 |
| 24 | 6,897 | -0,154 | 1,507 | 2,151 |
| Стандартная ошибка разности | 0,714 | 0,038 | 0,205 | 0,17 |

По всем изученным признакам для большинства клонов вариация ОКС многократно превышает вариацию СКС, что свидетельствует о преобладающей роли ОКС в определении степени выраженности признака у гибридов.

Коэффициенты наследуемости изученных признаков роста гербер в широком и узком смысле представлены в табл. 3. Наибольшие значения наследуемости ($h^2 > 0,6$) обладает длина цветоноса, что указывает на высокую эффективность отбора по этому признаку в дивизионной совокупности гибридов. Наследуемость числа листьев оказалась невысокой, причем в более поздние сроки вегетации она снижается.

Изученные нами клоны не являются гомозиготными, что, как мы уже отмечали ранее [1, 2], создает определенные трудности при использовании полученных данных для определения характера наследования анализируемых признаков. Однако, по нашему мнению, значительно превышение вариации ОКС над вариацией СКС позволяет предположить преобладающее действие генов с аддитивными эффектами на развитие исследуемых признаков. Подтверждением этому является незначительное расхождение между наследуемостью в широком и узком смысле полученных нами признаков. Сказанное не исключает действия неаддитивных эффектов, хотя и в меньшей степени, о чем свидетельствует достоверное влияние СКС на изменчивость гибридов.

Перспективнасть целого ряда клонов в скрещиваниях для улучшения селекционируемых признаков определяется по эффектам ОКС с учетом соотношения вариации ОКС и СКС, приведенных в табл. 4.

По существу самым восточнеей ССР стандартом минимальной длина первоклассного цветоноса составляет 40 см, а оптимальной является длина 50—60 см. Все изученные гибриды имели длину цветоноса выше минимальной. Клоны 10 и 30 обладали наиболее выраженными эффектами ОКС. Вариация СКС этих клонов невелика (см. табл. 2). Все гибриды с их участием в качестве родителей формируют длину цветоносов в отдельных комбинациях скрещивания превышающую 60 см. Но оба клоны 10 и 30 неэффективны для использования в селекции на высокий цветонос. Клоны с отрицательными эффектами ОКС (H-4, H-10, H-11, H-1) дают гибриды в среднем с более короткими цветоносами. Однако в сочетании клонов H-10 и H-1, у которых вариация СКС сопоставима с вариацией ОКС, имеются значительные различия между отдельными комбинациями скрещивания. При скрещивании между собой эти клоны дали гибриды длиной цветоноса который составляла 60 см. Клоны, имеющие достоверные эффекты ОКС (39, 24), дали потомство со средними (~50 см) цветоносами.

Диаметр пролета цветочесов расы *Alkemade* составляет 5—7 мм. Гибридные растения оказались весьма выравненными по этому признаку: диаметр цветочесов в большинстве комбинаций скрещивания находился в пределах 5,8—6,4 мм. Для селекции на более толстый цветочес можно использовать клоны Н-11, 30, 10. Клоны 39, Н-1 и 24 дают потомство с несколько утоньшенными цветочесами.

Если бы подтвердилась связь между облиственностью и продуктивностью гербер, число листьев можно было использовать для ранней идентификации высокопродуктивных форм. Однако в нашем опыте коэффициент корреляции между продуктивностью и числом листьев (по средним для отдельных комбинаций скрещивания) при учете числа листьев 4 июля равнялся 0,43 и 4 октября — 0,50 (коэффициент детерминации соответственно 0,18 и 0,25). Таким образом, в нашем наборе клонов тесная связь между облиственностью и продуктивностью гербер не подтвердилась.

Оценка отдельных клонов по эффектам ОКС при разных сроках учета числа листьев сходна. Эффекты ОКС для большинства клонов оказались незначительными, что говорит о невысокой эффективности отбора при их использовании в качестве родительской формы. Об этом же свидетельствуют низкие коэффициенты наследуемости числа листьев (см. табл. 3). Наибольшие возможности отбора существуют в сторону уменьшения числа листьев при использовании в скрещиваниях клона 30. Клон 24 можно привлекать в скрещивания для увеличения облиственности.

Поступила в редакцию 27 апреля 1978 г.

Литература

1. Г. Я. Муценце, И. Д. Рашаль, В. Я. Диллер. Изучение наследования количественных признаков у гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение I. Продуктивность растений. Генетика, т. 14, № 2, 2 С. 178.
2. Г. Я. Муценце, И. Д. Рашаль, В. Я. Диллер. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение II. Пролитность соцветия. Генетика, т. 14, № 7, 7 С. 1978.
3. L. Leffing. Flower production in gerbera. I. Correlations between shoot size and flower formation in several crosses. Sci. Paper, v. 1, 22, 1970.
4. W. Horn. Fragen der Züchtung von Gerbera. Landw. Jahrbücher, 88, 48, 2277, 1973.
5. B. Griffing. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Austral. J. Biol. Sci., v. 1, 363, 1973.

STUDY OF THE INHERITANCE OF GERBERA QUANTITATIVE CHARACTERS USING DIALLEL CROSSING

III. CHARACTERS OF GROWTH

G. YA. MUCENCE, I. D. RASALS, V. YA. DILLERS

*Botanical Garden, Academy of Sciences of the Latvian SSR,
Institute of Biology, Academy of Sciences of the Latvian SSR, Salaspils*

Summary

Inheritance of the length and the diameter of the flower stalk and the number of leaves per plant was investigated in 9 clones of Gerbera by means of the 3rd Griffing's method of diallel analysis. Differences between parent clones had a significant effect on the variability of all the investigated characters of hybrids according to both general and specific combining abilities. Reciprocal effects were significant for the length and diameter of the flower stalk. The variance of general combining ability exceeds in several times that of specific combining ability, which suggests that the additive effect of genes has a prevailing influence on the development of traits investigated. Coefficients of heritability differed insignificantly. They turned out to be high for the length of the flower stalk, and to be low for the number of leaves. No relationship between the number of leaves and the productivity was found. Clones have been revealed perspective for Gerbera breeding.

Новое в лабораториях ученых

УДК 63.001.1

И. Д. Рашаль

АНАЛИЗ МЕТОДА ШРИКГАНДИ С ПОМОЩЬЮ МОДЕЛИРОВАНИЯ НА ЭВМ

Среди методов определения уровня генотипической и средовой и коэффициента наследуемости в популяциях растений в настоящее время исследователями [1—3 и др.] привлечен метод Шрикганди [4], поскольку он позволяет определить искомые параметры без учета взаимодействий. Однако экспериментальное применение метода Шрикганди часто дает искаженные результаты [5]. В связи с этим было предложено несколько модификаций метода Шрикганди, применение которых в отдельных конкретных экспериментах дало хорошие результаты [5—7]. Были высказаны предположения, что искаженные результаты расчетов по методу Шрикганди являются следствием невыполнения некоторых предположений, положенных в основу метода, и разработаны ограничения применимости метода Шрикганди [8]. Тем не менее расчет по модифицированным алгоритмам не всегда дает удовлетворительные результаты [5]. Поэтому вопрос о возможности применения метода Шрикганди в генетико-селекционных исследованиях с растениями в настоящее время остается открытым.

В связи с этим нами на числовой модели, реализованной на ЭВМ, проведен анализ оригинального алгоритма Шрикганди и ряда предложенных модификаций для выяснения возможности их применения с целью определения генетических параметров популяций растений.

Метод Шрикганди основывается на предположении, что средовая изменчивость в изучаемой популяции соответствует закономерности Смита [9], которая устанавливает следующую зависимость между фенотипической дисперсией (σ^2) и дисперсией групповых средних ($\sigma_{\bar{x}}^2$) при объединении в группы по x рядом произрастающих растений:

$$\sigma_{\bar{x}}^2 = \frac{\sigma^2}{x},$$

где b — коэффициент, характеризующий почвенную гетерогенность и находящийся в пределах 0—1. Допуская, что генотипы распределены по полю случайно, Шрикганди получил следующее основное уравнение метода:

$$MS_{\bar{x}} = \sigma_g^2 + x^{1-b} \sigma_e^2, \quad (1)$$

где $MS_{\bar{x}}$ — межгрупповой средний квадрат в дисперсионном анализе при группировке по x растений, а σ_g^2 и σ_e^2 — генотипическая и средовая дисперсии.

Для определения генетических параметров популяции проводится ряд репликаций с различными объемами групп и составляется соответствующая система уравнений типа (1). Эта система решается итерационным методом наименьших квадратов [10] с выбором такого опи-

мального значения коэффициента почвенной гетерогенности (b), которое дает минимум остаточной суммы квадратов RSS .

Числовая модель была реализована на ЭВМ «ВАНГ 2200Б» с заданными конкретными значениями коэффициента почвенной гетерогенности, b , объема группы x и соотношения дисперсии локальной и средней дисперсий (посредством коэффициента наследуемости H^2), основываясь на зависимости (1), получали соответствующие значения $MS_{\text{группы}}$ и изменяли их при различных параметрах. Далее по полученным значениям $MS_{\text{группы}}$ проводился расчет остаточных параметров модели для популяции с использованием стандартных алгоритмов.

1. Оригинальный алгоритм Шрикганди [4].
2. Алгоритм модифицированной в [5] П. Мартынов [6], в котором basically все приходится группировкам с наименьшим объемом. Этот алгоритм состоит из двух этапов. На первом проводится разделение генотипической изменчивости на компоненты G и E , соответствующие генотипической и средней дисперсиям, а на втором — определяется особая дисперсия ошибки, которая, как предполагается, увеличивает компонент G .

3. Указанный в пункте 2 алгоритм, но при условии $b=0$ (случай, предложенный Н. Д. Рашалем [5]).

4. Алгоритм с коррекцией поиска оптимального значения коэффициента b и использованием особого критерия отбора числа группировок [7].

Анализировались три различные ситуации.

1-я ситуация. В этом случае предполагалось выполнение всех предпосылок метода Шрикганди и, в частности, что закономерность Смита адекватно описывает средовую изменчивость. Значения $MS_{\text{группы}}$ получали по уравнению (1).

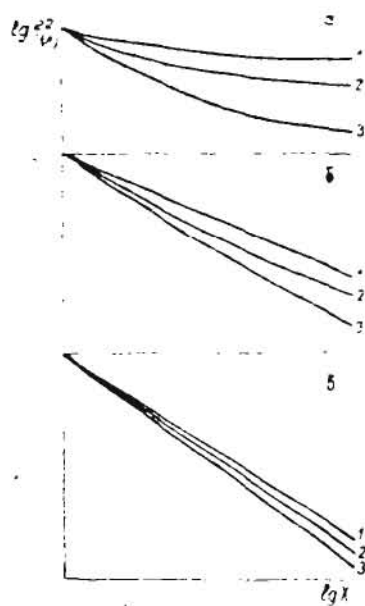


Рис. 1. Графики теоретической зависимости $\lg \sigma_{\text{группы}}^2 = f(\lg x)$: а — при $b=0,1$; б — при $b=0,5$; в — при $b=0,8$ ($H^2=0,2; 0,7; 0,8$ соответственно).

Были построены графики зависимости функции $\lg \sigma_{\text{группы}}^2 = f(\lg x)$ (рис. 1). Обращает на себя внимание, что эта зависимость не является прямой, как предполагалось в некоторых работах [7, 8]. Криволinéйнность рассматриваемой зависимости особенно четко проявляется при значениях коэффициента почвенной гетерогенности $b < 0,3$ для всех H^2 , а также при $b=0,4-0,6$ для $H^2=0,4-0,7$. Из приведенных данных вытекает, что требование прямолинейности зависимости $\lg \sigma_{\text{группы}}^2 = f(\lg x)$, выдвигаемое в качестве критерия соответствия средовой изменчивости в конкретной популяции закономерности Смита [8], необоснованно.

Применяя алгоритм 1 в описываемой ситуации, когда выполняются все предпосылки метода Шрикганди, получили, как и следовало ожидать, полное соответствие рассчитанных и фактических параметров.

При использовании алгоритма 2 наблюдается, как нами уже отмечено ранее [5], особая зависимость RSS от величины b с одним локальным экстремумом.

по которому определялся оптимальное значение коэффициента b . В условиях описываемой ситуации найденная оптимальная величина коэффициента b соответствует его фактическому значению.

Разложение фенолитической дисперсии при этих значениях b даст компоненты G и E , равные фактически величинам генотипической и средовой дисперсий. Однако расчет итоговых параметров посредством определения дисперсий, ошибки даст сильно искаженные результаты (рис. 2). Как видно из рисунка, применение этого алгоритма всегда даст неверные значения наследуемости, как выше, так и ниже реальных при наличии достаточно высокого уровня генотипической дисперсии ($H^2 = 0,4$ и выше). Причем максимальные ошибки наследуемости получаются при фактически $H^2 = 0,6-0,7$.

На рис. 3 представлены результаты применения алгоритма 3. Известно посредством этого алгоритма так же, как и при использовании алгоритма 2, приводит к получению сильно заниженных значений коэффициента наследуемости при наличии в ситуации описанного генотипического разнообразия.

Расчет по алгоритму 4 показал, что оптимальное значение коэффициента b , найденное этим способом, при любом уровне H^2 лишь в незначительной степени зависит от фактической величины коэффициента b (рис. 4). Вследствие этого алгоритм 4 дает верные результаты только тогда, когда рассчитанные значения коэффициента b соответствуют фактическому. В условиях нашей модели это происходило при $b=0,74$ (в других случаях — при отличающемся числе группировок и объеме выборки значение b , дающее верные результаты, будет иным). Когда фак-

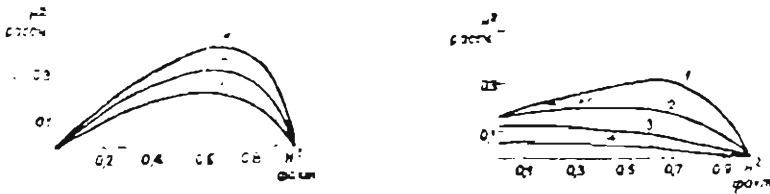


Рис. 2. Зависимость рассчитанной наследуемости от ее фактического значения при расчетах по алгоритму 2: 1 — $b=0,2$, 2 — $b=0,4$, 3 — $b=0,6$.

Рис. 3. Зависимость рассчитанной наследуемости от ее фактического значения при расчетах по алгоритму 3: 1 — $b=0,2$, 2 — $b=0,4$, 3 — $b=0,6$, 4 — $b=0,8$.

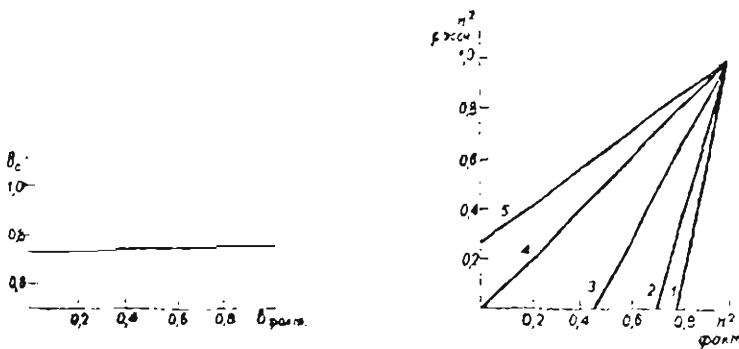


Рис. 4. Зависимость оптимального значения коэффициента b , найденного по алгоритму 4, от его фактического значения.

Рис. 5. Зависимость рассчитанной наследуемости от ее фактического значения при расчетах по алгоритму 4: 1 — $b=0,2$, 2 — $b=0,4$, 3 — $b=0,6$, 4 — $b=0,74$, 5 — $b=0,8$.

тические значения коэффициента b ниже этой величины, получают заниженные значения H^2 , а если выше — завышенные (рис. 5).

2-я ситуация. В этой ситуации предполагалось, что часть средовой дисперсии подчиняется закономерности Смита ($\sigma_{\epsilon(x)}^2$), другая же часть подчиняется закону случайных выборок ($\sigma_{\epsilon(E)}^2$). Тогда зависимость (1) принимает вид

$$MS_{(x)} = \sigma_g^2 + \sigma_{\epsilon(E)}^2 + \sigma_{\epsilon(x)}^2 x^{1-b},$$

по которой и были определены теоретические значения межгрупповых средних квадратов.

В рассматриваемой ситуации алгоритм 1 не реализует комбинации σ_g^2 и $\sigma_{\epsilon(E)}^2$. Поэтому его применение приводит к завышенным расчетным значениям σ_g^2 на величину $\sigma_{\epsilon(E)}^2$ и, соответственно, к завышенным расчетным значениям H^2 .

Алгоритм 2 специально разработан для рассматриваемой ситуации, когда средовая дисперсия состоит из двух компонент, подчиняющихся разным закономерностям. Однако, как мы видели выше, этот алгоритм дает значения H^2 не выше 0,5. Вследствие этого применение алгоритма 2 в популяциях, в которых фактическое $H^2 > 0,5$, дает заниженные значения рассчитанной наследуемости. Если же фактическая величина $H^2 < 0,5$, для каждого значения коэффициента почвенной гетерогенности b имеется одно конкретное соотношение σ_g^2 , $\sigma_{\epsilon(x)}^2$ и $\sigma_{\epsilon(E)}^2$, при котором этот алгоритм дает верные решения. В случаях, когда фактическое соотношение другое, рассчитанные значения σ_g^2 и H^2 отклоняются от истинных в ту или иную сторону.

Все сказанное относительно алгоритма 2 относится к анализируемой ситуации и к алгоритму 3, поэтому нет необходимости рассматривать его отдельно.

Алгоритм 4 также дает правильные решения в некоторых частных случаях (определенные соотношения b , σ_g^2 , $\sigma_{\epsilon(x)}^2$ и $\sigma_{\epsilon(E)}^2$). В остальных случаях рассчитанные значения отличаются от фактических.

3-я ситуация. Принимается, что вся средовая изменчивость подчиняется закономерности Смита. Однако на рассчитанные по (1) значения $MS_{(x)}$, накладывались случайные отклонения, причем с таким расчетом, чтобы измененные $MS_{(x)}$ не отличались достоверно (по F -критерию) от теоретических. Описываемая ситуация наиболее близка к реальной, так как на практике приходится иметь дело с выборкой, в которой даже при полном соблюдении закономерности Смита фактические значения $MS_{(x)}$ будут колебаться вокруг теоретически ожидаемых.

Выяснилось, что с применением алгоритма 1 даже статистически недостоверные отклонения величин $MS_{(x)}$ от теоретически ожидаемых приводят к значительным ошибкам в определении коэффициента почвенной гетерогенности b , а это, в свою очередь, вызывает сильное искажение рассчитанных компонент дисперсии и коэффициента наследуемости. Оценки ошибок σ_g^2 и σ_b^2 , предложенные Шрикганди [4], не отражают фактических выборочных ошибок указанных дисперсий. Это связано с тем, что при расчете ошибок по Шрикганди учитываются лишь отклонения значений $MS_{(x)}$ от теоретически ожидаемых при найденном оптимальном значении коэффициента b , в то время как основную ошибку в рассчитанные параметры вносят именно погрешности определения этого оптимального значения b .

Применяя алгоритм 2, видим, что найденное оптимальное значение коэффициента b не соответствует таковому, определенному по алгорит-

му 1. Причем локальный минимум RSS часто не находится в пределах 0—1 или вообще не имеется. Расчет факториальных дисперсий дает сильно искаженные результаты. Применение в рассматриваемой ситуации алгоритмов 3 и 4 также приводит к получению в подавляющем большинстве случаев сильно искаженных σ_2^2 , σ_3^2 и H^2 .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ метода Шрикганди и его модификаций на ЭВМ показал, что в случае выполнения всех предположек метода оригинальный алгоритм Шрикганди дает верные решения, а рассмотренные модификации приводят к удовлетворительному результату лишь при определенных соотношениях фактических параметров. Однако алгоритм Шрикганди имеет значительные выборочные ошибки, приводящие к существенному искажению рассчитанных величин. Оценка ошибок σ_2^2 и σ_3^2 предложенные Шрикганди, являются сильно заниженными, так как они учитывают лишь разброс значений MS_{ij} вокруг теоретически ожидаемому при найденном оптимальном значении коэффициента почвенной гетерогенности b , в то время как основную ошибку в рассчитанные параметры вносит именно погрешность определения этого оптимального значения b .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Horn W. Zur Schätzung der genotypischen Varianzen bei Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer. — *Acta Agronom. Szeged*, 1966, suppl. 16, pp. 91—97.
2. Драгавцев В. А. Методы подопытного эксперимента с растениями. — В кн.: Успехи современной генетики. М., Наука, 1974, вып. 5, с. 221—228.
3. Namkoning G., Squibbace A. E. Problems in Estimating Genetic Variance. — *Silvae Genetica*, 1970, vol. 19, N 2, 3, pp. 74—77.
4. Shrikhande V. J. Some Considerations in Designing Experiments on Coconut Trees. — *J. Indian Soc. Agricult. Statistics*, 1957, vol. 9, pp. 82—99.
5. Рашаль И. Д. Возможность определения компонент фенотипической изменчивости количественных признаков в популяциях растений методом Шрикганди. — В кн.: Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М., Наука, 1978, с. 88—93.
6. Мартынов С. П. К применению триангла Шрикганди для оценки генетической вариации количественных признаков пшеки. — Изв. СО АН СССР. Сер. биологич. наук, 1975, вып. 1, с. 82—89.
7. Мартынов С. П. Различение генетической и средовой вариации модифицированным методом Шрикганди. — *Генетика*, 1977, т. 13, № 5, с. 776—784.
8. Мартынов С. П. Дополнительные ограничения метода Шрикганди и их проверка. — *Цитология и генетика*, 1975, т. 12, № 1, с. 24—31.
9. Smith H. F. An Empirical Law Describing Heterogeneity in the Yields of Agricultural Crops. — *J. Agric. Sci.*, 1908, vol. 28, N 1, pp. 1—23.
10. Namkoning G., Miller D. L. Estimation of Non-Linear Parameters for a Non-Asymptotic Function. — *Biometrics*, 1968, vol. 24, N 2, pp. 439—449.

Институт биологии АН ЛатвССР

Дата поступления 28 III 1979 года

И. Д. Рашаль, С. П. Мартынов

КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРИМЕНИМОСТИ МЕТОДА ШРИКГАНДИ В ГЕНЕТИКЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Разработка надежных методов разграничения изменчивости растений на компонент, обусловленный генотипическим разнообразием изучаемой совокупности, и компонент, определяемый влиянием многочисленных факторов ненаследственной природы, представляет одну из важнейших проблем количественной генетики. Это разграничение позволяет решить целый ряд актуальных задач практической селекции.

Проблема разложения фенотипической изменчивости возникает также и во многих теоретических исследованиях, в которых изучается влияние различных факторов, в частности мутационных, на генотипические параметры популяций растений [1]. Наконец, здесь следует отметить, что сходные задачи стоят при решении актуальной проблемы оценки генетических ресурсов природных популяций растений [2].

Наиболее широкое распространение для определения генетических параметров популяций и генетико-селекционных исследований имеют методы корреляционно-регрессионного и дисперсионного анализа [3], базирующиеся на сопоставлении изменчивости у разных групп объектов с известной степенью родства. Эти методы теоретически хорошо обоснованы [4, 5] и хотя их применение во многих случаях сталкивается с определенными трудностями [6], они имеют широкое распространение в работах по генетике количественных признаков растений [7—9].

Тем не менее применение упомянутых традиционных методов во многих случаях не позволяет решить поставленные задачи. Это объясняется тем, что методы корреляционно-регрессионного и дисперсионного анализа требуют смены поколений и особой организации опыта. Поэтому при использовании этих методов в селекционном процессе необходимая информация получается с опозданием, т. е. после выращивания следующего за анализируемым поколения, когда основные отборы уже проведены. Такие методы трудноприменимы для оценки генетических параметров популяций растений с длительной сменой поколений, например древесных, и их невозможно применить для непосредственной оценки природных популяций.

В связи с этим в настоящее время идет интенсивная разработка методов разграничения фенотипической изменчивости, не требующих смены поколений [10, 11]. В настоящее время распространение получили три таких метода: метод столонов, метод фоновых признаков и метод Шрикганди. По последнему методу, привлекшему внимание многих исследователей, имеется довольно обширная и противоречивая литература [12—14 и др.]. Настоящая статья посвящена обсуждению возможности применения метода Шрикганди в генетических и генетико-селекционных исследованиях у растений.

МОДЕЛЬ МЕТОДА

Метод Шрикгади основывается на эмпирической закономерности Смита [15], устанавливающей следующую зависимость дисперсии групповых средних ($\sigma_{(\bar{x})}^2$) от числа объединенных в группы соседних растений:

$$\lg \sigma_{(\bar{x})}^2 = \lg \sigma^2 - b \lg x, \quad (1)$$

где σ^2 — фенотипическая дисперсия совокупности растений, которая при чистой смеси (сортовом) посеве определяется преимущественно разнообразием микроусловий почвы, а b — коэффициент, характеризующий пестроту почвенного плодородия на конкретном участке и находящийся в пределах 0—1. Выражение (1) можно записать иначе:

$$\sigma_{(\bar{x})}^2 = \frac{\sigma^2}{x^b}. \quad (2)$$

Предположив, что при случайном распределении генотипов по участку генотипическая дисперсия подчиняется статистической зависимости для случайных выборок:

$$\sigma_{(\bar{x})}^2 = \frac{\sigma^2}{x}, \quad (3)$$

а средовая дисперсия — закономерности Смита, Шрикгади [16] получили следующее уравнение:

$$\sigma_{(\bar{x})}^2 = \frac{\sigma_e^2}{x} + \frac{\sigma_g^2}{x^b}. \quad (4)$$

Помножив обе части уравнения (4) на объем группы x , имеем

$$x\sigma_{(\bar{x})}^2 = \sigma_e^2 + \sigma_g^2 x^{1-b}. \quad (5)$$

Отметим, что левая часть уравнения (5) является межгрупповым средним квадратом в дисперсионном анализе при группировке по x растений ($MS_{(x)}$). Таким образом, мы можем записать основное уравнение метода Шрикгади:

$$MS_{(x)} = \sigma_e^2 + \sigma_g^2 x^{1-b}. \quad (6)$$

Объединяя в группы разное число растений, получаем ряд соответствующих значений $MS_{(x)}$, на основе которых составляется система уравнений вида (6). Полученная система решается итерационным методом наименьших квадратов отдельно для всех возможных значений b в пределах 0—1 (с заданным интервалом). Приняв $y = x^{1-b}$, можем уравнение (6) выразить в виде

$$MS_{(x)} = G + Ey. \quad (7)$$

Эта зависимость является уравнением прямой, а G и E — коэффициентами линейного уравнения регрессии, соответствующими σ_e^2 и σ_g^2 .

Решая систему уравнений при конкретном значении b методом наименьших квадратов [17], находят коэффициенты G и E , а также опре-

деляют остаточную сумму квадратов (RSS). Оптимальное решение соответствует значению коэффициента $b = b_0$, дающему минимум RSS . Найденные при b_0 значения коэффициентов G_0 и E_0 оценивают генотипическую и паратипическую дисперсии, т. е. $\sigma_g^2 = G_0$ и $\sigma_e^2 = E_0$. На основе полученных данных возможен расчет коэффициента наследуемости в широком смысле:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2}. \quad (8)$$

Рассматривая уравнения (4) и (6), можно заметить, что межгрупповые средние квадраты ($MS_{(x)}$) с увеличением объема группы должны возрастать, а дисперсия групповых средних — снижаться.

Как видно из вышесказанного, метод Шрикганди требует проведения многочисленных и сложных расчетов. Поэтому они практически осуществимы лишь с применением ЭВМ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА

Первые работы по применению метода Шрикганди были посвящены определению генетических параметров в популяциях различных древесных растений: кокосовой пальмы [16], тополя [18, 19], тикового дерева [20], сосны [21], березы [22] и др. Впоследствии начали появляться работы, в которых метод Шрикганди был применен на однолетних растениях [23—27].

Основным фактором, определяющим возможность и перспективы применения любого математического метода в биологии, является надежность рассчитанных параметров и их адекватность фактическим. Вопрос о точности найденных значений наследуемости в работе Шрикганди [16] не ставился. Впервые об этом говорят Сакаи и Хатакеяма [18]. Проверку пригодности метода Шрикганди они проводили, определяя компоненты дисперсии в клоновом тополе. Были получены значения генотипической дисперсии, не отличающиеся достоверно от нуля, как и ожидалось теоретически, и авторы сделали вывод об адекватности метода Шрикганди.

Основываясь на этих результатах, были высказаны предположения, что метод Шрикганди найдет широкое применение в генетико-селекционных исследованиях [28, 29].

Однако в дальнейшем появились работы, результаты которых заставили усомниться в адекватности этого метода. Так, при определении коэффициента наследуемости в посадках сосны В. И. Сахаров [21] методом Шрикганди нашел значения, отличные от результатов, полученных другими методами (корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы). Явно завышенные значения коэффициента наследуемости были получены в работах [19, 20, 22, 23]. Иногда метод Шрикганди давал значимые отрицательные компоненты дисперсии [12].

На основе анализа результатов, полученных методом Шрикганди, Намконг и Сквидлац [12] наложили на его применение ряд ограничений. В частности, эффекты генотипа в изучаемой совокупности не должны маскироваться изменчивостью по конкурентоспособности, коэффициент почвенной гетерогенности b не должен быть близок к единице, необходимо применять адекватные методы расчета, а именно, итеративный метод наименьших квадратов, одна из возможных форм которого была рассмотрена в работе [30]. Как мы увидим далее, выпол-

нение этих условий действительно необходимо, однако и оно не гарантирует адекватных результатов.

В. А. Драгавцев на основе упомянутой выше работы [18], в которой была получена нулевая оценка наследуемости в клоне тополя, и на основе теоретических рассуждений [11] пришел к выводу, что метод Шрикганди должен давать адекватную оценку наследуемости для признаков с незначительным генотипическим разнообразием. На основе этого им в ряде работ предложено использовать метод Шрикганди для поиска фоновых признаков с нулевой наследуемостью [11, 31].

И. Д. Рашаль и В. Я. Дишлер [25, 32] определяли методом Шрикганди компоненты изменчивости и наследуемость в чистой линии гороха. По двум признакам — числу междоузлий и числу бобов были получены нулевые значения наследуемости, однако по числу семян — оценка $H^2=0,569$. С. П. Мартыновым [33] получены завышенные оценки генотипической дисперсии, дающие высокие величины наследуемости (0,35—0,99) по массе 1000 зерен, числу зерен, длине соломины и др. признакам в посеве линейного сорта яровой мягкой пшеницы Лютеценс 62. Таким образом, и для признаков с небольшим генотипическим разнообразием метод Шрикганди не всегда дает точную оценку коэффициента наследуемости.

И. Д. Рашаль и В. Я. Дишлер [25, 32] провели также проверку адекватности метода Шрикганди в смеси шести линий гороха, сопоставляя рассчитанные величины наследуемости со значением реализованной наследуемости, определенной по реакции на 10%-ный обмер. Основные результаты этого опыта представлены в таблице, из которой видно, что рассчитанные коэффициенты наследуемости значительно превышают их фактические величины.

Обобщая приведенные данные, можно заключить, что метод Шрикганди нередко дает искаженные значения генотипической дисперсии и, соответственно, коэффициента наследуемости, в большинстве случаев превышающие фактические величины.

КОЭФФИЦИЕНТЫ НАСЛЕДУЕМОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В СМЕСИ ЛИНИЙ ГОРОХА

| Признак | Метод расчета | |
|------------------|---------------------|-----------------|
| | По реакции на обмер | Метод Шрикганди |
| Число междоузлий | 0,254 | 0,947 |
| Число бобов | 0 | 0,498 |
| Число семян | 0,655 | 0,656 |

В ряде работ метод Шрикганди видоизменен для нахождения некоторых других компонентов фенотипической дисперсии. Японские [34] и немецкие авторы [35—37] применили его для оценки дисперсии по конкурентоспособности, В. А. Драгавцев и В. И. Сахаров [38] — для оценки эффекта длительных модификаций. С. П. Мартынов с соавторами [39] успешно использовали метод Шрикганди для оценки материала в селекционном питомнике. Не вдаваясь в подробное рассмотрение указанных работ, заметим, что и эти варианты метода обладают теми же особенностями и недостатками, которые характерны непосредственно для самого метода Шрикганди.

ПРИЧИНЫ ИСКАЖЕНИЯ ОПРЕДЕЛЯЕМЫХ ПАРАМЕТРОВ

В общем случае искаженные оценки компонентов дисперсии и наследуемости могут быть следствием невыполнения одной из следующих предпосылок: 1) случайное распределение генотипов по участку; 2) средовая дисперсия определяется лишь гетерогенностью почвенных условий и её зависимость от объема группы растений соответствует закономерности Смита. В большинстве случаев не выполняется именно второе условие. Причем в различных ситуациях это может быть обусловлено различными причинами. Рассмотрим их более подробно.

Как показано выше, метод Шрикганди дает преимущественно завышенные значения генотипической дисперсии и наследуемости. Одна из основных причин этого заключается в том, что методом Шрикганди невозможно оценить полностью всю паратипическую дисперсию. Действительно, этим методом выявляется лишь та доля паратипической изменчивости, которая объясняется закономерностью Смита. Однако на практике не всегда встречаются участки с систематическим изменением почвенного плодородия. Чаще всего изменчивость почвенного плодородия имеет как систематическую, так и случайную составляющие. Кроме того, помимо гетерогенности почвенных условий, паратипическую изменчивость вызывают различная площадь питания растений, глубина заделки семян и целый ряд других случайных факторов, влияние которых не подчиняется закономерности Смита. Вызываемая этими причинами случайная паратипическая дисперсия при расчете методом Шрикганди не отличима от генотипической дисперсии и, следовательно, завышает ее [26, 32, 40]. Для растений с малой площадью питания и высеванных на ограниченном участке, по-видимому, преобладает как раз случайный компонент средовой изменчивости.

С другой стороны, есть признаки, развитие которых лишь в малой степени зависит от уровня почвенного плодородия. Поэтому, средовая изменчивость этих признаков также не подчиняется закономерности Смита и в этом случае коэффициент гетерогенности почвенных условий $b=1$. Тогда уравнение (6) принимает вид

$$MS_{(g)} = \sigma_g^2 + \sigma^2, \quad (9)$$

т. е. межгрупповые средние квадраты в дисперсионном анализе не зависят от числа растений в группе. Естественно, расчет по методу Шрикганди в этом случае не имеет смысла. Так, проводя дисперсионный анализ для разных распусканий у ели, авторы обнаружали, что межгрупповые средние квадраты при увеличении объема групп не возрастают [41], т. е. наблюдалась описанная выше ситуация.

Имеются данные о различном характере изменения межгрупповых средних квадратов (или межгрупповых дисперсий) при малом и большом числе растений в группе [26, 40] (рис. 1). Такое различие связано с двумя обстоятельствами. Во-первых, при объединении растений в группы большого объема количество таких групп падает и оценка межгрупповых средних квадратов становится менее надежной. Во-вторых, закономерность Смита не является адекватной моделью изменчивости почвенного плодородия для больших групп, так как при этом крупные участки в среднем могут и не отличаться друг от друга по плодородию, хотя в пределах каждого из них имеется сильная гетерогенность почвенных условий. Отметим, что по алгоритму Шрикганди наибольший вес придается именно группировкам с большим числом растений [26]. Вследствие этого рассчитанные параметры сильно зависят от числа

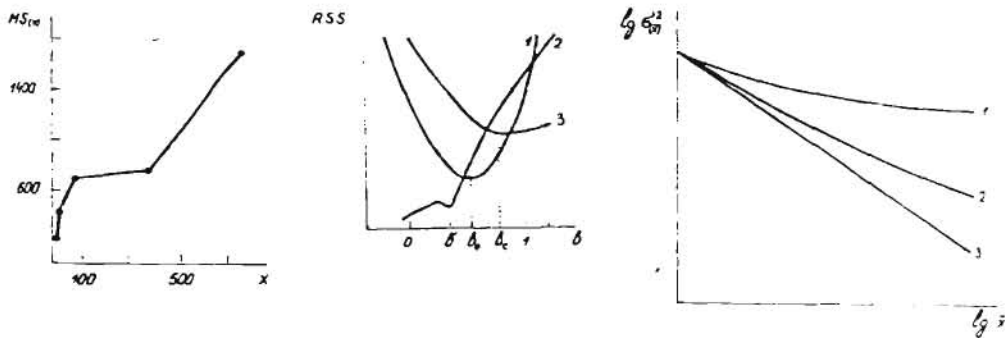


Рис. 1. Зависимость межгруппового среднего квадрата от объема группы для признака «число зерен» в линии горла

Рис. 2. Зависимость остаточной суммы квадратов от коэффициента почвенной гетерогенности при разных алгоритмах расчета: 1 — оригинальный по Шрикганди [26], 2 — модифицированный по [26], 3 — с коррекцией на нелинейность зависимости $\lg \sigma_{(x)}^2 = f(\lg x)$ по [33]

Рис. 3. График теоретической зависимости $\lg \sigma_{(x)}^2 = f(\lg x)$ при $H^2=0.5$ и разных величинах коэффициента почвенной гетерогенности: 1 — $b=0.2$, 2 — $b=0.5$, 3 — $b=0.8$

группировок и, в особенности, от группировок большого объема. Так, например, методом Шрикганди по высоте ели при девяти группировках было получено $H^2=0,999$ при $b=-5,03$, при восьми группировках (отбросив максимальную) — $H^2=0,657$ при $b=0,36$ [40].

Искажение в рассчитанные параметры может внести неоднородность изменения почвенного плодородия вдоль и поперек экспериментального участка. Часто характер изменения межгрупповых средних квадратов различается при группировках по двум перпендикулярным направлениям. Как следствие, различаются и значения вычисленные при разном направлении группировок. Так, например, наследуемость высоты ствола у ели при группировке растений вдоль участка равнялась 0,863, а при группировке поперек участка — 0,021 [40].

МОДИФИКАЦИИ МЕТОДА

В связи с тем что, как мы видели, метод Шрикганди часто дает искаженные результаты, было предпринято несколько попыток модифицировать алгоритм Шрикганди с целью повышения его надежности и точности.

С. П. Мартынов [26, 42] предложил внести в алгоритм Шрикганди два принципиальных изменения. Первое из них заключается в том, что обе части исходного уравнения (4) умножаются не на объем группы, как это имеет место у Шрикганди, а на x^b . Тогда имеем:

$$\sigma_{(x)}^2 x^b = \sigma_g^2 x^{b-1} + \sigma_e^2, \quad (10)$$

или, если использовать межгрупповые средние квадраты

$$MS_{(x)} x^{b-1} = \sigma_g^2 x^{b-1} + \sigma_e^2. \quad (11)$$

При решении системы уравнений (10) или (11) при разных объемах группы вся изменчивость так же как и по оригинальному алгоритму Шрикганди разлагается на два компонента G и E . Главное преимуще-

щество такого способа разложения состоит в том, что наибольший вес придется группам с малыми объемами, для которых в большей степени выполняется закономерность Смита.

Второе изменение заключается в разработке процедуры нахождения так называемой дисперсии ошибки, т. е. той части средовой дисперсии, которая не подчиняется закономерности Смита и завышает компонент G . Было предложено два способа нахождения дисперсии ошибки. По одному из них эту дисперсию определяют на основе анализа генетически однородного материала, по другому способу ее определение проводится в изучаемой популяции с помощью особой группировки данных.

Рассматриваемая модификация была применена С. П. Мартыновым для расчета генотипической дисперсии 13 количественных признаков яровой мягкой пшеницы. Дисперсионным анализом было найдено также эталонное значение генотипической дисперсии. После введения поправки на дисперсию ошибки получено очень хорошее совпадение рассчитанных по модифицированному алгоритму Шрикганди и эталонных оценок генотипической дисперсии [26, 42].

И. Д. Рашаль и В. Я. Динлер [32] провели по этой модификации расчет генотипической дисперсии и коэффициента наследуемости в смеси линий гороха. При этом обнаружилось, что зависимость остаточной суммы квадратов (RSS) от величины b имеет локальный экстремум. При использовании оригинального алгоритма Шрикганди обычно четко обнаруживается оптимальное значение коэффициента b_0 , дающее минимум RSS (рис. 2). В случае же применения алгоритма, измененного по С. П. Мартынову [26, 42], наблюдается зависимость, представленная на рис. 2. Применяя этот алгоритм, за оптимальную обычно принимают точку b' . При увеличении b по сравнению с оптимальным RSS также возрастает, однако при уменьшении b RSS увеличивается лишь в небольшой области значений b , при дальнейшем же снижении b по человой оси влево RSS падает [40]. Причем во многих случаях точку b' вообще не удается обнаружить. Тогда за оптимальное авторы [32] принимали $b=0$, так как оно дает наименьшее значение RSS в пределах теоретически допустимых значений коэффициента b (0—1). Однако и в тех случаях, когда оптимальное значение b' было найдено, одновременно проводился расчет и при $b=0$. При использовании для определения дисперсии ошибки второго способа были получены невысокие значения наследуемости, более близкие к фактическим H^2 , чем при использовании оригинального алгоритма Шрикганди. При этом наилучшие результаты дал расчет при $b=0$, в то время как применение найденных оптимальных значений b' часто приводило к бессмысленным результатам (отрицательная дисперсия ошибки и, соответственно, $H^2 > 1$) [32]. Наилучшее совпадение фактических и рассчитанных данных было получено при использовании для оценки дисперсии ошибки способа с применением эталона.

Поскольку применение модифицированного алгоритма не всегда позволяет определить оптимальное значение b' , остается неясным, находится ли его значение в пределах 0—1, т. е. в пределах, обусловленных закономерностью Смита. В связи с этим И. Д. Рашаль [40, 43, 44] предложил двухступенчатую процедуру расчета по методу Шрикганди.

На первом этапе проводится определение оптимального значения коэффициента почвенной гетерогенности b посредством оригинального алгоритма Шрикганди. Предварительно из анализа исключаются группировки, которые не дают возрастания межгрупповых средних квадратов с увеличением объема групп. Если найденное значение b_0 не нахо-

дятся в пределах 0—1, то отбрасываются группировки максимального размера до тех пор, пока коэффициент b_0 не будет в указанных пределах. На втором этапе с оставшимися группировками проводится расчет по модифицированному алгоритму [26, 42], причем коэффициент почвенной гетерогенности b принимается равным нулю.

Такая процедура была использована И. Д. Рашалем и А. Л. Беве-рисом [41] для определения генетических параметров популяции эли. Она дала величины наследуемости в пределах значений ($H^2=0,1-0,3$), найденных для изученных признаков в других работах иными методами, в то время как оригинальный алгоритм Шрикгади дал явно завышенные величины H^2 .

Таким образом примененная процедура дает удовлетворительные результаты для популяций с невысоким генотипическим разнообразием. Однако проведенные эксперименты не позволяют утверждать, что это не является следствием свойства метода давать дисперсию ошибки, соизмеримую с некорректированной генотипической дисперсией. В таком случае в популяциях с высоким генотипическим разнообразием будет получаться заниженная наследуемость.

С. П. Мартынов [33] обратил внимание на то, что зависимость $\lg \sigma_{(k)}^2 = f(\lg x)$ не всегда является линейной. Он предположил, что это может быть одной из причин искаженных результатов при расчетах методом Шрикгади. Для устранения влияния нелинейности С. П. Мартынов предложил использовать особую эмпирически найденную поправку, которую применяют при расчете остаточной суммы квадратов RSS во время поиска оптимального значения коэффициента почвенной гетерогенности (b_0). После его определения находят компоненты G и E по оригинальному алгоритму Шрикгади без поправки. Кроме того, для выбора оптимального числа группировок, используемых в анализе, С. П. Мартынов в этой же работе [33] предложил определять ошибку линейного уравнения регрессии S

$$S = \sqrt{\frac{RSS}{m-2}}, \quad (12)$$

где m — число группировок. Выбирается такое число группировок, которое даст наименьшее значение S . Применяя скорректированный таким образом алгоритм в гомогенных и гетерогенных модельных популяциях яровой мягкой пшеницы, автор получил хорошее совпадение рассчитанных и эталонных значений генотипической дисперсии по пяти количественным признакам [33].

КРИТЕРИИ АДЕКВАТНОСТИ МОДЕЛИ ПОЛОЖЕННОЙ В ОСНОВУ МЕТОДА

Поскольку метод Шрикгади основывается на закономерности Смита, то очевидно, что его применение обосновано лишь тогда, когда эта закономерность для анализируемого материала соблюдается.

Как уже отмечалось, при соблюдении закономерности Смита межгрупповые средние квадраты с увеличением объема группы должны возрастать. Из выражения (6) следует, что $MS_{(k)}$ остается на одном уровне в двух случаях: 1) средняя изменчивость не следует закономерности Смита ($b=1$). Тогда $MS_{(k)} = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$; 2) вся фенотипическая изменчивость определяется генотипическим разнообразием (т. е. $\sigma_e^2 = 0$). Тогда $MS_{(k)} = \sigma_g^2$. Для количественных признаков, которые в значительной степени подвержены влиянию различных факторов внешней среды, вторая ситуация мало вероятна. Таким образом,

постоянство значений $MS_{(x)}$ при группировках разного объема свидетельствует о несоблюдении закона Смита и, следовательно, о невозможности применения метода Шрикганди.

Вопрос о критериях применимости метода Шрикганди анализировался в работах С. П. Мартынова [45, 46]. В них были выдвинуты два условия применимости этого метода. Во-первых, должно быть значимым отношение межгрупповых средних квадратов к внутригрупповым в дисперсионном анализе. Если оно недостоверно, это свидетельствует о том, что различия в плодородии между соседними участками распределены случайно и, следовательно, не соответствуют модели Смита. Однако следует отметить, что достоверность этого отношения еще не указывает на обязательное выполнение закона Смита, так как оно может быть достоверным и при другом, отличающемся от смитовского, закономерном распределении почвенного плодородия. Другими словами, это условие является необходимым, но недостаточным. Во-вторых, должна быть проверена линейность функции $\sigma_{(x)}^2 = f(x)$ в логарифмической шкале, поскольку закон Смита полагает постоянство параметра b для всех выполненных разбиений. Однако дальнейший анализ показал [47] (см. следующий раздел), что эта зависимость может быть нелинейной при полном выполнении закономерности Смита. Таким образом, второе ограничение должно быть снято, поскольку в конкретной ситуации не имеется возможность выявить причины нелинейности. Тем не менее прямолинейность функции $\lg \sigma_{(x)}^2 = f(\lg x)$ с высокой достоверностью будет указывать на соответствие изменений средовой изменчивости закону Смита (при условии, что $b < 1$).

АНАЛИЗ МЕТОДА НА ЭВМ

И. Д. Рашаль [47] провел анализ метода Шрикганди и его модификаций с помощью числовой модели, реализованной на ЭВМ.

Рассматривалось несколько ситуаций. Первая соответствовала случаю, когда закономерность Смита адекватно описывает всю средовую изменчивость. Задавая коэффициент почвенной гетерогенности b и соотношение генотипической и средовой дисперсии (через коэффициент наследуемости) для различных объемов групп, по уравнению (6) были получены значения межгрупповых средних квадратов, соответствующие заданным параметрам. Далее проводилась обработка этих данных по алгоритму Шрикганди и его модификациям.

Были построены графики зависимости функции $\lg \sigma_{(x)}^2 = f(\lg x)$. Некоторые из них представлены на рис. 3. Оказалось, что и при выполнении закономерности Смита эта связь не всегда является прямолинейной, как предлагалось ранее [45, 46]. Ее криволинейность особенно четко выражена при $b \leq 0,3$ и максимальна для средних значений коэффициента наследуемости (0,4—0,7).

Рассматриваемая зависимость является суммой двух прямых: $\lg \sigma_{(x)}^2 = \lg(\sigma_g^2/x)$ и $\lg \sigma_{(x)}^2 = \lg(\sigma_g^2/x^b)$. Она не является прямой, поскольку суммирование проводится в логарифмической шкале, а логарифм суммы не равен сумме логарифмов.

Применение оригинального алгоритма Шрикганди к значениям $MS_{(x)}$, полученным при строгом соблюдении предпосылок метода, показало, как и следовало ожидать, что он дает полное соответствие рассчитанных и фактических параметров. Разложение фенотипической

дисперсии по алгоритму, модифицированному С. П. Мартыновым [26, 42], дало компоненты G и E , равные фактическим величинам: генотипической и средовой дисперсий. Однако расчет итоговых параметров посредством определения дисперсии ошибки приводил к сильно искаженным результатам вне зависимости от того, использовалось ли для расчета оптимальное значение b' , или принималось $b=0$. При расчете этим методом всегда получаются невысокие значения наследуемости, которые являются сильно заниженными при наличии достаточно высокого генотипического разнообразия ($H^2=0,3-0,4$ и выше).

Алгоритм с коррекцией на нелинейность [33] при условии выполнения всех предпосылок метода Шрикганди также дает искаженные значения наследуемости. Это связано с тем, что скорректированный алгоритм определения остаточной суммы квадратов дает оценку оптимального значения коэффициента b_c , смещенную обычно в сторону увеличения (см. рис. 2) и практически независимую от фактического значения коэффициента b . Этим способом расчета получаются верные результаты лишь в случае, когда истинное значение параметра b и найденное значение b_c совпадают.

Вторая ситуация, исследованная на модели, представляла случай, когда средовая дисперсия состоит из систематического (смитовского) и случайного компонентов (соответственно $\sigma_{c(S)}^2$ и $\sigma_{c(E)}^2$).

Значения межгрупповых средних квадратов определялись по формуле

$$MS_{(x)} = \sigma_g^2 + \sigma_{c(E)}^2 + \sigma_{c(S)}^2 x^{1-b}. \quad (13)$$

В данной ситуации алгоритм Шрикганди не различает компоненты σ_g^2 и $\sigma_{c(E)}^2$ и поэтому при его применении получаются завышенные значения σ_g^2 и H^2 .

Модифицированный по С. П. Мартынову [26, 42] алгоритм как при использовании для поиска дисперсии ошибки значения b' , так и при $b=0$ в случае невысоких фактических значений H^2 приводит к верным решениям лишь при одном определенном соотношении фактических параметров. Для более высоких H^2 (0,5 и выше) этот метод правильного решения не дает.

Корректированный алгоритм [33] также дает правильные решения лишь в некоторых частных случаях, преимущественно приводя к заниженным значениям H^2 .

Третья анализируемая ситуация заключалась в том, что на рассчитанные по (6) значения $MS_{(x)}$ накладывались случайные отклонения. Эта ситуация наиболее близка к реальной, так как исследователь имеет дело с выборкой и, естественно, фактические значения $MS_{(x)}$ даже и при соблюдении закономерности Смита будут несколько отличаться от теоретически ожидаемых.

Оказалось, что алгоритм Шрикганди является очень чувствительным к отклонениям фактических значений $MS_{(x)}$ от теоретически ожидаемых. Оценки компонентов дисперсии и наследуемости могут сильно отклоняться в обе стороны от фактических. Это связано с тем, что изменения $MS_{(x)}$ приводят к ошибкам, часто весьма значительным, в определении оптимальной величины коэффициента b , что в свою очередь обуславливает искаженные итоговые параметры.

Ошибки для компонент G и E , предложенные Шрикганди [16], не отражают фактических выборочных ошибок. Дело в том, что способ определения указанных ошибок, предложенный Шрикганди, учитывает лишь отклонения значений $MS_{(x)}$ от линии регрессии при найденном

оптимальном значении коэффициента b , в то время как основную ошибку в рассчитанные параметры вносит именно неточность определения этого оптимального значения b .

Модификации метода Шрикганди дают верные оценки рассчитанных параметров лишь в отдельных частных случаях, приводя преимущественно к их сильному искажению.

НЕКОТОРЫЕ ДРУГИЕ ПОДХОДЫ К РАЗГРАНИЧЕНИЮ КОМПОНЕНТОВ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ДИСПЕРСИИ, ОСНОВАННЫЕ НА ЗАКОНОМЕРНОСТИ СМИТА

В литературе описано несколько попыток создания алгоритмов определения генетических параметров популяций растений, основывающихся на закономерности Смита, но отличающихся от подхода Шрикганди.

В. Я. Дишлер и И. Д. Рашаль [48] исходили из идеи, что если дисперсионному анализу подвергаются группы достаточно большого объема, репрезентирующие генетическое разнообразие в популяции, то дисперсия групповых средних и, соответственно, межгрупповой средний квадрат не будет содержать генотипическую компоненту. В соответствии с (6) структура межгруппового среднего квадрата в таком случае следующая:

$$MS_{(x)} = x^{1-b} \sigma_g^2 \quad (14)$$

Приняв $m = x^{1-b}$, имеем

$$MS_{(x)} = m \sigma_g^2 \quad (15)$$

Значение m оценивается в генетически однородном материале, в котором проводится дисперсионный анализ при тех же объемах групп, что и в изучаемой популяции. В генетически однородном материале, используемом в качестве эталона, генотипическая дисперсия отсутствует и в таком случае общий средний квадрат (MS_T) непосредственно равен средовой дисперсии. Поэтому исходя из (15) можно найти оценку m по результатам дисперсионного анализа в эталоне:

$$m = \frac{MS_{(x)}}{MS_T} \quad (16)$$

Найденное в эталоне значение величины m используется для расчета средовой дисперсии в изучаемой популяции:

$$\sigma_g^2 = \frac{MS_{(x)}}{m} \quad (17)$$

на основе которой несложно определить σ_g^2 и H^2 .

Экспериментальная проверка метода показала, что рассчитанные параметры сильно зависят от характера разбиения растений в дисперсионном анализе, однако строгих критериев выбора необходимого объема и численности группы не имеется. К тому же необходимо добавить, что рассматриваемый метод [48] предполагает равенство коэффициента почвенной гетерогенности b для участков, на которых выращен эталон и изучаемая популяция, что, очевидно, не всегда имеет место. Следовательно, этот метод нельзя рекомендовать для практического применения с целью определения степени генотипического разнообразия растительных популяций.

Оригинальный способ разграничения изменчивости в популяциях растений, основывающийся на эмпирической закономерности Смита, предложен А. М. Мауринем и соавторами [49, 50]. Они пришли к выводу, что коэффициент почвенной гетерогенности b постоянен для генетически однородного материала, тогда как для гетерогенных популяций его величина уменьшается по мере увеличения объема групп. Степень генотипического разнообразия изучаемой популяции определяется по характеру изменения коэффициента b .

Для этого при каждом разбиении вычисляют величину b по формуле, полученной из уравнения Смита (1):

$$b = (\lg \sigma^2 - \lg \sigma_{(x)}^2) / \lg x. \quad (18)$$

За показатель генотипической гетерогенности принимают тангенс угла наклона линии регрессии $b = j(\lg x)$. Как известно, тангенс угла наклона линии регрессии к оси абсцисс в геометрической интерпретации представляет собой коэффициент регрессии. Поэтому уровень генотипической гетерогенности популяции, согласно концепции авторов, пропорционален коэффициенту регрессии показателя b на $\lg x$.

Авторы приводят следующее аналитическое обоснование предлагаемого им подхода. Для генетически чистой линии уравнение Шрикранда (6) имеет вид (14). Поскольку в фенотипической дисперсии отсутствует генотипический компонент, то средовая дисперсия и общий средний квадрат (MS_T) идентичны. Следовательно,

$$x^{1-b} = \frac{MS_{(x)}}{MS_T}, \quad (19)$$

откуда

$$b = 1 + \frac{\lg MS_T - \lg MS_{(x)}}{\lg x}. \quad (20)$$

Далее после подстановки в (20) $MS_{(x)}$ по (14) и $MS_T = \sigma_e^2$, естественно получают $b = b$. Затем, подставляя в уравнение (20) структуру общего ($MS_T = \sigma_k^2 + \sigma_e^2$) и межгруппового (6) средних квадратов, для гетерогенной популяции получают

$$b = 1 + \frac{\lg(\sigma_k^2 + \sigma_e^2)}{\lg x} - \frac{\lg(\sigma_k^2 + x^{1-b}\sigma_e^2)}{\lg x}. \quad (21)$$

На основании выражения (21) авторы сделали вывод о том, что показатель b при наличии генотипической дисперсии зависит от величины x , тогда как для генетически однородного материала эта зависимость отсутствует. Однако это обоснование неверно, поскольку уравнение (21) получено в результате подстановки структуры MS_T и $MS_{(x)}$ (предполагая, что генотипический компонент не равен нулю) в уравнение (20), которое, в свою очередь, выведено из уравнения (14). Между тем уравнение (14) получено для генетически однородного материала, в котором $\sigma_k^2 = 0$. Если же в качестве исходного взять уравнение (6) и подставить в него структуру MS_T и $MS_{(x)}$, то получится совершенно аналогичный результат: $b = b$.

Следует отметить, что, как было показано в предыдущем разделе, в логарифмической шкале тангенс угла наклона кривой $\sigma_{(x)}^2 = j(x)$,

оставаясь постоянным для клона, в гетерогенной популяции во многих случаях действительно уменьшается по мере увеличения объема группы. Это явление, однако, объясняется совсем не теми причинами, которые предполагали авторы рассматриваемого подхода [49, 50]. При этом следует иметь в виду, что угол наклона кривой $lg\sigma_{\bar{x}}^2 = f(lgx)$ не является в этом случае параметром закономерности Смита b , который характеризует неустойчивость почвенного плодородия и является константой для данного участка, культуры и признака. С другой стороны, степень изогнутости кривой $lg\sigma_{\bar{x}}^2 = f(lgx)$ в большей мере зависит от коэффициента почвенной гетерогенности b , чем от уровня генотипического разнообразия популяции [47]. При постоянном значении параметра b наибольшие отклонения от прямолинейности рассматриваемая кривая имеет как раз при средних значениях наследуемости, что противоречит концепции авторов.

Таким образом, подход А. М. Мауриня и соавторов [49, 50] для определения уровня генотипической изменчивости в популяциях растений нельзя считать обоснованным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Повышенный интерес многих исследователей к методу Шрикганди исключается, поскольку этот метод мог бы предоставить большие возможности в целом ряде генетико-селекционных исследований, в которых применение других методов невозможно или ограничено.

Применение метода Шрикганди для определения генетических параметров растительных популяций затрагивает несколько проблем.

Первая из них — описывает ли закон Смита реальное распределение почвенного плодородия. Мы не рассматривали специально эту проблему в данной статье. Однако многочисленные эмпирические данные и специальный анализ на ЭВМ, проведенный Пирсом [51], показывают, что закономерность Смита во многих случаях может быть достаточно точной аппроксимацией средовой вариации. Однако это не исключает того, что в некоторых ситуациях закономерность Смита не будет адекватной моделью средовой изменчивости.

Из сказанного вытекает вторая проблема, которая заключается в том, чтобы в конкретной ситуации определить, выполняется ли закономерность Смита и, следовательно, имеются ли предпосылки для применения метода Шрикганди. Следует признать, что в настоящее время нет объективных и однозначных критериев, позволяющих ответить на этот вопрос.

И, наконец, третья проблема состоит в том, насколько точно оцениваются компоненты фенотипической дисперсии. Анализ числовых моделей на ЭВМ показал, что оригинальный алгоритм Шрикганди приводит к адекватным результатам лишь при условии выполнения закономерности Смита. Большинство предложенных модификаций представляют попытку использования идеи Шрикганди в ситуациях, когда закономерность Смита не является подходящей моделью средовой изменчивости. Специальный анализ показал, что эти модификации дают удовлетворительные результаты лишь в определенных частных случаях.

Однако оригинальный алгоритм Шрикганди имеет значительные лабораторные ошибки, которые могут существенно исказить рассчитанные параметры. Оценка стандартной ошибки, предложенная Шрикганди, не соответствует фактической, так как она учитывает разброс

наблюдений вокруг линии регрессии при определенном (оптимальном) значении коэффициента почвенной гетерогенности b , но совершенно не учитывает ошибку определения этого оптимального значения b , которая и является основной причиной искаженных результатов.

Таким образом, следует констатировать отсутствие в настоящее время объективных критериев, позволяющих судить о выполнении всех предпосылок метода Шрикханди, а также оценивать точность и достоверность полученных им результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дашлер В. Я., Рахаль И. Д. Применение методов количественной генетики для определения эффективности мутагенных и защитных факторов. — В кн.: Модификация эффекта ионизирующей радиации у растений. Рига, Зинатне, 1971, с. 177—183.
2. Магомедмирзаев М. М. Пути выявления и использования генетических ресурсов ценных растений. — В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Осная генетика. М., ВИННИТИ, 1978, т. 3, с. 130—168.
3. Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, Высшая школа, 1974, 448 с.
4. Falconer D. S. Introduction to Quantitative Genetics. Edinburgh—London, Oliver and Boyd, 1960, 365 pp.
5. Плехинский Н. А. Наследуемость. Новосибирск, ИИСО СО АН СССР, 1964, 196 с.
6. Соколов И. Д. Ограничения известных методов определения коэффициента наследуемости и возможности его использования в селекции растений различающихся по системам размножения. — В кн.: Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М., Наука, 1978, с. 100—105.
7. Добрина А. И. К вопросу о наследуемости количественных признаков у растений. — В кн.: Практические задачи генетики в сельском хозяйстве. М., Наука, 1971, с. 308—317.
8. Дашлер В. Я., Рахаль И. Д., Мафлер Г. М. Сравнительная оценка некоторых методов определения наследуемости количественных признаков у растений. — Изв. АН ЛатвССР, 1975, № 9, с. 47—52.
9. Рокицкий П. Ф., Добрина А. И. Вычисление коэффициента наследуемости количественных признаков. — В кн.: Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск, Наука, 1976, с. 104—111.
10. Рахаль И. Д., Дашлер В. Я. Современные методы определения коэффициента наследуемости количественных признаков у растений. — Изв. АН ЛатвССР, 1973, № 7, с. 12—19.
11. Драгавцев В. А. Методы популяционного эксперимента с растениями. — В кн.: Успехи современной генетики. М., Наука, 1974, вып. 5, с. 221—229.
12. Niamkoong G., Souilize A. E. Problems in Estimating Genetic Variance. — *Silvae Genetica*, 1970, vol. 19, N 2—3, pp. 74—77.
13. Драгавцев В. А. Основные методы оценки наследуемости количественных признаков у растений. — В кн.: Методы исследований с зернобобовыми культурами. Т. 1. Орел, 1971, с. 77—92.
14. Рокицкий П. Ф., Савченко В. К., Добрина А. И. Генетическая структура популяций и ее изменения при отборе. Минск, Наука и техника, 1977, с. 140.
15. Smith H. F. An Empirical Law Describing Heterogeneity in the Fields of Agricultural Crops. — *J. Agric. Sci.*, 1938, vol. 28, N 1, pp. 1—23.
16. Shrikhande V. J. Some Considerations in Designing Experiments on Coconut Trees. — *J. Indian Soc. Agricul. Statistics*, 1957, vol. 9, pp. 82—99.
17. Перегудов В. Н. Метод наименьших квадратов и его применение в исследованиях. М., Статистика, 1965, 340 с.
18. Sakai K. I., Hatakeyama S. Estimation of Genetic Parameters in Forest Trees Without Raising Progeny. — *Silvae Genetica*, 1963, vol. 12, N 5, pp. 152—157.
19. Петров С. А. Влияние некоторых статистических параметров популяций на эффективность отбора фенотипов по количественным признакам. — В кн.: Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974, с. 89—92.
20. Kedharnath S., Chetty C. K. R., Rawat M. S. Estimation of Genetic Parameters in Teak (*Tectona grandis*) without Raising Progeny. — *Indian Forster*, 1969, vol. 95, N 4, pp. 238—245.

21. Сахаров В. И. Принципы селекции сосны обыкновенной в лесах Кокчетав-Муныктинского мелкосоловника. Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1968.
22. Чемарина О. В. Определение некоторых генетических параметров в лесных популяциях. — В кн.: Материалы научной конференции молодых ученых. Вып. 3. ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства Гослесхоза СССР. Пушкино, 1974, с. 18—26. Рукопись депонирована в ВИНТИ 20 мая 1975 г., № 1492-75 Дел.
23. Mønsterg F., Horn W. Biometrisch-genetische Untersuchungen an Klonen *Nachformungsarten* bei *Pinus radiata* L. — *Theor. Applied Genet.*, 1973, vol. 40, N 3, pp. 130—137.
24. Драгаев В. А. Экспериментальное сопоставление трех принципов оценки фенотипической изменчивости количественных признаков в растительных популяциях. — *Генетика*, 1972, т. 8, № 5, с. 28—34.
25. Рашаль И. Д., Дишлер В. Я. Определение наследуемости количественных признаков гороха методом Шрикганди. — В кн.: Пути повышения продуктивности животных и растений. Рига, Зиллатне, 1975, с. 116—117.
26. Мартынов С. П. К применению принципа Шрикганди для оценки генотипической вариации количественных признаков пшеницы. — *Изв. СО АН СССР. Сер. биологич. наук*, 1975, вып. 1, с. 82—89.
27. Мартынов С. П. Экспериментальная проверка метода Шрикганди и его модификация. Новосибирск, Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1976, 13 с. Рукопись депонирована в ВИНТИ 12 окт. 1976 г., № 3619-76 Дел.
28. Horn W. Schätzung der genotypischen Varianzen bei Pflanzen mit mehrjähriger Generationsdauer. — *Acta Agricult. Scandinav.*, 1966, suppl. 16, pp. 91—97.
29. Драгаев В. А. Пути и принципы выявления малых мутаций у растений. — В кн.: Индуцированный мутагенез у растений. Таллин, 1972, с. 47—54.
30. Namkoong G., Miller D. L. Estimation of Non-Linear Parameters for a Non-Asymptotic Function. — *Biometrics*, 1968, vol. 24, N 2, pp. 439—440.
31. Драгаев В. А. Быстрые методы разграничения генотипической и паратипической изменчивости количественных признаков в растительных популяциях. — Второй съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров. Выставка IV. Генетика, селекция и гибридизация сельскохозяйственных животных. (Тезисы работ) Выпуск III. М., 1972, с. 138.
32. Рашаль И. Д., Дишлер В. Я. Определение генотипической изменчивости и коэффициента наследуемости количественных признаков гороха методом Шрикганди. Рига, Институт биологии АН ЛатССР, 1977, 29 с. Рукопись депонирована в ВИНТИ 27 марта 1978 г., № 1022-78 Дел.
33. Мартынов С. П. Разграничение генотипической и средовой вариации модифицированным методом Шрикганди. — *Генетика*, 1977, т. 13, № 5, с. 776—784.
34. Sakai K. I., Mukai G. H. Estimation of Genetic, Environmental and Competitive Variances in Standing Forests. — *Silvae Genetica*, 1967, vol. 16, N 5—6, pp. 149—152.
35. Hühn M. Untersuchungen zur Konkurrenz zwischen verschiedenen Genotypen in Pflanzenbeständen. I. Modification der Methode von Sakai zur Schätzung der genetischen Umwelt und Konkurrenzvarianz einer Population. — *Silvae Genetica*, 1969, vol. 18, N 5—6, pp. 186—192.
36. Hühn M. A New Method of Estimating Broad Sense Heritability. — *Proc. Joint IFRO Meeting Session II, Stockholm, 1974*, pp. 79—96.
37. Hühn M. Estimation of Broad Sense Heritability in Plant Populations: an Improved Method. — *Theor. Applied Genet.*, 1975, N 2, pp. 87—99.
38. Драгаев В. А., Сахаров В. И. К методике статистического анализа длительных модификаций в растительных популяциях. — *Журнал общей биологии*, 1972, т. 33, № 6, с. 733—739.
39. Мартынов С. П., Крупнов В. А., Драгаев В. А. Применение метода Шрикганди для оценки материала в селекционном питомнике. — В кн.: Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М., Наука, 1978, с. 84—88.
40. Рашаль И. Д. Возможность определения компонент фенотипической изменчивости количественных признаков в популяциях растений методом Шрикганди. — В кн.: Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М., Наука, 1978, с. 88—93.
41. Рашаль И. Д., Веверис А. Л. Использование метода Шрикганди для определения генетических параметров популяций ели. — *Лесоведение*, 1979, № 4, с. 63—69.
42. Мартынов С. П. Модификация метода Шрикганди для оценки генотипической изменчивости растительной популяции. — В кн.: Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск, Наука, 1976, с. 135—142.
43. Рашаль И. Д. Применение метода Шрикганди для оценки генотипической

43. изменчивости количественных признаков растений. — В кн.: Генетико-селекционные исследования в Латвийской ССР. Рига, Зинатне, 1976, с. 18—19.
44. Ращаль И. Д. Определение наследуемости количественных признаков растений методом Шрикланди. — Тез. докл. III съезда Белорусского общества генетиков и селекционеров. Минск, 1976, с. 177.
45. Мартынов С. П. Тест достоверности метода Шрикланди. — Тез. докл. третьего съезда Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. П. Вавилова. Л., Наука, 1977, с. 297.
46. Мартынов С. П. Дополнительные ограничения метода Шрикланди и их проверка. — Цитология и генетика, 1978, т. 12, № 1, с. 24—31.
47. Ращаль И. Д. Анализ метода Шрикланди с помощью моделирования на ЭВМ. — Изв. АН ЛатвССР, 1979, № 8, с. 135—139.
48. Диндлер В. Я., Ращаль И. Д. Метод определения коэффициента наследуемости количественных признаков растений без смеси поколений. — Изв. АН ЛатвССР, 1973, № 7, с. 20—23.
49. Мауринь А. М. О диагностике гетерогенности популяций древесных пород. — В кн.: Генетические исследования древесных в ЛатвССР. Рига, Зинатне, 1976, с. 17—24.
50. Мауринь А. М., Михайлова В. И., Ратсева Л. З. Тест гетерогенности популяции для прогноза ее динамики. — В кн.: Моделирование и прогнозирование в ботанике. Вып. 3. Рига, Латв. гос. университет, 1975, с. 31—39.
51. Peatce S. C. An Examination of Fairfield Smith's Law of Environmental Variation. — J. Agric. Sci., Camb., 1976, vol. 87, pp. 21—24.

Институт биологии АН ЛатвССР
 НИИ сельского хозяйства Юго-Востока (г. Саратов)

Дата поступления 28 III 1979 года

THE EFFECT OF IRRADIATION ON THE VARIABILITY AND THE
CORRELATIVE RELATIONSHIPS OF QUANTITATIVE CHARACTERS
OF *ARABIDOPSIS THALIANA*

I. D. RASHALS

Institute of Biology, of the Academy of Sciences of the
Latvian SSR, Salaspils, USSR

received 7/7/60

Previously we have reported (DISHLERS, RASHALS, 1977) on the influence of irradiation on the population of *A. thaliana* made up from three races: *Er*, *vc'er* and *g'lan*. The presence of intense directional and stabilizing selection was shown, the basis of which was an increased genotypic variability of populations caused by irradiation. However, the kind of alterations in the correlations of characters under irradiation, undoubtedly, considerably influencing the genetic processes in populations subjected to selection, had not been studied.

The data presented with the study of the effect of irradiation on the value of mutation variability and the correlative relationships of quantitative characters of *A. thaliana* in generations of M_1 and M_2 after irradiation by γ -rays. The race *vc'er*, the most radioresistant one of the three races (DISHLERS, RASHALS, 1977), which finally prevailed in the irradiated populations was also studied.

MATERIAL AND METHODS

Air-dry seeds of the race *vc'er* were subjected to γ -irradiation at the doses of 10 and 40 kr. The irradiated and control plants were grown under continuous illumination in plastic dishes filled with soil. Four quantitative characters were

studied: plant height, stalk length, inflorescence length, and the number of internodes. The M_2 generation was submitted to the final analysis.

RESULTS

The data obtained in the M_1 and M_2 are considered separately. Plant response to the irradiation in either of these two generations gives information of various kinds. If the facts of M_2 characterize mainly, the consequences of changes occurring in the genetic systems of the organisms, the response of M_1 shows mainly the physiological and biochemical alterations of development induced by irradiation.

Table 1 gives the mean values of the characters studied in M_1 . The data presented show the different response of the characters to irradiation. Treatment of seeds with γ -rays at the dose of 10 kr stimulated the development of the inflorescence by increasing its length considerably, resulting in an increased plant height. The other two characters yielded no significant changes. Irradiation at the dose of 40 kr had a depressive effect on the development of vegetative organs of the plants resulting in a decreased length. There was no significant decrease in plant height since its majority is made by the length of inflorescence almost not differing from the control at such an irradiation.

In Table 2 the coefficients of phenotypic correlation between the characters in the generation of irradiation are demonstrated. As it can be seen from the data all the characters of the control plants are rather highly correlated. Under irradiation the alteration of correlative relationships between the number of internodes and the other characters were observed. After irradiation at the dose of 10 kr the coefficients of correlation increased, but at the dose of 40 kr they decreased below those of the control plants.

Table 1. The mean values of the characters of *A. thaliana* race *vulgaris* in M_2

| treatment | character | | | | number of plants |
|-----------|--------------------|--------------------|----------------------------|----------------------|------------------|
| | plant height cm | stalk length cm | inflorescence length cm | number of internodes | |
| control | 9.7 ± 0.8 | 4.3 ± 0.3 | 5.4 ± 0.3 | 3.1 ± 0.1 | 59 |
| 10 kr | 12.3 ± 0.6** | 4.6 ± 0.2 | 7.7 ± 0.3*** | 3.1 ± 0.1 | 70 |
| 40 kr | 9.1 ± 0.6 | 3.2 ± 0.2** | 5.3 ± 0.4 | 2.8 ± 0.1 | 100 |

** = deviation from the control significant at $\alpha = 0.01$

*** = deviation from the control significant at $\alpha = 0.001$

Table 2. Coefficient values of phenotypic correlation between the characters of *A. thaliana* race *vulgaris* in M_2

| treatment | plant height / stalk length | plant height / inflorescence length | plant height / number of internodes | stalk length / inflorescence length | stalk length / number of internodes | inflorescence length / number of internodes |
|-----------|-----------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|---|
| control | 0.671 | 0.934 | 0.567 | 0.627 | 0.740 | 0.353 |
| 10 kr | 0.853 | 0.969 | 0.648 | 0.711 | 0.742 | 0.536 |
| 40 kr | 0.459 | 0.972 | 0.372* | 0.713 | 0.604 | 0.230* |

* = difference from the correlations of characters of plants irradiated at the dose of 10 kr significant at $\alpha = 0.05$

As it can be seen in Table 1 the number of internodes was the only character having no considerable alterations under irradiation. At the same time the other characters showed a certain response to the irradiation of one or another dose. In the result the irradiation caused changes of correlative relationships between the number of internodes and the other characters.

Table 3 presents the results of the interfamily analysis of variance of the four investigated characters. Irradiation caused a significant increase in the difference between the families. In variants under irradiation the genotypic variance sharply increased and accordingly with it the heritability of the studied characters. This fact proves the existence of intense mutation processes.

Table 3. Results of analysis of variance in M_2

| treatment | MS_B | MS_n | σ_g^2 | h^2 | number of plants | number of families |
|-----------------------------|----------|--------|--------------|-------|------------------|--------------------|
| <u>plant height</u> | | | | | | |
| control | 25.96* | 10.10 | 1.57 | 0.134 | 94 | 9 |
| 10 kr | 51.49*** | 10.32 | 3.22 | 0.243 | 362 | 28 |
| 40 kr | 76.43*** | 7.51 | 4.64 | 0.302 | 542 | 36 |
| <u>stalk length</u> | | | | | | |
| control | 2.80 | 2.65 | 0.01 | 0.005 | 94 | 9 |
| 10 kr | 4.42*** | 1.81 | 0.20 | 0.101 | 362 | 28 |
| 40 kr | 10.39*** | 1.50 | 0.60 | 0.265 | 542 | 36 |
| <u>inflorescence length</u> | | | | | | |
| control | 15.42* | 6.56 | 0.87 | 0.116 | 94 | 9 |
| 10 kr | 34.35*** | 6.50 | 2.16 | 0.249 | 362 | 28 |
| 40 kr | 39.97*** | 5.71 | 2.29 | 0.265 | 542 | 36 |
| <u>number of internodes</u> | | | | | | |
| control | 1.90* | 0.74 | 0.12 | 0.134 | 94 | 9 |
| 10 kr | 0.67 | 0.67 | 0 | 0 | 362 | 28 |
| 40 kr | 3.71*** | 0.63 | 0.21 | 0.247 | 542 | 36 |

* : $\alpha = 0.05$

*** : $\alpha = 0.001$

The variations depressed the development of the plants which is proved by the data of Table 4 where a decrease of the mean value in M_2 of the characters studied is shown. A depression of the development is stated also by treating the seeds with the dose of 10 kr, though under such a dose a significant effect was observed in M_1 .

Table 4. The mean values of the characters of *A. tritarsa* race *vulgaris* in M_2

| treatment | character | | | | number of plants |
|-----------|-------------------|-------------------|---------------------------|----------------------|------------------|
| | plant height (cm) | stalk length (cm) | inflorescence length (cm) | number of internodes | |
| control | 10.0 ± 0.4 | 3.9 ± 0.2 | 6.2 ± 0.3 | 2.7 ± 0.1 | 94 |
| 10 kr | 8.1 ± 0.2*** | 3.1 ± 0.1** | 5.0 ± 0.2** | 2.2 ± 0.1*** | 362 |
| 40 kr | 7.7 ± 0.2*** | 2.7 ± 0.1*** | 4.9 ± 0.1*** | 2.1 ± 0.1*** | 542 |

** : deviation from the control significant at $\alpha = 0.01$

*** : deviation from the control significant at $\alpha = 0.001$

Table 5 presents the coefficients of correlation in M_2 . The coefficients of genotypic correlation were estimated by two ways, the analysis of covariance and by calculating the correlation between the family means. For all doses of irradiation between all the pairs of characters the coordinated change of these coefficients is observed. However, the absolute values of the coefficients of genotypic correlation calculated by the covariation analysis are higher than those calculated by the family means, and in some cases they surpassed the value of 1.0. Therefore by comparison of the genetical correlation between the characters the coefficients calculated on the basis of family means were used.

Table 5. Coefficients of heritability (r_{ph}), environmental (r_e) and genotypic correlation calculated by the covariance analysis (r_g) and by the family means (r'_g).

| coefficient of correlation | treatment | characters | | | | | |
|----------------------------|-----------|------------|-------|--------|-------|--------|-------|
| | | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 2-3 | 2-4 | 3-4 |
| r_{ph} | control | 0.615 | 0.379 | 0.452 | 0.167 | 0.659 | 0.167 |
| | 10 kr | 0.535 | 0.328 | 0.293 | 0.304 | 0.560 | 0.091 |
| | 40 kr | 0.610 | 0.313 | 0.422 | 0.235 | 0.683 | 0.167 |
| r_e | control | 0.598 | 0.363 | 0.362 | 0.109 | 0.642 | 0.041 |
| | 10 kr | 0.625 | 0.311 | 0.325 | 0.250 | 0.611 | 0.082 |
| | 40 kr | 0.489 | 0.395 | 0.273 | 0.650 | 0.602 | 0.005 |
| r_g | control | 2.340 | 1.030 | 1.110 | 3.010 | 2.450 | 1.170 |
| | 10 kr | 0.770 | 0.380 | 0 | 0.630 | 0 | 0 |
| | 40 kr | 0.860 | 0.350 | 0.780 | 0.700 | 0.910 | 0.630 |
| r'_g | control | 0.754 | 0.950 | 0.802 | 0.524 | 0.886 | 0.631 |
| | 10 kr | 0.697 | 0.368 | 0.184* | 0.496 | 0.221* | 0.147 |
| | 40 kr | 0.755 | 0.348 | 0.632 | 0.507 | 0.829 | 0.428 |

* : significant deviation from the control at $\alpha = 0.05$

1 = plant height

2 = stalk length

3 = inflorescence length

4 = number of internodes

The coefficients of phenotypic correlation between the characters studied had no significant alterations though they tend to decrease after the irradiation at the dose of 10 kr in pairs including the number of internodes. The coefficients of genotypic correlation decreased in this case significantly while the value of the environmental correlation did not change.

DISCUSSION

According to Table 3 it can be seen that γ -irradiation appears to be an effective factor increasing the genotypic variance of quantitative characters in A. thaliana from two (the number of internodes) to some ten times (the stalk length). Although the mutations caused mainly the depression of the development of characters, the chances of selection in opposite direction are increased in the irradiated populations which was proved by the experimental data obtained by DISHLERS and RASHALS (1977). Similar conclusions were made on A.thaliana by BROK (1967).

Irradiation might cause significant changes in the correlative interrelationships of quantitative characters of plants. Previously in experiments with barley (RASHALS, 1976) a wave-like dependence of the phenotypic correlations on the irradiation dose had been discovered: the small doses having a stimulating effect caused a decrease, and higher doses increased the correlative relationships of quantitative characters in M_2 . In this work an increase in the level of the genotypic correlation was shown at the radiation doses yielding maximum mutagenic effect in M_2 which could be explained by the pleiotropic action of induced mutations. Decrease of the value of the coefficient of phenotypic correlations has also been observed by the experiment presented through the treatment of seeds at the stimulative dose of irradiation (10 kr).

At the higher dose of irradiation (40 kr) the genotypic correlations are increased and reached the control level without surpassing it. On one side, it is connected with high values of genotypic correlation in the control, on the other side, it is possible that the dose of 40 kr in the radio-resistant race vcl'er is not high enough for inducing mutations causing more closer correlative connections than in the control.

In M_1 as well as in M_2 most significant changes occurred in the phenotypic and genotypic correlations within the characters paired when the number of internodes is included. At the same time this is the most stable character, the number of internodes in M_1 had no significant changes. The same character appeared to have the lowest mutability. The given facts reveal that the possibility of alteration of correlations between the quantitative characters are determined by their unequal response to the action of extreme factors.

Thus the irradiation causes both an increase in the degree of the genetic variability of characters and changes in their genetic correlation. These phenomena appear to be as a base for an increased efficiency of the natural and artificial selection in the irradiated populations. The possibility of changes in the genotypic correlations is of rather great interest, because it determines considerably the efficiency of indirect as well as complex selection.

REFERENCES

- BROK, R.D.: Abhandl. Dtsch. Wiss. Berlin Kl. Med. N2, 263-267 (1967)
DISHLERS, V.Y. and I.D. RASHALS: Arabid. Inf. Serv. 14, 53-61 (1971)
RASHALS, I.D.: Diss. thesis (1976)

хромосомы образуют микроядра, и вместо тетрад формируются пять или даже больше клеток, сильно выражен гетерозис

Выводы

У межродовых гибридов *Lolium x Festuca* повышенная в сравнении с родом *Lolium* зимостойкость.

У гибридов первого поколения заметно нарушен процесс мейоза и очень низкая семенная продуктивность.

Получение амфиципидов, содержащих полностью генетический материал двух видов, — перспективное направление селекции при межродовой гибридизации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ницше В.—XII Междунар. конгр. по луговедению, Т. 2, М., 1977, с. 324—325.
2. Паушева З. И. Практикум по цитологии растений, М., 1970, 256 с.
3. Borlani M., Kirby M.—*New Phytologist*, 1977, v. 75, № 3, p. 661—674.
4. Dijkstra J., A. L. F.—*Evolution*, 1975, v. 24, № 3, p. 743—749.

И. Н. Холмс, И. Д. Рашаль

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У РАЙГРАСА ВЕСТЕРВОЛЬДСКОГО

Задача современной селекции заключается в том, чтобы создаваемые сорта были способны в максимальной степени реализовать генетический потенциал урожайности культуры в конкретных природно-климатических условиях. Эффективность реализации селекционных программ во многом зависит от степени изученности признаков, связанных с продуктивностью растений. На ранних этапах селекции, когда необходимо отобрать лучшие генотипы по хозяйственно ценным признакам, характеризующимся сильной изменчивостью, желательно проводить тщательную и ускоренную оценку селекционного материала.

В этой связи нами поставлена задача изучить особенности ряда количественных признаков у райграса вестервольдского и на основе экспериментальных данных рассмотреть некоторые вопросы эффективности отбора. В настоящей статье сообщаем

ются результаты экспериментов по изучению сбора сухого вещества, облиственности и количества побегов у коллекции райграса востервиндского. Изменчивость количественных признаков его рассматривалась в работе [1].

Материал и методика

Для экспериментальной работы в 1972—1976 гг. использовались сорта и образцы райграса востервиндского из коллекции Всесоюзного института растениеводства им. Н. И. Вавилова (табл.). К изучению были привлечены сорта и образцы различного географического происхождения, в основном из северозападной и средней части Европы.

Семена изученных сортов высевали в ящиках для выращивания рассады. Рассаду в возрасте 15—20 дней пересаживали в поле по одному растению в лунку на расстоянии 50×50 см. Было высажено по 100 растений каждого сорта в один рядок без повторностей.

В фазе начала цветения методом случайной выборки выделили по 10 растений из каждого сорта для изучения изменчивости количественных признаков. У каждого из 10 растений по трем укосам определяли сбор сухого вещества, облиственность и количество побегов. При статистической обработке опытных данных изучения изменчивости количественных признаков по годам и укосам вычислены: средняя арифметическая (\bar{X}) и коэффициент вариации (V). При помощи однофакторного дисперсионного анализа определены средовая (σ^2) и генотипическая (σ^2_g) дисперсии и рассчитан коэффициент наследуемости (h^2) [2].

Результаты и обсуждение

Средние арифметические данные изученных признаков показали, что количественные признаки как по годам, так и по укосам имели сильно выраженную изменчивость. Сравнение \bar{X} по отдельным укосам в разные годы проведения опытов указывает на то, что наименьший разброс среднего арифметического по всем признакам наблюдается в первом укосе, а наибольший — в третьем. Изменчивость сбора сухого вещества в большей мере проявилась в 1972 и 1976 гг. Сопоставление данных средовой и генотипической дисперсии указывает, что в 1972 и 1974 гг. большая часть изменчивости была связана с генотипическим разнообразием сортов.

Список изученных сортов и образцов райграса вестервольдского

| Сорт | Присущая де- вис | 1957 г. | 1971 г. | 1974 г. | 1977 г. |
|------------------------------|---------------------|---------|---------|---------|---------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Barenza | Голландия | - | - | - | - |
| Barwoltra | " | - | - | - | - |
| C. F. | " | - | - | - | - |
| Eclata | " | - | - | - | - |
| Energia | " | - | - | - | - |
| Local strain | " | - | - | - | - |
| Luna | " | - | - | - | - |
| Molto | " | - | - | - | - |
| Weldra | " | - | - | - | - |
| Wetvo | " | - | - | - | - |
| Teweta | " | - | - | - | - |
| Образец к-32291 | " | - | - | - | - |
| Образец к-32292 | " | - | - | - | - |
| Образец к-35481 | " | - | - | - | - |
| Образец к-35503 | " | - | - | - | - |
| Kameke | ФРГ | - | - | - | - |
| N. F. G. | " | - | - | - | - |
| Ostsaat—Völkentode | " | - | - | - | - |
| Novanna Vereduna | " | - | - | - | - |
| Предхарьятский I | СССР | + | - | - | + |
| Ядромский | " | - | - | - | + |
| Образец к-31202 | " | - | - | - | + |
| Образец к-36998 | " | - | - | + | - |
| Образец к-36056 | Бразилия | - | - | - | + |
| Образец к-36057 | " | - | - | - | + |
| Образец к-36059 | " | - | - | - | + |
| Harvest | Новая Зеландия | - | + | - | - |
| Rotation Ryegrass | " | + | - | - | + |
| Tama R, | " | - | - | - | + |
| Gulf | США | - | - | - | - |

| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---------------------------|--------------|---|---|---|---|
| Magnoha | США | — | — | — | + |
| Образец к-35702 | Австралия | — | — | — | — |
| Dusas E. F. 486 | Бельгия | — | — | — | — |
| RCN-7-Н | Канада | — | — | — | + |
| Образец к-35255 | Италия | — | — | — | — |
| Roznovsky | Чехословакия | — | — | — | + |
| Veitbürger Anna | ГДР | — | + | — | — |

Усл. обозн. — изучались; — не изучались.

Анализ изменчивости сбора сухого вещества показывает, что самая низкая изменчивость обнаруживается в первом укусе. Все показатели как генотипической, так и средовой изменчивости увеличиваются от 1-го к 3-му укусу. Во все годы проведения опытов генотипическая дисперсия была большей, чем средняя.

Изменчивость облиственности также различная. В среднем за три укуса она в большей мере проявилась в 1972 г., в меньшей — в 1973 г.

Сравнение облиственности по укусам в разные годы опыта показывает, что фенотипическая изменчивость этого признака во 2-м и 3-м укусах более низкая, чем в первом. Фенотипическая изменчивость облиственности в 1-м укусе в большей мере обусловлена генетическими различиями.

Изменчивость количества побегов показывает, что фенотипическая изменчивость выражена сильнее. Во все годы проведения опытов, за исключением 1976 г., изменчивость была обусловлена преимущественно генотипическим разнообразием. Наименьшей генотипической дисперсией характеризуется первый укус.

Выводы

1. Изменчивость количественных признаков по годам, выраженная коэффициентом вариации, составляет: сбор сухого вещества (г/растение в сумме за 3 года) — $36,1 \pm 2,2$ — $60,1 \pm 2,9$ %; облиственность (% в среднем за 3 укуса) — $22,7 \pm 1,4$ — $45,3 \pm 2,2$ %, количество побегов (в сумме за 3 укуса) — $36,0 \pm 2,2$ — $57,2 \pm 3,0$ %.

2. Генотипическая изменчивость количественных признаков по годам, выраженная коэффициентом наследуемости, составляет:

сбор сухого вещества — 0.367—0.778, облиственность — 0.342—0.849; количество побегов — 0.338—0.734.

3. Наибольшие генетические различия между изученными образцами установлены:

по сбору сухого вещества в 1972 г. ($h^2=0.778$) и 1974 г. ($h^2=0.577$); по облиственности в 1972 г. ($h^2=0.849$) и 1974 г. ($h^2=0.616$); по количеству побегов в 1972 г. ($h^2=0.723$), в 1973 г. ($h^2=0.533$) и 1974 г. ($h^2=0.520$).

По всем изученным признакам доля генотипической изменчивости обычно больше в первом укосе, чем в остальных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Холмс И. И.— В кн.: Генетико-селекционные исследования в Латв. ССР. Рига, 1976, с. 53—54.

2. Рашаль И. Д., Диншлер В. Я.— Изв. АН ЛатвССР, 1973, № 7, с. 12—19.

Х. Р. Ранка

ЯВЛЕНИЕ ОТАВНОСТИ ПРИ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЙ ОЦЕНКЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА МНОГОЛЕТНИХ ТРАВ

Целенаправленный выбор исходного материала и правильное его использование предрешают успех селекционной работы с многолетними травами. Должного внимания заслуживают методы ускоренной оценки, ранней диагностики по хозяйственно-биологическим признакам. Немаловажное значение при этом имеет жизнестойкость растений, характеризующая пригодность селектируемого материала к данным условиям произрастания и намеченному режиму использования [8, 6, 3, 1].

Непосредственное влияние на жизнестойкость многолетних трав оказывает систематическое удаление их надземной вегетативной массы, т. е. скармливание пастбищных угодий, а также стрижка дерновых покровов садово-паркового хозяйства [9, 7]. Повторное, многократное удаление ассимилирующего аппарата — надземных побегов вместе с зелеными листьями —

Из полученным данным можно заключить, что рассмотренные методы не следует применять для оценки h^2 у обикроссов, а для оценки h^2 у f_2 лучше всего использовать методы 1 и 4. При низких или нулевых h^2 они дают более правильные оценки.

Шокинский Н.А. Наследственность. - Новосибирск: Сибирск. отд. АН СССР, 1964. - 136 с.

Роклицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. - Минск: Высшая школа, 1974. - 448 с.

Роклицкий П.Ф., Завченко В.К., Зосина А.И. Генетическая структура популяций и ее изменения при отборе. - Минск: Наука и техника, 1977. - 200 с.

Серебровский А.С. Генетический анализ. - М.: Наука, 1970. - 324 с.

Уроах В.В. Биометрические методы. - М.: Наука, 1964. - 415 с.
Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh - London, 1960. - 365 p.

Powers L. The nature of the series of environmental variances and the estimation of the genetic variances and the geometric means in crosses involving species of Lycopersicon. - Genetics, 1942, 27, p. 561-575.

Wright S. The result of crosses between inbred strains of guinea pigs, differing in number of digits. - Genetics, 1934, 19, p. 537-551.

УДК 651.52:58.06/04

И.Д.Раваль

Институт биологии АН ЛатССР, Сялвасяльс

ЗНАЧЕНИЕ КОЭФИЦИЕНТОВ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ

ПРИ ОТБОРЕ И ВОЗМОЖНОСТЬ ИХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ

Эффективность отбора в популяции растений по признаку, для которого известен коэффициент наследуемости h^2 можно определить по выражению

$$R = ih^2 \sigma_p,$$

где R - реакция на отбор; i - интенсивность отбора; σ_p - фенотипическое стандартное отклонение. Но проводя отбор только по одному из признаков, мы одновременно затрагиваем и многие другие, так как все они в большей или в меньшей степени взаимосвязаны. В частности, в поколениях после отбора мы можем наблюдать изменение по признаку, не подвергнутому отбору, т.е. так называемый косвенный эффект отбора.

Естественно, что отсюда и направленность косвенного эффекта

отбора зависят от характера взаимосвязи признаков. Оценить ее можно коэффициентом корреляции.

Наиболее просто вычисляются генотипический коэффициент корреляции, для чего используются фенотипические значения признаков особи. Однако поскольку фенотипические значения признаков отражают как влияние генотипа, так и средовых воздействий, фенотипические коэффициенты корреляции также содержат два компонента: генотипический и средовый (паратипический). Степень паратипической корреляции не влияет на формирование косвенного эффекта отбора. Поскольку паратипическая корреляция может быть противоположна направлению генотипической корреляции, нередко возникают ситуации, когда генотипические и фенотипические корреляции различаются как по величине, так и по знаку (Элкоро, Киселева, 1969).

Соотношение между фенотипическим (r_p), генотипическим (r_g) и паратипическим (r_e) коэффициентами корреляции устанавливает равенство (Zengle, 1961)

$$r_p = r_g h_x h_y + r_e \sqrt{(1 - h_x^2)(1 - h_y^2)}$$

где h — квадратный корень из коэффициента наследуемости признака x и y . Следовательно, чем выше наследуемость изучаемых признаков, тем больший вклад в фенотипическую корреляцию вносит генотипический компонент, и наоборот.

Коэффициент генотипической корреляции является корреляцией генотипических значений признаков. Различают кроме того генетический коэффициент корреляции r_g , т.е. корреляцию аллельных значений признака (Гинзбург, Элкоро, 1973). Для самоспонтанно расщепляющихся растений при отсутствии расщепления, когда генотипы потомков и родителей идентичны, значения генотипической и генетической корреляции совпадают.

Величину генетической корреляции можно оценить по потомству, используя для этого формулу Райзеля (Razel, 1943):

$$r_g = \sqrt{\frac{cov_{x_2 y_1} cov_{y_2 x_1}}{cov_{x_2 x_2} cov_{y_2 y_1}}}$$

где cov — фенотипическая ковариация, а индексы 1 и 2 у признаков x и y означают родительское и дочернее поколения.

Однако в растениеводстве наиболее часто генетическую корреляцию находят по выделению (Robinson et al., 1951)

$$r_g = \frac{COV_{xy}}{\sigma_x \sigma_y},$$

где COV_{xy} - генетическая ковариация, а σ_x и σ_y - генетические стандартные отклонения признаков x и y . Их значения определяются анализом ковариации и дисперсионным анализом соответственно.

Если изучаемая совокупность может быть разделена на генетически однородные группы (семьи, линии, клоны и т.д.), то коэффициент генотипической корреляции можно найти как корреляцию средних арифметических таких групп (Драганцев, 1973). Это возможно потому, что среднее арифметическое в этом случае репрезентирует (при правильной организации опыта) генотипическое значение признаков соответствующей группы.

Зная величину генетической корреляции между признаками возможно рассчитывать эффект косвенного отбора по признаку x на признак y :

$$R_{yx} = i_x h_x h_y r_g \sigma_y^{-1}$$

Теперь мы имеем возможность сопоставить эффективность косвенного и прямого отбора (Scheinberg, 1967)

$$\eta = \frac{R_{yx}}{R_{xy}} = \frac{i_x h_y}{i_y h_x}$$

Из приведенного уравнения видно, что в отдельных случаях косвенный отбор может оказаться эффективнее прямого при достаточно больших R_{yx} и при условии, что наследуемость признака x (по которому ведется косвенный отбор) существенно выше наследуемости признака y . Из сказанного ясно, почему часто прямой отбор по сложному признаку с небольшой наследуемостью, например по продуктивности, менее эффективен, чем отбор по одному из его элементов, обладавших высокой наследуемостью и тесной корреляцией со сложным признаком. Поэтому учет корреляционных взаимоотношений признаков с одновременным анализом структуры их изменчивости является необходимым этапом проведения осознанной селекционной работы. Использо-

зая полученные при этом данные можно составить наиболее рациональную стратегию отбора (Robinson et al., 1951; Miller et al., 1958).

В конкретной ситуации селекционер может столкнуться как с наличием нежелательных связей между признаками, так и с отсутствием корреляции между отдельными признаками, которая была бы желательной. Пример последней был приведен выше, когда описывалась эффективность косвенного отбора по элементам продуктивности. В качестве примера нежелательных связей можно привести положительную корреляцию между высотой стебля и прочностью корневой системы у ячменя. Отбирая в гибридной популяции растения с коротким стеблем, мы одновременно имеем нежелательный косвенный эффект отбора в виде снижения прочности корневой системы.

В связи с этим актуальным является вопрос о возможности экспериментального изменения коррелятивных связей количественных признаков растений. Начиная с работы Грегора (Gregory, 1955) широко освещены вопросы о способности мутагенов повлиять генотипическую дисперсию растений. Однако данных о их влиянии на взаимосвязь признаков очень мало и они противоречивы.

Мы изучали влияние ионизирующего излучения на фенотипические и генотипические корреляции ряда видов самоопыляющихся растений. В опытах с облучением семян ячменя была обнаружена волновая зависимость уровня корреляций от дозы гамма-облучения в M_2 поколении. Облучение в небольшой дозе (5 кр) привело к снижению фенотипических коэффициентов корреляции по сравнению с контролем, а в более высоких дозах - к возрастанию корреляции ее значений у растений контроля с максимумом при воздействии в дозах 10-20 кр (Ратаев, Ляшниц, 1973). Коэффициенты генотипической корреляции также имели пик при тех же дозах. Воздействие в дозах 10-20 кр в опыте было наиболее эффективным при индуцировании генотипической изменчивости. Для объяснения обнаруженного явления нами было выдвинуто предположение о том, что наблюдаемая волновая зависимость уровня корреляции от дозы облучения является проявлением двух одновременно протекающих процессов: нарушения взаимосвязанного развития признаков при облучении и повышения коррелятивной связи за счет делящегося эффекта индуцированных мутаций.

Схожие результаты были получены при гамма-облучении семян арабидопсиса и кормовых бобов. Возникновение химических мутагенов также может сильно изменить корреляционные связи количественных

признаков растений (Рашель, 1972). Так, замачивание семян ячменя в растворе ИЭМ привело ко отдельным комбинациям признаков к более чем семикратному повышению коэффициента уровня корреляции.

Таким образом, на основе приведенных данных в случаях, когда возникает необходимость нарушения нежелательных или создания новых взаимосвязей количественных признаков растений, можно рекомендовать применение мутагенов в широком диапазоне доз и затем проводить отбор растений в популяциях, обладающих желаемыми единичными корреляционными связями признаков.

Гинзбург Э.И., Никоро Э.С. К вопросу о генетических корреляциях. Сосуд. Дифференция и неравномерность. - Генетика, 1978, 2, № 2, с. 45-54.

Драганцев В.А. Методы оценки генотипической, генетической и экологической корреляции количественных признаков в растительных популяциях. - В кн.: Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов. М.: Наука, 1978, с. 45-57.

Никоро Э.С., Васильева Э.С. Сравнение генотипических и фенотипических корреляций. - 2 кн.: Вопросы математической генетики. М.: Наука и техника, 1968, с. 121-133.

Рашель И.Д. Изменение уровня корреляции признаков под влиянием мутагенных факторов. - В кн.: Проблемы биологии развития. М.: Наука, 1972, - 135 с.

Рашель И.Д., Шилин Н.С. Изменение фенотипических корреляций количественных признаков ячменя под воздействием мутагенов. - В кн.: Генетические и селекционные вопросы рационального использования мутагенов и радиации. М.: Издательство, 1978, с. 161-163.

Gregory J.C. Inbreeding or results (Arabis hurodone L. Agron. J., 1955, 47, p. 196-202.

Wassil L.M. The genetic basis for reconstructive selection indexes. - Genetics, 1943, 30, p. 474-490.

Miller P.A., Williams J.C., Robinson H.P., Clustock R.E. Estimates of genotypic and environmental variances and covariances in upland cotton and their implications in selection. - Agron. J., 1953, 50, p. 125-131.

Robinson H.P., Clustock R.E., Harvey P.H. Genotypic and phenotypic correlations in corn and their implications in selection. - Agron. J., 1951, 43, p. 282-287.

Scheinberg L. The sampling variance of the relative efficiency of indirect to direct selection. Using variational covariance components. - Austral. J. Statist., 1967, 3, p. 34-40.

Searle S.A. Phenotypic, genetic and environmental correlations. - Biometrics, 1962, 17, p. 474-480.

Новое в лабораториях ученых

УДК 582.282:633.16—573.087.1.632.07

И. Д. Рашаль, В. В. Васильев

ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБОВ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ ПОРАЖЕННОСТИ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ МУЧНИСТОЙ РОСОЙ

Природа неспецифической устойчивости растений к патогенам, несмотря на ее интенсивное изучение, остается к настоящему времени невыясненной [1], что в значительной мере затрудняет использование этого вида устойчивости в практической селекции. Одной из отличительных особенностей проявления неспецифической устойчивости является количественное различие в степени пораженности различных генотипов растений. Поэтому для успешного изучения природы и характера наследования неспецифической устойчивости необходимо использование таких методов учета степени пораженности, которые позволили бы эффективно оценить все градации этого количественного признака.

Тем не менее наиболее распространенным до настоящего времени способом остается глазомерная оценка в баллах [2, 3], которая позволяет оценить устойчивость растений лишь качественно. Более точную дифференциацию растений по степени устойчивости может дать учет площади пораженной поверхности листа, однако обычно он проводится посредством глазомерного сопоставления пораженного листа со специальным эталоном [4, 5]. В. Т. Эйзенберга и Г. Э. Кавац [16] использовали для этой цели телевизионный анализатор структуры изображений (ТАСИ), позволяющий получить точную оценку площади пораженной поверхности листа. Но значительным недостатком использования ТАСИ является необходимость специальной, весьма трудоемкой подготовки анализируемого материала, в частности дифференциальной окраски листьев и их обесхлорофиллирования. И. Г. Одицова и Л. А. Михайлова [7] для количественной оценки устойчивости пшеницы к бурой ржавчине определяли концентрацию спор, смываемых при встряхивании пораженных листьев, что также весьма сложно при изучении большого количества растений. Нами проводится изучение возможности применения некоторых, относительно несложных, способов точного количественного учета степени пораженности проростков ячменя мучнистой росой.

Мы используем следующую методику. Семена ячменя проращиваются в воде при комнатной температуре в рулонах, свернутых из фильтровальной бумаги. Заражение проводится на стадии 2—3-го листа (13—15-й день проращивания) встряхиванием инфекционного материала над рулонами с проростками. Уровень инфекционной нагрузки определяется подсчетом числа спор на единицу площади предметных стекол, расположенных при заражении между рулонами на специальной подставке на уровне проростков. Далее растения помещаются в раствор Кюппа в климатическую камеру при температуре 16°C. Все время выращивания растений находятся под стеклянными изоляторами типа «летучая мышь».

Анализ поражения проростков производят на 7-й день после заражения. При этом определяют число пустул на всей поверхности 2-го листа каждого растения, находят площадь листа, а также дают примерную оценку степени пораженности в баллах. Затем рассчитывают число пустул на единицу площади листа и число пустул на 1000 высевных при заражении спор.

По указанной методике изучали устойчивость 7 генотипов ячменя к расе D₃₁ (по классификации Новак [8]) мучнистой росы. Было проведено 18 серий эксперимента (одновременное заражение всех генотипов), в которых анализировали по 10 проростков каждого генотипа.

Таблица 1

УСРЕДНЕННАЯ ОЦЕНКА ПОРАЖЕННОСТИ ПРОРОСТКОВ ЯЧМЕНЯ
РАСОЙ D₃₁ МУЧНИСТОЙ РОСЫ

| Генотип | Число пустул на 1 см ² листа | Число пустул на 1000 спор | Пораженность в баллах |
|---------------------------|---|---------------------------|-----------------------|
| 'Майя' | 3,39±0,71 | 11,18±2,58 | 3,02±0,20 |
| 'Проктор' | 3,66±0,83 | 8,61±1,29 | 2,90±0,26 |
| 'Комбайнер' | 3,18±0,60 | 10,01±1,90 | 3,03±0,21 |
| 'Мишна' | 3,30±0,69 | 8,88±1,77 | 2,77±0,27 |
| 'Абава' | 3,84±0,62 | 13,39±3,64 | 3,11±0,22 |
| ВВ 6320 | 0,06±0,04 | 0,34±0,23 | 0,09±0,03 |
| Мутант 792-9 _а | 0,36±0,19 | 1,06±0,53 | 0,61±0,19 |

В табл. 1 представлены усредненные по всем сериям оценки пораженности. Изучаемые генотипы разделились четко на две группы: устойчивых и восприимчивых растений. К первой группе относится сорт ВВ 6320 и мутант 792-9_а, полученный у сорта 'Майя' в лаборатории генетики Института биологии АН ЛатвССР; остальные сорта оказались восприимчивыми. Если устойчивые генотипы образовали в среднем примерно 0,1 пустулу на 1 см² поверхности листа, то восприимчивые — более трех пустул. Балльная оценка пораженности в первой группе ниже 1,0, в то время как у восприимчивых растений 2,8—3,1. Дисперсионный анализ показал высокодостоверное влияние генотипических различий по устойчивости растений.

Наибольший интерес представляет оценка характера взаимосвязи использованных критериев пораженности растений и их зависимость от степени инфекционной нагрузки. В табл. 2 представлены коэффициенты корреляции между этими показателями отдельно по восприимчивым (на примере сорта 'Проктор') и устойчивым (мутант 792-9_а) рас-

Таблица 2

КОЭФФИЦИЕНТЫ КОРРЕЛЯЦИИ МЕЖДУ ПОКАЗАТЕЛЯМИ ПОРАЖЕННОСТИ И ДОЗой ИНФЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА У ВОСПРИИМЧИВОГО ('ПРОКТОР') И УСТОЙЧИВОГО (МУТАНТ 792-9_а) ГЕНОТИПОВ ЯЧМЕНЯ

| Показатель | Генотип | Пустулы на 1 см ² | Пустулы на 1000 спор | Баллы |
|------------------------------|-----------|------------------------------|----------------------|--------|
| Доза | 'Проктор' | 0,849 | -0,332 | 0,710 |
| | мутант | 0,014 | -0,206 | 0,126 |
| Пустулы на 1 см ² | 'Проктор' | | 0,084 | 0,715 |
| | мутант | | 0,936 | 0,939 |
| Пустулы на 1000 спор | 'Проктор' | | | -0,080 |
| | мутант | | | 0,818 |

тениям. Число пустул на 1 см² листовой поверхности и оценка в баллах коррелируют между собой и находятся в сильной положительной зависимости от степени инфекционной нагрузки. Напротив, число пустул на 1000 высевных при заражении спор не коррелирует с двумя другими оценками степени пораженности и находятся в слабой отрицательной взаимосвязи с дозой инфекционного материала. У устойчивых

РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА ПОРАЖЕННОСТИ ПРОРОСТКОВ ЯЧМЕНЯ
МЕТОДОМ ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ

| № | Компонента | Удельный вес, % | Сумма весов, % |
|---|--|--------------------|----------------------|
| 1 | Доза заражения | 41,1 | 41,1 |
| 2 | Плотность инфицирования | 27,9 | 69,0 |
| 3 | Устойчивость невосприимчивых сортов | 12,8 | 81,8 |

сортов наблюдается другая картина. В этом случае, когда на отдельных проростках развиваются лишь единичные споры, наблюдается тесная корреляция между показателями пораженности, но они не зависят от уровня инфекционной нагрузки.

На основе матрицы коэффициентов корреляции между показателями устойчивости и степенью инфекционной нагрузки у всех изученных генотипов был проведен анализ изменчивости методом главных компонент [9]. Этот метод многомерного статистического анализа позволяет выделить так называемые главные компоненты, которые являются отражением внутренних, не поддающихся непосредственному измерению, факторов, обуславливающих изменчивость изучаемых признаков. Результаты расчетов (табл. 3) показали, что 41% общей изменчивости изученных растений по степени пораженности вызван различием в дозе инфекционного материала при заражении (первая компонента). Вторая компонента, выявленная при анализе, объясняет 28% всей изменчивости и была нами условно названа «плотность инфицирования». Эта компонента, вероятно, обусловлена дифференциальным различием растений изученных генотипов по способности об-

разовывать максимальное число пустул на единицу площади поверхности листа при перенасыщенности инфекционным материалом. Третья компонента, охватывающая 13% общей изменчивости, объясняется резко повышенной устойчивостью двух невосприимчивых генотипов.

На рисунке представлена зависимость трех использованных оценок степени пораженности проростков от величины инфекционной нагрузки у восприимчивых растений на примере сорта 'Проктор'. Как отмечалось выше, число пустул на единицу площади листовой поверхности возрастает с увеличением дозы инфекционного материала. Причем это возрастание наблюдается как при относительно низких, так и высоких уровнях инфекционной нагрузки. Оценка в баллах также возрастает с увеличением дозы заражения, однако она достигает максимума, близкого к четырем баллам, уже при нагрузках 1500

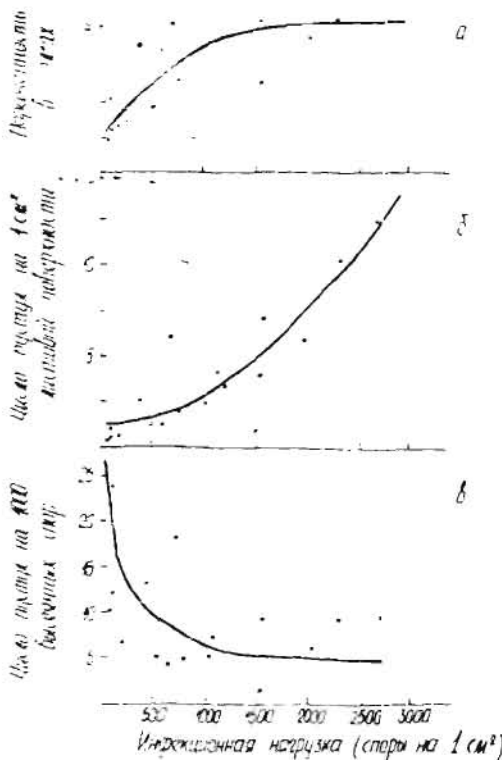


Рис. Пораженность проростков ячменя сорта 'Проктор' мучнистой росой в зависимости от степени инфекционной нагрузки

спор на 1 см², что соответствует примерно 3—4 пустулам на 1 см² листовой поверхности. Следовательно, при достижении высокого уровня инфекции метод оценки в баллах не дает возможности дифференцировать степень пораженности. Число пустул на 1000 высевных при заражении спор с увеличением дозы инфекционного материала снижается, причем при высокой плотности инфекции этот показатель имеет также низкую разрешающую способность.

Таким образом, на основе проведенного исследования можно сделать вывод, что среди изученных способов оценки пораженности проростков ячменя наибольшей разрешающей способностью обладает учет пустул на 1 см² листовой поверхности при условии контроля дозы инфекционного материала.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Махей Дж. Генетика расоспецифического фитопаразитизма. — В кн.: Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981, с. 518—533.
2. Дьяков Ю. Т. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям и селекция. — В кн.: Генетические основы селекции растений. М.: Наука, 1971, с. 313—342.
3. Кривченко В. И., Суханбердина Э. Х., Вершинина В. А., Лебедева Т. В. Изучение устойчивости злаковых культур к мучнистой росе. Методические указания. Л., 1980, 79 с.
4. Гешеле Э. Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. М.: Колос, 1978, 206 с.
5. Персыпкин В. Ф. Болезни зерновых культур. М.: Колос, 1979, 279 с.
6. Эйзенберга В. Т., Кивацс Г. Э. Использование ТАСИ для количественного определения степени поражения растений листовыми болезнями. — Изв. АН ЛатвССР, 1980, № 3, с. 132—134.
7. Одицова И. Г., Михайлова Л. А. Лабораторный метод определения неспецифической устойчивости пшеницы к бурой ржавчине. — Сельскохозяйственная биология, 1981, т. 15, № 1, с. 137—141.
8. Nover J., Brückner F., Wiberg A., Tölje M. S. Rassen von *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal in Europa. — Z. Pflanzenkrankh., Pflanzenpathol., Pflanzenschutz, 1968, Bd. 75, Nr. 6, S. 350—353.
9. Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1981, 135 с.

Институт биологии АН ЛатвССР

Дата поступления 07.04.82.

ГЕТЕРОЗИС У ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Основная задача селекции древесных пород — повышение продуктивности лесных насаждений и сокращение сроков выращивания древесины. Использование гетерозиса в лесном хозяйстве — один из путей решения этой важной народнохозяйственной задачи. Но при эмпирической селекции, проводимой методом проб и ошибок, гибридизация далеко не часто дает эффект гетерозиса. Поэтому изучение причин гетерозиса и особенностей его проявления, разработка способов его прогнозирования у лесных древесных пород являются очень актуальной проблемой, решение которой позволит значительно сократить сроки селекционного процесса и увеличить его эффективность. Эти исследования должны стать одним из главнейших направлений в лесной генетике и селекции.

Лесные древесные растения в отличие от сельскохозяйственных культур являются дикими видами, сформировавшимися в процессе длительной эволюции, поэтому для правильного выбора направления и метода селекции необходимо знание генетико-эволюционных особенностей исходного материала — природных популяций. С точки зрения использования гетерозиса лесные древесные растения также имеют свою специфику: лесная селекция ведется прежде всего на сокращение сроков выращивания древесины и получения ее максимальной массы. Для достижения этой цели необходим соматический гетерозис, тогда как в сельскохозяйственной селекции и плодоводстве используется главным образом репродуктивный гетерозис. Для создания устойчивых лесных биоценозов адаптивный гетерозис имеет решающее значение, тогда как для культурных растений он играет лишь вспомогательную роль.

Традиционные методы в изучении механизма гетерозиса у сельскохозяйственных растений неприемлемы

в лесной селекции, так как многолетний жизненный цикл древесных растений не позволяет в короткий срок получать чистые линии и смену нескольких поколений. Поэтому в исследованиях гетерозиса у древесных нами принят принципиально новый подход: используется генетически однородный материал — клоны, из которых созданы клоновые биологические модели, состоящие из заведомо гетерозисных гибридов с разным типом проявления гетерозиса и их родительских форм. Это позволило сократить сроки оценки гибридного материала на гетерозис и установить некоторые особенности в поведении гетерозисных гибридов, важные в выяснении причин гетерозиса.

Отдельные растения и популяции рассматриваются нами как открытые динамические системы со сложной иерархией элементов. Комплексное исследование этих элементов на организменном, тканевом, клеточном и молекулярном уровнях дает возможность выявить особенности разных типов гетерозиса.

Первый этап в изучении причин гетерозиса заключаясь в попытке создать общую, единую теорию гетерозиса. Предложенная в начале века Джонсом гипотеза доминирования и гипотеза сверхдоминирования Шелла и Иста не стали такими теориями, хотя и объясняют многие стороны этого явления.

Дальнейшее развитие теоретических основ гетерозиса пошло по пути создания многих концепций, различающихся разными подходами: физиолого-биохимические аспекты, включающие гипотезу биохимического и физиологического обогащения; биофизические, отражающие ядерно-цитоплазматические взаимоотношения; генетические, изучающие взаимодействие генов и включающие гипотезу генетического баланса [1—10].

В последнее время большое внимание уделяется молекулярно-генетическим аспектам гетерозиса [11—17]. Такое многообразие исследований на разных объектах, в разных странах привело к углублению изучения отдельных вопросов, но в то же время и к разрозненности поисков, что не позволяет делать широкие обобщения.

Следует обратить внимание на то, что в большинстве случаев изучают гомозиготные чистые линии растений и их гетерозисные гибриды. В самом определении «гетерозис» заключено понятие гетерозиготности как

основной причины гетерозиса. Но, с одной стороны, не все чистые линии при скрещивании дают гетерозис в F_1 , с другой — при межсортовой и межвидовой гибридизации, а также при скрещивании аллополиплоидов возможно увеличение мощности [18—20].

Полиплоидия в процессе эволюции возникла как эффективное приспособление для подавления «генетических шумов» [21], поэтому это явление широко распространено в природе [22, 23]. На поликлоидном уровне легче осуществляется отдаленная межвидовая и даже межподродовая гибридизация [24—26]. В результате спонтанной интрогрессивной гибридизации возникают аллополиплоидные виды с различными геномами. Эффект гибридизации таких видов с точки зрения возможности получения гетерозиса значительно выше, чем при скрещивании диплоидных видов [27].

Следовательно, гетерозис — более широкое понятие, чем гетерозиготность, и не ограничивается только F_1 , так как при скрещивании полиплоидных видов гетерозис в F_2 может быть выражен сильнее, чем в F_1 [32]. В связи с этим назрела необходимость классификации этого явления, расчленения его на более простые составляющие для того, чтобы легче было выяснить сущность и причины его возникновения.

Попытка классифицировать гетерозис немногочисленны. Добжанский [80], исследуя явление гетерозиса, вводит термины «эугетерозис» — возникает в естественных перекрестнооплодотворяющихся популяциях в результате благоприятного взаимодействия между различными аллелями — и «пышность», или избыточный гетерозис, при котором наблюдается гигантское развитие каких-либо отдельных органов или систем; обычно наблюдается при искусственной гибридизации и используется лишь в культуре. Густафсон [93] по типу проявления выделил три типа гетерозиса: репродуктивный, соматический и адаптивный. Другие классификации нам не известны. По нашему мнению, у древесных пород целесообразно выделить три категории гетерозиса: популяционный, групповой и индивидуальный.

Популяционный гетерозис может возникнуть в результате длительной адаптивной эволюции в таксономических естественных популяциях, при географически

отдаленной межпопуляционной гибридизации или при гибридизации различных природных изолятов. В селекции лесных древесных пород популяционный гетерозис должен быть основой популяционной селекции для создания устойчивых высокопродуктивных лесных насаждений.

Групповой гетерозис может быть получен при искусственной гибридизации родительских форм с высокой СКС, когда гибридная семья в целом по средним и максимальным показателям превосходит обе родительские формы. Групповой гетерозис может быть использован при создании лесных культур из гибридных семей с последующей вырубкой отстающих деревьев.

Индивидуальный гетерозис наблюдается в основном при межвидовой гибридизации или при гибридизации растений с различным уровнем плоидности, когда не гибридные семьи в целом, а лишь отдельные экземпляры превосходят по каким-либо признакам родительские формы. Индивидуальный гетерозис в лесной селекции может использоваться в клоновой селекции при вегетативном размножении гетерозисных форм для создания высокопродуктивных плантационных насаждений интенсивного типа.

В каждой категории следует выделять типы гетерозиса: а) по характеру его проявления (для древесных соматический и адаптивный), б) по характеру взаимодействия генов — доминирование, сверхдоминирование, аддитивный и комплементарный эффекты.

Таким образом, расчленение сложного явления гетерозиса на более простые составляющие и комплексное изучение наиболее доступных компонентов индивидуального гетерозиса на клоновых биологических моделях позволит выявить особенности частных случаев и общие закономерности в природе гетерозиса и его ранней диагностике.

Объекты исследования и общие методические принципы

Для биологических исследований по изучению гетерозиса созданы клоновые биологические модели из заведомо гетерозисных гибридов с различным типом

отдаленной межпопуляционной гибридизации или при гибридизации различных природных изолятов. В селекции лесных древесных пород популяционный гетерозис должен быть основой популяционной селекции для создания устойчивых высокопродуктивных лесных насаждений.

Групповой гетерозис может быть получен при искусственной гибридизации родительских форм с высокой СКС, когда гибридная семья в целом по средним и максимальным показателям превосходит обе родительские формы. Групповой гетерозис может быть использован при создании лесных культур из гибридных семей с последующей вырубкой отстающих деревьев.

Индивидуальный гетерозис наблюдается в основном при межвидовой гибридизации или при гибридизации растений с различным уровнем плоидности, когда не гибридные семьи в целом, а лишь отдельные экземпляры превосходят по каким-либо признакам родительские формы. Индивидуальный гетерозис в лесной селекции может использоваться в клоновой селекции при вегетативном размножении гетерозисных форм для создания высокопродуктивных плантационных насаждений интенсивного типа.

В каждой категории следует выделять типы гетерозиса: а) по характеру его проявления (для древесных соматический и адаптивный), б) по характеру взаимодействия генов — доминирование, сверхдоминирование, аддитивный и комплементарный эффекты.

Таким образом, расчленение сложного явления гетерозиса на более простые составляющие в комплексное изучение наиболее доступных компонентов индивидуального гетерозиса на клоновых биологических моделях позволит выявить особенности частных случаев и общие закономерности в природе гетерозиса и его ранней диагностике.

Объекты исследования и общие методические принципы

Для эмпирических исследований по изучению гетерозиса созданы клоновые биологические модели из заведомо гетерозисных гибридов с различным типом

гетерозиса и их родительских форм. Для клоновых моделей использовались гибриды с заранее известными свойствами и признаками, изученные в плантациях предварительного размножения, в селекционных и коллекционных культурах, в сортоиспытании.

Клоновая биологическая модель — очень удобный объект для изучения гетерозиса, так как на генетически однородном материале — клонах — можно про-

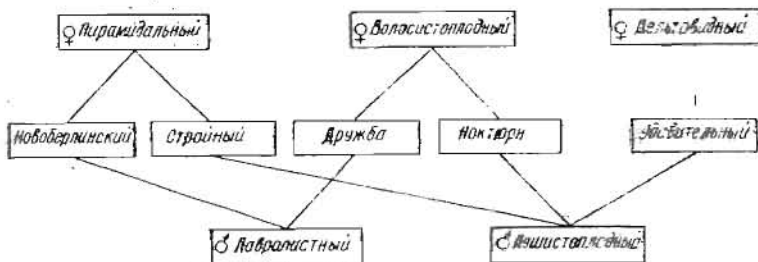


Рис. 9. Связь клонов в клоновой биологической модели.

водить исследования сезонной динамики, в онтогенезе, повторять их в разные годы при различных погодных условиях, на разных агрофонах. Созданы четыре модели.

Первая модель соматического гетерозиса у тополей включает три гибрида полусибса по отцу: Дружба 8 (т. волосистоплодный × т. лавролиственный), Новоберлинский 3 и Новоберлинский 7 (т. пирамидальный × т. лавролиственный) и их родительские виды — тополя волосистоплодный, пирамидальный, лавролиственный.

Вторая модель адаптивного гетерозиса у тополей включает три гибрида полусибса по отцу: Ноктюрн 2 (т. волосистоплодный × т. пушистоплодный), Стройный 1 (т. пирамидальный × т. пушистоплодный). Удивительный 2 (т. дельтовидный × т. пушистоплодный) и их материнские виды — тополя волосистоплодный, пирамидальный, дельтовидный. К сожалению, отцовский вид т. пушистоплодный черенками не размножается и в модели не использован.

Третья модель соматического гетерозиса у ив включает три гибрида сибса ивы белой с ивой ломкой —

Лесная песня № 7, Леся Украинка № 3 и их родительские виды — ива белая и ива ломкая.

Четвертая модель адаптивного гетерозиса у ив включает один гибрид Лесная песня № 7 и его родительские виды — ивы белая и ломкая.

Все клоны в разных моделях связаны той или иной степенью родства (рис. 9). Для исследований взяты жизненно важные системы растительных организмов: фотосинтетическая (анатомическое строение листа и ультраструктура хлоропластов), меристемы (их активность и особенности роста), генетический аппарат (нуклеиновый обмен, ферментативная активность) и как суммарный показатель слаженности и совершенства этих систем — характер накопления наземной биомассы.

Формирование наземной биомассы

Изучение характера формирования общей наземной биомассы и ее отдельных составляющих дает возможность учесть долю участия каждой из них в общей продуктивности гибридов и их родительских форм. Такое исследование проведено на клоновых моделях тополей, на 11 клонах. Определяли число побегов на растении, число междоузлий на побеге, средний диаметр, длину, объем массы (сырой и сухой) междоузлия, число листьев, их среднюю и общую площадь, массу (сырую и сухую).

По суммарным показателям определялись соотношения: масса древесины по объему и облиственность (площадь листьев/(древесная масса + масса листьев)). Фрагментарные данные из этих исследований приводятся в табл. 8.

По общей продуктивности значительно превосходят свои родительские формы гибриды Новоберлинский 3, Ноктюря 2, Дружба 8. Гибриды Стройный и Удивительный, обладающие адаптивным гетерозисом по засухо- и морозоустойчивости, по продуктивности ниже своих родительских видов. Обращает на себя внимание тот парадоксальный факт, что чем выше продуктивность клонов, тем ниже коэффициент облиственности.

По данным дисперсионного анализа изменчивости общей, случайной, внутри и между клонами (табл. 9)

Характеристика наземной биомассы

| Клоны | Число междоуз- лий | Масса древе- сины, г | Площадь листьев, см ² | Масса листьев, г | Коэффициент облиственности | Средняя длина междоузлия, см |
|---|--------------------------|-------------------------|-------------------------------------|---------------------|-------------------------------|------------------------------------|
| Пирамидальный | 193 | 578,35 | 43361,37 | 839,72 | 85,63 | 3,10±0,06 |
| Новоберлинский 7 (пирамидальный × лавролистный) | 132 | 571,97 | 36805,80 | 699,08 | 76,75 | 3,00±0,05 |
| Новоберлинский 3 (пирамидальный × лавролистный) | 316 | 3485,33 | 61241,88 | 1399,01 | 20,98 | 4,25±0,08 |
| Лавролистный | 81 | 144,90 | 20426,47 | 295,40 | 133,49 | 2,53±0,07 |
| Дружба 8 (волосистоплодный × лавролистный) | 68 | 356,11 | 29365,22 | 469,80 | 101,76 | 3,94±0,10 |
| Волосистоплодный | 131 | 180,99 | 22207,57 | 319,05 | 138,70 | 3,18±0,09 |
| Ноктюрн 2 (волосистоплодный × пушистоплод- ный) | 166 | 1068,99 | 37783,45 | 1046,64 | 39,75 | 6,17±0,10 |
| Пирамидальный | 209 | 669,80 | 41074,88 | 778,47 | 74,60 | 3,37±0,06 |
| Стройный 1 (пирамидальный × пушистоплодный) | 106 | 468,86 | 44172,38 | 598,76 | 132,01 | 4,21±0,09 |
| Дельтовидный | 45 | 392,56 | 34877,01 | 306,94 | 94,25 | 3,97±0,19 |
| Удивительный 2 (дельтовидный × пушистоплодный) | 149 | 383,57 | 49065,41 | 599,65 | 155,74 | 3,96±0,16 |

Результаты иерархического дисперсионного анализа
изменчивости признаков наземной биомассы у клонов тополя

| Признаки | Межгрупповые средние квадраты | | |
|--------------------------|-------------------------------|------------|-----------------|
| | клоны | кусты | внутри куста |
| Число междоузлий | 3991,4*** | 67,0* | 45,6 |
| Общая масса древесины | | | |
| сырая | 829177,8*** | 24314,0** | 14198,8 |
| сухая | 467222,7*** | 15894,4*** | 6969,8 |
| Общая длина побегов | 58403,6*** | 1967,7** | 1189,9 |
| Общий объем древесины | 1364238,4*** | 31223,5** | 18858,2 |
| Диаметр 3-го междоузлия | | | |
| нижнего | 688,3*** | 14,3 | 16,3 |
| верхнего | 59,4*** | 2,7** | 1,7 |
| Средняя длина междоузлия | 12,21*** | 0,29 | 0,22 |
| Средний объем междоузлия | 423,1*** | 12,2*** | 5,9 |
| Средняя масса междоузлия | | | |
| сырая | 306,7*** | 11,2*** | 4,5 |
| сухая | 188,8*** | 7,2*** | 2,7 |
| Объемная масса древесины | 0,941*** | 0,072*** | 0,007 |

* $\alpha = 0,05$.** $\alpha = 0,01$.*** $\alpha = 0,001$.

установлено, что высокую генетическую обусловленность имеют признаки «средняя длина междоузлия», «диаметр нижнего 3-го междоузлия», относительно высокую — «число междоузлий». Остальные признаки экологически лабильны, так как имеют достоверную изменчивость внутри клонов. Клоны между собой достоверно различаются по всем признакам.

Анализ генотипической взаимосвязи составляющих продуктивности проводился по генотипическим коэффициентам корреляции, которые рассчитывались как парные коэффициенты линейной корреляции между средними арифметическими характеристик клонов. Был проведен также факторный анализ, позволяющий из всего многообразия признаков выявить факторы, определяющие изменчивость и взаимосвязь компонентов. Расчеты по специально составленным программам выполнены на ЭВМ «ВАНГ 2200В».

Продуктивность, выраженная в показателях массы

и объема древесины, положительно связана с характеристиками междоузлий: их средним числом, длиной, диаметром, массой, объемом; между продуктивностью и числом побегов на куст корреляция не достоверна, поскольку число побегов отрицательно связано с числом междоузлий на один побег. Отмечена положительная корреляция продуктивности с общей площадью и массой листьев, но с размерами листьев такой связи нет. Отрицательно с продуктивностью связан коэффициент облиственности. Этот показатель для тополей может служить тестом для прогнозирования гетерозиса.

Анатомические характеристики листа

Анатомические исследования листа на биологической модели гетерозиса у тополей ставят целью выяснить различия в строении фотосинтетического аппарата и проводящей системы, так как усиленный рост гибридов должен быть связан с большей фотосинтетической деятельностью, с увеличением оттока продуктов фотосинтеза, с усилением водного обмена.

Анализ проводящей системы листьев гетерозисных

Характер и величина жилки

| Клоны | Площадь листа, см ² | Центральные и боковые жилки | | | | |
|-------------------------|--------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|---------------|--------------|----------------------|
| | | длина центральной жилки, см | Диаметр центральной жилки, мм | Боковых жилок | длина, см | |
| | | | | | на весь лист | на 1 см ² |
| Пирамидальный (мать) | 32,8 | 7,8 | 1,9 | 32,4 | 40,2 | 1,23 |
| Новоберлянский | 44,8 | 10,5 | 2,1 | 41,8 | 52,3 | 1,17 |
| Лавролистный (отец) | 23,9 | 11,2 | 1,5 | 32,4 | 43,6 | 1,85 |
| Дружба | 28,4 | 13,3 | 2,0 | 43,8 | 57,1 | 2,01 |
| Волосистоплодный (мать) | 22,9 | 12,5 | 1,8 | 38,1 | 50,6 | 2,21 |

Примечание. В числителе — процент по отношению к гибриду

УДК 634.721:631.527:575.222.7

КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ ВЗАИМОСВЯЗИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, БИОХИМИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ *RIBES NIGRUM* L. × *RIBES PETIOLARE* DOUGL.

А. А. МЕЛЕХИНА, И. Д. РАШАЛЬ, Б. Б. ЯНКЕЛЕВИЧ

Приведены результаты анализа корреляционных взаимосвязей 19 признаков и свойств у гибридов *R. nigrum* × *R. petiolare*. Полученные данные рекомендуются для использования в селекции черной смородины.

В литературе имеется очень мало сведений о взаимосвязи признаков и свойств у смородины. В работах ряда селекционеров показана тесная положительная связь между размером ягод у смородины и числом семян в них (2—4) и отрицательная — между размером ягод и содержанием в них витамина С (5—7). Установлена положительная корреляция между содержанием в ягодах аскорбиновой кислоты и дегустационной оценкой их вкуса (8). У шести сортов черной смородины в различных районах Швеции выявлено достоверная положительная взаимосвязь между следующими признаками: длиной кисти и числом цветков и ягод в кисти, с одной стороны, и размером ягод — с другой. Однако у сортов с длинными и многочисленными цветками оказалось большее число завязей. Обнаружена достоверная положительная корреляция между количеством цветоножек и длиной кисти. К числу признаков также у гибридов устойчивого к зимнему вымерзанию сорта Вейднер (9).

В работе по изучению самоплодности в роде *Ribes* тесная связь между самоплодностью с морфологическим строением пыльника

(расположение пыльников относительно рыльца пестика) подтвердилась только при сравнении форм сибирского подвида *R. nigrum* с формами *R. dikuscha* и форм *R. dikuscha* с *R. pauciflorum* (10). В исследованиях других авторов отмечается отсутствие такой связи у межвидовых гибридов смородины (11). В то же время найдена корреляция между степенью самоплодности и степенью выравненности ягод в кисти по их размеру, что рекомендуется учитывать при отборе (2, 11).

При использовании вида *R. petiolare* (смородина черешчатая) в селекции черной смородины (*R. nigrum*) была поставлена задача передать отдельные ценные свойства дикорастущего вида (длина и плотность кисти, число цветков в кисти) культурным сортам (12). В связи с этим необходимо выявить возможность сочетания признаков вида-донора с основными хозяйственно полезными свойствами черной смородины, а также возможности использования морфологических признаков для косвенного отбора гибридов с нужными свойствами.

Коэффициенты корреляции между морфологическими и хозяйственно-биологическими

| Признак | Длина кисти | Сила роста | Интенсивность окраски ягод | Среднее число цветков в кисти | Длина кисти | Плотность кисти | Степень развития цветоножки | Сожнутость венчика |
|-------------------------------|-------------|------------|----------------------------|-------------------------------|-------------|-----------------|-----------------------------|--------------------|
| Зимостойкость | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Сила роста | 0,34* | — | — | 0,23 | 0,38** | -0,15 | 0,11 | 0,15 |
| Интенсивность окраски | 0,42** | 0,19 | — | — | — | — | — | — |
| Среднее число цветков в кисти | 0,10 | 0,03 | 0,49*** | — | 0,77*** | 0,54*** | -0,43*** | -0,28* |
| Длина кисти | 0,43*** | 0,27* | 0,54*** | 0,49*** | — | 0,27* | -0,34*** | -0,30* |
| Плотность кисти | -0,47 | -0,19 | 0,07 | 0,23 | 0,04 | — | -0,51*** | -0,41** |
| Степень развития цветоножки | -0,28 | 0,18 | 0,01 | -0,19 | -0,04 | -0,16 | — | 0,74*** |
| Сожнутость венчика | -0,46 | 0,15 | -0,11 | -0,47*** | -0,27* | -0,24 | 0,49*** | — |
| Скрученность чашелистиков | 0 | 0,28* | 0,01 | -0,25 | 0,03 | -0,26 | 0,52*** | 0,63*** |
| Интенсивность окраски ягод | -0,15 | 0,05 | 0,04 | -0,38** | -0,14 | 0,02 | 0,18 | 0,55*** |
| Самоплодность | -0,26 | 0,13 | -0,03 | 0,09 | -0,07 | -0,10 | 0,02 | -0,09 |
| Размер ягод | 0,17 | 0,56*** | 0,16 | 0,06 | 0,22 | -0,15 | 0,30* | 0,26 |
| Вкус ягод | 0,17 | 0,37** | 0,15 | -0,13 | 0,19 | -0,29* | 0,25 | 0,19 |
| Устойчивость к осыпанию ягод | 0,23 | 0,34 | 0,40** | 0,25 | 0,46*** | -0,07 | 0,11 | 0,06 |
| Р-активные вещества | -0,08 | 0,08 | 0,06 | 0,09 | 0,09 | -0,13 | 0,16 | -0,13 |
| Витамин С | -0,13 | -0,03 | -0,18 | -0,33* | -0,27* | -0,24 | -0,03 | 0,13 |
| Сухие растворимые вещества | 0,11 | 0,18 | -0,06 | -0,50*** | -0,22 | -0,32* | 0,11 | 0,34* |
| Общие сахара | 0,42** | 0,22 | 0,22 | -0,16 | 0,15 | -0,27 | 0,03 | 0,16 |
| Титруемые кислоты | 0,15 | -0,16 | 0,17 | -0,17 | 0,05 | 0,17 | -0,09 | 0,01 |

*, **, *** — достоверно при P=95, 99 и 99,9 % соответственно.

Примечание: в скобках от дигонали данные за 1977 год, выш.— за 1978 год. В 1977 году не

Целью нашей работы было изучение корреляционных связей между морфологическими признаками и биохимическими и хозяйственными свойствами гибридов смородины F₂ от искусственного переопыления двух гибридных растений F₁, полученных от скрещивания гибридной формы черной смородины № 1663 (Алтайская десертная × Сентябрьская Даниэля) с видом *R. petiolare*.

Методика. Для анализа использовали данные двух смежных лет (1977 и 1978 годы). В первый год было проанализировано 60 гибридных растений F₂, во второй — 53 растения. На каждом растении учитывали 19 различных показателей. На основе этих данных по стандартным формулам на ЭВМ были рассчитаны простые парные коэффициенты корреляции: всего 171 сочетание различных пар признаков (таб.). Условия для плодоношения различались по годам исследований: 1978 год был наиболее благоприятным по метеорологическим условиям, что способствовало повышению урожайности и более четкому проявлению анализируемых количественных признаков.

Результаты. Направление и степень взаимосвязи признаков по годам исследований оказались схожими. Однако из-за больших генетических различий исходных форм и очень сильного генотипического разнообразия коррелирующих признаков в гибридной популяции F₂ абсолютные значения коэффициентов корреляции в большинстве случаев были низки. Большинство их не могут быть рекомендованы для непосредственного использования при отборе, но они отражают тенденцию во взаимосвязанности изученных признаков и свойств.

Три признака (длина, плотность, многоцветковость кисти), определяющие ценность вида *R. petiolare* в селекции черной смородины как донора высокой потенциальной продуктивности, наследовались совместно, о чем свидетельствуют относительно высокие

положительные коэффициенты корреляции между ними. В то же время отмечена отрицательная связь этих признаков с полезными биохимическими показателями ягод, то есть гибриды с наиболее длинными, плотными и многоцветковыми кистями проявляли тенденцию к снижению накопления в ягодах ценных биохимических соединений. Поэтому при отборе форм с длинными многоцветковыми кистями необходимо анализировать биохимический состав ягод, особенно содержание в них витамина С, Р-активных соединений и сухих растворимых веществ.

У гибридов черной смородины с видом *R. petiolare* длина и многоцветковость кисти положительно коррелировала с величиной ягод, что согласуется с данными других исследователей, изучавших сорта черной смородины в пределах одного вида (4).

В наших исследованиях наблюдалась отрицательная взаимосвязь между величиной ягод и содержанием в них витамина С, однако у межвидовых гибридов коэффициенты корреляции были ниже, чем у внутривидовых. Достоверные положительные корреляции установлены между следующими признаками: длиной кисти, ее плотностью и интенсивностью цветения куста, с одной стороны, и числом цветков в кисти — с другой; вкусом ягод и содержанием в них сахаров и сухих растворимых веществ; силой роста куста и длиной кисти; интенсивностью цветения и устойчивостью к осыпанию ягод; зимостойкостью куста и длиной кисти. Все это говорит о том, что имеется возможность сочетания у межвидовых гибридов высокой потенциальной продуктивности вида *R. petiolare* (длинные, многоцветковые кисти, обильное цветение) с такими ценными свойствами черной смородины, как зимостойкость, крупные ягоды и устойчивость их к осыпанию при созревании. Достоверные положительные коэффициенты корреляции установлены между силой роста, с одной стороны, и са-

признаками гибридов F₂ *R. agrifolia* × *R. petiolare*

| Скрученность чашелистиков | Центричность окраски завязи | Самплодность | Размер ягод | Вкус ягод | Устойчивость к осыпанию ягод | Р-активные вещества | Витамин С | Сухие растворимые вещества | Общие сахара | Тяжелые металлы |
|---------------------------|-----------------------------|--------------|-------------|-----------|------------------------------|---------------------|-----------|----------------------------|--------------|-----------------|
| 0,19 | 0,03 | 0,40* | 0,30* | 0,28* | -0,11 | 0,15 | -0,49* | 0,04 | -0,09 | 0,10 |
| -0,32* | -0,15 | -0,18 | 0,40** | -0,14 | 0,01 | -0,53** | -0,43* | -0,44* | -0,12 | -0,03 |
| -0,21 | -0,07 | -0,08 | 0,53*** | -0,08 | -0,11 | -0,54** | -0,50* | -0,29 | -0,12 | 0,18 |
| -0,51*** | -0,05 | -0,15 | 0,30* | -0,17 | -0,01 | -0,19 | -0,25 | -0,60** | -0,25 | -0,15 |
| 0,48*** | 0,32* | 0,16 | -0,11 | 0,47*** | 0,05 | 0,34 | 0,42* | 0,53** | 0,19 | 0,13 |
| 0,53*** | 0,29* | 0,13 | -0,07 | 0,46*** | 0,23 | 0,34 | 0,33 | 0,47* | 0,28 | -0,08 |
| | 0,24 | 0,26 | -0,11 | 0,68 | -0,03 | 0,18 | 0,01 | 0,23 | -0,08 | 0,08 |
| 0,32* | | 0,10 | -0,12 | 0,35** | -0,27 | 0,53** | 0 | 0,27 | -0,03 | 0,31 |
| -0,03 | -0,05 | | 0,01 | 0,26 | 0,13 | -0,24 | -0,53** | -0,36 | -0,09 | 0,10 |
| 0,25 | 0,38** | 0,10 | | 0,01 | -0,12 | -0,35 | -0,47* | -0,25 | -0,26 | -0,13 |
| 0,05 | 0,13 | 0,21 | 0,54*** | | -0,03 | 0,29 | 0,08 | 0,39 | 0,47* | -0,18 |
| 0,12 | 0,04 | -0,06 | 0,30* | 0,27* | | 0,10 | 0,15 | -0,32 | 0,18 | -0,34 |
| -0,12 | -0,17 | 0,15 | -0,13 | 0,02 | 0,12 | | 0,02 | 0,33 | 0,13 | -0,09 |
| 0 | 0,05 | -0,10 | -0,17 | 0,10 | -0,15 | 0,24 | | 0,32 | 0,11 | 0,21 |
| 0,19 | 0,14 | -0,15 | 0,11 | 0,33* | 0,10 | -0,21 | 0,26 | | 0,21 | 0,12 |
| 0,08 | -0,05 | -0,05 | 0,05 | 0,34* | 0,05 | -0,15 | -0,08 | 0,73*** | | -0,40 |
| -0,04 | 0,35* | -0,34* | 0,06 | -0,02 | -0,17 | -0,52*** | -0,04 | 0,06 | 0,08 | |

Учитывали зимостойкость и интенсивность цветения.

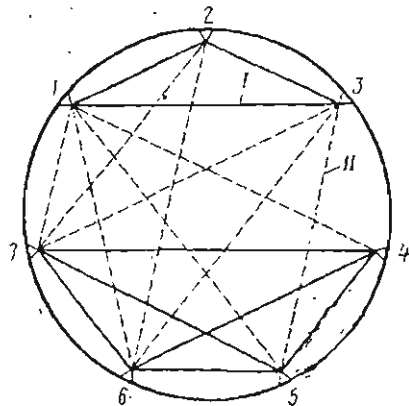


Схема корреляционных связей по группе морфологических признаков цветка и кисти у межвидового гибрида смородины F_2 от скрещивания *R. nigra* × *R. petiolaris*: 1 — число цветков в кисти; 2 — длина кисти; 3 — плотность кисти; 4 — интенсивность окраски завязи; 5 — скрученность чашелистиков; 6 — сомкнутость венчика; 7 — степень развития цветоложа; I — достоверные положительные связи, II — достоверные отрицательные связи.

молплодностью, величиной и вкусом ягод — с другой указывают на совместное наследование всех четырех ценных свойств черной смородины.

О раздельном наследовании признаков каждого из родителей свидетельствуют плоды гибридов, свидетельствующие о морфологические характеристики и цвет. Большинство диагностических морфологических признаков черной смородины (сильно развитое вздутое по середине цветоложе, скрученные чашелистики, сомкнутый венчик, окрашенная завязь) у ее гибридов с видом *R. petiolaris* находилось в довольно тесной положительной взаимосвязи. В то же время отмечена отрицательная связь этих признаков с длиной и густой кистью и большим числом цвет-

ков в ней, т. е. с признаками, характерными для вида *R. petiolaris* (рис.).

В селекционной работе важно знать косвенные, доступные для отбора морфологические признаки, по которым можно было бы эффективно проводить отбор на ценные хозяйственные свойства. Полученные данные показывают, что в селекции черной смородины с участием *R. petiolaris* можно использовать некоторые закономерности, вытекающие из обнаруженных нами корреляционных связей: гибриды с сильно развитым (вздутым) цветоложем, сомкнутым венчиком и интенсивно окрашенной завязью чаще имели крупные ягоды, высокие вкусовые качества и лучшие биохимические показатели ягод, и наоборот, слабо проявленные эти морфологические признаки сопровождалось ухудшением хозяйственно ценных признаков черной смородины. С другой стороны, чем больше у гибридов было развито цветоложе, сомкнут венчик, скручены чашелистики и окрашена завязь, тем слабее проявлялись ценные свойства вида *R. petiolaris* (многоцветковость кисти, ее длина и плотность). На основании полученных данных можно заключить, что у гибридов черной смородины с *R. petiolaris* ограничена рекомбинация между генами исходных видов. Однако учитывая, что значения коэффициентов корреляции в большинстве случаев невысокие, дело гибридов с желательной комбинацией ценных признаков обоих видов можно повысить путем увеличения объема гибридных популяций. Кроме того, повышение частоты выщепления генотипов с благоприятным сочетанием признаков родительских видов могут дать методы экспериментального рекомбиногенеза [13].

Таким образом, среди межвидовых гибридов смородины F_2 , полученных от скрещивания *R. nigra* × *R. petiolaris* наиболее часто встречаются формы, обладающие комплексом признаков той или иной родительской формы. Однако, при достаточно больших объемах гибридного материала можно отобрать формы, сочетающие положительные признаки обоих видов. Выводные закономерности во взаимосвязях морфологических, биохимических и хозяйственных свойств дадут возможность повысить эффективность отбора таких форм.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рашаль И. Д. Значение корреляций количественных признаков растений при отборе и возможность их экспериментального изменения. В сб.: «Проблемы отбора и оценки селекционного материала». Киев, 1980: 150—154.
2. Tamas F. The interrelation between fertility and berry size in black currant. *Züchter*, 1963, 33: 302—306.
3. Gwozdecki J., Smolarz K. Stopień samopłylności i samopłodności pięciu odmian porzeczeki czarnej. *Pr. Inst. Sadown. Skiern.*, 1974, 18: 48—59.
4. Nes A. Factorar som verkar på variasjonen i avlingskomponentar hjå solbær. *Forskning og Iorsøk i Landbruket*, 1978, 29, 1: 33—61.
5. Астахов А. И., Капъшина М. В. Генетика и селекция черной смородины. Сообл. I. Методика отбора проб для селекционно-генетического анализа. *Генетика*, 1975, 12: 24—29.
6. Астахов А. И. Генетические основы селекции черной смородины на увеличение содержания витамина С в ягодах и массы ягод. В сб.: «Генетика количественных признаков с.-х. растений». М., 1978: 241—246.
7. Anderson M. M. Black currant breeding at the Scottish Horticultural Research Institute. *Sympos. on breeding and machine harvesting of Rubus and Ribes*. East Malling, England, Dundee, Scotland, 14—22 July, 1976: 197—204.
8. Потапов С. П. Влияние мутагенных факторов на изменение некоторых биохимических показателей черной смородины. В сб.: «Биологически активные вещества плодов и ягод». М., 1975: 64—65.

9. Кеер Е. North European cultivars as donors of resistance to American gooseberry mildew in black currant breeding. *Euphytica*, 1977, 26: 817—823.
10. Вавилов А. С. Самоплодность и самостерильность в роде *Ribes* L. Сообщ. 1. Морфология цветка и степень самоплодности представителей подрода *Coleosma* Sprach. Сб. научн. тр. Дальневоост. НИИСХ, 1978, 26: 25—33.
11. Забелина Т. Н. Об отборе сеянцев черной смородины на самоплодность. В сб.: «Культура черной смородины в СССР». М., 1972: 494—497.
12. Мелехина А. А., Янкевич Б. Б., Эглитис М. А. Перспективы использования *Ribes petiolare* Dougl. в селекции черной смородины (*R. nigrum* L.). Изв. АН ЛатвССР, 1980, 3: 116—123.
13. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев, 1980.

Ботанический сад АН Латвийской ССР,
Саласпилс

Поступила в редакцию
20 октября 1982 года

CORRELATIONS BETWEEN PROPERTIES OF INTRASPECIFIC BLACK CURRANT HYBRID *RIBES NIGRUM* L. × *RIBES PETIOLARE* DOUGL.

A. A. Melekhina, I. D. Rashul, B. B. Yankelevich

Summary

The results are given of the analysis of the correlations for 19 properties and characteristics in F_2 hybrid *R. nigrum* L. × *R. petiolare* Dougl. The correlations are stated between the morphological and main agronomic properties (cluster length, berry size, content of vitamine C a. o.). On the base of these correlations the diagnosis is proposed of these properties on early phases of stock development in breeding of black currant.

НОВЫЕ КНИГИ

Annual review of ecology and systematics, v. 15 (Ежегодный обзор по экологии и систематике, т. 15). Annual Review Inc., Palo Alto, 1982, 563 с. Шифр ЦН СХБ Н71-541, И83-1591.

Издание представляет собой сборник обзорных статей ведущих специалистов-экологов Великобритании, США, Новой Зеландии, Швейцарии, Австралии, посвященных наиболее актуальным проблемам — эволюционной экологии, теоретическим основам близкородственной селекции, классификации систем мимикрии, взаимодействия бактерий и водорослей в водных экосистемах, биологии сообществ, биологии изменчива пола, опыления ветром и животными, экологии распространения семян. Связи на уровне сообщества обсуждаются в главах, посвященных возрастной экологии рыб, пищевым цепям в сообществах фитопланктона. Вопросы систематики представлены в сборнике обзорами по эволюции рептилий, классификации жуков, феромонам и эволюции связей между насекомыми, исследованиям по морфометрии и современному состоянию гипотезы молекулярных часов — достижениям в изучении и биохимической эволюции и генетической дифференциации в связи с систематикой. Из 19 глав сборника 7 посвящены животным, 5 — растениям, 2 — общим группам организмов и 5 относятся ко всем живым организмам в целом. Обзоры снабжены обширной библиографией.

J. M. C. Kortbeek-Jakobs. Maternal immunity and neonatal infections in swine (Материнский иммунитет и инфекции новорож-

денных у свиней), Wobro, Helmond, 1981, 134 с. Шифр ЦН СХБ И82-5295.

В книге изложены результаты собственных исследований автора совместно с рядом ученых. Первая часть («Введение») включает современные сведения о локальных иммунных системах, в том числе локальных иммунных системах молочных желез, а также о роли IgA в секретах. Во второй части рассмотрены основные параметры гуморального иммунитета свиней. Описаны методика приготовления и характеристика антисыворотки к тяжелой цепи Ig, а также применение метода радиальной иммунодиффузии для определения уровня иммуноглобулинов у поросят. В третьей части описаны разработанные автором методы изучения клеток, продуцирующих антитела, в секретах молочных желез, в том числе тест, включающий трансляцию м-РНК клеток свиного молока и анализ продукта трансляции методом радиоиммунного анализа с использованием специфических антител к К 88-антигена. При искусственном заражении свиноматок штаммами *E. coli* (K 88+) доля клеток содержащих м-РНК, кодирующих специфические антитела, зависела от иммуногенности использованного штамма. Титр антител определяли, применяя иммуноферментный анализ (ELISA). В последней, пятой части, изученные параметры обсуждаются в связи с эффектом пероральной иммунизации. Делается вывод, что пероральное введение антигена свиньям в период беременности с высокой эффективностью приводит к формированию иммунного состояния организма свиноматок.

УДК 634.721:631.52+578.087.1

МНОГОМЕРНЫЙ СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОПРЯЖЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У МЕЖВИДОВОГО ГИБРИДА СМОРОДИНЫ *RIBES NIGRUM L.* × *RIBES PETIOLARE DOUGL.*

РАЩАЛЬ И. Д., МЕЛЕХИНА А. А.

Методом главных компонент выделены основные факторы, определяющие развитие 27 морфологических и физиолого-биохимических признаков у межвидового гибрида *Ribes nigrum* × *R. petiolare*. Показана возможность выделения гибридных растений, сочетающих достоинства обоих родителей. Рассмотрены пути использования метода главных компонент в селекции плодово-ягодных культур.

Межвидовая гибридизация является в настоящее время основным методом селекции черной смородины. Привлечение для скрещивания дикорастущих видов, обладающих рядом выдающихся свойств, таких, как высокая урожайность, большая длина кисти и ее многоцветковость, устойчивость к различным заболеваниям и вредителям и др., дает возможность значительно обогатить генофонд культурных сортов.

Среди дикорастущих видов, сородичей черной смородины, особого внимания заслуживает североамериканский вид *R. petiolare* Dougl. Для селекции он представляет интерес в первую очередь благодаря густым многоцветковым кистям: число цветков в кисти у этого вида доходит до 80. Кроме того, показано [1], что гибридизация культурной черной смородины и *R. petiolare* осуществляется легко и дает высокофертильные гибриды с большим разнообразием сочетаний признаков и свойств.

Успешное практическое использование указанных межвидовых гибридов будет зависеть от того, в какой степени удастся совместить в гибридных растениях достоинства культурной черной смородины с многоцветковостью кисти *R. petiolare*. Поэтому в настоящей работе проводилось изучение закономерностей совместной изменчивости морфологических и биохимических свойств межвидовых гибридов, полученных от этих родителей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали гибридные растения F_2 от скрещивания *R. nigrum* × *R. petiolare*. В 1977 г. анализировали 53 гибридных сеянца, в 1978 г. анализу подвергли 60 сеянцев (из них 25 были изучены в оба года исследований).

Каждое растение анализировали по следующим признакам: положение кисти (1), длина кисти (2), плотность кисти (3), величина цветка (4), степень развития цветоложа (5), сомкнутость венчика (6), скрученность чашелистиков (7), положение пестика относительно тычинок (8), раздвоенность рыльца (9), интенсивность окраски завязи (10), среднее число цветков в кисти (11), устойчивость к мучнистой росе (12), величина ягод (13), вкус ягод (14), сила роста (15), устойчивость к осыпаемости ягод (16), содержание Р-активных веществ (витамины Р) в ягодах (17), содержание витамина С в ягодах (18), кислотность ягод (19), содержание общих сахаров в ягодах (20), содержание растворимых сухих веществ в ягодах (21), степень самоплодности (22), начало вегетации (23), начало цветения (24), зимостойкость (25), интенсивность цветения (26), устойчивость к антракнозу (27).

Признаки 4, 9, 12 учитывали лишь в 1977 г., 23–27 — лишь в 1978 г. Оценку большей части морфологических признаков проводили визуально по 5-балльной шкале. Количество цветков в кисти определяли путем подсчета их в 10 кистях, расположенных в средней части однолетнего при-

корневого побега с последующим расчетом среднего количества цветков в кисти для куста. Степень самоплодности оценена по количеству завязавшихся ягод при естественном самоопылении изолированных цветков. Фенологические наблюдения по каждой фазе проводились в один день с оценкой степени прохождения каждой фазы в баллах с последующим разделением гибридов на группы, отражающие сроки прохождения той или иной фазы.

Данные подвергали биометрической обработке традиционными методами (показатели изменчивости отдельных признаков, коэффициенты корреляции) [2], а также методом анализа главных компонент [3].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Всего по опыту был рассчитан 231 коэффициент парной корреляции по данным 1977 г. и 276 — по данным 1978 г. Поскольку эти коэффициенты послужили основой для анализа методом главных компонент, результаты которого более наглядно отражают взаимосвязи большого количества признаков, ограничимся лишь рассмотрением корреляции признака количество цветков в кисти, т. е. основного свойства, высокий уровень которого необходимо перенести от дикого вида *R. petiolare* в культурную форму. Их значения представлены в табл. 1 (приведены лишь те признаки, с которыми имеются достоверные коэффициенты корреляции).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между количеством цветков в кисти и другими количественными признаками в F_2 межвидового гибрида *R. petiolare* × *R. nigrum*

| Признак | 1977 г. | 1978 г. |
|---------------------------|-----------|------------|
| Длина кисти | 0,772 *** | 0,589 *** |
| Плотность кисти | 0,542 *** | 0,228 |
| Величина ягод | 0,404 ** | 0,455 |
| Интенсивность цветения | — | 0,487 *** |
| Содержание: витамина Р | -0,532 ** | 0,093 |
| витамина С | -0,432 * | -0,225 |
| растворимых сухих веществ | -0,437 * | -0,594 *** |

Примечание. Достоверно при: * $P=95\%$; ** $P=99\%$; *** $P=99,9\%$.

Положительная корреляция количества цветков в кисти с длиной и плотностью кисти естественна и ожидаема. Наибольший же интерес представляет взаимосвязь количества цветков в кисти с биохимическими показателями, поскольку необходимо получать гибридные формы, сочетающие высокую продуктивность с высоким качеством ягод. С этой точки зрения обнаруженные отрицательные корреляции количества цветков в кисти с содержанием витаминов Р, С и растворимых сухих веществ в ягодах указывают на то, что преимущественно встречаются растения с нежелательной комбинацией указанных признаков.

Результаты анализа методом главных компонент данных 1977 и 1978 гг. представлены в табл. 2 и 3 соответственно. В них приведены показатели по первым шести (в порядке убывающего влияния) главным компонентам, которые охватывают 71 и 64% общей изменчивости признаков (>80% общей изменчивости признаков в 1977 г. описывало 8 главных компонент, в 1978 г. — 10 главных компонент).

В 1977 г. в 1-ю компоненту с положительными весовыми нагрузками вошли признаки, имеющие максимальное развитие у дикого соролоча *R. petiolare*, а с отрицательными — признаки, наиболее выраженные у культурной черной смородины. Другими словами, в этой компоненте произошло разделение признаков обеих родительских форм. Очевидно, рассматриваемая главная компонента отражает распределение между гибри-

Таблица 2

Результаты анализа методом главных компонент данных 1977 г.

| Признак * | Коэффициенты нагрузки компонент | | | | | |
|---------------------------|---------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 0,367 | -0,551 | -0,238 | 0,009 | -0,245 | 0,085 |
| 2 | 0,849 | 0,476 | 0,117 | 0,109 | -0,364 | -0,076 |
| 3 | 0,666 | -0,101 | 0,145 | 0,312 | 0,297 | -0,253 |
| 4 | -0,247 | 0,099 | 0,641 | 0,041 | -0,082 | -0,537 |
| 5 | -0,806 | 0,145 | 0,068 | 0,014 | -0,201 | -0,142 |
| 6 | -0,757 | 0,102 | -0,119 | 0,132 | -0,128 | -0,074 |
| 7 | -0,535 | 0,391 | -0,156 | -0,227 | 0,058 | 0,330 |
| 8 | -0,034 | 0,473 | -0,287 | -0,308 | -0,176 | 0,220 |
| 9 | 0,577 | 0,024 | 0,672 | -0,086 | -0,541 | 0,271 |
| 10 | -0,463 | 0,318 | 0,460 | 0,285 | 0,272 | 0,129 |
| 11 | -0,131 | 0,283 | 0,165 | 0,643 | 0,087 | 0,258 |
| 12 | 0,236 | -0,036 | 0,174 | -0,075 | 0,042 | 0,000 |
| 13 | 0,432 | 0,497 | 0,042 | 0,060 | -0,261 | -0,318 |
| 14 | -0,538 | 0,271 | -0,163 | 0,442 | -0,166 | -0,341 |
| 15 | 0,000 | 0,744 | -0,227 | 0,171 | -0,142 | 0,043 |
| 16 | -0,045 | -0,229 | -0,544 | 0,134 | 0,209 | -0,166 |
| 17 | -0,278 | 0,012 | 0,006 | 0,746 | 0,286 | 0,472 |
| 18 | -0,073 | -0,652 | 0,205 | -0,028 | -0,103 | -0,094 |
| 19 | -0,579 | 0,269 | 0,702 | -0,374 | 0,133 | 0,104 |
| 20 | -0,254 | -0,262 | -0,411 | 0,004 | -0,577 | 0,600 |
| 21 | -0,679 | -0,021 | 0,292 | 0,001 | -0,512 | 0,105 |
| 22 | -0,091 | 0,534 | -0,440 | -0,023 | 0,456 | -0,145 |
| Доля влияния компонент, % | 22,9 | 13,5 | 11,2 | 9,2 | 7,4 | 6,7 |

* Обозначения признаков — см. раздел «Материал и методика».

Таблица 3

Результаты анализа методом главных компонент данных 1978 г.*

| Признак * | Коэффициенты нагрузки компонент | | | | | |
|---------------------------|---------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 0,583 | 0,281 | 0,001 | -0,262 | 0,073 | -0,273 |
| 2 | 0,101 | 0,812 | 0,039 | 0,137 | -0,209 | -0,043 |
| 3 | 0,408 | -0,047 | -0,200 | 0,321 | 0,176 | -0,178 |
| 5 | -0,525 | 0,010 | 0,373 | 0,167 | 0,117 | -0,247 |
| 6 | -0,769 | -0,240 | 0,043 | 0,190 | 0,055 | -0,236 |
| 7 | -0,673 | -0,039 | 0,305 | 0,253 | -0,199 | -0,377 |
| 8 | 0,521 | 0,184 | -0,292 | -0,192 | 0,450 | -0,130 |
| 10 | -0,527 | -0,243 | -0,151 | 0,486 | 0,262 | 0,099 |
| 11 | 0,530 | 0,569 | 0,209 | 0,294 | -0,074 | 0,045 |
| 13 | -0,528 | 0,400 | 0,015 | 0,306 | 0,433 | 0,172 |
| 14 | -0,483 | 0,386 | -0,005 | -0,240 | 0,458 | 0,233 |
| 15 | -0,177 | 0,487 | 0,141 | -0,043 | 0,162 | 0,267 |
| 16 | -0,234 | 0,612 | 0,148 | 0,076 | -0,076 | 0,032 |
| 17 | 0,140 | 0,087 | 0,589 | -0,222 | -0,055 | 0,401 |
| 18 | -0,185 | -0,417 | 0,156 | -0,284 | -0,251 | 0,582 |
| 19 | -0,098 | -0,108 | -0,663 | 0,432 | -0,124 | 0,007 |
| 20 | -0,367 | 0,323 | -0,375 | -0,501 | -0,127 | -0,169 |
| 21 | -0,619 | -0,054 | -0,314 | -0,508 | -0,128 | -0,044 |
| 22 | 0,099 | 0,063 | 0,436 | -0,173 | 0,619 | -0,052 |
| 23 | 0,173 | -0,174 | -0,623 | -0,211 | 0,252 | 0,192 |
| 24 | -0,120 | 0,259 | 0,246 | -0,505 | -0,073 | -0,173 |
| 25 | -0,142 | 0,618 | -0,383 | -0,084 | -0,285 | 0,130 |
| 26 | 0,018 | 0,676 | -0,095 | 0,274 | -0,193 | 0,120 |
| 27 | -0,315 | 0,244 | -0,536 | -0,080 | 0,163 | -0,038 |
| Доля влияния компонент, % | 17,8 | 14,4 | 10,9 | 8,9 | 6,4 | 5,6 |

* См. примечание к табл. 2

лами крупных блоков генов, определяющих развитие у гибридов морфологической структуры одного или другого родителя. С противоположными знаками входят в 1-ю компоненту количество цветков в кисти и витаминность ягод.

Во 2-ю компоненту наибольший вклад вносит признак сила роста. Эта компонента характеризует разнообразие растений по энергии роста, проявляющейся, в частности, в количестве биомассы, формируемой отдельным растением. В этой компоненте наблюдается положительная связь силы роста с длиной кисти, степенью самоплодности, величиной ягод. В то же самое время с отрицательной нагрузкой входит во 2-ю компоненту содержание витамина С. Это можно объяснить хорошо известной у черной смородины отрицательной корреляцией между размером ягод и содержанием витамина С в ядах [4].

3-я компонента включает признаки, дающие физиолого-биохимическую характеристику цветков и ягод. Положительно связаны в этой компоненте величина цветка, содержание кислот, интенсивность окраски завязи, а также устойчивость к мучнистой росе. В свою очередь отрицательно с перечисленными признаками в этой компоненте коррелируют осыхаемость ягод, степень самоплодности и содержание сахаров.

Особый интерес представляет 4-я компонента, поскольку в ней положительно связаны оба важных с селекционной точки зрения признака: количество цветков в кисти и содержание витамина Р.

В 1978 г. структура первых двух компонент с наибольшими вкладами в них соответствует таковой в 1977 г. В 1-й компоненте снова произошли расщепление основных признаков контрастных родительских форм, а выделяющееся большинство признаков, изучаемых в оба года, вошли в 1978 г. во 2-ю компоненту со схожими вкладами по сравнению с 1977 г. Однако имеются и некоторые отличия. Так, практически не входит в 1978 г. в 1-ю компоненту длина кисти и содержание витаминов С и Р, а величина ягод имеет вклад с противоположным знаком; изменились коэффициенты нагрузки во 2-й компоненте у таких признаков, как положение кисти, устойчивость к осыхаемости ягод, степень самоплодности. 4-я компонента в 1978 г. имеет аналогично с 3-й компонентой 1977 г. Остальные компоненты, включающие преимущественно различные физиолого-биохимические показатели, имеют различия как по составу признаков, вошедших в эти компоненты, так и по коэффициентам нагрузок. Отмеченные различия в факторной структуре по годам связаны с тем, что список изучаемых признаков в оба года несколько различался, а также (вероятно, в большей степени) с различием в погодных условиях: 1978 г. был более благоприятен для плодоношения гибридов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Методы многомерного статистического анализа, в частности факторный и компонентный анализы, входят в последнее время все более широкое применение в генетико-селекционных исследованиях растений [5-24]. Эти методы незаменимы, когда изучаемый объект характеризуется большим количеством показателей, поскольку они позволяют получить компактное описание таких признаков. Выделяемые при анализе факторы (главные компоненты) являются по своей сути новыми признаками, отражающими внутренние, не поддающиеся непосредственному измерению свойства изучаемого объекта, которые обуславливают наблюдаемые признаки. Число значимых факторов (главных компонент) существенно ниже числа исходных признаков. Причем область применения методов многомерного статистического анализа может быть весьма широкой: они используются для оценки взаимобусловленности различных признаков [6-9, 15, 20, 21-24], для характеристики исходного материала в селекции [5, 7, 12, 21-23], выбора родительских пар при скрещивании [16-19]. Имеются работы, в которых с помощью этих методов получают критерии для отбора растений в селекционных целях [11, 13, 14].

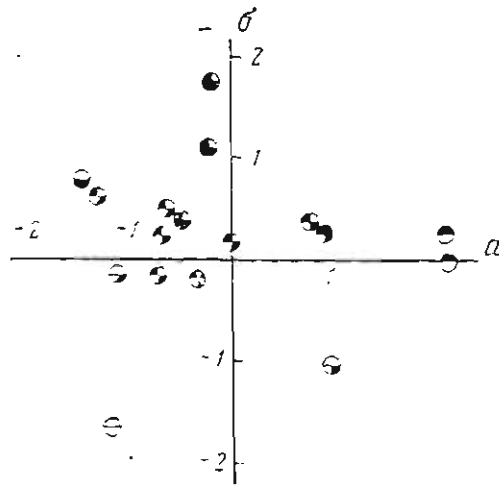
Разные аспекты приложения методов многомерного статистического анализа можно рассматривать как применение одной из двух различаю-

щихся техник анализа, так называемых R- и Q-техник [3]. Если имеется N объектов, которые описаны n признаками, то при R-технике определяется взаимосвязь между n признаками и m факторами (главными компонентами), причем m существенно меньше n . В случае анализа по Q-технике оценивается степень близости N объектов на основе корреляций и признаков, т. е. производится классификация объектов. С этой точки зрения рассмотрение возможности сочетания интересующих нас признаков у межвидовых гибридов черной смородины является анализом по R-технике.

Как мы указали выше, отрицательные коэффициенты корреляции между витаминностью и числом цветков в кисти свидетельствуют о том, что у растений с многоцветковой кистью содержание витаминов в ягодах преимущественно низкое. Эти признаки тесно связаны между собой в двух компонентах: в 1-й и 4-й (по данным 1977 г.). Причем в первой из них они связаны отрицательно, а во второй — положительно: если снять влияние первой компоненты, остается положительная взаимосвязь между этими показателями. Это указывает на возможность нахождения растений с многоцветковой кистью и высокой витаминностью ягод. Очевидно, с наибольшей вероятностью такие растения могут встретиться среди тех, у которых средним значением 1-й компоненты и высоким уровнем 4-й компоненты.

Здесь мы подходим к вопросу классификации объектов, т. е. использования Q-техники. Один из путей ее применения — это решение так называемой обратной факторной задачи, что дает возможность рассчитать значение любой компоненты для каждого изученного объекта [3] (в данном случае гибридного растения). На рисунке представлено распределение гибридов в плоскости двух основных компонент, определяющих число цветков в кисти и содержание витамина P в ягодах. Как и следовало ожидать, исходя из соответствующих коэффициентов нагрузок рассматриваемых признаков в указанные компоненты, растения с высокими значениями 1-й компоненты имеют большое количество цветков в кисти и низкое содержание витамина P в ягодах. С уменьшением значения этой компоненты уменьшается и число цветков в кисти. Наибольшее содержание витамина P наблюдается у гибридов с высоким значением 4-й компоненты и средним уровнем 1-й. При высоких отрицательных значениях обеих компонент гибриды обладают низким уровнем обоих признаков.

Большой практический интерес может представлять возможность замены прямого учета некоторых признаков, требующих трудоемких анализов (например, физиолого-биохимических показателей), расчетом величин соответствующих компонент. Для выяснения такой возможности мы провели следующий расчет. Первоначально определяли для каждого гибридного растения значения 1-й и 4-й компонент на основе данных 1977 г. по ранее найденной факторной структуре, но без учета данных биохимического анализа. При этом положение растений в системе указанных компонент изменялось незначительно, что указывает на то, что найден-



Распределение гибридных растений в плоскости 1-й (α) и 4-й (β) компонент. Вертикаль и горизонталь характеризуют значения 1-й и 4-й компонент — содержания витамина P в ягодах и число цветков в кисти соответственно. Точка в нижнем левом квадранте и содержание витамина P в ягодах 150–200 мг/100 г ягод и один цветок в кисти — оба признака у гибридов — в данном квадранте.

ные таким образом компоненты соответствуют фактическим значениям не учтенных при их расчете признаков. Далее по этим компонентам мы произвели прогноз числа цветков в кисти и содержания витамина Р в ягодах для отдельных растений (среднее, высокое или низкое значение признака). По данным следующего 1978 г. такой прогноз подтвердился в 85% случаев.

Приведенные результаты показывают, что методы многомерного статистического анализа помогают выявить некоторые теоретические закономерности взаимоотношенности признаков растений и одновременно могут быть использованы в конкретной селекционной работе. Одним из путей практического применения метода анализа главных компонент может быть следующий. При необходимости оценки (браковки) большого количества растений плодово-ягодных культур на относительно небольшой, но репрезентативной «обучающей» выборке проводится подробный анализ особей как по морфологическим, так и по физиолого-биохимическим показателям. На основе этих данных определяется факторная структура изучаемых признаков и выявляются наиболее значимые компоненты. Для остальных растений учитываются лишь относительно легко устанавливаемые морфологические характеристики, по которым и рассчитываются значения соответствующих компонент, используемых далее в качестве критерия оценки отдельных растений. «Обучающая» выборка необходима, так как факторная структура может несколько различаться по годам.

Следует отметить, что при работе с плодово-ягодными культурами, когда отдельному растению представляется обычно достаточно большая площадь питания и имеется возможность сохранения и вегетативного размножения любого уникального гевотипа, отпадает ряд трудностей, которые имеют место при отборах однолетних сельскохозяйственных культур [25], в частности, в значительно меньшей мере сказываются эффекты конкуренции. Поэтому в селекции многолетних культур на первый план выдвигается проблема ранней диагностики ценных растений, что связано с поздней стабилизацией у них плодоношения. В этом плане методы многомерного статистического анализа могут оказаться весьма плодотворными, поскольку характерные морфологические отличия формируются на более ранних стадиях онтогенеза, что дает возможность косвенно оценить другие свойства растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мелегина А. А. Механизмы скретизации смородины. Рига: Зинатне, 1974, с. 85.
2. Урбан В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964, 445 с.
3. Дубров А. М. Проблемы статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978, 135 с.
4. Астахов А. И., Козьмина М. В. Генетика и селекция черной смородины. Сообщение 1. Методика отбора проб для селекционно-генетического анализа. — Генетика, 1975, т. 11, № 12, с. 24.
5. González-Bernáldez F., Borrill M., Lindner R. Variability of hexaploid *Festuca arundinacea*. Principal components analysis of the correlation matrix. — Bol. Real. Soc. Española Histor. Natur. Sec. biol., 1969, v. 67, № 3-4, p. 257.
6. Ottaviano E., Camuss. A., De Leo V., Siri Goria M. Factor analysis of ear and plant development in maize. — Maydica, 1975, v. 20, № 1, p. 21.
7. Гладышева Н. М., Ростова Н. С., Смирнов В. Г. Изучение корреляций между морфологическими признаками диплоидных и тетраплоидных форм озимой ржи и их устойчивостью к полеганию. — Вестн. ЛГУ. Биология, 1976, № 24, вып. 4, с. 146.
8. Ростова Н. С., Колодяжный С. Ф. Изучение изменчивости земляники *Fragaria vesca* методом факторного анализа. — В кн.: Генетика и селекция количественных признаков. Киев: Наукова думка, 1976, с. 166.
9. Гладышева Н. М., Смирнов В. Г., Фадеева Т. С. Особенности корреляционной структуры диплоидной и тетраплоидной ржи. — В кн.: Успехи полиплоидии. Киев: Наукова думка, 1977, с. 84.
10. Семериков Л. Ф., Бененсон Н. Е. Применение метода главных компонент в популяционных исследованиях. — В кн.: Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск: УИЦ АН СССР, 1977, с. 6.
11. Rückbauer P. Vergleichende Untersuchungen über die Einsatzmöglichkeiten neuer biometrischer Methoden in der Kreuzungszüchtung bei Winterweizen. II. Teil. Die Anwendung von multivariaten Verfahren bei der Selektion auf ertragreiche Winterweizentypen, dargestellt an der F₂-Linienpopulation einer ausgewählten Kreuzung. — Bodenkultur, 1977, B. 28, № 2, S. 163.

12. Cervantes S. T., Goodman M. M., Casas D. E., Rawlings J. O. Use of genetic effects and genotype by environmental interactions for the classification of Mexican races of maize. — *Genetics*, 1978, v. 90, p. 339.
13. Сачли И. К. Пути повышения эффективности отбора в селекции клеверницы: Автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. с.-х. наук. М.: ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова, 1978, 18 с.
14. Сачли И. К. Повышение эффективности отбора у клеверницы с помощью факторного анализа. — В кн.: Селекция и семеноводство масличных культур. Красноярск: ВНИИ масличных культур, 1980, с. 96.
15. Ledent J. F., Moss D. N. Relation of morphological characters and shoot yield in wheat. — *Scot. Sci.*, 1979, v. 19, № 4, p. 445.
16. Перфильев В. Э., Бутенко А. И. Научение количественных признаков у яблони методом главных компонент. — *Селекция*, 1980, т. 16, № 8, с. 1447.
17. Перфильев В. Э. Возможности использования статистических методов при подборе пар для гибридизации. — *Бюл. ЦГН имени Н. В. Мичурина*, 1981, вып. 35, с. 69.
18. Варазоя М. Д., Чезалыч И. М., Мухоморов Е. И. Дивергенция в подборе пар для гибридизации в ржи. — *Докл. ВАСХНИЛ*, 1981, № 9, с. 12.
19. Варазоя М. Д., Чезалыч И. М., Мухоморов Е. И. Методика анализа количественных признаков в соматодоминантных культурах для подбора родительских форм при гибридизации на основе дивергенции. *Сб. тр. ВНИИ зерновых и зернофуражных культур*, 1981, № 1.
20. Kozlov R. S. The analysis of the characters of common wheat varieties and F₂ population hybrids by means of multivariate analysis. — *Theor. Appl. Genet.*, 1981, v. 59, № 1, p. 69.
21. Глазкова И. М. Изменчивость количественных признаков гибридных линий и исходных популяций ржи. — *Бюл. ВАСХНИЛ*, 1981, № 10, вып. 2, с. 83.
22. Фадеева Т. С., Глазкова И. М. Исследование сопряженной и дивергентной количественных признаков у дивергентных форм овсяной ржи и их потомства методом главных компонент. — *Известия и отчеты ЦИЗ*, 1981, т. 15, № 1, с. 43.
23. Холмс И. И., Руднев И. Г. Изменчивость и взаимосвязь количественных признаков гибридов овсяной ржи. — В кн.: Исследования по генетике и селекции в Латвийской ССР. Рига: Изд. АН ЛатССР, 1981, с. 72.
24. Руднев И. Г. Корреляционный и факторный анализ взаимосвязи количественных признаков гибридов ржи гибридов ржи. — В кн.: Биологические аспекты изучения и разведения гибридов зернового и растительного мира. Рига: Изд. АН ЛатССР, 1981, с. 81.
25. Дранова В. А., Руднев И. М., Герасименко И. И., Дьяков А. Б. О подходах к оценке генетической гетерозиса у гибридов яровых пшениц Латвии и Сибири. — *С.-х. биол.*, 1981, т. 15, № 2, с. 274.

Институт биологии АН ЛатССР,
Саласпилс

Поступила в редакцию
20.IX.1982
Окончательный вариант принят
17.II.83

THE MULTIVARIATE ANALYSIS OF LINKED VARIATION OF TRAITS IN INTERSPECIES HYBRID *Ribes nigrum* L. x *Ribes* *petiolare* DOUGL.

RACHAL I. D., MECELEHINA A. A.

*Institute of Biology, Academy of Sciences of the Latvian SSR;
The Botanical Garden, Academy of Sciences of the Latvian SSR,
Salaspils*

Summary

The method of component analysis was applied to reveal the main factors of the development of 27 morphological and physiological-biochemical traits in interspecies hybrid *Ribes nigrum* x *Ribes petiolare*. As a result, the possibility to identify hybrid plants in which the variable traits of both parents are combined, is shown. The possible ways for use of the component analysis method in fruit breeding are discussed.

Научные обзоры

УДК 631.52

В. Я. Дишлер, П. Д. Рашаль

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕТОДОВ СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ В ЛАБОРАТОРИИ ГЕНЕТИКИ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ АН ЛАТВИЙСКОЙ ССР

Основной теоретической базой селекции растений, животных и микроорганизмов является генетика. Селекция как процесс создания новых сортов в решениях майского 1982 года Пленума ЦК КПСС рассматривается в качестве одного из важнейших факторов повышения урожайности и продуктивности сельскохозяйственных растений и животных. Такая оценка селекционной работы обоснована мировым опытом: 50—60% увеличения урожайности сельскохозяйственных культур за последние десятилетия получены за счет выведения и внедрения новых сортов [1]. На генетике основаны важнейшие для теории селекции современные представления о наследственной и ненаследственной изменчивости организмов, она изучает закономерности наследования факторов продуктивности и урожайности. Генетика лежит в основе учения об исходном материале для селекции, разрабатывает проблемы отбора и методы селекции.

Совершенствование существующих и разработка новых методов селекции сельскохозяйственных растений — прямая цель исследований, проводимых в лаборатории генетики Института биологии АН Латвийской ССР. Прежде чем изложить содержание и результаты этих исследований, необходимо кратко охарактеризовать актуальные проблемы селекции полевых культур в стране в целом и в Латвийской ССР в частности.

В соответствии с повышением интенсификации сельскохозяйственного производства главным направлением селекционных исследований является выведение высокоурожайных, интенсивных сортов, выращиваемых в условиях высокой культуры земледелия, хорошо использующих высокие дозы удобрений и приспособленных к механизированной технологии возделывания и уборки. Это направление в качестве директивы зафиксировано и в Продовольственной программе СССР. В то же время необходимо учесть, что урожайность полевых культур в большинстве хозяйств Латвийской ССР, а также в стране в целом намного ниже потенциала урожайности уже имеющихся интенсивных сортов. К тому же сбор урожая значительно колеблется по годам в зависимости от климатических условий каждого года, что оказывает особенно неблагоприятное влияние на народное хозяйство.

В связи с этим задачи, выдвигаемые перед сельским хозяйством в широком плане, состоят не в достижении отдельных рекордов, а прежде всего в стабилизации производства сельскохозяйственной продукции как в масштабе каждой республики и области, так и всей страны в целом на уровне, намеченном решениями директивных органов. Достижение этого уровня обеспечивается ресурсами и средствами, выделяемыми плановыми органами на развитие сельского хозяйства.

В стабилизации урожайности важную роль играют особенности сор-

тов полевых культур. В этом аспекте проблема селекции выдвигается как региональная проблема, при решении которой возникает задача повышения приспособленности (адаптивности) сортов к конкретным агроэкологическим условиям. Можно назвать ряд признаков и свойств сортов, определяющих их адаптивные качества: приспособленность к минимальной обработке почвы, резистентность к засухе, полеганию, болезням и вредителям, устойчивость к неблагоприятным почвенным условиям (например, высокая концентрация ионов водорода и подвижного алюминия), способность быстро восстанавливаться после подавления роста и развития растений в период неблагоприятных погодных условий, способность образовывать плотный травостой с большим количеством продуктивных стеблей на 1 м², прочная корневая система и другие свойства, определяющие снижение себестоимости растениеводческой продукции. Для многих регионов страны, в том числе и для Латвийской ССР, важной задачей является также сокращение вегетационного периода ряда культур.

Максимальной приспособленностью, обусловленной определенными, создавшимися в ходе длительного процесса эволюции сочетаниями генов, обладают дикие, малоурожайные сородичи культурных растений. Процесс же окультуривания и селекция направлены на создание генных комплексов, определяющих повышение потенциала урожайности за счет снижения приспособленности. Наглядным примером потери адаптивности при селекции интенсивных сортов являются короткостебельные, высокоурожайные сорта пшеницы мексиканской селекции, распространившиеся в 60-х годах нашего столетия в основном в развивающихся странах и вызвавшие там кратковременную «зеленую революцию». Эти сорта сильно поражаются болезнями, требуют при их возделывании применения высоких доз удобрений, ядохимикатов и дорогостоящей агротехники. В результате этого короткостебельные сорта не способствовали, а осложнили решение проблемы продовольствия в развивающихся странах [2].

Учитывая сказанное, в настоящее время можно выделить две основные цели селекции сельскохозяйственных растений (кроме селекции на улучшение качества растениеводческой продукции): во-первых, создание сортов с оптимальным для различных агроэкологических условий балансом между адаптивными качествами растений и их потенциальной урожайностью и, во-вторых, решение более сложной проблемы создания высокоурожайных, интенсивных сортов со значительно улучшенной адаптивностью.

Сравнительно несложно улучшить отдельных адаптивных показателей интенсивных сортов, однако существенное повышение общего уровня их адаптивности требует коренной перестройки создавшихся в длительном процессе эволюции и селекции генных комплексов. Это может быть достигнуто благодаря применению методов, усиливающих комбинационную изменчивость при расщеплении внутривидовых и отдаленных гибридов. Разработка таких методов требует решения целого ряда фундаментальных проблем.

Исследования, проводимые в лаборатории генетики, посвящены разработке генетических основ селекции ячменя на иммунитет к грибным заболеваниям, изучению закономерностей и разработке методов индуцированного рекомбинаогенеза, изучению проблем теории отбора и оптимизации селекционного процесса.

РАЗРАБОТКА ГЕНЕТИЧЕСКИХ ОСНОВ СЕЛЕКЦИИ НА ИММУНИТЕТ

В ходе исследований по генетике иммунитета проводилось изучение региональных проблем устойчивости-восприимчивости ячменя к мучнистой росе (*Erisiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March.) и пыльной головне (*Ustilago nuda* (Jens.) Rostr.).

Разными видами и расами мучнистой росы все в большей степени поражаются многие культурные растения и их сорта. Мучнистую росу относят к числу наиболее вредоносных заболеваний ячменя: она вызывает хлороз листьев и замедление роста корней у зараженных растений; сообщалось о потерях до 50% урожая у поздно высеванных восприимчивых сортов [3, с. 108]. Пыльная головня также является распространенной болезнью ячменя в условиях Латвийской ССР. Этой болезнью поражается большинство районированных сортов, в особенности иностранной селекции. Заболевание подавляет всхожесть и жизнеспособность растений, снижает урожайность посевов [3, 4].

При изучении генетической обусловленности устойчивости растений к патогенным микроорганизмам выявилась сложная природа взаимоотношений хозяин—паразит. Для анализа этих взаимоотношений Флором [5] была выдвинута гипотеза, согласно которой каждому гену вирулентности паразита соответствует определенный ген устойчивости растения-хозяина. Предполагается, что такая система взаимоотношений является результатом сопряженной эволюции растения-хозяина и его паразита. На основании этой гипотезы, получившей в литературе название «ген против гена», в настоящее время создается большинство моделей анализа генетической обусловленности иммунитета растений к патогенам.

Изучение генетических основ иммунитета происходит обычно следующим образом: 1) создаются наборы тестерных линий растения-хозяина (тест-сортов), различающихся по устойчивости к различным генетически однородным формам (клонам, штаммам, биотинам и экотипам) патогена; 2) генетически однородные формы популяций патогенов анализируются по их способности поражать разные тест-сорты (дифференциаторы) и на основе этого анализа определяются так называемые физиологические расы патогена; 3) по результатам анализа специфических реакций сортов и линий растений-хозяев на зараженные разными расами патогены и по результатам гибридологического анализа определяются число, а также локализация разных генов устойчивости сорта и идентифицируются соответствующие генам устойчивости гены вирулентности патогена.

Для изучения генетики иммунитета мучнистой росы ячменя в настоящее время в мировой практике используется набор дифференциаторов, состоящий из 23 тест-сортов; более или менее отчетливо идентифицировано 22 гена устойчивости. Теоретически этот тест-ассортимент позволяет выявить 8 388 608 физиологических рас мучнистой росы ячменя, из которых пока обнаружена лишь небольшая доля (менее 200).

В условиях быстрого в настоящее время роста числа идентифицированных рас мучнистой росы ячменя возникает необходимость в их удобной и однозначной классификации. В нашей лаборатории Г. Э. Кавачем [6, 7] создана оригинальная система идентификации и классификации рас этого патогена, которая одновременно является удобной моделью изучения особенностей генетической структуры различных популяций патогена и по ряду причин выгодно отличается от других предложенных до настоящего времени систем и моделей:

1) расы мучнистой росы обозначаются не порядковым номером их идентификации (такая система была принята до настоящего времени в европейских странах [8]), а по имеющимся у них генам вирулентности;

2) число тест-сортов сокращено до 10 за счет исключения сортов с низкой дифференцирующей способностью; в результате этого модель позволяет идентифицировать 512 теоретически возможных рас, из которых сравнительно большая доля (около 25%, что охватывает около 70% всех вообще выявленных рас) уже обнаружена экспериментально. Это дает возможность более четко выявить закономерности возникновения и взаимозависимости рас патогена;

3) предлагаемая система наглядно показывает иерархию рас пато-

гена по степени вирулентности (числу генов вирулентности): четко выявляются так называемые «верхушечные расы» с максимальным числом генов вирулентности (до 9), которые следует использовать для создания провокационного фона при селекции ячменя на устойчивость к мучнистой росе:

4) ясно проявляется «очаговость» распределения рас патогена (т. е. накопление в генетической структуре популяций патогена одних и отсутствие других комбинаций генов); это явление облегчает прогнозирование появления новых рас патогена и разработку стратегии селекции на устойчивость.

Изложенная модель была использована при анализе генетической структуры популяции возбудителя мучнистой росы ячменя по образцам, собранным на территории Латвийской ССР. Анализ большого материала выявил наличие 54 разных рас, в числе которых идентифицировано 27 эндемичных для Латвийской ССР, т. е. рас, до сих пор не найденных в популяциях других районов земного шара [9]. Представленные в табл. 1 данные свидетельствуют о том, что расы латвийской популяции мучнистой росы, и в особенности эндемичные расы, отличаются высокой вирулентностью. Если среди всех известных рас расы с 5—9 генами вирулентности составляют 53,5%, то в латвийской популяции — 79,6%, а среди эндемичных — 88,9%. Следовательно, проблема селекции ячменя на устойчивость к мучнистой росе выдвигается в качестве региональной, так как сорта, выведенные в селекционных учреждениях других регионов, лишь случайно могут быть устойчивыми к этому патогену в условиях Латвии.

Таблица 1

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАС ВОЗБУДИТЕЛЯ МУЧНИСТОЙ РОСЫ ЯЧМЕНЯ ПО СТЕПЕНИ ВИРУЛЕНТНОСТИ

| Степень вирулентности (число генов вирулентности) | Количество экспериментально обнаруженных рас | | | | | |
|---|--|-------|------------------------|-------|------------|-------|
| | всех известных | | в Латвийской популяции | | | |
| | число | % | всего | | эндемичных | |
| | | | число | % | число | % |
| 9 | 1 | 0,9 | 1 | 1,9 | 1 | 3,7 |
| 8 | 5 | 4,3 | 4 | 7,4 | 3 | 11,1 |
| 7 | 9 | 7,7 | 6 | 11,1 | 2 | 7,4 |
| 6 | 20 | 17,2 | 16 | 29,6 | 11 | 40,7 |
| 5 | 27 | 23,4 | 16 | 29,6 | 7 | 26,0 |
| 4 | 23 | 19,8 | 6 | 11,1 | 3 | 11,1 |
| 3 | 15 | 12,9 | 4 | 7,4 | 0 | 0 |
| 2 | 9 | 7,7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1 | 6 | 5,2 | 1 | 1,9 | 0 | 0 |
| 0 | 1 | 0,9 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Всего | 116 | 100,0 | 54 | 100,0 | 27 | 100,0 |

Выявлены и другие особенности генетической структуры местной популяции мучнистой росы ячменя. Так, исключительно из эндемичных состоят отдельные группы рас со сложным локусом *Ml-a*. В то же время в некоторых расовых группах, занятых расами, найденными в других районах мира, латвийские расы не имеют ни одного представителя. Установлено, что в трех наиболее распространенных комбинациях генов вирулентности местной популяции возбудителя мучнистой росы встречаются гены *Ml-h*, *Ml-a4*, *Ml-n*, *Ml-a* и *Ml-c*. Соответствующие гены устойчивости имеют сорта *Weihenstephan 37/136* и *Ragusa b*, *Anatolien HOP 1063*, *Gatersleben Mut. 511*, *Gatersleben Mut. 501* и *Indien HOP 1657*. Наиболее эффективной в Латвии может быть селекция ячменя с использованием генов устойчивости этих сортов. Однако трудоемкий и длительный процесс комбинирования всех этих генов устойчивости в одном генотипе может привести к созданию сорта, обладающего лишь кратковременной, неполной устойчивостью. Для более

Успешного решения проблемы можно рекомендовать использование в качестве донора устойчивости рецессивного гена *mi-0*, проявление которого не соответствует гипотезе «ген против гена» и выражается в определении комплексной устойчивости ко всем известным расам мучнистой росы. Геном *mi-0* обладают линии Мс. 20, а также полученные в нашей лаборатории мутантные линии сорта 'Майя'. Гибриды этих линий переданы Стендской селекционно-опытной станции Латвийского НИИ земледелия и экономики сельского хозяйства, где с ними проводятся дальнейшая селекционная работа и сортоиспытание.

Сказанное выше относится к так называемой расоспецифической устойчивости, определяемой эффектами немногих главных генов. Существует и другой тип устойчивости — расонеспецифической, при которой резистентность растения-хозяина проявляется к широкому набору генотипов паразита. В этом случае паразиту трудно приспособиться к преодолению устойчивости. Поэтому предполагается, что такой тип резистентности обеспечивает более долговременную защиту. В селекции наиболее перспективно сочетание как расоспецифической, так и расонеспецифической устойчивостей.

Механизм расонеспецифической устойчивости в системе ячмень—мучнистая роса изучен слабо, однако показано, что этот тип устойчивости может обеспечиваться различными путями [3, с. 111]. Один из них изучен в нашей лаборатории В. Т. Эйзенбергой [11]. Ею обнаружена корреляция толщины клеток эпидермиса листьев и устойчивости к мучнистой росе в наборе сортов и мутантов ячменя.

Особенностью расонеспецифической устойчивости являются количественные различия в степени пораженности различных генотипов. Поэтому для изучения механизмов этого типа устойчивости и использования ее в практической селекции необходимо применение методов, позволяющих быстро и эффективно оценивать количественные различия в степени пораженности на достаточно большом экспериментальном материале.

В. Т. Эйзенберга и Г. Э. Каване [12] сделали попытку использовать для этой цели телевизионный анализатор структуры изображения (ТАСИ), с помощью которого оказалось возможным получить точную оценку площади пораженной поверхности листа как в абсолютном, так и в процентном (по отношению к общей площади листа) выражении. Однако для осуществления этой возможности необходима весьма трудоемкая подготовка анализируемого материала: обесхлорофиллирование и дифференциальная окраска пораженных участков листьев. Таким образом этот метод практически не может быть использован для массовой оценки генотипов на устойчивость.

В настоящее время в лаборатории генетики разработан другой, более эффективный метод количественной оценки пораженности растений ячменя мучнистой росой [13]. Семена ячменя проращиваются в воде при комнатной температуре в рулонах, свернутых из фильтровальной бумаги. Заражение проводится на 14-й день проращивания (стадия 2—3-го листа). Уровень инфекционной нагрузки определяется подсчетом числа спор на единицу площади предметных стекол, расположенных при заражении между рулонами на подставке на уровне проростков. После заражения рулоны с растениями под изоляторами помещаются в раствор Кнота в климатическую камеру при температуре 16°C. Анализ пораженности проростков проводится на 7-й день после заражения. При этом определяется число пустул на единицу площади 2-го листа, а также число пустул на 1000 высеванных при заражении спор. Показано [13], что наиболее ценную информацию для определения расонеспецифической устойчивости растения-хозяина дает определение числа пустул на 1 см² листовой поверхности при условии контроля инфекционной нагрузки. По описанной методике изучаются факторы расонеспецифической устойчивости, определяется наследование степени пораженности в диаллельных скрещиваниях, изучаются другие

вопросы, связанные с селекцией ячменя на неспецифическую устойчивость к мучнистой росе.

Определенная работа проведена в лаборатории генетики также по разработке генетических основ селекции ячменя на устойчивость к пыльной головне. Изучен расовый (экотипный) состав местной популяции возбудителя этого заболевания [14]. Необходимо отметить, что инфекционный материал — хламидоспоры этого паразитарного гриба — представляет собой гетерозиготный (по всей вероятности, по многим локусам) дикарион, что исключает возможность получения клонового инфекционного материала и затрудняет выявление генов вирулентности и классификацию рас патогена по составу этих генов, а также усложняет выведение линий и сортов растения-хозяина, обладающих расоспецифической устойчивостью. В этом случае резистентные генотипы должны обладать целым комплексом факторов (генов) устойчивости, и в качестве доноров такой комплексной устойчивости могут быть использованы лишь очень немногие полукультурные формы ячменя [15]. Передача их устойчивости культурным районированным сортам затруднена. Поэтому перспективным может быть использование в селекции ячменя на устойчивость к пыльной головне полученной нами мутантной линии, длительно (более 10 поколений) сохраняющей устойчивость в условиях искусственного заражения.

Таким образом в лаборатории генетики к настоящему времени решен ряд теоретических, а также (совместно с селекционерами) практических проблем выведения устойчивых к наиболее вредоносным заболеваниям сортов ячменя. Однако вопрос о возможном районировании этих сортов остается открытым, так как оно зависит не только от стабильности устойчивости, а главным образом от потенциальной урожайности и других хозяйственных показателей новых сортов.

РАЗРАБОТКА МЕТОДОВ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО РЕКОМБИНОГЕНЕЗА

При решении злободневной проблемы повышения адаптивных качеств высокоурожайных сортов в селекции растений первоочередное значение имеют методы усиления комбинативной изменчивости, позволяющие получать рекомбинации в пределах блоков тесно сцепленных генов. Проблема экспериментального рекомбиногенеза охватывает широкий круг вопросов, в том числе генетического, средового и экспериментального контроля процесса рекомбинаций на видовом, популяционном, организменном и хромосомном уровнях, отдаленной гибридизации и интрогрессивной селекции, выявления и сохранения рекомбинантов, в частности хозяйственно ценных форм с редкими сочетаниями признаков.

В процессе многолетних исследований в лаборатории генетики разрабатываются вопросы, связанные с экспериментальным изменением частоты рекомбинаций при внутривидовой гибридизации высших растений. На таких подопытных растениях, как горох, томаты и ячмень была показана возможность повышения частоты рекомбинаций между сцепленными монофакторными признаками, а также возможность увеличения наследственной изменчивости растений по полифакторальным (количественным) признакам путем рекомбиногенных воздействий, выявлены некоторые закономерности индуцированного рекомбиногенеза, открыты новые активные рекомбиногены, разработаны методы индуцирования рекомбинаций в селекционных целях и созданы формы растений, имеющие благоприятные сочетания хозяйственно важных признаков родительских форм.

В исследованиях была изучена рекомбиногенная активность облучения гибридных семян ионизирующим излучением и обработки растущих растений биологически активными веществами. Результаты опытов показали, что облучение семян в отдельных случаях вызывает

появление в потомстве (в F_2) рекомбинантов по монофакторным признакам [16].

Среди подвергнутых испытанию биологически активных веществ активным рекомбиогенным действием обладали митоминци С (ММС), актиномицин D (АМД), натриевая соль азотистой кислоты (NaNO_2) и 5-фторурацил (ФУ). Рекомбиогенное действие двух последних веществ у высших растений нами показано впервые. При этом выявлена четкая зависимость действия рекомбиогена от интервала времени и наступления мейотического деления микроспорогенных клеток: одно и то же вещество может индуцировать рекомбинации при воздействии на предмейотические стадии и подавлять рекомбинации при воздействии на начальные стадии мейоза. На основе этого факта, а также с учетом литературных данных, показывающих, что разные короткие чувствительные к рекомбиогенным воздействиям стадии мейоза отличаются между собой по направленности реакции на эти воздействия, нами высказано предположение, что увеличение частоты рекомбинаций при воздействии химическими агентами на растущие растения происходит главным образом за счет индуцированного митотического, а не мейотического кроссинговера.

Нами впервые показана возможность увеличения генотипической изменчивости растений по количественным признакам методами индуцированного рекомбиогенеза [19]. В табл. 2 приведены значения генотипической дисперсии разных количественных признаков ячменя в зависимости от воздействия рекомбиогенами у гибридов F_2 от скре-

Таблица 2

ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ДИСПЕРСИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ ЯЧМЕНИ F_2 В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РЕКОМБИОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

| Воздействие, мг/100 мл | Признак | | | |
|---------------------------|---------------------------------------|---------------------------------|-------------------|---------------------|
| | Масса зерен центрального колоса | Число продук- тивных стеблей | Масса растения | Длина стебля |
| Контроль | 0,06 | 0,18 | 3,27 | 70,93 |
| ФУ 5 | 0,05 | 0,58 ⁺⁺⁺ | 3,14 ⁻ | 84,54 |
| ФУ 25 | 0,06 | 0,0 | 2,19 | 124,98 ⁻ |
| NaNO_2 5 | 0,05 | 0,58 ⁺⁺⁺ | 4,15 | 119,14 ⁻ |
| NaNO_2 25 | 0,03 ⁺ | 0,51 ⁺⁺⁺ | 1,66 ⁺ | 106,91 |

Примечание. +,+++ — Различия с контролем достоверно при 5,0 и 0,1% уровне значимости соответственно.

щивании сортов 'Акка'-'Эйю Хадака'. Они свидетельствуют о том, что с применением рекомбиогенов получено достоверное повышение генотипической дисперсии массы растения, длины стебля и, в особенности, числа продуктивных стеблей. Результаты этого исследования достаточно убедительно показывают перспективность применения рекомбиогенных воздействий для увеличения селекционной ценности исходного материала и повышения эффективности отбора по определенным признакам.

Что касается возможности повышения частоты рекомбинаций в целях селекции между монофакторными признаками при помощи экспериментальных воздействий, то следует указать на сильную ее зависимость от модифицирующих факторов и, в первую очередь, от степени сцепления соответствующих генов и признаков. В наших исследованиях максимальное 8-кратное повышение частоты рекомбинаций получено у ячменя между генами *b* (белая цветочная пленка) и *trd* (наличие третьей колосковой чешуи): от 4,3% в контроле до 35,6% при воздействии раствором ФУ в концентрации 10,0 мг/100 мл.

Для повышения выхода рекомбинантных форм лаборатория генетики рекомендует применение обработки гибридных растений раство-

рами следующих веществ: нагреваемой соли азотистой кислоты в концентрации 5—30 мг/100 мл; 5-фторурацила в концентрации 1—30 мг/100 мл; актиномицина D в концентрации 0,5—1,0 мг/100 мл; митомыцина C в концентрации 0,1—4,0 мг/100 мл.

Обработку растений необходимо проводить на предмейотических стадиях развития генеративных органов, т. е. за 5—7 дней до наступления метафазы I мейоза в материнских клетках пыльцы. Рекомбиногены инъецируются в стебли и точки роста растений при помощи медицинское шприца в количестве 1 мл на растение. Используются свежие растворы, приготовленные на 0,02 М фосфатном буфере (в 500 мл дистиллированной воды растворяется 1360 мг KH_2PO_4 ; раствор титруется KOH до pH 7,0), с добавлением поверхностно-активного вещества твин-20 (следы). Не растворяющиеся в воде вещества (актиномицин D, митомыцин C) предварительно растворяются в капле этилового спирта.

Другую возможность решения проблем индуцированных рекомбинаций представляет экспериментальное изменение уровня корреляционной зависимости между количественными признаками. Разрушение нежелательных взаимосвязей признаков определяет образование гибридов с новыми желаемыми их сочетаниями, а повышение уровня этих связей может в некоторых случаях повысить эффективность косвенного отбора [21].

В лаборатории генетики установлена волновая зависимость уровня фенотипических корреляций при облучении семян ряда видов самоопыляющихся растений ионизирующей радиацией: облучение в небольших дозах приводит к снижению корреляционной зависимости признаков, а с увеличением дозы она возрастает, достигая и превышая уровень корреляции в контроле [22]. Эта закономерность проявилась у ряда видов растений: ячменя [23], кормовых бобов [24], арабидопсиса [25]. Было показано также, что изменение фенотипических корреляций есть следствие параллельного изменения генотипических и вариабельных корреляций [25]. На основе результатов этих исследований мы рекомендуем в селекционных целях облучение семян ионизирующей радиацией или их обработку химическими мутагенами в широком диапазоне доз с последующим отбором растений, обладающих желательными сдвигами взаимосвязей признаков [21, 22].

Применение ионизирующей радиации в лаборатории генетики позволило после гамма-облучения семян злаков, полученных в результате скрещивания и повторного беккроссирования сортов 'Майя' (с длинным стеблем и прочной корневой системой) и 'Бражник' (с коротким стеблем и слабо развитой корневой системой), выделить ряд линий, имеющих укороченный стебель и не уступающих сорту 'Майя' по прочности корневой системы и продуктивности колоса [26]. Такое сочетание признаков обуславливает устойчивость к полеганию, сокращенный вегетационный период, приспособленность к механизированной уборке и высокую урожайность. Выделенные линии переданы селекционным учреждениям республики для размножения и дальнейшего сортоиспытания.

РАЗРАБОТКА ПРОБЛЕМ ТЕОРИИ ОТБОРА

Так же, как и проблема экспериментального рекомбиногенеза, теория отбора у растений охватывает широкий круг вопросов начиная от подбора и изучения исходного материала для селекции и кончая оценкой новых сортов [27]. Исследования в области теории отбора являются необходимым звеном при разработке более эффективных методов селекции любого направления и при оптимизации разных стадий селекционного процесса. В лаборатории генетики Института биологии АН ЛатвССР разрабатываются главным образом вопросы, связанные с генотипической характеристикой количественных признаков в популяциях растений. Исследования проводятся в двух направлениях.

Первое направление связано с определением компонент фенотипической изменчивости признаков. Наибольший интерес в этом аспекте вызывают значения генотипической дисперсии и коэффициента наследуемости количественных признаков в конкретных совокупностях растений. Эти параметры не могут быть непосредственно использованы (как это предполагалось ранее) в селекционном процессе для предсказания результатов отбора и идентификации лучших генотипов, однако их знание необходимо для решения ряда генетико-селекционных задач. В частности, показатели генотипической дисперсии и наследуемости характеризуют генотипическое разнообразие исходного материала, лежат в основе обоснования общей стратегии селекции и выбора наиболее предпочтительных признаков, по которым производится отбор. Эти же показатели используются и при оценке влияния на популяцию растений различных воздействий, например мутагенных [28].

В арсенале генетики количественных признаков существует целый набор методов разграничения фенотипической изменчивости и определения коэффициента наследуемости, базирующихся на различных подходах [29]. Традиционными и наиболее широко применяемыми среди них являются методы дисперсионного, корреляционного и регрессионного анализов. На модельном растении арабидопсисе нами было показано, что у самоопыляющихся растений наиболее адекватными являются методы дисперсионного и регрессионного анализов [30]. Однако эти методы требуют смены поколений и специальной организации опыта, вследствие чего не всегда могут быть использованы. Поэтому актуальной является разработка подходов и методов, позволяющих оценить уровень генотипической изменчивости без смены поколений.

В исследованиях, проведенных в лаборатории генетики на смесях линий гороха [31], было показано, что для определения генотипической изменчивости исходного материала без смены поколений наиболее перспективным является метод фоновых признаков [32]. В этих исследованиях впервые продемонстрировано, что в качестве фоновых могут быть использованы легко анализируемые морфологические признаки, например число бобов.

В лаборатории проводилась также оценка метода, предложенного В. Шрикганди [33] для определения наследуемости без смены поколений. В силу ряда преимуществ метод Шрикганди нашел довольно широкое применение в генетико-селекционных исследованиях как в нашей стране, так и за рубежом (см. [34]). Важно было определить разрешающую способность данного метода. С этой целью в лаборатории генетики на ЭВМ была реализована модель, позволявшая проанализировать разнообразные ситуации, возникающие при применении метода Шрикганди [35]. Результаты анализа модели показали, что определение генетико-статистических параметров методом Шрикганди из-за отсутствия критериев оценки выполнения ограничений метода, а также вследствие больших выборочных ошибок приводит к существенному искажению этих параметров и поэтому применение указанного метода в генетико-селекционных исследованиях нецелесообразно [34, 35]. Таким образом, благодаря исследованиям, проведенным в лаборатории, были прекращены напрасные затраты труда генетиков и селекционеров.

Второе направление, развиваемое в лаборатории генетики в области разработки проблем теории отбора, связано с анализом взаимосвязей признаков. При этом используются как анализ фенотипических, генотипических и паратипических корреляций, так и методы многомерного статистического анализа, в частности метод главных компонент.

Получены отсутствовавшие в литературе данные о характере взаимосвязей признаков у кормовой культуры райграса вестервольдского [36], декоративного растения герберы [37], межвидовых гибридов смородины [38]. Это позволило выявить ряд закономерностей в формировании и взаимообусловленности ценных в хозяйственном

отношении признаков, разработать наиболее рациональные способы отбора у этих культур.

Показано, что метод главных компонент может быть успешно применен при необходимости оценки большого количества растений плодово-ягодных культур по физиолого-биохимическим показателям, изучение которых требует трудоемких анализов. С этой целью на относительно небольшой, но репрезентативной выборке проводится одновременный подробный учет как некоторых физиолого-биохимических показателей, так и по возможности большего числа морфологических признаков растений. По этим данным рассчитывается структура главных компонент. Остальные растения изучаемой совокупности анализируются лишь только по легко учитываемым морфологическим признакам. На их основе для каждой особи определяются значения наиболее существенных компонент, которые используются далее в качестве критерия отбора отдельных растений [39].

Большинство исследований в области изучения генетических особенностей совокупностей различных видов растений проводится в лаборатории генетики совместно с другими научными учреждениями на основе договоров о творческом содружестве на материале, непосредственно используемом в селекционном процессе. Такая организация исследований способствует внедрению разработанных рекомендаций в селекционную практику. Подобные совместные исследования проведены с Ботаническим садом АН ЛатвССР на гербере [37, 40—43] и межвидовых гибридах смородины [38, 39, 44], с Приекульской селекционно-опытной станцией Латвийского НИИ земледелия и экономики сельского хозяйства на ячмене, яровой пшенице, горохе и на райграсе вестервольдском [36, 45, 46], Стендской селекционно-опытной станцией того же института на ячмене, озимой пшенице, овсе [45, 47—49], с Латвийским НИИ лесохозяйственных проблем на ели [50], сосне [51, 52], с Украинским НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации на тополе [53—55] и иве [54].

В исследованиях с конкретным селекционным материалом кроме описанного метода использован диаллельный анализ, при помощи которого при скрещивании соответствующих культур с высокой комбинационной способностью, показано, какие из изученных признаков контролируются аддитивными или неаддитивными генными системами [40—43, 51, 52], в некоторых работах дана оценка конкурентоспособности сортов, отличающихся по приспособленности к условиям возделывания в Латвийской ССР [48, 49].

Под методическим руководством лаборатории генетики Института биологии АН ЛатвССР осуществляется межреспубликанская межведомственная программа «Балтхордеум» (генетика и селекция ячменя), в которой принимают участие селекционные учреждения трех республик западного региона страны. По единой методике во всех учреждениях, участвующих в программе, проводятся выращивание и анализ растений 55 гибридных комбинаций, полученных в диаллельных скрещиваниях 10 сортов ячменя различного происхождения. Целями программы являются изучение генетической детерминации различных признаков ярового ячменя и совершенствование методов селекции, оценка генетического потенциала вовлеченных в скрещивание сортов ячменя с точки зрения селекции этой культуры в условиях Прибалтики, выявление и сортоиспытание лучших гибридов, хозяйственные показатели которых превосходят таковые у стандартных сортов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Wittwer S. K. Food production: technology and resource base. — Science, 1975, vol. 188, p. 579—581.
2. Дубинин Н. П. Генетика вчера, сегодня и завтра. М.: Советская Россия, 1981. 218 с.
3. Рассел Г. Э. Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням. М.: Колос, 1982. 421 с.

4. Герасимова С. Б. Фунгициды в борьбе с головней зерновых культур — Сельское хозяйство за рубежом, 1973, № 5, с. 56—58.
5. Flor H. H. Host parasite interaction in flux rusts: genetic and other implications. — Phytopathology, 1955, vol. 45, Nr. 12, p. 680—685.
6. Kavaics G. Die Besonderheiten des Rassen-spectrumms von *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March. in der Lettischen SSR. — In: Schaderreger in der industriemässigen Getreieproduktion. Halle (Saale), 1978, S. 261—267.
7. Кавайц Г. Э., Тажкуте Р. А. Идентификация и классификация рас возбудителя мучнистой росы ячменя. — Изв. АН ЛатвССР, 1982, № 3, с. 89—98.
8. Loser I., Brückner F., Wüberg A., Wolfe M. S. Rassen von *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal in Europa. — Pflanzenkrankh. (Pflanzenpath.) u. Pflanzenschutz, 1966, Bd. 75, Nr. 6, S. 350—353.
9. Кавайц Г. Э., Золотарев М. В. Новые расы *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March. в Латвийской ССР. — В кн.: Генетические основы болезнестойчивости полевых культур. Р.: Зинатне, 1977, с. 106—107.
10. Кавайц Г. Э., Диншлер В. Я., Золотарев М. В. Получение устойчивых к мучнистой росе мутантных линий ячменя. — Там же, с. 20—26.
11. Eizenberga V. Dažu pret mītrāsu izturīgu un iznēmīgu mīžu šķirņu augu laru erīdermāsu uzbūve. — Latvijas PSR ZA Vestis, 1974, Nr. 9, 46.—48. lpp.
12. Эйзенберга В. Т., Кавайц Г. Э. Использование ТАСП для количественного определения степени поражения растений листовыми болезнями. — Изв. АН ЛатвССР, 1980, № 3, с. 132—134.
13. Рашиль Н. Д., Васильев В. В. Эффективность различных способов количественной оценки пораженности растений ячменя мучнистой росой. — Изв. АН ЛатвССР, 1982, № 11, с. 94—107.
14. Бушвиде К. Р. Дифференциация латвийской популяции *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. на экотипы. — В кн.: Генетические основы болезнестойчивости полевых культур, с. 108—113.
15. Бушвиде К. Р., Диншлер В. Я. Проверка коллекции сортов ячменя на устойчивость к двум культурам *Ustilago* (Jens.) Rostr. — Там же, с. 80—85.
16. Диншлер В. Я., Кавайц Г. Э. Влияние ионизирующих излучений на частоту кроссинговера у гороха. — В кн.: Модификация эффекта ионизирующей радиации у растений. Р.: Зинатне, 1971, с. 117—124.
17. Диншлер В. Я. Индуцированные кроссинговер и экспериментальное изменение частоты генетических рекомбинаций у растений. — Изв. АН ЛатвССР, 1976, № 11, с. 51—67.
18. Диншлер В. Я. Закономерности индуцированного рекомбиногенеза у высших растений. — Теоретические основы селекции интенсивных сортов зерновых культур, устойчивых к неблагоприятным факторам климата. Жодино, 1980, с. 32—34.
19. Диншлер В. Я., Филиппа В. Ф. Акцелерация рекации на отбор у ячменя под действием рекомбиногенеза. — Изв. АН ЛатвССР, 1981, № 12, с. 95—97.
20. Диншлер В. Я., Филиппа В. Ф., Наале Э. Ф. Экспериментальный рекомбиногенез — новое средство в руках селекционеров растений. — В кн.: Исследования по генетике и селекции в Латвийской ССР. Р., 1981, с. 42—44.
21. Рашиль Н. Д. Значение корреляций количественных признаков растений при отборе и возможность их экспериментального изменения. — В кн.: Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев: Науков. думка, 1980, с. 150—154.
22. Рашиль Н. Д. Наследование количественных признаков самоопыляющихся растений и экспериментальной мутагенез. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976, 26 с.
23. Рашиль Н. Д., Дифтинц Н. Г. Изменение фенотипических корреляций количественных признаков ячменя под воздействием ионизирующей радиации. — В кн.: Теоретические и практические вопросы рационального использования животных и растений. Р.: Зинатне, 1973, с. 167—168.
24. Рашиль Н. Д., Веиньякис А. Х. Влияние облучения и химических мутагенов на фенотипические корреляции кормовых бобов. — Там же, с. 169—172.
25. Rashals I. D. The effect of irradiation on the variability and the correlative relationships of quantitative characters of *Arabidopsis thaliana*. — Arabidopsis Information Service, 1980, Nr. 17, p. 19—26.
26. Рашиль Н. Д., Филиппа В. Ф. Возможность использования ионизирующей радиации для изменения сопряженности некоторых количественных признаков ячменя. — В кн.: Научно-методические аспекты создания высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных культур. Жодино, 1982, с. 39—40.
27. Драгицеев В. А., Дьяков А. Б. Проблема идентификации генотипов по фенотипам по количественным признакам в растительных популяциях. — Генетика, 1982, т. 18, № 1, с. 84—89.
28. Диншлер В. Я., Рашиль Н. Д. Применение методов количественной генетики для определения эффективности мутагенных и защитных факторов. — В кн.: Модификация эффекта ионизирующей радиации у растений, с. 177—188.
29. Рашиль Н. Д., Диншлер В. Я. Современные методы определения коэффициента наследуемости количественных признаков у растений. — Изв. АН ЛатвССР, 1973, № 7, с. 12—19.
30. Диншлер В. Я., Рашиль Н. Д., Мафцер Г. М. Сравнительная оценка некоторых методов определения наследуемости количественных признаков у растений. — Изв. АН ЛатвССР, 1975, № 9, с. 47—52.

31. Динлер В. Я., Ращаль И. Д. Определение коэффициента наследуемости количественных признаков гороха без смены поколений. — Генетика, 1973, т. 9, № 6, с. 28—32.
32. Гинзбург Э. Х., Драгаицеа В. А. Использование фоновых признаков в разграничении генотипической и экологической изменчивости. — Генетика, 1970, т. 6, № 6, с. 154—164.
33. Shrikhande V. J. Some considerations in designing experiments on coconut trees. — J. Indian Soc. Agricult. Statistics, 1957, vol. 9, p. 82—99.
34. Ращаль И. Д., Мартынов С. П. Критический анализ применимости метода Шрикханди в генетике количественных признаков растений. — Изв. АН ЛатвССР, 1979, № 10, с. 111—126.
35. Ращаль И. Д. Анализ метода Шрикханди с помощью моделирования на ЭВМ. — Изв. АН ЛатвССР, 1979, № 8, с. 135—139.
36. Ращаль И. Д., Холмс Н. Н. Анализ изменчивости и взаимосвязи количественных признаков райграса вестервольдского (*Lolium multiflorum* var. *westervoldicum* Mans.). — Генетика, 1984 (в печати).
37. Ращаль И. Д., Муценице Г. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в дигибридных скрещиваниях. Сообщение 4. Взаимосвязи признаков. — Генетика, 1983 (в печати).
38. Мелехина А. А., Ращаль И. Д., Янковича Б. Б. Корреляционные взаимосвязи признаков у межвидового гибрида смородины *Ribes nigrum* L. x *R. petiolare* Dougl. — Сельскохозяйственная биология, 1983, № 9, с. 44—47.
39. Ращаль И. Д., Мелехина А. А. Многомерный статистический анализ сопряженной изменчивости у межвидового гибрида смородины *Ribes nigrum* L. x *R. petiolare* Dougl. — Генетика, 1983, т. 19, № 11, с. 1869—1875.
40. Муценице Г. Я., Ращаль И. Д., Динлер В. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в дигибридных скрещиваниях. 1. Продуктивность растений. — Генетика, 1975, т. 14, № 2, с. 238—241.
41. Муценице Г. Я., Ращаль И. Д., Динлер В. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в дигибридных скрещиваниях. 2. Признаки соцветия. — Генетика, 1978, т. 14, с. 779—783.
42. Муценице Г. Я., Ращаль И. Д., Динлер В. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в дигибридных скрещиваниях. 3. Признаки роста. — Генетика, 1979, т. 15, № 5, с. 883—886.
43. Муценице Г. Я., Ращаль И. Д. Наследование количественных признаков при дигибридных скрещиваниях сортов гербер. — В кн.: Ботанические сады Прибалтики. Тепличные растения. Р.: Зинатде, 1982, с. 81—86.
44. Ращаль И. Д., Мелехина А. А., Янковича Б. Б. Взаимосвязь количественных признаков у межвидового гибрида *Ribes nigrum* L. x *Ribes petiolare* Dougl. — В кн.: Исследования по генетике и селекции в Латвийской ССР, с. 59—60.
45. Динлер В. Я., Котляк Н. К., Говалта А. Я. и др. Резкая растений на обработку семян мутагенами и частота индуцированных мутаций у диплоидов и Me — Изв. АН ЛатвССР, 1968, № 4, с. 68—78.
46. Холмс Н. Н., Ращаль И. Д. Изменчивость количественных признаков у райграса вестервольдского. — В кн.: Сельскохозяйственно-генетические исследования многолетних трав. Петрозаводск, 1980, с. 25—29.
47. Динлер В. Я., Струмак Э. И., Ращаль И. Д. Генотипическая изменчивость количественных признаков ячменя под действием химических мутагенов. — Цитология и генетика, 1972, т. 6, № 2, с. 100—107.
48. Динлер В. Я., Котляк Н. К., Говалта А. Я. Конкурентоспособность сортов и естественный отбор в облученной синтетической популяции овса. — Изв. АН ЛатвССР, 1975, № 11, с. 34—39.
49. Ращаль И. Д., Груктиса М. Я., Динлер В. Я. Определение эффектов конкурентоспособности у сортов овса. — Тез. IV Республиканской конференции «Физиологические основы повышения продуктивности и устойчивости зерновых культур». Алма-Ата 1980, с. 261—263.
50. Ращаль И. Д., Вессерис А. Т. Использование метода Шрикханди для определения генетических параметров популяций ольхи. — Лесоведение, 1979, № 4, с. 63—69.
51. Биргелме Я., Баулянис И., Пазеле М., Ращаль И. Дигибридный анализ роста соеи обыкновенной. — В кн.: Разработка основ систем селекции древесных пород. Ч. II. Р., 1981, с. 6—10.
52. Ращаль И. Д., Биргелме Я. Я. Анализ дигибридных скрещиваний клонов соеи обыкновенной. — Лесоведение, 1984 (в печати).
53. Адлер Э. И., Гилязетдинов Ш. Я., Старова Н. В., Ращаль И. Д. Проблемы гетерозиса при отдаленной гибридизации лесных древесных пород. — Тез. докл. Всес. совещ. по отдаленной гибридизации растений и животных. Москва, ГИС АН СССР, 3—5 февраля 1981 г. М., 1981, с. 456—457.
54. Руденко В. Н., Старова Н. В., Ращаль И. Д. Особенности формирования биомассы у гетерозисных гибридов ивовых. — Тез. докл. IV съезда Всес. общества генетиков и селекционеров им. И. И. Вавилова. Ч. 3. Кишинев: Штиница, 1982, с. 147—148.
55. Старова Н. В., Ращаль И. Д., Гилязетдинов Ш. Я. и др. Гетерозис у лесных древесных растений. — В кн.: Гетерозис. Минск: Наука и техника, 1982, с. 62—81.

УДК 633.263:631.52+578.087.1

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ВЗАИМОСВЯЗИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ РАЙГРАСА ВЕСТЕРВОЛЬДСКОГО (*LOLIUM MULTIFLORUM* VAR. *WESTERWOLDICUM* MANS.)

РАШАЛЬ И. Д., ХОЛМС И. И.

В течение 4 лет изучали изменчивость и взаимосвязь хозяйственно-важных признаков у 37 образцов райграса вестервольдского различного происхождения. Надежность изученных признаков максимальна по данным 1-го укоса, однако показатели этого укоса имеют низкую генотипическую, а также паритипическую корреляцию с общей урожайностью, в то время как эти корреляции во 2-м и 3-м укосах высоки. Анализ методом главных компонент показал, что >40% общей генотипической изменчивости контролируют два фактора: общая продуктивность и продуктивность 1-го укоса. Обсуждаются возможности отбора на повышение продуктивности райграса вестервольдского.

Райграс вестервольдский является однолетней кормовой культурой, характеризующейся быстрым ростом после посева и высокой интенсивностью отрастания наземной массы после скашивания. За вегетационный период эта культура может дать до четырех укосов при урожайности 600–700 ц/га и более зеленой массы. Кроме того, ее отличает также хорошая поедаемость и высокая перевариваемость. Все это определяет высокую ценность райграса вестервольдского как кормовой культуры [1]. Поэтому возникает необходимость селекции новых сортов, пригодных для использования в условиях интенсивного земледелия.

Эффективность реализации селекционных программ во многом обуславливается степенью изученности основных хозяйственно-ценных признаков селекционируемой культуры. В литературе имеются работы, посвященные генетико-статистическому анализу многих признаков различных кормовых трав [2–6], однако подобные исследования с райграсом вестервольдским нам не встречались. Поэтому в настоящей работе нами проводилась оценка изменчивости и взаимосвязи признаков продуктивности коллекции сортов райграса вестервольдского.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали 37 образцов райграса вестервольдского (*Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* Mans.) различного эколого-географического происхождения, полученных из коллекции ВИРа. Экспериментальную работу проводили на Прикульской селекционно-опытной станции (Латвийская ССР) в 1972–1976 гг. Полный список изученных образцов по годам опубликован [7].

Семена изучаемых генотипов высевали в ящики для выращивания рассады. Рассаду в возрасте 15–20 дней пересаживали в поле по одному растению в лунку с площадью питания 50×50 см. Высаживали по 100 растений каждого образца в один рядок. В фазе начала цветения методом случайной выборки отбирали по 10 растений всех изучаемых генотипов для анализа количественных признаков, характеризующих продуктивность. У каждого из этих растений по результатам трех укосов за вегетационный период определяли количество побегов, облиственности (отношение массы листьев к общей массе растения) и сбор сухого вещества.

С помощью традиционных методов генетико-статистической обработки данных [8] с применением дисперсионного и ковариационного анализов определяли компоненты фенотипической дисперсии, коэффициент насле-

дуемости (в широком смысле), коэффициенты фенотипической изменчивости (r_p), генотипической (r_g) и паратипической (r_s) корреляции, а также проводили обработку данных методом анализа главных компонент [9].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Изученные признаки обладали высоким уровнем фенотипической изменчивости (коэффициент вариации от 40 до 85%), и большими различиями в средних арифметических как по годам, так и по отдельным укосам в пределах одного года. Аналогичные различия обнаружены также между генотипическими дисперсиями этих признаков. В табл. 1 представлены коэффициенты наследуемости, рассчитанные на

Таблица 1

Коэффициенты наследуемости некоторых признаков райграса вестервольдского

| Признак | Укос | Год анализа | | | |
|----------------------|----------------------|-------------|-------|-------|-------|
| | | 1972 | 1973 | 1974 | 1976 |
| Количество побегов | 1 | 0,679 | 0,734 | 0,851 | 0,656 |
| | 2 | 0,572 | 0,610 | 0,555 | 0,349 |
| | 3 | 0,761 | 0,349 | 0,497 | 0,298 |
| | В сумме за 3 укоса | 0,723 | 0,533 | 0,520 | 0,328 |
| Облиственность | 1 | 0,914 | 0,598 | 0,875 | 0,671 |
| | 2 | 0,798 | 0,384 | 0,564 | 0,199 |
| | 3 | 0,616 | 0,607 | 0,597 | 0,297 |
| | В среднем за 3 укоса | 0,819 | 0,428 | 0,616 | 0,312 |
| Сбор сухого вещества | 1 | 0,697 | 0,536 | 0,773 | 0,652 |
| | 2 | 0,764 | 0,731 | 0,713 | 0,400 |
| | 3 | 0,705 | 0,186 | 0,621 | 0,294 |
| | В сумме за 3 укоса | 0,778 | 0,367 | | |

основе указанных дисперсий, показывающие долю генотипической изменчивости в общей фенотипической изменчивости признаков. В целом коэффициенты наследуемости сравнительно высоки, в большинстве случаев они превышают 0,5, т. е. генотипическая дисперсия больше паратипической. Это свидетельствует о высоком наследственном разнообразии вовлеченных в исследование образцов райграса вестервольдского по изучаемым признакам. Сравнение коэффициентов наследуемости по годам, укосам и признакам показывает следующее: 1) наибольшие коэффициенты наследуемости по изученным признакам в пределах одного вегетационного периода наблюдаются по данным 1-го укоса, в последующих укосах они снижаются; 2) изученные признаки при анализе одного и того же укоса имеют примерно одинаковые коэффициенты наследуемости, т. е. сходный уровень наследственной детерминации их изменчивости; 3) имеются большие различия коэффициентов наследуемости отдельных признаков по годам, причем они наименее выражены в 1-м укосе и наиболее — в последующих укосах и при анализе суммарных данных по трем укосам. Эти различия могут быть обусловлены как несколькими различными набором испытанных генотипов по годам, так и различающимися погодными условиями.

В табл. 2 представлены коэффициенты фенотипической, генотипической и паратипической корреляции между изученными признаками (на основе суммарных данных по трем укосам). Выявилась тесная генотипическая взаимосвязь всех рассматриваемых характеристик райграса вестервольдского. Между количеством побегов и сбором сухого вещества имеется также высокая корреляционная связь на пара- и фенотипическом уровнях. В то же время паратипические корреляции между облиственностью и количеством по-

Таблица 2

Коэффициенты фено-, гено- и паратипической корреляции между признаками райграса вестервольдекого

| Признаки | Год | r_p | r_g | r_e |
|---|------|-------|-------|-------|
| Количество побегов – облиственность | 1972 | 0,768 | 0,89 | 0,347 |
| | 1973 | 0,418 | 0,51 | 0,319 |
| | 1974 | 0,475 | 0,76 | 0,125 |
| | 1976 | 0,634 | 0,87 | 0,516 |
| Количество побегов – сбор сухого вещества | 1972 | 0,873 | 0,93 | 0,601 |
| | 1973 | 0,817 | 0,85 | 0,813 |
| | 1974 | 0,727 | 0,72 | 0,736 |
| | 1976 | 0,913 | 0,91 | 0,914 |
| Облиственность – сбор сухого вещества | 1972 | 0,775 | 0,87 | 0,369 |
| | 1973 | 0,495 | 0,75 | 0,339 |
| | 1974 | 0,327 | 0,77 | 0,462 |
| | 1976 | 0,616 | 0,87 | 0,371 |

Таблица 3

Коэффициенты фено-, гено- и паратипической корреляции между суммарным сбором сухого вещества и показателями по отдельным укосам

| Коррелирующая признак | Укос | Вид корреляции | Год авлаза | | | |
|-----------------------|------|----------------|------------|-------|--------|-------|
| | | | 1972 | 1973 | 1974 | 1976 |
| Количество побегов | 1 | r_p | 0,171 | 0,519 | -0,068 | 0,497 |
| | | r_g | 0,08 | 0,73 | -0,24 | 0,72 |
| | | r_e | 0,269 | 0,351 | 0,575 | 0,593 |
| | 2 | r_p | 0,717 | 0,590 | 0,734 | 0,839 |
| | | r_g | 0,29 | 0,73 | 0,86 | 0,96 |
| | | r_e | 0,479 | 0,498 | 0,472 | 0,825 |
| | 3 | r_p | 0,800 | 0,800 | 0,776 | 0,860 |
| | | r_g | 0,73 | 0,73 | 0,81 | 0,96 |
| | | r_e | 0,519 | 0,519 | 0,707 | 0,890 |
| Облиственность | 1 | r_p | 0,806 | 0,411 | -0,079 | 0,384 |
| | | r_g | 0,01 | 0,57 | -0,14 | 0,35 |
| | | r_e | 0,361 | 0,229 | 0,192 | 0,459 |
| | 2 | r_p | 0,644 | 0,309 | 0,594 | 0,509 |
| | | r_g | 0,72 | 0,69 | 1,00 | 0,75 |
| | | r_e | 0,168 | 0,145 | 0,085 | 0,432 |
| | 3 | r_p | 0,629 | 0,978 | 0,556 | 0,626 |
| | | r_g | 0,73 | 0,17 | 0,78 | 0,92 |
| | | r_e | 0,427 | 0,309 | 0,252 | 0,480 |
| Сбор сухого вещества | 1 | r_p | 0,565 | 0,516 | 0,023 | 0,468 |
| | | r_g | 0,37 | 0,83 | -0,23 | 0,53 |
| | | r_e | 0,543 | 0,287 | 0,546 | 0,426 |
| | 2 | r_p | 0,936 | 0,693 | 0,831 | 0,912 |
| | | r_g | 0,97 | 0,74 | 0,84 | 0,92 |
| | | r_e | 0,815 | 0,751 | 0,828 | 0,902 |
| | 3 | r_p | 0,941 | 0,911 | 0,930 | 0,911 |
| | | r_g | 0,97 | 0,87 | 0,94 | 0,95 |
| | | r_e | 0,865 | 0,956 | 0,913 | 0,897 |

бегов, с одной стороны, и сбором сухого вещества – с другой, невысоки, что приводит к снижению уровня фено- и паратипической корреляции между этими признаками. Отмеченные особенности проявления разных видов корреляций являются весьма постоянными и не меняются (за редким исключением) как при анализе растений в разные годы, отличающиеся по условиям произрастания, так и при анализе в течение одного года по разным укосам.

Коэффициенты нагрузки компонент при анализе матрицы коэффициентов генотипической корреляции признаков райграса вестервольдского методом главных компонент

| Признак | Укос | Годы, компоненты | | | | | | | |
|-----------------------------|----------------------|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|-------|--------|
| | | 1972 | | 1973 | | 1974 | | 1976 | |
| | | 1-я | 2-я | 1-я | 2-я | 1-я | 2-я | 1-я | 2-я |
| Количество побегов | 1 | -0,014 | 0,979 | 0,785 | 0,044 | -0,344 | 0,936 | 0,851 | 0,727 |
| | 2 | 0,933 | -0,182 | 0,858 | -0,302 | 0,815 | 0,469 | 0,913 | -0,218 |
| | 3 | 0,977 | -0,088 | 0,793 | -0,446 | 0,930 | 0,980 | 0,917 | -0,275 |
| | В сумме за 3 укоса | 0,975 | 0,066 | 0,923 | -0,314 | 0,734 | 0,602 | 0,963 | 0,006 |
| Облиственность | 1 | 0,048 | -0,020 | 0,865 | 0,584 | -0,325 | 0,906 | 0,573 | 0,820 |
| | 2 | 0,894 | -0,182 | 0,965 | 0,413 | 0,978 | 0,913 | 0,852 | -0,038 |
| | 3 | 0,781 | 0,154 | -0,177 | 0,045 | 0,882 | 0,823 | 0,342 | -0,120 |
| | В среднем за 3 укоса | 0,954 | -0,147 | 0,786 | 0,582 | 0,961 | 0,170 | 0,653 | 0,106 |
| Сбор сухого вещества | 1 | 0,480 | 0,839 | -0,764 | -0,440 | -0,375 | 0,915 | 0,637 | 0,731 |
| | 2 | 0,908 | -0,075 | 0,812 | 0,250 | 0,901 | -0,229 | 0,852 | -0,360 |
| | 3 | 0,958 | -0,079 | 0,793 | 0,084 | 0,918 | -0,195 | 0,889 | -0,361 |
| | В сумме за 3 укоса | 0,972 | 0,111 | 0,967 | -0,011 | 0,960 | 0,118 | 0,958 | -0,160 |
| Доля влияющая компонента, % | | 75,3 | 15,4 | 59,8 | 15,7 | 63,5 | 27,0 | 72,0 | 18,8 |

В табл. 3 приведены коэффициенты корреляции между общим сбором сухого вещества — основного показателя продуктивности растения и характеристиками продуктивности отдельно по укосам. Они свидетельствуют, что основное влияние на продуктивность оказывают 2-й и 3-й укосы, в то время как значение 1-го укоса относительно невелико. Между общим сбором сухого вещества и его сбором во 2-м и 3-м укосах имеется высокая как гено-, так и пара- и фенотипическая корреляция. В этих укосах обнаружена относительно тесная генотипическая взаимосвязь количества побегов и облиственности со сбором сухого вещества, уровень по пара- и, следовательно, фенотипической корреляции этих показателей низок. Связь изученных характеристик 1-го укоса с общей продуктивностью выявляется лишь в отдельных случаях.

На основе матрицы коэффициентов ф-но, гено- и фенотипической корреляции изученных признаков был проведен анализ методом главных компонент. Он показал, что структура изменчивости изученных показателей как на гено-, так и на пара- и фенотипическом уровнях биплатна. Поэтому в табл. 4 мы приводим лишь данные анализа генотипических взаимосвязей. Как видно, ~90% общей генотипической изменчивости изученных признаков контролируют две компоненты (экстремально составляет 1973 г. — 73%). Первая из них может быть достаточно однозначно интерпретирована как компонента общей продуктивности. Во вторую компоненту в большинстве случаев наибольший вклад вносит показатель 1-го укоса, и поэтому она может быть интерпретирована как компонента продуктивности 1-го укоса. Эта компонента, так же как и вклад характеристик 1-го укоса в первую компоненту, имеет различия по годам изучения. Приведенное выше указывает на то, что продуктивность 1-го укоса в наибольшей мере подвержена взаимодействию генотипа и среды.

ОБСУЖДЕНИЕ

Если учесть контрастное географическое происхождение вовлеченных в анализ образцов райграса вестервольдского (Западная и Восточная Европа, Северная и Южная Америка, Австралия), то высокое геноти-

пическое разнообразие по изученным признакам окажется неудивительным. Оно указывает на большие возможности проведения отбора в гибридной популяции, полученной на основе этих генотипов.

Если основываться только на анализе коэффициентов наследуемости, можно прийти к выводу, что отбор будет наиболее эффективным по результатам 1-го укоса. Однако такое заключение окажется неверным. Действительно, наибольшие генотипически обусловленные различия между образцами наблюдаются в 1-м укосе. Однако показатели именно этого укоса в наибольшей степени зависят от погодных условий конкретного года опыта, или другими словами, как это указывалось выше, подвержены взаимодействию генотипа и среды. Поэтому отбор по данным 1-го укоса в разные годы может привести к различным результатам. И, что не менее важно, вклад 1-го укоса в общую продуктивность незначителен, поэтому он не может служить критерием оценки высокопродуктивных форм. При отборе необходимо ориентироваться на данные последующих укосов или на суммарные данные по трем укосам.

Основным показателем, характеризующим продуктивность райграса вестервольдского, является сбор сухого вещества. Однако его учет является достаточно трудоемким и поэтому при массовых отборах селекционного материала желательно иметь возможность опираться на так называемый косвенный признак, анализ которого был бы менее сложен. Косвенный отбор во многих случаях может быть весьма эффективным [10]. Обычными требованиями к косвенному признаку являются его высокая наследуемость и высокая генотипическая корреляция с основным признаком [11]. И количество побегов, и обильность могут соответствовать приведенным условиям и с этой точки зрения могли бы быть применены в качестве косвенных. Из этих двух признаков предпочтение следует отдать количеству побегов. С одной стороны, этот признак более прост для анализа, чем обильность, с другой — число побегов имеет со сбором сухого вещества не только высокую генотипическую, но также и паратипическую и следовательно, фенотипическую корреляцию. Поэтому по фенотипическому значению числа побегов можно с большей достоверностью косвенно судить о величине сбора сухого вещества с конкретного растения.

Тем не менее использование косвенных признаков не гарантирует от ошибок, связанных с неточной идентификацией генотипов по фенотипам, имеющимся в-при-римом отборе, особенно на ранних стадиях селекции, из-за эффектов репродуктивной и экологической конкуренции, а также случайных различий в условиях выращивания отдельных растений [12]. Значительное повышение точности точной селекционной идентификации растений дает использование метода фоновых признаков. При этом наибольший эффект достигается в случае, когда генотипическая корреляция между фоновым и селектируемым признаком имеет отрицательный знак при условии положительной экологической корреляции [13]. При ситуациях, наблюдаемых в нашей работе, т. е. когда r_c и r_s имеют одинаковые знаки и коэффициент наследуемости селектируемого признака близок к 0,5, то, как можно вывести из формул, представленных в [13], для успешного использования фоновых признаков необходимо $r_c > r_s$. Поскольку это требование у изученных признаков не выполняется, то, следовательно, количество побегов и обильность не могут быть использованы в качестве фоновых признаков. Для их поиска должны быть проведены специальные целенаправленные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Холме П. П. Биологические особенности и селекционное использование коллекции райграса многоукосного разнообразия вестервольдской (*Lolium multillorum* var. *westervoldicum* M. G.) в Латвийской С.Р. Автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. с.-х. наук. Дз. И. и ин-т растениеводства им. П. П. Вавилова, 1979, 17 с.
2. Kneebone W. R. Heritabilities in sand bluestem (*Andropogon baliu* Hack.) as estimated from parental clones and their open-pollination progenies.— *Agron. J.*, 1958, v. 50, № 8, p. 459.

3. *Gonzalez-Bernaldez F., Rorki!! M., Linzner R.* Variability of hexaploid *Festuca arundinacea*. Principal components analysis of the correlation matrix.— *Biol. Real. Soc. Española Histor. Natur. Sci. biol.* 1969, v. 67, № 3—4, p. 257.
4. *Hayward M. D., Lawrence T.* The interrelationship of genetic and maternal control in a selected population of *Lolium perenne*.— *Canad. J. Genet. and Cytol.*, 1972, v. 14, № 3, p. 601.
5. *Гинзбург Э. Х., Мирошниценко Е. Я.* Изменчивость морфологических характеристик *Poa pratensis* L. Сообщение II. Анализ причин корреляционных связей признаков генеративного побего.— *Изв. СО АН СССР. Сер. биол.*, 1978, вып. 1, с. 64.
6. *Casler M. D., Hoviv A. W.* Genetics of vegetative stand establishment characters in reed canarygrass clones.— *Crop. Sci.* 1980, v. 20, № 4, p. 511.
7. *Холмс П. Н., Рашаль П. Д.* Изменчивость количественных признаков райграса вестервольдского.— В кн.: *Селекционно-генетические исследования многолетних трав*. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1980, с. 95.
8. *Рокицкий П. Ф.* Введение в статистическую генетику. Минск: Высшая школа, 1974, 448 с.
9. *Дубров А. М.* Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978, 136 с.
10. *Рашаль П. Д.* Значение корреляций количественных признаков расклевки при отборе и возможность их экспериментального изменения.— В кн.: *Проблемы отбора и оценки селекционного материала*. Киев: Наукова думка, 1980, с. 150.
11. *Scheinberg E.* The sampling variance of the relative efficiency of indirect to direct selection when using variance-covariance components.— *Austral. J. Stat.*, 1967, v. 9, № 1, p. 35.
12. *Литви П. П., Манзюк В. Т., Бажурко П. Н.* Методы идентификации генотипов по продуктивности растений на ранних этапах фенекции.— В кн.: *Проблемы отбора и оценки селекционного материала*. Киев: Наукова думка, 1980, с. 16.
13. *Драгацков В. А., Дьяков А. Б.* Проблемы идентификации генотипов по фенотипам по количественным признакам в растительных популяциях.— *Генетика*, 1982, т. 18, № 1, с. 84.

Институт биологии АН ЛатвииСР,
Саласпилс;

Поступила в редакцию
31.XII.1982

Приемная селекционно-опытная станция
Латвийского научно-исследовательского
института земледелия и экономики
сельского хозяйства

THE ANALYSIS OF VARIATION AND RELATIONSHIPS OF QUANTITATIVE TRAITS OF WESTERWOLDS RYEGRASS (*LOLIUM MULTIFLORUM* VAR. *WESTERWOLDICUM* MANS.)

RASHAL I. D., KHOLMS I. N.

*Institute of Biology, Academy of Sciences of the Latvian SSR, Salaspils
Experimental Station of Plant Breeding of the Latvian Scientific
Research Institute of Agriculture and Agricultural Economics, Priekuli*

Summary

Variability and relationships among some practically important traits of 37 various specimen of Westerwolds ryegrass of different origin were studied during four years. The highest heritability of the traits investigated was noted at the 1st harvesting, though they had low genotypic and paratypic correlations with common yield. At the same time, these correlations were high at the 2nd and 3rd harvesting. The results obtained using the methods for component analysis demonstrated that more than 90% of genotypic variability of all the traits were under control of two factors: «the common yield» and «the 1st harvesting yield». The possibilities and methods for selection for high productivity of Westerwolds ryegrass plants are discussed.

УДК 635.16.631.528

ИЗМЕНЕНИЕ СОПРЯЖЕННОСТИ ДЛИНЫ СТЕБЛЯ И ПРОЧНОСТИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ЯЧМЕНЯ МЕТОДОМ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО МУТАГЕНЕЗА

И. Д. РАШАЛЬ, В. Ф. ФИЛИПЕКА

Установлено, что путем у-облучения гибридных семян ячменя, полученных от скрещивания и повторного беккресивирования сортов Майя и Брахитик, можно изменить сопряженность исследования признаков короткостебельности и слабо-развитой корневой системы. Выделены три короткостебельные линии ячменя, обладающие хорошо развитой корневой системой и высокой продуктивностью (на уровне сорта Майя). Обсуждаются возможности пути формирования генов, сочетающих в себе эти признаки и перспективы использования их в селекции.

Длина стебля и прочность корневой системы — важнейшие признаки, обуславливающие устойчивость растений к полеганию. Длинный стебель способствует стабильному, а слабая корневая система — привертываемому полеганию (1). Однако Спальшицкий сорту ячменя с длиной стебля в посте 60 и 62, используемых в качестве покровов короткостебельности, нечет, по нашим данным, относительно слабо развитую и искривленную корневую систему. При беккресивировании и при у-облучении этой короткостебельной гибридной линией в результате у-облучения признаков корневой системы.

Одним из методов измерения сопряженности в исследовании признаков у растений является анализ корреляционных коэффициентов (2, 3). Другим методом для решения этой задачи может служить взаимодействие на корреляционные связи между признаками при анализе растений в полевых условиях методам мутагенеза (4).

Настоящая работа посвящена изучению взаимосвязи изменения путем у-облучения сопряженности исследования длины стебля и прочности корневой системы ячменя с целью выделения форм, сочетающих в одном геномные признаки короткостебельности с хорошо развитой корневой системой.

Методика. Исходным материалом служили семена гибридных растений ячменя от беккресивирования сортов Майя (рекуррентная родительская форма, с длинным стеблем и прочной корневой системой) и Брахитик (с коротким стеблем и слабо развитой корневой системой). Было представлено две серии опытов: серия А включала семена короткостебельных растений, отобранных в F_2F_3 , а серия Б — семена растений F_2F_3 , расщепляющихся по длине стебля. Подопытные семена подвергали у-облучению. Каждая серия включала четыре варианта по 50 семян: контроль и у-облучение в дозах 5, 10 и 20 кР.

Растения M_1 выращивали летом 1978 года в полевых условиях. M_2 — в осенне-зимний период 1978—1979 годов в теплице, M_3 — летом 1979 года в полевых условиях. Растения M_1 — M_2 не анализировали. В 1980 году в полевых условиях изучали растения M_3 . В каждом варианте опыта при двукратной повторности по схеме рецессивизированных блоков было высеяно по

25 семян ячменя в метровые ряды (расстояние между растениями в ряду 4 см, между рядами 20 см). Во время уборки у каждого второго растения при помощи линейки метра определяли длину стебля, длину корня с корой и без коры и длину стебля.

Для изучения взаимодействия признаков ячменя M_3 в полевых условиях было выделено по три семки из каждого блока и высеяны в ряды сочетания признаков короткостебельности и длины стебля. Эти семки высеяны в 1981 году в полевых условиях в ряды с анализом признаков корня и длины стебля. В 1982 году в анализировали семена при анализе количественную оценку высеянных в 1981 году в полевых условиях признаков корня и длины стебля. Система посадки растений ячменя, кроме длины стебля и длины корня с корой и без коры, учитывали также продуктивность семян, урожайность зерна, биомассу и массу корня с растением и колоса, массу 1000 зерен.

Результаты в таблице 1 представлены результаты анализа признаков высеянных в полевых и длине стебля у растений ячменя M_3 . Необходимо отметить, что растения в обеих сериях лучше развивались, то различались и взаимодействии по изучаемым признакам. Длина стебля в серии А была значительно ниже длины стебля в серии Б, но вместе с тем у растений серии А оказалась существенно ниже сила сцепления корней с почвой, чем в серии Б. Изменчивость по длине стебля в серии А, где исходный материал был выравнен по этому признаку, как и следовало ожидать, оказалась ниже изменчивости в серии Б. Сила сцепления с почвой — более изменчивый признак, чем длина стебля. Стандартное отклонение по силе сцепления корней с почвой в серии Б превышало стандартное отклонение в серии А, но так как в серии Б были и более высокие средние арифметические, то коэффициенты вариации по этому признаку оказались в обеих сериях примерно одинаковыми.

По данным таблицы 1 хорошо прослеживается сопряженность прочности корневой системы с длиной стебля: у короткостебельных растений серии А наблюдалась значительно меньшая сцепленность корней с почвой, чем у растений, имеющих нормальный стебель. Серия А состояла из короткосте-

Изменение массы стебля и прочности корневой системы у гибридов ячменя в М, под влиянием У-облучения

| Серия | Доза облучения | Сила сцепления корней с почвой | | | Длина стебля | | |
|-------|----------------|--------------------------------|----------|------------|----------------|----------|------------|
| | | \bar{x} , кг | σ | V | \bar{x} , см | σ | V |
| А | Контроль | 2,80 ± 0,10 | 1,52 | 51,8 ± 2,2 | 55,4 ± 0,5 | 8,7 | 15,3 ± 0,7 |
| | 5 кР | 2,94 ± 0,07 | 1,35 | 49,3 ± 1,7 | 55,6 ± 0,4 | 8,1 | 14,6 ± 0,3 |
| | 10 кР | 2,93 ± 0,03 | 1,34 | 45,7 ± 1,8 | 62,7 ± 0,6 | 10,4 | 16,6 ± 0,7 |
| | 20 кР | 2,76 ± 0,07 | 1,31 | 47,3 ± 1,7 | 53,1 ± 0,6 | 12,6 | 23,8 ± 0,8 |
| Б | Контроль | 4,21 ± 0,10 | 1,87 | 44,4 ± 1,7 | 77,6 ± 0,2 | 15,0 | 19,4 ± 0,3 |
| | 5 кР | 3,26 ± 0,03 | 1,49 | 45,7 ± 1,6 | 64,4 ± 0,9 | 13,0 | 27,9 ± 1,0 |
| | 10 кР | 3,68 ± 0,10 | 1,79 | 48,5 ± 1,4 | 69,9 ± 0,9 | 17,5 | 25,1 ± 0,9 |
| | 20 кР | 3,59 ± 0,10 | 1,82 | 50,6 ± 2,0 | 73,5 ± 0,9 | 16,0 | 21,7 ± 0,8 |

Примечание. \bar{x} — среднее арифметическое, σ — стандартное отклонение, V — коэффициент вариации (%).

белых семян, у которых сила сцепления с почвой не превышала 4 кг, в то время как серия Б содержала как короткостебельные, так и длинностебельные формы с большим разнообразием по силе сцепления растений с почвой (у части семян выше 6 кг). Связь короткостебельности со слабозаразвитой корневой системой хорошо проявлялась и на растениях серии Б: если рассмотреть силу сцепления с почвой отдельных семян с короткостебельными растениями, то она составляла лишь 2,76 кг при средней длине стебля 53,7 см.

С целью отбора семей, характеризующихся наиболее благоприятным соотношением длины стебля и прочности корневой системы, для каждой отдельной семьи нами был рассчитан следующий статистический индекс: $\frac{V_1}{V_2} \cdot \frac{t_x}{t_y}$, где t_x и t_y — нормированные отклонения отдельной семьи по силе сцепления растений с почвой и длине стебля соответственно.

В каждом варианте селекционер отбирал по три семьи с меньшим индексом. Облученные семьи выращивали в следующем поколении (М) по силе сцепления корней с почвой и длине стебля (табл. 2). Различия семьи по прочности корневой системы оказались высокодостоверными. Достоверным было также влияние излучения. Растения жили на разных почвах, поэтому анализировали в разное время суток и в разные дни, поэтому соотношение длины стебля к силе сцепления корней растений

с почвой. Влияние доз облучения и семьи (генотипические различия) на изменчивость растений по этому признаку было примерно одинаковым (табл. 2). Однако различия в условиях анализа не сказывались на ранжировании изучаемых семей по прочности корневой системы, так как дисперсионный анализ не показал наличия никакого взаимодействия семьи (генотипа) и повторности. По длине стебля также выявлено достоверное влияние как генотипических различий между семьями, так и повторности. Доля влияния доз облучения на изменчивость длины стебля была существенно ниже доли влияния генотипических различий. По этому признаку достоверным оказалось и взаимодействие обоих указанных факторов (семья и повторность), хотя вклад его и суммарную изменчивость по длине стебля у изученных растений оказала невелика.

По результатам испытаний были отобраны четыре короткостебельные линии с максимальной прочностью корневой системы: RF 1, RF 7, RF 8 и RF 15. В 1982 году (М) эти линии оценены по комплексу хозяйственно ценных признаков (табл. 3).

Сила сцепления корней с почвой у трех линий (RF 1, RF 8 и RF 15) достоверно превышала этот показатель у сорта Брахития, у двух из них (RF 1 и RF 7) прочность корневой системы была даже несколько выше, чем у сорта Майя. У линии RF 7 сила сцепления с почвой оказалась на уровне сорта Брахития. Условия 1982 г. та были

Таблица 2

Дисперсионный анализ М₂ выделенных семей ячменя по силе сцепления корней с почвой и длине стебля

| Источник изменчивости | Сила сцепления корней с почвой | | | | Длина стебля | | | |
|--------------------------------------|--------------------------------|----------------------------|----------------------|---------------------------|---------------------|----------------------------|----------------------|-------------------------|
| | сумма квадратов, SS | число степеней свободы, df | средняя квадрат., MS | дискриминантный фактор, F | сумма квадратов, SS | число степеней свободы, df | средняя квадрат., MS | доля влияния фактора, F |
| Семья | 188,3 | 22 | 8,6*** | 0,126 | 35090,4 | 22 | 1504,1*** | 0,408 |
| Повторность | 101,3 | 3 | 30,5*** | 0,147 | 7137,0 | 3 | 2379,0*** | 0,115 |
| Взаимодействие (семья × повторность) | 37,9 | 66 | 0,6 | — | 6755,9 | 66 | 102,4 | — |
| Остаточная изменчивость | 914,5 | 774 | 1,2 | — | 29500,1 | 774 | 38,5 | — |

*** Влияние фактора достоверно при $\alpha = 0,001$.
Примечание. Доля влияния фактора рассчитывалась через соответствующие факториальные дисперсии. Доля изменчивости, обусловленной различиями семей, доля влияния фактора была исключена по коэффициенту наследственности (h^2).

Таблица 3

Характеристика короткостебельных линий ячменя, обладающих прочной корневой системой, и их исходных форм по признакам продуктивности

| Сорт-линия | Сила сцепления корней с почвой, кг | Длина стебля, см | Число продуктивных узлов стебля | Число зерен с растением | Масса зерен с растением, г | Масса 1000 зерен, г | Среднее число зерен в колосе | Средняя масса зерен в колосе, г |
|------------|------------------------------------|---------------------------|---------------------------------|----------------------------|----------------------------|---------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| Мая | 3,6 ± 0,2 ⁺⁺⁺ | 91,8 ± 0,7 ⁺⁺⁺ | 8,4 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 160,8 ± 0,9 ⁺⁺⁺ | 6,3 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 36,9 ± 0,6 ⁺⁺⁺ | 19,1 ± 0,2 | 0,7 ± 0,02 ⁺⁺⁺ |
| Брахитик | 2,6 ± 0,2 ^{***} | 69,1 ± 1,0 ^{***} | 4,8 ± 0,2 ^{***} | 87,6 ± 5,6 ^{***} | 2,6 ± 0,2 ^{***} | 20,1 ± 0,5 ^{***} | 18,4 ± 0,8 | 0,5 ± 0,01 ^{***} |
| RF 1 | 4,1 ± 0,2 ⁺⁺⁺ | 69,6 ± 0,8 ⁺⁺⁺ | 6,8 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 124,6 ± 6,4 ⁺⁺⁺ | 5,0 ± 0,2 ⁺⁺⁺ | 39,8 ± 0,5 ⁺⁺⁺ | 19,1 ± 0,3 | 0,7 ± 0,02 ⁺⁺⁺ |
| RF 7 | 3,8 ± 0,1 ^{***} | 68,6 ± 0,7 ⁺⁺⁺ | 6,9 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 130,6 ± 6,3 ⁺⁺⁺ | 4,3 ± 0,2 ⁺⁺⁺ | 32,6 ± 0,6 ⁺⁺⁺ | 18,9 ± 0,4 | 0,6 ± 0,02 ⁺⁺⁺ |
| RF 8 | 3,5 ± 0,2 ⁺⁺⁺ | 68,0 ± 1,0 ⁺⁺⁺ | 7,3 ± 0,4 ⁺⁺⁺ | 144,8 ± 8,6 ⁺⁺⁺ | 6,1 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 36,0 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 19,6 ± 0,4 | 0,7 ± 0,02 ⁺⁺⁺ |
| RF 15 | 4,1 ± 0,2 ⁺⁺⁺ | 65,6 ± 0,7 ⁺⁺⁺ | 11,1 ± 0,6 ⁺⁺⁺ | 193,3 ± 9,6 ⁺⁺⁺ | 0,4 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 27,4 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 17,4 ± 0,3 ⁺⁺⁺ | 0,4 ± 0,01 ⁺⁺⁺ |

^{***} Различия с сортом Мая достоверно при $\alpha = 0,05$; 0,01; 0,001 соответственно.

⁺⁺⁺ Различия с сортом Брахитик достоверно при $\alpha = 0,05$; 0,01; 0,001 соответственно.

более благоприятными для развития прочной корневой системы, в том числе и для сорта Брахитик, поэтому разница по силе сцепления корней с почвой между сортами Мая и Брахитик была не очень велика: если в 1981 году она составляла около 2 кг, то в 1982 году — только 1 кг, но и это различие высокозначимо.

Данные 1982 года подтвердили, что отобранные линии являются короткостебельными: в то время как длина стебля у сорта Мая составляла 92 см, у отобранных линий она находилась в пределах 65—70 см, то есть была более чем на 20 см меньше, чем у сорта Мая, хотя и несколько превышала длину стебля сорта Брахитик (59 см).

Исходные формы очень сильно различались между собой по средней массе зерна с растения (табл. 3). Линии RF 1, RF 8 и RF 15 имели продуктивность, близкую к продуктивности сорта Мая. Однако сорт Мая и эти линии различались по элементам продуктивности, которые и определяли в конечном итоге сбор зерна с растения. Так, линии RF 1 и RF 8 имели такую же массу 1000 зерен, как и сорт Мая. У линии RF 15, напротив, были шульные зерна, а масса 1000 зерен была близка к этому показателю у сорта Брахитик. Среднее число зерен в колосе было примерно одинаковым у всех изученных форм, за исключением линии RF 15 (табл. 3). Родительские сорта и отобранные линии существенно различались по числу продуктивных стеблей и, следовательно, по числу зерен с одного растения. У линии RF 15 отмечена наиболее высокая продуктивная частота, что позволило ей, несмотря на относительно шульные зерна, не отстать по массе зерен с растения от линий с более крупными зернами.

На основании имеющихся данных трудно судить о природе изменчивости у линий, сочетающих в себе короткостебельность и прочность корневой системы. В литературе имеются сведения о том, что короткостебельность и прочность корневой системы определяется различными генами, которые могут мутировать независимо друг от друга (5). Локализация генов, определяющих развитие корневой системы, неизвестна. Поэтому можно предположить два альтернативных пути формирования генотипов с сочетанием этих признаков: 1 — мутационный (мутация генов, контролирующая длину стебля, или генов, ответственных за развитие корневой системы у соответствующего типа исходного растения); 2 — рекомбинационный (перекрест генов, уже имевшихся в исходном материале). Для точного выяснения происшедших изменений необходимы дальнейшие исследования. Следует, однако, заметить, что для перспектив использования рассматриваемых линий, механизм их образования не имеет принципиального значения.

Таким образом, сопряженность наследования признаков короткостебельности и слабо развитой корневой системы может быть преодолена с помощью индуцированного мутагенеза. Путем γ-облучения гибридных семян от скрещивания и позгорного безкроссирования сортов Мая и Брахитик получены три короткостебельные мутантные линии ячменя (RF 1, RF 8 и RF 15),

имеющие прочную корневую систему. Эти линии могут оказаться перспективными для селекции в качестве доноров короткостебельности, так как наряду с укороченным

стеблем обладают продуктивностью и прочностью корневой системы на уровне урожайных районированных сортов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Терентьев В. М. Физиология устойчивости растений к полеганию и методы ее оценки. В кн.: «Физиология растений в помощь селекция». М., 1974: 109—123.
2. Дишлер В. Я. Индуцированный кроссинговер и экспериментальное изменение частоты генетических рекомбинаций у растений. Изв. АИТ ЛатвССР, 1976, 11: 54—67.
3. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев, 1980.
4. Рашаль И. Д. Значение корреляций количественных признаков при отборе и возможность их экспериментального изменения. В кн.: «Проблемы отбора и оценки селекционного материала». Киев, 1980: 150—154.
5. Gorgny A. Studies on genetic variation of the root system characters of mutants of the spring barley (*Hordeum vulgare* L.). Cenet Pol., 1978, 19, 4: 447—456.

Институт биологии АН Латвийской ССР,
Саласпилс

Поступила в редакцию
3 июня 1983 года

CONJUGATION CHANGE IN BARLEY STEM LENGTH AND ROOT SYSTEM DEVELOPMENT BY EXPERIMENTAL MUTAGENESIS

I. D. Rashal, V. F. Filipeka

Summary

It is shown in field experiments, that the conjugation of inherited properties, such as stem shortening and underdevelopment of root system, can be overcome by induced mutagenesis. By gamma-irradiation of hybrid seeds from crossing and repeated backcross of Maya and Brakhtic varieties three short-stem barley lines were obtained with a normally developed root system and high productivity. The possible ways of formation of genotypes with all these properties and the perspectives of their use in breeding are discussed.

НОВЫЕ КНИГИ

Биология, агротехника и селекция полевых культур. Омск, изд-во Омского СХИ, 1982, 80 с.

В сборнике помещены статьи сотрудников Омского СХИ по вопросам биологии пшеницы. Рассматривается роль ассимилирующих органов в фотосинтезе. Описано наследование признака озерненности колоса у гибридов озимой пшеницы с яровой в условиях южной лесостепи Западной Сибири. Уделено внимание вопросам обработки, пищевого режима почвы, накопления белка и селекции пшеницы.

Сорта табака и махорки отечественной и зарубежной селекции (ч. I). Кишинев, изд-во «Штиинца», 1983, 252 с.

Дана характеристика 2535 отечественным и зарубежным сортам табака и 790 — махорки. По каждому сорту представлены биологические и ботанические характеристики, химический состав, технологические свойства основных сортов, описаны морфологические признаки. В справочнике приведены сведения об устойчивости сортов к болезням, продолжительности вегетационного периода, форме растения и его листьев, урожайности и др.

5. *Grain-Number 1, Carbohydrate 2, and Protein 3*. Cytological control of wheat endosperm protasis. A critical review — In: *Seed protein improvement by nuclear techniques*. Vienna, 1978, p. 535—568.
6. Савилов А. А., Попереля Ф. А. Полиморфизм запасных белков в селекции и генетике пшеницы. — В кн.: Генетика, селекция и семеноводство полезных культур. Одесса, 1975, с. 10—15. (Тр. Всесоюз. селекц. генет. ин-та, Т. 13).
7. Савилов А. А., Попереля Ф. А., Корусь М. М. Генетически обусловленные различия компонентного состава глинадина сортов Безостая 1 и Днепровская 221 и их роль в определении качества муки — Докл. ВАСХНИИ, 1975, № 11, с. 10—14.

Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Поступила 25.05.83

УДК 633.164.5:571.311.75

И. Д. РАШАТЬ

КОРРЕЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ЛИНИЙ ЯЧМЕНЯ С РАЗВИТОЙ КОРНЕВОЙ СИСТЕМОЙ

Введение. Используя экспериментальный мутагенез для изменения корреляционных связей признаков [1] в сочетании с методом прерывающихся беккроссов, мы получили ряд короткостебельных линий ячменя с прочной корневой системой [2]. Обычно между этими двумя свойствами наблюдается положительная генотипическая корреляция: длинный стебель сочетается с прочной корневой системой, короткий стебель — со слабо развитой корневой системой.

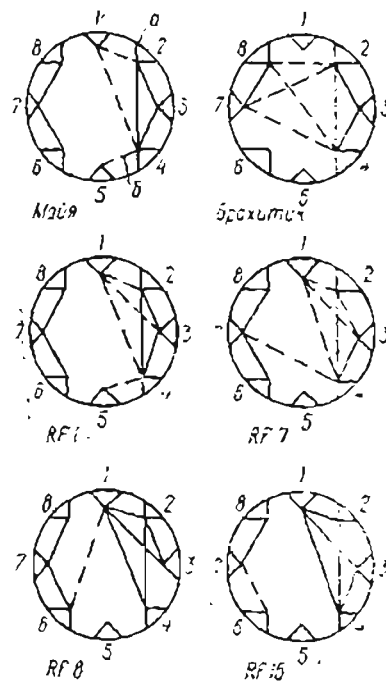
Структура корреляционных взаимоотношений признаков определяется генотипом и имеет первостепенное значение в регуляции развития растений. Она может изменяться при эволюционном, а также селекционном преобразовании организмов. Познавание закономерностей изменений корреляционных связей признаков имеет как несомненный теоретический, так и практический интерес, в частности, с точки зрения дальнейшей разработки методических основ мутационной селекции [3]. В связи с этим нами изучалась корреляционная структура полученных короткостебельных линий ячменя в сопоставлении с их родительскими сортами.

Материал и методика. В опыте изучали четыре короткостебельные линии ячменя с прочной корневой системой (RF 1, RF 7, RF 8 и RF 15), полученные отбором в M_2 после воздействия γ -облучением на гибридные семена B_2F_1 и B_1F_2 поколений от беккросса провоя для сортов Майя (рекуррентный родитель) и Брахитик [2], а также родителей — формы Майя и Брахитик. Растения выращивали в метровых грядах по схеме реплицированных блоков в четырех повторностях (расстояние между рядами 20 см, между растениями в ряду — 4 см). При уборке у каждого второго растения при помощи линейного метра определяли силу сцепления корней с почвой, измеряли длину стебля, учитывали основные показатели продуктивности растений. По каждому генотипу анализировали 60—110 растений.

Результаты исследований и их обсуждение. В пределах каждого генотипа рассчитывали коэффициенты корреляции между изученными признаками во всех возможных комбинациях. По классификации, принятой в генетике количественных признаков, они относятся к паратипическим корреляциям. Корреляционные взаимосвязи (все они имеют положительный знак), отображенные по методу Терентьева [4] в виде корреляционных плеяд, представлены на рисунке, где хорошо видны как общность, так и различия корреляционной структуры исходных сортов и короткостебельных линий. Общим является то, что у всех генотипов изученные признаки составляют две основные корреляционные плеяды: плеяду продуктивности растения в целом и плеяду продук-

тивности отдельного колоса. Главные признаки первой плеяды — число продуктивных стеблей, число и масса зерен с растения, второй — число и масса зерен с колоса, масса 1000 зерен. По характеру корреляционных связей признаков у изученных генотипов имеется довольно много существенных различий. Рассмотрим сначала родительские формы Майя и Брахитик. В первую очередь обращает на себя внимание то, что если у сорта Майя две указанные выше плеяды являются взаимонезависимыми, то у сорта Брахитик, наоборот, имеются весьма значительные корреляционные связи между признаками обеих плеяд, так что практически они объединяются в одну общую плеяду. Далее, у сорта Майя с плеядой продуктивности растения связаны как сила сцепления корней с почвой, так и длина стебля. У сорта Брахитик, напротив, эти два признака не коррелируют ни с одним из изученных показателей. И, наконец, у сорта Майя масса 1000 зерен тесно связана с признаками, определяющими продуктивность колоса, в то время как у сорта Брахитик такая связь отсутствует.

Рассмотрим теперь корреляционные соотношения у короткостебельных линий. Все они аналогично сорту



Корреляционные плеяды количественных признаков у короткостебельных линий ячменя с врожденной корневой системой и у их родительских сортов:

а — $r_{12} > 0,7$, б — $r_{12} < 0,5$. Признаки: 1 — сила сцепления корней с почвой; 2 — число зерен с растения; 3 — число продуктивных стеблей; 4 — масса 1000 зерен с растения; 5 — длина стебля; 6 — масса 1000 зерен; 7 — масса зерен с колоса; 8 — число зерен в колосе.

Майя имеют две независимые плеяды признаков: продуктивности растения и продуктивности колоса. Только у двух линий из четырех наблюдаются единичные средней силы связи между этими плеядами. Прочность корневой системы, которая у изучаемых линий не уступает прочности корневой системы сорта Майя, связана с плеядой продуктивности растений, причем эта связь даже более тесная, чем у указанного сорта.

С другой стороны, так же как и короткостебельного сорта Брахитик, длина стебля у большинства линий не связана ни с одной из плеяд.

Матрицы коэффициентов корреляции изученных признаков были подвергнуты обработке методом главных компонент [5]. Этот метод многомерного статистического анализа, находящийся в последнее время все более широкое применение при анализе количественных признаков растений [6—9 и др.], позволяет судить о факторах, обуславливающих изменчивость изучаемых признаков, и оценить вклад этих факторов в суммарную изменчивость. Результаты анализа методом главных компонент представлены в таблице. Для каждого генотипа приведены данные по двум наиболее существенным факторам.

У сорта Майя 1-й фактор интерпретируется нами как фактор продуктивности растения. В этот фактор у сорта Майя входят все изученные признаки, в том числе и сила сцепления корней с почвой. 2-й фактор является фактором продуктивности колоса. Он определяется такими признаками, как среднее число и масса зерен в колосе, а также масса 1000 зерен. В этот фактор, но с другим знаком, входят также количество продуктивных стеблей и число зерен с растения. Следовательно, в этом факторе раскрывается некоторый антагонизм продук-

Факторные нагрузки по результатам

| Признак | Майя | | Брахитик | |
|--------------------------------|-------|--------|----------|--------|
| | Фак | | | |
| | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Сила сцепления корней с почвой | 0,665 | -0,100 | 0,262 | -0,548 |
| Длина стебля | 0,637 | 0,016 | 0,487 | -0,122 |
| Число продуктивных стеблей | 0,706 | -0,684 | 0,578 | -0,748 |
| Число зерен с растения | 0,838 | -0,493 | 0,929 | -0,185 |
| Масса зерен с растения | 0,940 | -0,280 | 0,961 | -0,147 |
| Масса 1000 зерен | 0,646 | 0,619 | 0,312 | 0,164 |
| Число зерен с колоса | 0,575 | 0,580 | 0,745 | 0,570 |
| Масса зерен с колоса | 0,688 | 0,708 | 0,797 | 0,572 |
| Доля влияния фактора "2" | 52,3 | 25,3 | 47,3 | 20,2 |

тивности растений и продуктивности колоса, т. е. чем больше количество колосов на растении, тем они менее продуктивны.

У сорта Брахитик 1-й фактор также можно интерпретировать как фактор продуктивности растения. Однако в этот фактор не входит сила сцепления корней с почвой. С относительно небольшими весовыми коэффициентами в фактор продуктивности растения входит длина стебля и масса 1000 зерен. 2-й фактор, как и у сорта Майя, обуславливает продуктивность колоса, но имеет измененную структуру. Во-первых, у сорта Брахитик в этот фактор не входит масса 1000 зерен, а во-вторых, с этим фактором отрицательно, кроме числа продуктивных стеблей, связана и сила сцепления корней с почвой.

Факторная структура короткостебельных линий близка к структуре сорта Майя. У всех линий 1-й фактор — фактор продуктивности растения — включает и прочность корневой системы. У некоторых линий существенный вклад в этот фактор делает длина стебля. Фактор продуктивности колоса у изученных короткостебельных линий аналогичен таковому у сорта Майя: только вклад массы 1000 зерен несколько ниже, что связано, вероятно, с несколько меньшей массой 1000 зерен в этих линиях. Что касается вклада отдельных факторов в суммарную изменчивость этих проанализированных признаков, следует отметить, что этот вклад фактора продуктивности растения более чем в два раза превышает вклад продуктивности колоса как у обоих родительских сортов, так и у всех короткостебельных линий.

Таким образом, у всех изученных генотипов развитие вовлеченных в анализ признаков контролирует два основных фактора, условно названных нами факторами продуктивности растения и продуктивности колоса, причем второй из них по степени своего влияния на суммарную изменчивость уступает первому. При этом характер влияния этих факторов у разных генотипов различен. Так, у продуктивного и длинностебельного сорта Майя по изученным признакам имеются две относительно независимые системы интегрированной реакции: отдельного организма на изменение макроусловий среды, отражающиеся в паритетических корреляциях признаков и влияющие соответственно на продуктивность растения и колоса. В то же время у короткостебельного и малопродуктивного сорта Брахитик имеется только одна такая система, контролирующая как продуктивность растения, так и продуктивность колоса. Длина стебля и прочность корневой системы у сорта Брахитик менее зависимы от признаков обоих факторов.

Корреляционная структура при анализе изученных короткостебельных линий более близка сорту Майя. Это и понятно, так как их генотипы должны иметь общую основу, поскольку исходный материал, из которого отобраны линии, получен близкородственным с использованием

| | RF 1 | | RF 7 | | RF 8 | | RF 15 | |
|-------|--------|-------|--------|-------|--------|-------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 0,732 | -0,094 | 0,712 | -0,223 | 0,821 | -0,223 | 0,800 | -0,259 | 0,203 |
| 0,639 | -0,068 | 0,422 | 0,170 | 0,574 | 0,911 | 0,615 | 0,203 | 0,203 |
| 0,562 | -0,609 | 0,706 | -0,672 | 0,815 | -0,535 | 0,794 | -0,581 | -0,581 |
| 0,586 | -0,384 | 0,877 | -0,350 | 0,907 | -0,328 | 0,913 | -0,337 | -0,337 |
| 0,551 | -0,230 | 0,951 | -0,229 | 0,948 | -0,230 | 0,952 | -0,238 | -0,238 |
| 0,552 | 0,586 | 0,558 | 0,503 | 0,627 | 0,447 | 0,589 | 0,476 | 0,476 |
| 0,473 | 0,691 | 0,564 | 0,586 | 0,539 | 0,665 | 0,512 | 0,604 | 0,604 |
| 0,526 | 0,767 | 0,686 | 0,707 | 0,678 | 0,724 | 0,655 | 0,717 | 0,717 |
| 1,9 | 25,0 | 49,7 | 22,7 | 56,7 | 20,8 | 55,4 | 22,6 | 22,6 |

от сорта Майя в качестве рекуррентного родителя, причем после каждого поколения беккрасса отбирали растения, близкие по типу к сорту Майя (за исключением длины стебля). В то же время ген короткостебельности, интегрированный в другую генотипическую среду, в отличие от гена, обуславливающего длинный стебель, сохраняет относительную независимость фенотипической реализации от изменчивости остальных изученных в опыте признаков.

Выводы. У короткостебельных линий ячменя с прочной корневой системой и у их родительских сортов Майя и Брахитик проявление основных хозяйственно важных признаков контролируют два наиболее существенных фактора: фактор продуктивности растения и фактор продуктивности колоса. Первый из них имеет более сильное влияние суммарную изменчивость признаков. Характер же влияния этих факторов различен: у продуктивного сорта Майя имеются относительно независимые системы реакции на изменения в окружающей среде, контролирующие продуктивность растения и колоса соответственно, в то время как у малопродуктивного сорта Брахитик имеется только одна такая система, контролирующая как продуктивность растения, так и продуктивность колоса. Ген короткостебельности сорта Брахитик, интегрированный в другую генотипическую среду, сохраняет относительную независимость фенотипической реализации от изменчивости других признаков.

SUMMARY. Variability of main productivity characters in the genotypes under study is controlled by two factors: plant productivity and ear productivity. There is relative independence between these two factors in the high-yielding variety Maja and the short-stalk lines, but in the low-yielding variety Brachitic both factors show an integrated reaction on the alterations in microenvironment.

Рашин, Н. Д. Значение корреляций количественных признаков растений при отборе и возможности их экспериментального измерения — В кн. Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев, Наук. думка, 1980, с. 150—154.

Рашин, Н. Д., Филиппа В. Ф. Изменение сопряженности длины стебля и прочности корневой системы у ячменя методом экспериментального мутагенеза. — С.-х. биолог., 1981, № 4, с. 48—51.

Филлипов В. К. Мутации в эволюции и селекции растений. — М.: Колос, 1982. — 27 с.

Серебряков В. П. Метод корреляционных плеяд. — Вестн. Ленингр. гос. ун-та. Сер. Биол. науки, 1957, вып. 2, с. 137—141.

Добров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. — М.: Статистика, 1978. — 136 с.

Серебряков В. Е., Бутченко А. И. Изучение количественных признаков у ячменя методом главных компонент. — Генетика, 1980, 16, № 8, с. 1417—1452.

Иванова Т. С., Гладышева Н. М. Исследование сопряженной изменчивости количественных признаков у ячменя. — Вестн. Ленингр. гос. ун-та. Сер. Биол. науки, 1981, № 4, с. 52—55.

- венных признаков у дислоидных форм озимой ржи и их тетраплоидных аналогов методом факторного анализа. — Цитология и генетика, 1981, 15, № 1, с. 43—53.
8. Asawa B. M. Factor analysis in chickpea. — Indian J. Agr. Sci., 1981, 51, N 3, p. 156—159.
9. Beard B. H., Geng S. Interrelationships of morphological and economic characters of sunflower. — Crop Sci., 1982, 22, N 4, p. 817—822.

Ин-т биологии АН ЛатвССР, Саласпилс

Поступила 04.07.83

УДК 575:224.46.044:599.9

Е. Г. ЩЕГЛОВА, А. Н. ЧЕБОТАРЕВ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИНДУКЦИИ СЕСТРИНСКИХ ХРОМАТИДНЫХ ОБМЕНОВ И ХРОМОСОМНЫХ АБЕРРАЦИЙ

Введение. Ранее было показано, что по спектру хромосомных aberrаций, концентрационным зависимостям, а также по закону распределения клеток по числу разрывов в них алкилирующие мутагены можно подразделить на «одноцентровые» и «многоцентровые» [1, 2]. Не касаясь возможных молекулярных событий, лежащих в основе такого разделения, авторы связали это различие с расположением алкилирующих групп в молекуле мутагена. К «одноцентровым» мутагенам ими были отнесены вещества, у которых алкилирующие группировки располагались в одном месте молекулы, и эти вещества в основном индуцировали хромосомные aberrации хроматидного типа. К «многоцентровым» мутагенам были отнесены вещества с расположением алкилирующих групп в разных местах их молекул, и эти вещества с большей вероятностью индуцировали aberrации хромосомного типа при действии на G₁.

В предыдущем сообщении [3] была изучена сравнительная эффективность «одноцентровых» мутагенов в индукции СХО и хромосомных aberrаций. Было показано, что для пяти изученных веществ эффективность индукции СХО в 100—300 раз выше, чем индукция хромосомных aberrаций. В настоящем сообщении представлены результаты изучения эффективности «многоцентровых» мутагенов на возникновение хромосомных aberrаций и СХО и сравнение их с «одноцентровыми» агентами.

Материал и метод. В исследованиях использовали пять соединений с разными типами и числом алкилирующих групп, структурные формулы которых приводятся в работах [4, 5]: N-метил-N'-нитро-N-нитрогуанидин (МННГ), триэтил-амин-производное хинола с тремя этиленовыми группировками, диглицил-фосфинат — производное амидофосфорной кислоты с четырьмя и пятью этиленовыми группировками соответственно, дегранол — производное ди-β-хлорэтиламина с двумя хлорэтильными группировками. Использовали диапазоны концентраций: МННГ — (0,54—0,55—1,02—1,25—1,70—2,04)·10⁻⁵ моль для индукции СХО и (1,7—3,4—5,1—6,8)·10⁻⁵ моль для индукции хромосомных aberrаций, тринитрол — (4,32—8,65—17,30—21,62—25,95—34,59—43,24)·10⁻⁵ моль и (4,32—8,65—17,30—21,62—25,95—34,59—43,24)·10⁻⁵ моль, диглицил — (1,44—2,88—4,33—5,78—7,22)·10⁻⁵ моль и (1,44—2,89—4,33—5,78—7,22—11,55—14,44)·10⁻⁵ моль, дегранол — (1,64—4,91—6,55—8,19—9,83—14,74—19,66—24,57)·10⁻⁵ моль и (6,55—13,11—19,66—26,21—32,77)·10⁻⁶ моль, фосфинат — (1,16—2,32—4,48—4,64—7,50—6,95)·10⁻⁵ моль и (1,16—2,32—3,48—4,64—6,95—8,05—9,27—11,59)·10⁻⁵ моль соответственно. Эксперименты проводили на лимфоцитах крови одного и того же донора. Клетки культивировали по общепринятой методике [6] в течение 72 ч. На 48-й часе после добавления ФГА культуры обрабатывали мутагенами в соответствующих количествах в течение 1 ч, а затем дважды отмывали раствором Хейнса и помещали в контрольную среду без ФГА. В варианты, предназначенные для анализа числа СХО,

УДК 582.995.2:311.16

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ГЕРБЕР В ДИАЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

СООБЩЕНИЕ IV. ВЗАИМО-ВЯЗИ ПРИЗНАКОВ

РАШАЛЬ И. Д., МУЦЕНИЦЕ Г. Я.

Определены фено- и генотипические корреляции декоративных и хозяйственных признаков у прямых гибридов девяти клонов гербер расы Alchemade. Полученные данные указывают на трудность селекции продуктивных растений с крупным соцветием, а также растений, сочетающих длинный стебель с широкими язычковыми цветками. Предполагается, что положительная взаимосвязь числа соцветий и количества листьев может быть использована для браковки малопродуктивных генотипов.

В последнее время в литературе регулярно появляются публикации, посвященные наследованию различных признаков гербер, что вызвано необходимостью изучения генетических предпосылок селекции этой декоративной культуры. Однако лишь в ограниченном числе работ приводятся сведения о корреляции некоторых признаков гербер [1-4]. В то же время известно, что знание характера корреляций наиболее важных признаков может помочь в обоснованном выборе направления и методов отбора и тем самым повысить эффективность селекционных программ. В связи с этим в настоящей работе мы поставили цель изучить корреляции основных декоративных и хозяйственных признаков гербер.

В качестве опытного материала использовали прямые гибриды девяти клонов гербер расы Alchemade (всего 36 комбинаций скрещивания). Растения выращивали в теплице на торфяном субстрате в четырех повторностях. В каждой комбинации скрещивания анализировали по 10-15 гибридных растений.

Фенотипические коэффициенты корреляции количественных признаков гербер представлены в таблице. Видно, что продуктивность растений имеет слабую связь с декоративными свойствами растений и более тесную с числом листьев. Признаки, характеризующие размер соцветия (диаметр соцветия, диаметр корзиночки, число язычковых цветков), образуют одну корреляционную плеяду. С этими признаками тесно связан и диаметр цветоноса, в то время как его длина, а также ширина язычковых цветков с указанными размерами соцветия не коррелируют.

Генотипические коэффициенты корреляции рассчитывали двумя способами: ковариационным анализом и по корреляции средних арифметических отдельных гибридных комбинаций. Оба расчета дали практически идентичные результаты. В таблице приведены данные, полученные ковариационным анализом.

Гено- и фенотипическая взаимосвязь по некоторым признакам имеет близкие тенденции, в то же время есть и существенные различия. Как и на фенотипическом уровне, признаки размера соцветия образуют плеяду генотипических корреляций. Так, не связан с ней и диаметр цветоноса. Но в пределах этой плеяды генотипическая взаимосвязь числа язычковых цветков с остальными признаками размера соцветия более тесная, чем фенотипическая взаимосвязь.

При рассмотрении фенотипических коэффициентов корреляции мы отмечаем отсутствие сильной связи продуктивности растений с признаками, характеризующими размер соцветия. Однако на уровне генотипических корреляций наблюдается тесная отрицательная взаимосвязь между этими признаками. Обнаружена также высокозначимая отрицательная генотипическая корреляция между длиной цветоноса и шириной язычковых цветков, фенотипически эти признаки коррелируют слабо.

Ковариационным анализом рассчитывали также паратипические коэффициенты корреляции. Они как по знаку, так и по величине оказались близкими к фенотипическим.

Фенотипические коэффициенты корреляции отражают частоту сочетания высокого и низкого уровней развития признака у особой выборки, в данном случае у

Коэффициенты фенотипической (сверху от диагонали) и генотипической (снизу от диагонали) корреляции количественных признаков у диаллельных гибридов десяти клонов гербер

| Признак | Продуктивность | Диаметр | | Язычковые цветки | | Размер цветоноса | | Число листьев | |
|--------------------------|----------------|-----------|------------|------------------|------------|------------------|------------|---------------|------------|
| | | соцветия | корзиночки | число | ширина | длина | диаметр | в июле | в октябре |
| Продуктивность | | -0,170 ** | -0,185 ** | -0,168 ** | -0,051 | -0,133 ** | -0,283 *** | 0,397 *** | 0,424 *** |
| Диаметр соцветия | -0,250 | | 0,632 *** | 0,373 *** | 0,151 ** | 0,226 *** | 0,464 *** | 0,136 ** | -0,062 |
| Диаметр корзиночки | -0,520 *** | 0,580 *** | | 0,572 *** | 0,030 | 0,137 ** | 0,567 *** | -0,182 ** | -0,147 ** |
| Число язычковых цветков | -0,480 *** | 0,690 *** | 0,720 *** | | -0,125 ** | 0,234 *** | 0,539 *** | 0,243 *** | -0,163 ** |
| Ширина язычковых цветков | 0,220 | -0,140 | -0,270 | -0,300 | | -0,263 *** | 0,250 *** | 0,106 * | -0,064 |
| Длина цветоноса | -0,360 * | 0,150 | 0,130 | 0,460 ** | -0,800 *** | | 0,228 *** | -0,128 ** | 0,107 * |
| Диаметр цветоноса | -0,700 *** | 0,410 ** | 0,610 *** | 0,750 *** | 0,050 | 0,270 | | -0,302 *** | -0,224 *** |
| Число листьев в июле | 0,450 ** | -0,070 | -0,300 | -0,530 *** | -0,160 | -0,110 | -0,610 *** | | 0,610 *** |
| Число листьев в октябре | 0,530 *** | 0 | 0,420 ** | -0,500 ** | 0,020 | 0,220 | 0,710 *** | 0,910 *** | |

Примечание. Достоверно при * $\alpha=0,05$; ** $\alpha=0,01$ и *** $\alpha=0,001$

растений изученных гибридных комбинаций. При высоких значениях наследуемости признаков фенотипическая корреляция обуславливается преимущественно генотипическим компонентом, при низких — паратипическим. Если учесть, что наследуемость изучаемых признаков относительно невысока, то, исходя из выше изложенного, становится ясной близость фенотипических коэффициентов корреляции: фенотипические взаимосвязи признаков, изученных гибридов герберы, обусловлены в основном паратипическими взаимосвязями, т. е. согласованной реакцией признаков на изменение микроусловий среды. В то же время при отборе первостепенное значение имеет уровень генотипических корреляций, так как именно последние определяют возможность сочетания желаемого проявления разных признаков: эти корреляции обуславливают также косвенный эффект отбора, т. е. изменение одного признака при отборе по другому.

Из полученных результатов следует, что в изученной совокупности гибридов гербер для признаков с относительно невысоким уровнем наследуемости с целью прогнозирования результатов отбора нельзя пользоваться значениями фенотипических корреляций, так как они отражают главным образом лишь паратипические взаимосвязи. Генотипические взаимосвязи обусловлены двумя основными причинами: плейотропным эффектом генов и их неравновесным распределением. Корреляции, вызванные второй причиной, могут существенно различаться в различных популяциях и распадаться в ряду поколений. Корреляции же, обусловленные плейотропией, имеют более общий характер и большую воспроизводимость в различных группах растений. В данной работе не было возможности выявить природу наблюдаемых генотипических корреляций. Все же, несмотря на это, они указывают на трудности селекции продуктивных растений с крупным соцветием, а также растений, сочетающих длинный стебель с широкими язычковыми цветками, по крайней мере среди гибридов изученных клонов расы *Alkemade*. Отрицательная корреляция между продуктивностью и размером соцветия гербер была показана также и на другом экспериментальном материале [1], что свидетельствует, таким образом, о проявлении этой закономерности у гербер различного происхождения.

Важным с практической точки зрения селекции гербер является вопрос о взаимосвязи продуктивности растений с числом боковых побегов или листьев. По данным Леффринг [3], между указанными показателями имеется очень тесная корреляция: в ее опыте коэффициент корреляции между числом побегов, имеющихся в момент выведения первого бутона, и числом образовавшихся затем соцветий имел значение 0,859, а с числом листьев — 0,991. В других работах получены более низкие коэффициенты корреляции. Так, в работе Ренстрема и Далбро [2] коэффициент корреляции между числом соцветий и числом листьев равнялся 0,73. В исследовании Хорна с соавторами [4] коэффициент корреляции между продуктивностью и числом боковых побегов в зависимости от срока учета составил 0,37–0,54. По их мнению, такое расхождение с данными Леффринг объясняется методикой расчета: в то время как Хорн с соавторами рассчитывали корреляцию между признаками отдельных растений, Леффринг определяла коэффициент корреляции между числом боковых побегов и средним числом соцветий всех растений с соответствующим числом боковых побегов. При пересчете своих данных по методике Леффринг Хорн с соавторами также получили высокий коэффициент корреляции — 0,90 [4]. Это позволило им сделать вывод о возможности ранней браковки малопроductивных растений по числу боковых побегов.

В нашей работе показано наличие достоверных положительных коэффициентов корреляции между продуктивностью и числом листьев как на фенотипическом (0,39–0,40), так и на генотипическом (0,45–0,53) уровнях. Как мы уже отмечали ранее [5], эта корреляция слишком низка (максимальный коэффициент детерминации достигает лишь значения 0,28) для точного прогнозирования индивидуальной продуктивности растений, но тем не менее, на наш взгляд, взаимосвязь числа соцветий и количества листьев может быть использована для отсеивания неперспективных, малопроductивных генотипов, что согласуется с мнением Хорна с соавторами [4].

ЛИТЕРАТУРА

1. Schiva T. Miglioramento genetico della gerbera. II. Analisi genetica di caratteri met-
rici di importanza commerciale e conseguente dell' ininerocio.— *Genetica Agraria*,
1975, v. 29, p. 233.
2. Rehnström E., Dalbro K. Kulturforsög med Gerbera. I. Afbladning.— *Tidsskr. Plan-
teavl.*, 1970, v. 74, № 3, p. 318.

3. *Lejring L.* Flower production in gerbera. I. Correlations between shoot, leaf and flower formation in seedlings.— *Sci. Hortic.* 1973, v. 1, № 3, p. 221.
4. *Horn W., Wriebe G., Weber W. E.* Erbliche und umweltabhängige Merkmalsausprägung bei *Gerbera jamesonii*.— *Gartenbauwissenschaft*, 1974, B. 39(21), S. 289.
5. *Мугениэле Г. Я., Рашал И. Д., Дашкев В. Я.* Изучение наследования количественных признаков в гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение III. Признаки роста.— *Генетика*, 1979, т. 15, № 5, с. 883.

Институт биологии АН ЛатвССР;
 Ботанический сад АН ЛатвССР;
 Саласпилс

Поступила в редакцию
 23.I.1984
 Окончательный вариант получен
 2.VII.1984

INVESTIGATION OF THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTERS IN GERBERA IN DIALLELE CROSSES

IV. RELATIONSHIPS OF CHARACTERS
 RASHAL I. D., MUGENIELE G. Ya.

*Institute of Biology; The Botanical Garden,
 Academy of Sciences of the Latvian SSR, Salaspils*

Summary

The phenotypic and genotypic correlations between the ornamental characters and productivity in one-way hybrids of 9 clones of gerbera (race Alkemade) were estimated. The results obtained pointed to the difficulties of breeding productive plants with large flowers as well as plants with long flower stalks and broad ligulate florets. The possibility of discarding low-productive genotypes, based on positive relationship between the number of flowers and the amount of leaves per plant, is suggested.

УДК 582.998.2:631.52:578.057.1

ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ГЕРБЕР В ДИАЛЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

СООБЩЕНИЕ V. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ
ДЛЯ КОМПЛЕКСНОЙ ОЦЕНКИ РОДИТЕЛЬСКИХ ФОРМ
ПО НЕСКОЛЬКИМ ПРИЗНАКАМ

РАШАЛЬ И. Д., МУЦЕНШЕДЕ Г. Я.

При анализе генотипических корреляций у диаллельных гибридов девяти клонов гербер расы Alkemade методом главных компонент выделены четыре компонента, наиболее существенно влияющие на изменчивость изученных признаков. В качестве критерия перспективности клонов для гибридизации использовали средние арифметические значения этих компонент по всем гибридным комбинациям соответствующего клона. Выделены клоны, перспективные для гибридизации с целью селекции гербер по продуктивности и декоративным свойствам. Применение метода главных компонент при анализе результатов диаллельных скрещиваний имеет преимущества по сравнению с определением комбинационной способности родительских форм по отдельным признакам, поскольку учитываются взаимосвязи этих признаков.

Диаллельный анализ позволяет оценить комбинационную способность вовлеченных в скрещивание генотипов отдельно по каждому изучаемому признаку. На основе этой оценки обычно дается рекомендация для подбора родителей при гибридизации с целью улучшения того или иного признака. Такие рекомендации вполне оправданы, если селекция ведется по ограниченному числу основных признаков. Однако в случае необходимости одновременного улучшения культуры по большому числу показателей и если высоким уровнем комбинационной способности во всех признаках обладают различные генотипы, возникают трудности с обоснованием выбора родительских форм. В подобной ситуации необходимо компромиссное решение на основе оценки комплексного действия отдельных генотипов на различные признаки. Такая оценка возможна с применением многомерного статистического анализа, в частности метода главных компонент [1]. Вопросы использования многомерного статистического анализа для подбора родительских пар при гибридизации еще мало разработаны, однако имеющиеся работы [2—6] показывают перспективность этого направления.

Настоящее сообщение посвящено исследованию возможности использования метода главных компонент для комплексной оценки ряда родительских клонов декоративной культуры герберы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили по данным анализа реципрокных гибридов девяти клонов гербер расы Alkemade. Растения выращивали в теплице на торфяном субстрате в четырех повторностях. В каждой из 72 комбинаций скрещивания у 10—15 гибридных растений учитывали продуктивность (число соцветий на растение в течение 1 года), число и ширину язычковых цветков, диаметр соцветия, диаметр корзиночки (диаметр диска трубчатых цветков), длину и диаметр цветоноса и число листьев (в июле и октябре). Результаты диаллельного анализа перечисленных признаков по методу З. Гриффина опубликованы ранее [7—9].

Генотипическую корреляцию изученных признаков рассчитывали как корреляцию средних арифметических отдельных гибридных комбинаций. Матрицу коэффициентов генотипической корреляции подвергали анализу методом главных компонент [1].

В предыдущем сообщении [10] представлены коэффициенты генотипической корреляции у гибридов прямых комбинаций скрещивания. Коэффициенты генотипической корреляции для реципрокных гибридов, рассчитанные в настоящей работе, отличаются от таковых у прямых гибридов незначительно, что и следовало ожидать, поскольку по большинству изученных признаков достоверных реципрокных эффектов не обнаружено [7-9]. Результаты обработки матрицы коэффициентов генотипической корреляции методом главных компонент представлены в табл. 1.

Существенное значение в определении изменчивости изученных признаков герберы имеют первые четыре компонента (суммарный вклад 82,9%). В I компоненте, охватывающую наибольшую долю общей изменчивости, с максимальными весовыми коэффициентами входят такие характеристики соцветия, как его диаметр, диаметр корзиночки и число язычковых цветков. Высокую нагрузку на рассматриваемую компоненту имеет также диаметр цветоноса, что подтверждает тесную связь этого признака с размерами соцветия, выявленную на уровне генотипических корреляций [10]. Положительно связана с I компонентой и длина цветоноса, в то время как продуктивность и коррелирующее с ней число листьев — отрицательно. Такая взаимосвязь этих признаков обуславливает, как уже отмечалось нами ранее [10], трудность отбора высокопродуктивных форм гербер с крупными соцветиями.

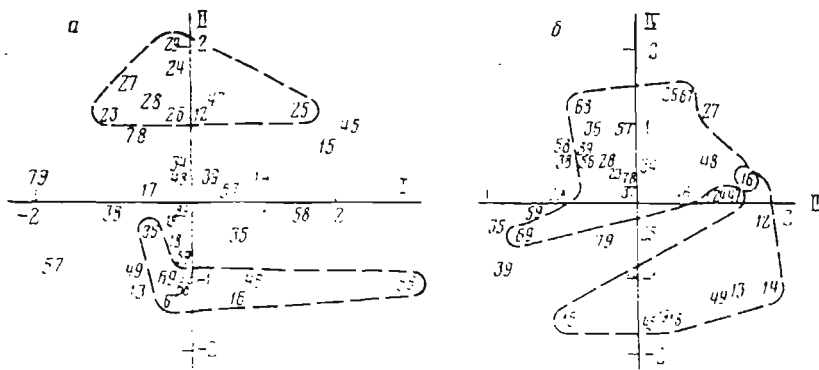
Во II компоненту наибольший вклад вносит ширина язычковых цветков. Отрицательно связаны с этой компонентой длина цветоноса и число листьев. В свою очередь наибольший вклад в III компоненту дает длина цветоноса, а диаметр соцветия, диаметр цветоноса и ширина язычковых цветков входят в нее с отрицательными нагрузками. И наконец, с IV главной компонентой существенно связана только продуктивность растений. Последующие компоненты охватывают лишь незначительную долю изменчивости изученных признаков.

Анализ главных компонент позволяет не только определить взаимосвязи изученных признаков с наиболее существенными компонентами, но и рассчитать для каждого объекта (в данном случае для каждой гибридной комбинации) численное значение интересующей главной компоненты [1]. Результаты такого расчета представлены на рисунке, где показано распределение гибридных комбинаций в плоскости I—II и III—IV компонент. Поскольку значения этих компонент у прямых и обратных гибридов оказались близкими, чтобы не перегружать рисунок, показано лишь расположение прямых гибридов. Видно, что их распределение в плоскости главных компонент неслучайно. Гибридные комбинации с общим родителями имеют тенденцию к более тесному расположению. Пространства,

Таблица 1

Результаты анализа матрицы генотипических коэффициентов корреляции количественных признаков гербер методом главных компонент

| Признак | Коэффициенты нагрузки компонент | | | | |
|----------------------------|---------------------------------|--------|--------|--------|--------|
| | I | II | III | IV | V |
| Продуктивность | -0,612 | -0,183 | -0,294 | 0,578 | 0,399 |
| Диаметр соцветия | 0,587 | -0,291 | -0,544 | 0,129 | -0,310 |
| Диаметр корзиночки | 0,690 | -0,353 | -0,340 | -0,296 | 0,346 |
| Число язычковых цветков | 0,827 | -0,171 | -0,159 | 0 | 0,155 |
| Ширина язычковых цветков | -0,145 | 0,809 | -0,464 | 0,093 | -0,179 |
| Длина цветоноса | 0,439 | -0,517 | 0,578 | 0,345 | -0,201 |
| Диаметр цветоноса | 0,587 | -0,291 | -0,544 | 0,129 | -0,310 |
| Число листьев (июль) | -0,644 | -0,591 | -0,248 | -0,160 | -0,140 |
| Число листьев (октябрь) | -0,662 | -0,547 | -0,334 | -0,041 | -0,180 |
| Доля влияния компоненты, % | 40,0 | 20,7 | 14,7 | 7,5 | 6,0 |



Распределение гибридных комбинаций в плоскости I-II (а) и III-IV (б) компонент. Первая цифра указывает материнский, вторая — отцовский клон. 1 — клон II-4; 2 — клон II-10; 3 — клон II-1; 4 — клон II-11; 5 — клон II-10; 6 — клон II-1; 7 — клон II-1; 8 — клон II-17; 9 — клон II-4

защищаемые гибридами отдельных родителей с максимальным и минимальным значением компонент, четко различаются. Так, на рисунке отмечены области, в которых находятся гибриды клона 10 (наибольшее значение II компоненты) и клона II-10 (наименьшее значение II компоненты). Интересно, что в этом случае наблюдается своеобразное доминирование низкого значения II компоненты, а именно: гибрид указанных клонов располагается в зоне клона II-10. В свою очередь наибольшее значение I компоненты имеют комбинации с участием клона 30, наименьшее — клона II-1. Они расположены соответственно вправо и влево от оси ординат. В этом случае гибрид упомянутых родителей занимает промежуточное положение. Аналогичная картина наблюдается и в распределении гибридных комбинаций в плоскости III и IV компонент. Выделены области расположения гибридов клона II-4 (высокие значения III компоненты, низкие — IV компоненты) и клона 10 (высокие значения IV компоненты). Эти области пересекаются лишь в точке расположения гибрида обоих клонов.

Таким образом, можно сделать вывод, что распределение значений главного компонента у гибридов неслучайно и отражает генотипические особенности изученных клонов. Это является предпосылкой возможности использования метода главных компонент для комплексной оценки вовлеченных в диаллельный анализ генотипов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Применение весьма трудоемких методов многомерного статистического анализа оправдано лишь тогда, если обычными методами обработки экспериментального материала невозможно решить поставленную задачу. Именно такая ситуация возникает при подборе пар для гибридизации на основе проведенного нами диаллельного анализа у гербер. Это видно по обобщенным в табл. 2 оценкам эффектов общей комбинационной способности (ОКС) изученных клонов гербер, полученным в предыдущих исследованиях [7-9]: среди девяти клонов нет ни одного, обладающего одновременно положительными эффектами ОКС по всем основным показателям — продуктивности, длине и диаметру цветоноса, величине соцветия. Клоны, имеющие высокие положительные значения ОКС по одному из названных показателей, обладают отрицательным эффектом ОКС по другим, что затрудняет выбор наиболее предпочтительных клонов для гибридизации с целью улучшения всех или по крайней мере большинства основных показателей данной декоративной культуры.

Исходя из структуры главных компонент (см. табл. 1), можно сделать вывод, что подавляющая часть изменчивости по продуктивности растений

Оценки эффектов ОКС у девяти клонов гербер расы Mkemade *

| Клон | Продуктивность | Число язычковых цветков | Ширина язычковых цветков | Диаметр соцветия | Диаметр корзинки | Длина цветоноса | Диаметр цветоноса | Число цветков в цветоносе | Число цветков в корзинке |
|------|----------------|-------------------------|--------------------------|------------------|------------------|-----------------|-------------------|---------------------------|--------------------------|
| H-1 | -2 | +3 | | +3 | +4 | -5 | | | |
| H-10 | | +3 | +10 | -2 | -4 | -5 | +2 | -2 | -2 |
| 10 | | +3 | +3 | -3 | | | +4 | -3 | |
| H-11 | | | +12 | +5 | +4 | -5 | | | |
| 10 | -4 | +5 | | | +6 | +8 | | -5 | -5 |
| 10 | | +2 | -4 | +5 | | +9 | | | |
| H-1 | +5 | | | -3 | | -4 | +2 | | |
| H-17 | | | | | -4 | | | -3 | |
| 21 | | -5 | -1 | -5 | -4 | | | | +2 |

* Приведенные в таблице величины показывают, во сколько раз абсолютные значения эффектов ОКС превышают соответствующую стандартную ошибку разности (знаком «+» отмечены положительные значения эффектов ОКС, знаком «-» — отрицательные).

гербер контролируется двумя компонентами — I и IV. Причем увеличение продуктивности за счет IV компоненты не должно отрицательно сказываться на декоративных качествах растений. В то же время увеличение числа соцветий за счет I компоненты приводит к снижению диаметра соцветия и корзинки, уменьшению длины и диаметра цветоноса, сокращению числа язычковых цветков (перечисленные признаки входят в I компоненту с противоположным по сравнению с продуктивностью знаком). Отсюда вытекает, что при выборе родительских клонов для гибридизации следует отдавать предпочтение тем клонам, в потомстве которых преобладают гибриды с высоким положительным значением IV компоненты.

Для облегчения оценки клонов мы рассчитали средние арифметические значений первых четырех компонент по всем гибридным комбинациям каждого клона. Эти данные, представленные в табл. 3, можно рассматривать в определенном смысле как аналог оценки эффектов ОКС по отдельным компонентам, поскольку они показывают направление и степень отклонения значений компоненты у гибридов соответствующего клона по сравнению с общепопуляционной средней.

Среди вовлеченных в анализ клонов гербер наибольшее положительное значение IV компоненты имеют гибриды клонов 10, H-1, H-17. Из них клон H-1 не может быть рекомендован для использования в качестве родителя, так как его гибриды одновременно имеют высокое отрицательное значение I компоненты, что отражает, с одной стороны, повышенную продуктивность растений, но с другой — уменьшение размера соцветия и длины цветоноса. Действительно, гибриды клона H-1 имеют большое количество мелких соцветий на относительно коротком цветоносе. Это проявляется в высоком значении ОКС по продуктивности и низком — по диаметру соцветия, длине и диаметру цветоноса (см. табл. 2). Напротив, клон 10 дает гибриды с положительным значением I компоненты, что характеризует некоторое снижение продуктивности (компенсируя действие на этот признак IV компоненты), но при этом отражает улучшение таких показателей, как размер соцветия и диаметр цветоноса. Кроме того, гибриды клона 10 имеют высокое отрицательное значение II компоненты, что приводит к существенному увеличению длины цветоноса и одновременному снижению ширины язычковых цветков (см. табл. 2). Гибриды же клона H-17 характеризуются невысокими средними значениями по первым трем компонентам, что обуславливает наряду с несколько повышенным числом соцветий (клон H-17 имеет положительную ОКС по продуктивности [7]) формирование остальных признаков в большинстве комбинаций скрещивания этого клона на уровне популяционной средней.

Средние арифметические значений первых четырех компонент у диалельных гибридов десяти клонов гербер

| Клон | I компонента | | | II компонента | | | III компонента | | | IV компонента | | |
|-------|----------------|------------------|---------------------------------|----------------|------------------|---------------------------------|----------------|------------------|---------------------------------|----------------|------------------|---------------------------------|
| | Прямые гибриды | Обратные гибриды | В целом по результатам гибридов | Прямые гибриды | Обратные гибриды | В целом по результатам гибридов | Прямые гибриды | Обратные гибриды | В целом по результатам гибридов | Прямые гибриды | Обратные гибриды | В целом по результатам гибридов |
| II-4 | 0,203 | 0,013 | 0,108 | -0,100 | -0,161 | -0,131 | 0,833 | 0,597 | 0,720 | -0,897 | 1,017 | 0,955 |
| II-10 | -0,193 | 0,021 | -0,086 | 1,584 | 0,957 | 1,221 | 0,372 | -0,001 | 0,171 | 0,725 | 0,024 | 0,225 |
| 39 | -0,540 | -0,509 | -0,529 | -0,135 | -0,399 | -0,267 | 0,591 | -0,235 | -0,363 | 0,076 | -0,550 | -0,237 |
| II-11 | 0,420 | 0,321 | 0,371 | 0,383 | 0,307 | 0,345 | 0,844 | 0,976 | 0,910 | -0,328 | 0,214 | 0,057 |
| 30 | 1,388 | 0,915 | 1,167 | 0,086 | -0,282 | -0,098 | -0,783 | -0,786 | -0,785 | 0,162 | -0,211 | 0,201 |
| 10 | 0,337 | 0,415 | 0,376 | -0,758 | -0,860 | -0,809 | -0,072 | 0,145 | 0,036 | 0,749 | 0,173 | 0,611 |
| II-4 | 0,703 | -0,500 | -0,401 | 0,290 | -0,391 | -0,046 | 0,353 | 0,123 | 0,238 | 0,560 | 0,102 | 0,625 |
| II-17 | -0,216 | 0,067 | -0,074 | 0,079 | 0,271 | 0,175 | -0,378 | -0,155 | 0,237 | 0,519 | 0,803 | 0,611 |
| 24 | -0,408 | -1,056 | -0,732 | -0,017 | -0,365 | -0,206 | -0,722 | -0,651 | 0,687 | 0,509 | 0,310 | 0,409 |

На основе проведенного анализа для дальнейшей селекционной работы могут быть рекомендованы клоны II-10 и II-17. При этом клон II-10 перспективен для улучшения декоративных качеств гербер с сохранением среднего уровня продуктивности, тогда как клон II-17, наоборот, можно использовать с целью повышения продуктивности растений без заметного ухудшения декоративных свойств. Улучшения может оказаться скрещивание двух указанных клонов между собой. В частности, в нашем опыте их гибриды при средних размерах соцветия имели существенно повышенную продуктивность, а также большую длину и диаметр цветоноса по сравнению со средней всех гибридных комбинаций.

Обычно метод главных компонент при подборе родительских пар для гибридизации применяют до скрещивания с целью анализа генетической отдаленности между исследуемыми формами на основе той или иной меры сходства [2-4]. В нашей работе метод главных компонент использован для обработки данных диалельных скрещиваний. И хотя при расчетах в качестве исходных данных были использованы средние арифметические и коэффициенты корреляции признаков отдельных гибридных комбинаций, а результаты традиционного анализа комбинационных способностей не учитывали, использованная таким образом обработка данных является фактически также анализом ОКС, только на уровне компонент. При этом использование метода главных компонент по сравнению с оценкой ОКС отдельных признаков имеет во крайней мере два преимущества: 1) уменьшается число анализируемых показателей (в нашей работе вместо 9 признаков необходимо принимать во внимание лишь 4 компонента); 2) учитываются взаимосвязи признаков, что позволяет оценить изменение одних признаков при улучшении других.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978. 136 с.
2. Перфильев В. Е. О возможности использования статистических методов при подборе пар для гибридизации.— Бюл. ЦСЛ имени И. В. Мичурина, 1980. вып. 35. с. 69.
3. Баратов М. Д., Агарова С. П., Максимова Е. П. Методика анализа хозяйственно полезных признаков самоопыляющихся культур для подбора родительских форм при гибридизации на основе дивергенции. Орел: ВНИИ зернобобовых и крупяных культур, 1981. 26 с.
4. Singh V. S., Mehndiratta P. P. Multivariate analysis in oats (*Avena sativa* L.).— J. Res. Punjab Agr. Univ., 1981, v. 18, № 2, p. 566.
5. Szives L., Abranyi A., Bencz L. Combining ability studied by diallel and multivariate analysis in wheat varieties.— Acta agr. Acad. sci. hung., 1982, v. 31, p. 257.
6. Мартынов С. П., Добрынина Т. В., Соколовский А. П., Воронкова И. Е. Использование многомерной статистики при подборе пар для гибридизации. Евклидово расстояние и кластерный анализ.— Цитология и генетика, 1983, т. 17, № 3, с. 49.
7. Муцениеце Г. Я., Рашаль И. Д., Диндлер В. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение I. Продуктивность растений.— Генетика, 1978, т. 14, № 2, с. 238.
8. Муцениеце Г. Я., Рашаль И. Д., Диндлер В. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение II. Признаки соцветия.— Генетика, 1978, т. 14, № 5, с. 773.
9. Муцениеце Г. Я., Рашаль И. Д., Диндлер В. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение III. Признаки роста.— Генетика, 1979, т. 15, № 5, с. 883.
10. Рашаль И. Д., Муцениеце Г. Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в диаллельных скрещиваниях. Сообщение IV. Взаимосвязи признаков.— Генетика, настоящий номер, с. 680.

Институт биологии АН ЛатвССР;
Ботанический сад АН ЛатвССР.
Саласпилс

Поступила в редакцию
15.II.1984

INVESTIGATION OF THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTERS IN GERBERA IN DIALLELE CROSSES

V. THE USE OF PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS FOR THE COMPLEX EVALUATION OF PARENTAL FORMS FOR SEVERAL TRAITS

RASHAL I. D., MUCENIECE G. YA.

*Institute of Biology Academy of Sciences of the Latvian SSR;
The Botanical Garden,
Academy of Sciences of the Latvian SSR, Salaspils*

Summary

By using the method of principal components for the analysis of genotypic correlations in diallele hybrids of 9 clones of gerbera (race Alkemada), four components having the most essential influence on the variability of traits under study were found out. As a criterion of perspectivity of clones for hybridization, the arithmetical mean values of those components for all hybrid combinations were used. Clones were selected promising for hybridization to select gerbera, according to productive and ornamental characters. The method of principal components when analysing the results of diallele crossings has an advantage in comparison with the estimation of combining ability of parental forms, because this method takes into account interrelationships of single traits.

бинации выявляются эмпирически, что связано с большим объемом искусственного скрещивания. Это практически, за исключением некоторых видов, осуществимо только на семенных плантациях, вступивших в репродуктивную фазу. Проверка полученных вариантов сложна — семьи sibсов по признакам продуктивности отличаются выраженным взаимодействием генотипа и среды. Это требует организации опытов во всем интервале условий возделывания. Как при всех способах искусственного воздействия на генетическую структуру, срок проверки должен быть продолжительным.

Основой для популяционного отбора служат закономерности географической изменчивости и соответствующие опыты. Многочисленные данные подтверждают стабильное проявление географических особенностей роста уже в молодом возрасте. В международных опытах ИЮФРО по ели и сосне выявлены как оптимальные регионы этих видов, так и отдельные географические экотипы со стабильным проявлением свойств.

Клоновый отбор в селекции для плантационных насаждений имеет большую перспективу. На всех уровнях генетической организации перекрестноопыляющихся видов возникают индивидуальные отклонения генотипов, которые можно использовать при клоновом отборе. В последнее десятилетие в странах мира с интенсивным ведением лесного хозяйства разработаны методы так называемого клонового лесоводства. В большинстве случаев при этом вегетативно размножаются уже известные продуктивные географические варианты, семьи с эффектами СКС. Многоклоновые наборы с желаемыми свойствами у ели в Латвии созданы на основе использования географических эффектов, фенотипического и межклонового отбора в раннем возрасте. Однако применение клонового отбора у всех видов, за исключением ивовых, ограничено феноменом старения, который затрудняет укоренение и вызывает депрессию роста у потомства деревьев старше 10–20 лет.

Глава 2

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Классический генетический анализ ставит целью выявить конкретные гены, определяющие развитие альтернативных признаков, установить число этих генов, тип взаимодействия, локализацию. Основным методом такого анализа является изучение расщепления в гибридных поколениях, т.е. гибридологический анализ. Получаемая при этом информация, кроме теоретического интереса, имеет часто непосредственное значение для селекционной работы при отборе по признакам, которые контролируются небольшим числом генов (в частности, для растений: длина стебля, некоторые формы иммунитета и др.).

Генетический анализ количественных признаков имеет другие цели. Поскольку количественные признаки детерминируются преимущественно

большим числом генов с незначительными эффектами, определение их числа и локализации трудно осуществимо, да и не имеет смысла. По этой причине ограничена сфера применения методов гибридологического анализа количественных признаков, разрабатываемых рядом авторов [335, 91], так как эти методы базируются на предположении о контроле изучаемого признака небольшим числом генов (при этом мы оставляем в стороне вопрос о корректности самих методов).

Основными параметрами, характеризующими количественные признаки, являются их средняя арифметическая и уровень варьирования, а при одновременном анализе нескольких признаков и их совместная взаимосвязанность. Генетический анализ количественных признаков как раз и позволяет оценить, с одной стороны, наследственную обусловленность наблюдаемой изменчивости, а с другой — давать прогноз высокого или низкого уровня развития признака в популяции. Поскольку рассматриваемые параметры являются популяционными, то и генетические характеристики, получаемые в результате анализа количественных признаков, относятся за редким исключением к популяции в целом, а не к отдельным особям.

РАЗГРАНИЧЕНИЕ ФАКТОРОВ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Классическая модель количественного признака описывается уравнением

$$P = M + \sigma + E,$$

где P — фенотипическое значение признака отдельной особи; M — среднее арифметическое признака в популяции; а σ и E — отклонения, вызванные соответственно вкладом генов и среды.

В соответствии с этим уравнением общая фенотипическая изменчивость популяции ($\sigma^2 p$) состоит из компонент

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2,$$

где σ_g^2 — генотипическая и σ_e^2 — паратипическая (случайная) дисперсии.

Если же изучаемая совокупность выращивалась в различных условиях среды (в нескольких географических точках, ряд лет и т.п.), то фенотипическая дисперсия содержит еще один очень важный компонент — дисперсию взаимодействия генотип \times среда ($\sigma_e^2 \times E$).

Генотипическая дисперсия в свою очередь может быть разложена на три составляющие в зависимости от типа действия генов, их определяющих:

$$\sigma_g^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2,$$

где σ_A^2 — дисперсия, обусловленная аддитивными генными эффектами, σ_D^2 — эффектами доминирования и σ_I^2 — межгенными взаимодействиями.

Отношение общей генотипической дисперсии к фенотипической представляет собой коэффициент наследуемости в широком смысле (H^2), а отношение ее аддитивной части к фенотипической дисперсии — коэффициент наследуемости в узком смысле (h^2), т.е.

$$H^2 = \frac{\sigma_L^2}{\sigma_p^2} \quad \text{и} \quad h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_p^2}.$$

Коэффициент наследуемости является популяционной характеристикой и относится лишь к той конкретной совокупности растений, для которой он определен. В принципе по одному и тому же признаку, но в разных популяциях он может принимать крайние (от нуля до единицы) значения. Поэтому значения наследуемости, определяемые для одной популяции, нельзя механически переносить на другие.

Коэффициент наследуемости связывают с эффективностью массового отбора [520]:

$$R = h^2 \cdot S,$$

где R — реакция на отбор, а S — селекционный дифференциал. Причем для определения реакции на отбор используется коэффициент наследуемости в узком смысле, и только в случаях, когда генотип потомства полностью соответствует генотипу родителей (отбор чистых линий, клонов). Применяют наследуемость в широком смысле.

В последнее время появился целый ряд публикаций, содержащих критику коэффициента наследуемости и ставящих под сомнение возможность его применения в генетико-селекционных исследованиях [334, 336]. Эта критика направлена в основном по двум аспектам: 1) способность применяемых методов определения наследуемости дать точную оценку изучаемого параметра вследствие целого ряда ограничений; 2) оспариваются прогнозирующие возможности коэффициента наследуемости по отношению к результатам отбора.

Данные о применимости того или иного метода расчета коэффициента наследуемости будут представлены ниже. Что же касается предсказания результатов отбора, то необходимо отметить следующее. Коэффициент наследуемости в принципе может быть использован только для прогнозирования эффективности массового отбора и не применим при других его формах. В то же самое время и при массовом отборе прогноз не всегда оказывается достаточно точным в силу целого ряда причин как биометрического, так и биологического характера. Поэтому применять коэффициент наследуемости для предсказания результативности отбора в конкретной селекционной ситуации действительно практически нельзя.

Однако, на наш взгляд, ценность коэффициента наследуемости в генетико-селекционных исследованиях заключается в другом. Он, как это вытекает из определения, показывает соотношение генотипической и фенотипической дисперсии в конкретной популяции и ничего более, но именно такая информация во многих случаях оказывается ценной. Коэффициент наследуемости может быть использован, например, при определении эффективности различных воздействий (мутагенами, стрессовыми факторами и др.). Это же относится и к исследованиям селекционно-поискового характера, так как знание соотношения наследственного и ненаследственного разнообразия позволяет в совокупности с другими данными обоснованно выбрать наиболее рациональную схему селекции и выделить признаки, по которым следует вести отбор.

Различия между растениями обусловлены разными биологическими факторами и поэтому представляют различную значимость для селекции. С этой точки зрения общая фенотипическая дисперсия может быть подразделена на селекционно-полезную изменчивость и изменчивость, которая

не может быть использована для отбора и поэтому лишь маскирует селекционно-полезную изменчивость [121]. К первой относится σ^2_{quatr} — разнообразие по эффектам генов аттракции, ответственных за транспорт пластических веществ в соответствующие органы растений, σ^2_{gumic} — разнообразие по эффектам генов микрораспределений пластических веществ внутри органа, σ^2_{quad} — разнообразие по эффектам генов адаптивности к внешним факторам среды (засухоустойчивость, морозостойкость, иммунитет и т.п.) и σ^2_{guet} — разнообразие по оплате единицы лимитирующего фактора питания. Вторая селекционно не используемая компонента фенотипической изменчивости включает σ^2_{ecol} — экологическая дисперсия, σ^2_{scot} — дисперсия генотипической конкуренции, σ^2_{ecot} — дисперсия экологической конкуренции, σ^2_{gt} — дисперсия различий по продолжительности онтогенеза, σ^2_{out} — дисперсия онтогенетических отклонений [121].

Очевидно, вклад рассмотренных компонент в различные популяции и тем более в разные виды растений может существенно отличаться. Этот вопрос к настоящему времени является мало изученным. Однако общей закономерностью является большой вес дисперсии по конкуренции в фенотипической изменчивости растений, что наблюдается как у культурных однолетних растений [124], так и у древесных [313].

Подобляющее большинство методов, используемых в настоящее время в генетическом анализе количественных признаков, не позволяет получить детальной информации о биологической природе наблюдаемой изменчивости. Эти методы, основанные на совершенно различных принципах, дают возможность разграничения фенотипической дисперсии на обобщенные генотипический и паратипический компоненты.

В исследованиях с растениями, в том числе и древесными, широко применяются традиционные методы определения наследуемости, а именно: дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализы [301, 120].

При дисперсионном анализе комплексе организуется таким образом, чтобы градациями фактора служили группы растений с определенной степенью родства. Это могут быть клоны, семьи sibсов или полусибсов и т.д. В зависимости от схемы опыта (наличие повторностей, испытаний в различных географических точках в течение нескольких лет) применяются однофакторные, двухфакторные или многофакторные схемы дисперсионного анализа. В некоторых случаях используют иерархический дисперсионный анализ. Разложением межгруппового среднего квадрата находят генотипическую дисперсию, после чего несложно рассчитать коэффициент наследуемости. Метод дисперсионного анализа дает наследуемость в широком смысле.

Использование корреляционного и регрессионного анализа для определения наследуемости базируется на теории коэффициентов пути Райта [276]. В соответствии с ней коэффициент наследуемости будет равен удвоенному коэффициенту корреляции или регрессии между родителями и потомками в случае, если величина генотипической корреляции между ними равна 0,5. Так по удвоенной корреляции (или регрессии) наследуемость весьма часто определяют в системе материнские деревья — семьи полусибсов от свободного опыления. Если же генотипическая корреляция родитель — потомок равна 1,0 (например, материнская форма-клонное потомство),

то наследуемость непосредственно равна коэффициенту корреляции (регрессии) родитель—потомок. В свою очередь, если расчет проводится на основе сравнения групп особей более далекой степени родства, то применяется больший множитель. Надо отметить, что, чем более далекая степень родства между сопоставляемыми группами, тем менее точна оценка h^2 . Наследуемость, рассчитанная при помощи корреляционного или регрессионного анализа, является наследуемостью в узком смысле.

Описанные выше традиционные методы определения генотипического разнообразия популяций имеют целый ряд недостатков, которые ограничивают их применение при работе с древесными растениями. Во-первых, необходимо осуществить смену поколений. При работе с древесными это приводит к полярным трудностям. Использование для расчета данных, полученных на молодых деревьях, часто не оправдано, так как не всегда имеется тесная связь между характеристиками развития растений в ювенильном возрасте и признаками взрослых деревьев. Во-вторых, применение методов, основывающихся на корреляционном, регрессионном и дисперсионном анализе, требует выполнения целого ряда ограничений статистического характера, в том числе наличия равновесного состояния популяций, нормального распределения изучаемых признаков, равенства дисперсий в сопоставляемых группах растений и некоторых других. Кроме того, оценки полученные этими методами, могут быть искажены материнскими эффектами [311], эффектами экологических последствий [123], явлением конкуренции [124].

Теоретический анализ показывает, что метод регрессионного анализа гораздо менее чувствителен к отклонениям от равновесной структуры популяций [130] и различиям дисперсий у родителей и потомков [258], чем метод корреляций. Сопоставление традиционных методов определения наследуемости у самоопыляющихся растений [115] показало, что наилучшее предсказание реакции на отбор дают методы дисперсионного и регрессионного анализа. Нам представляется, что эти методы, с учетом всех их присущих ограничений, должны еще оставаться в арсенале исследователя, проводящего генетический анализ количественных признаков древесных растений.

Помимо рассмотренных традиционных методов, для определения наследуемости у растений используется ряд разработанных в более позднее время методов, не требующих смены поколений.

Наиболее простой из них — так называемый метод эталонов. В качестве эталона выбирают какой-либо генетически однородный материал, например клон. Поскольку в нем генотипическое разнообразие отсутствует, то вся наблюдаемая в такой совокупности фенотипическая изменчивость является паратипической дисперсией. Далее принимают, что паратипическая дисперсия в изучаемой популяции равна таковой в эталоне, после чего находят генотипическую дисперсию и наследуемость не составляет труда. Чтобы метод эталонов дал более или менее надежные результаты, необходимо выполнение по крайней мере двух требований [114, 95]:

- 1) одинаковых условий произрастания эталона и популяции;
- 2) схожей реакции сопоставляемых генотипов на условия внешней среды (т.е. идентичного взаимодействия генотипа \times среда).

Второе требование наиболее уязвимо в условиях эксперимент—реакция

популяции и клона на изменение условий внешней среды обычно различна. Да и первое требование, строго говоря, практически невыполнимо. Поэтому метод эталонов не может быть рекомендован для широкого применения в исследовательских работах.

Особое внимание многих исследователей длительное время привлекал метод, разработанный Шрикганди [726]. Этот метод основывается на предположении, что средовая дисперсия определяется преимущественно почвенным плодородием и подчиняется закономерности Смита [736]. В таком случае межгрупповой средний квадрат в дисперсионном анализе должен возрастать с увеличением объема группы, включающей рядом произрастающие растения. Характер этого возрастания зависит от особого коэффициента почвенного плодородия. При разбивке изучаемой популяции на различные по объему группы рядом произрастающих растений с учетом ожидаемой структуры межгруппового среднего квадрата в дисперсионном анализе получают систему уравнений, решая которую методом наименьших квадратов находят коэффициент почвенного плодородия и значение генотипической и средовой дисперсий. Ценность и перспективность метода представлялась в том, что он позволяет получить генетическую оценку изменчивости в любой популяции, в том числе и природной, хотя и требует весьма громоздких вычислений, не осуществимых практически без применения ЭВМ. При использовании этого метода не требуется особой организации опыта, что особенно важно при работе с растениями, имеющими длительный цикл репродукции. Необходимо лишь, чтобы выполнялось требование о случайном распределении генотипов по участку.

Первые исследования по оценке применимости метода Шрикганди [708], кстати проведенные так же, как и работа Шрикганди, на древесных растениях, дали положительный результат. Однако впоследствии стали накапливаться факты, показывающие, что этим методом получаются искаженные (обычно сильно завышенные) значения коэффициента наследуемости [605, 272, 217, 302]. В связи с этим были предприняты попытки модифицировать процедуру расчета методом Шрикганди, чтобы устранить эти недостатки [217, 218, 298]. Однако дальнейшее изучение метода вскрыло целый ряд его недостатков.

Во-первых, накопился ряд эмпирических фактов, показывающих, что закономерность Смита выполняется не для всех признаков и не во всем диапазоне использованных разбивки растений на группы. В качестве иллюстрации в табл. 7 приведены данные анализа изменчивости 10-летней культуры ели [303]. Как мы уже отмечали выше, в соответствии с закономерностью Смита должно наблюдаться возрастание межгрупповых средних квадратов. Однако в рассматриваемом случае для ранга распускания вегетативных почек подобной зависимости не наблюдается вообще, а по высоте дерева и приросту по высоте непрерывное увеличение межгрупповых средних квадратов имеет место лишь до группировок по 6 растений. Не вдаваясь в подробный анализ этого явления, только заметим, что, очевидно, изменчивость далеко не всех признаков связана с колебаниями почвенного плодородия и, следовательно, в таком случае она не будет соответствовать закономерности Смита, как это и наблюдается по рангу распускания вегетативных почек.

Во-вторых, выяснилось [304], что нет объективных критериев, позволяю-

Таблица 7

Значения межгрупповых средних квадратов некоторых признаков ели в дисперсионном анализе в зависимости от объема групп

| Объем группы: (число растений) | Признак | | | Объем группы (число растений) | Признак | | |
|--------------------------------|---------------|-------------------|------------------------------------|-------------------------------|---------------|-------------------|------------------------------------|
| | Высота дерева | Прирост по высоте | Ранг выпускания вегетативных почек | | Высота дерева | Прирост по высоте | Ранг выпускания вегетативных почек |
| 1 | 2714,0 | 277,7 | 2,667 | 8 | 4503,0 | 463,3 | 2,22 |
| 2 | 3206,8 | 321,1 | 2,741 | 9 | 8164,1 | 565,7 | 1,22 |
| 3 | 3531,3 | 330,3 | 2,607 | 10 | 5496,4 | 527,3 | 2,070 |
| 4 | 3877,9 | 368,5 | 2,652 | 12 | 6104,3 | 545,5 | 2,741 |
| 5 | 4201,7 | 410,1 | 2,201 | 15 | 14938,0 | 970,3 | 1,791 |
| 6 | 4747,7 | 465,1 | 2,428 | 16 | 2483,3 | 163,4 | 0,915 |
| 7 | 3655,4 | 414,5 | 2,796 | | | | |

щих установить, выполняется ли в конкретной ситуации закономерность Смита, т.е. основная предпосылка метода Шрикганди. И возрастание межгрупповых средних квадратов, так же как и выполнение ряда требований, выдвигаемых С.И. Мартыновым (1978), не свидетельствует еще о соответствии наблюдаемой изменчивости закономерности Смита, поскольку в таких случаях может иметь место другая, также закономерная связь между показателями соседних групп растений, но отличная от зависимости, постулируемой Смитом.

И в-третьих, при помощи моделирования на ЭВМ было показано [244], что даже в случаях, когда закономерность Смита верно описывает фенотипическую изменчивость, метод Шрикганди, а также все его модификации дают неверные результаты. Это связано с тем, что в результате выборочного разброса межгрупповых средних квадратов практически невозможно правильная оценка коэффициента почвенного плодородия, что, в свою очередь, приводит к значительным искажениям в оценках дисперсий. Формулы расчета выборочной ошибки дисперсий, рекомендованные автором метода [72b], дают сильно заниженные значения, поскольку не учитывают разброса коэффициента почвенного плодородия вокруг своего истинного значения.

Таким образом, обобщая все сказанное о методе Шрикганди, надо заключить, что он не может быть применен в генетико-селекционных исследованиях [304].

В.М. Роне [312, 313] для определения степени генетического разнообразия предлагает использовать данные по интервалам изменчивости в популяции (lim_p) и клонах (усредненный по нескольким клонам lim_{cl}). Наследственность определяется по формуле.

$$H^2 = 1 - \frac{\text{lim}_{cl}}{\text{lim}_p}.$$

В отличие от других методов, где проводится сопоставление дисперсий,

предложенный метод не требует нормального распределения изучаемых признаков. В работе автора метода [312, 313] получено хорошее соответствие расчетных величин наследуемости с результатами дисперсионного и корреляционного анализа у семи признаков популяции ели. Для окончательного вывода о возможностях применения рассматриваемого метода желательно иметь дополнительные данные по его экспериментальному использованию в популяциях некоторых других видов растений.

Среди способов разграничения фенотипической изменчивости особняком стоит метод фоновых признаков, предложенный В.А. Драгавцевым [118]. Этот метод в отличие от всех других дает возможность оценить не только популяционные параметры — генотипическую изменчивость и наследуемость, но и получить информацию о генотипическом отклонении признака любой отдельно взятой особи.

Фоновые признаки — это признаки-маркеры условий среды, в которых произрастает растение. В первых версиях метода к фоновым признакам выдвигались весьма жесткие требования [191a]: отсутствие собственной генотипической дисперсии и в то же самое время тесная экологическая корреляция с селекционируемым признаком. При наличии такого "идеального" фонового признака возможно определить как компоненты фенотипической дисперсии популяции, так и генотипическую ценность любой ее особи.

Таким образом, метод фоновых признаков, помимо целей генетического анализа, может быть использован для решения другой важной группы задач, связанных с теорией отбора у растений, а именно: для идентификации генотипов по фенотипам. С точки зрения эффективности практической селекции часто правильное решение вопросов идентификации генотипов имеет более важное значение, чем данные генетического анализа изменчивости отдельных признаков на уровне популяции [422, 122].

Однако, с одной стороны, среди легко доступных измерению признаков оказалось мало таких, которые соответствуют требованиям "идеального" фонового признака, но с другой точки зрения селекции нет необходимости в идентификации каждого генотипа, а нужно выделить лишь выделяющиеся генотипы. Если же использовать метод фоновых признаков в селекционных целях, то, как выяснилось, требования к фоновым признакам значительно смягчаются. Достоверная идентификация лучших генотипов становится возможной при наличии отрицательной генотипической корреляции и положительной экологической корреляции между селекционируемым и фоновым признаком, причем уровень генотипической дисперсии фонового признака не имеет существенного значения [122]. Отбираются растения, у которых высокое значение селекционируемого признака сочетается с низким значением фонового. Зная физиологические механизмы взаимоотношения селекционного и фонового признаков, можно подобрать такие пары, для которых отрицательная генотипическая корреляция сохраняется у гибридов различного происхождения и не зависит от комбинирования отдельных генов. Такие системы подобраны, в частности, для пшеницы и подсолнечника.

Метод фоновых признаков может оказаться весьма перспективным в отношении древесных растений. Для этой цели нужен физиолого-генетический анализ отдельных видов древесных пород с точки зрения поиска

соответствующих фоновых признаков. Необходимость проведения подобной работы была подчеркнута в решении Всесоюзного координационного совещания "разработка основ систем селекции древесных пород", проходившего в Саласпилсе (Латвийская ССР) в 1981 г.

Завершая краткий обзор методов анализа изменчивости количественных признаков, следует подчеркнуть, что, очевидно, не вызывает сомнения само положение о важности информации относительно уровня генотипической изменчивости хозяйственно важных признаков растений для выбора оптимального направления селекции, в том числе и древесных [513]. При этом не так уж и важно, используется ли коэффициент наследуемости, или абсолютные значения компонент дисперсии, поскольку эти величины однозначно взаимосвязаны. Однако, как мы старались показать выше, все применяемые методы анализа изменчивости имеют те или иные недостатки, и данные, полученные с их помощью, не могут быть достаточно надежны. Поэтому приходится, как это обычно делается в таких случаях, рекомендовать использовать одновременно по возможности большее количество методов анализа, сопоставляя результаты которых можно получить более достоверную информацию.

Что же касается непосредственного прогнозирования результатов отбора, то для этой цели необходимы методы идентификации генотипа по фенотипу, которые должны прийти на смену так называемому интуитивному отбору. В этой области наиболее перспективным является метод фоновых признаков, но для того чтобы он мог быть применен в конкретной практической работе с древесными растениями, необходимо провести целый ряд поисковых исследований.

АНАЛИЗ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ, ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ И ПАРАТИПИЧЕСКОЙ ВЗАИМОСВЯЗИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ

В предыдущем разделе мы рассматривали методы анализа отдельных, как бы независимых друг от друга признаков. Однако организм является целостной системой. Благодаря наличию коррелятивных отношений между его различными частями органами обеспечивается наиболее адекватная и согласованная реакция различных признаков в меняющихся условиях внешней среды. Исключительно большое внимание эволюционному значению корреляционных взаимосвязей уделено в работах И.И. Шмальгаузена [422, 423]. Р.Л. Берг [43] показала адаптивное значение фенотипических корреляций количественных признаков растений и их изменение под влиянием естественного отбора.

Как и фенотипическая дисперсия количественных признаков, фенотипические корреляции обусловлены генетическими и паратипическими факторами. Коэффициент генотипической корреляции является корреляцией генотипических значений признаков. Кроме того, выделяют генетический коэффициент корреляции, т.е. корреляцию аддитивных значений признака [92]. Генотипические и генетические корреляции возникают в основном за счет плейотропии и отсутствия статистически независимого распределения генов. Паратипические же корреляции формируются в результате

влияния одних и тех же изменений внешней среды или внутренних факторов наследственного характера одновременно на оба признака [259]. Поскольку паратипическая корреляция может быть противоположна направленно генотипической в шимсвязи, то могут возникнуть ситуации, когда фенотипические и генотипические корреляции различаются по величине и по знаку. Чем выше наследуемость признаков, тем большую роль в стандартизации фенотипической корреляции играет генотипическая взаимосвязь.

Генотипический коэффициент корреляции растений часто определяют, используя анализ коварианс [701]. Расчет по этому методу проводится аналогично дисперсионному анализу, только вместо квадратов отклонений отдельного признака используется произведение отклонений двух сопоставляемых признаков. При наличии генетически однородных групп коэффициент генотипической корреляции можно найти как корреляцию средних арифметических таких групп [119], поскольку они при правильной организации опыта репрезентируют генотипическое значение признаков соответствующей группы.

Для определения генетической корреляции используют способ, предложенный Хейзелем [572], основывающийся на сопоставлении коварианс родителей и потомков. Этот способ дает хорошие результаты лишь при выполнении ряда весьма жестких требований по отношению к структуре и системе скрещиваний в изучаемой популяции [93].

Характер и степень корреляционной связи должны обязательно учитываться при составлении селекционной программы, так как проводя отбор только по одному из признаков, будут одновременно сдвинуты и многие другие, взаимосвязанные с ним признаки (косвенный эффект отбора). В ряде случаев прямой отбор по сложному признаку с небольшой наследуемостью (например, по продуктивности) менее эффективен, чем косвенный отбор по одному из его элементов, обладающего высокой наследуемостью и тесно коррелирующего с комплексным признаком [300]. Поэтому учет корреляционных взаимоотношений признаков с одновременным анализом структуры их изменчивости является необходимым этапом планирования селекционного процесса.

В последнее время в генетических исследованиях с растениями все более широкое применение находят такие методы многомерного статистического анализа, как факторный анализ и метод главных компонент [94, 273, 305]. Они позволяют получить компактное описание исследуемого явления на основе обработки информации по большому количеству признаков [266]. Не вдаваясь здесь в разбор математических отличий факторного анализа и метода главных компонент только отметим, что они весьма близки по принципам интерпретации полученных результатов. Если ранее метод главных компонент рассматривался как одна из разновидностей метода факторного анализа [197, 387], то в настоящее время он выделяется в самостоятельный метод анализа [126]. В отличие от факторного анализа, метод главных компонент не требует предварительных гипотез о переменных, что дает возможность получить однозначные результаты расчетов для определенных исходных данных. Это обстоятельство часто является решающим в предпочтении использования метода главных компонент перед факторным анализом. Следует только обратить внимание на то,

что во многих работах метод главных компонент назван факторным анализом.

Выделяемые при анализе главные компоненты отражают внутренние, объективно существующие закономерности, которые не поддаются непосредственному наблюдению [126]. Наибольшие трудности часто возникают именно при интерпретации полученных компонент, т.е. при попытке связать их с реально протекающими явлениями в изучаемых объектах. При помощи метода главных компонент можно решать по крайней мере следующие задачи [126]:

1) выявление скрытых, но объективно существующих закономерностей, определяемых воздействием внутренних и внешних причин;

2) описание изучаемого объекта главными компонентами, число которых значительно меньше, чем число исходных признаков;

3) выявление связи исходных признаков с главными компонентами;

4) классификация объектов и признаков на основе главных компонент.

Исходными данными для метода главных компонент являются коэффициенты корреляции между изучаемыми признаками. Могут быть использованы как фенотипические, так и генотипические и паратипические коэффициенты корреляции. В зависимости от этого будет меняться и интерпретация полученных результатов.

ОЦЕНКА КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ КЛОНОВ ДРЕВЕСНЫХ

Понятие о комбинационной способности – одно из понятий генетики количественных признаков, наиболее плодотворное и широкое применение в генетико-селекционных исследованиях, в том числе и с древесными растениями [361, 313]. Различают два вида комбинационной способности. Под общей комбинационной способностью (ОКС) понимают способность родительского генотипа давать гибриды с определенным отклонением от общепопуляционной средней во многих комбинациях скрещивания, а под специфической комбинационной способностью (СКС) – то же в отдельных конкретных гибридных комбинациях. Как ОКС, так и СКС могут быть и положительными и отрицательными. Генотипы, гибриды которых проявляют гетерозис, обладают высоким положительным значением комбинационной способности.

Комбинационная способность – наследственно обусловленное свойство родительской формы. Показано, что при отсутствии эпистаза, ОКС определяется аддитивными эффектами генов, а СКС – эффектами доминирования [359]. Отсюда следует, что определяя эффекты ОКС и СКС, мы получаем также информацию о компонентах фенотипической дисперсии популяции, имеем возможность оценить аддитивную часть генотипической дисперсии, наследуемую в широком и узком смысле.

Оценка комбинационной способности и соответствующих популяционных параметров в лесной генетике и селекции нужна при решении двух основных типов задач. Во-первых, в исследованиях теоретического поискового характера. В этом случае основной интерес представляют общепопуляционные параметры, тип наследования важнейших признаков. Эта информация нужна для разработки стратегии лесоселекционных мероприятий,

Таблица 8

Результаты дисперсионного анализа (F -критерий) изменчивости гибридов от диаллельных скрещиваний клонов сосны обыкновенной

| Источник изменчивости | Высота в 4 года | | Высота в 5 лет | | Высота в 6 лет | |
|-----------------------|-----------------|--------|----------------|--------|----------------|---------|
| | Калензав | Бауска | Калензав | Бауска | Калензав | Бауска |
| Гибридные семьи | 1,05 | 1,49 | 1,20 | 1,91** | 1,22 | 2,07** |
| ОКС | 2,71** | 1,85 | 3,19** | 3,08** | 2,94** | 4,24*** |
| СКС | 0,71 | 1,05 | 0,72 | 1,33 | 0,78 | 1,45 |
| Реципрокные эффекты | 0,99 | 1,68 | 1,16 | 1,97* | 1,22 | 1,85* |

* $\alpha = 0,05$; ** $\alpha = 0,01$; *** $\alpha = 0,001$.

Таблица 9

Значение эффектов ОКС клонов сосны обыкновенной в двух экологических условиях

| Клон | Высота в 4 года | | Высота в 5 лет | | Высота в 6 лет | |
|---------------------------------|-----------------|--------|----------------|--------|----------------|--------|
| | Калензав | Бауска | Калензав | Бауска | Калензав | Бауска |
| 1 | 0,4 | 0,7 | 1,1 | 1,7 | 1,2 | 2,9 |
| 2 | 2,3 | 0,8 | 4,1 | 1,0 | 4,5 | -1,1 |
| 3 | 0 | -1,1 | 0 | -1,8 | 0,1 | -3,2 |
| 4 | -2,1 | 1,5 | -3,8 | 1,2 | -5,1 | 0 |
| 5 | -0,3 | -1,0 | -0,6 | -1,2 | -1,2 | 0,4 |
| 6 | -0,5 | -1,7 | -1,9 | -3,9 | -2,6 | -5,2 |
| 7 | -0,7 | 0,8 | -0,8 | 2,9 | -0,4 | 6,3 |
| Коэффициент ранговой корреляции | -0,223 | | 0,071 | | 0,134 | |

выбора наиболее адекватных систем селекции [313]. Во-вторых, определение комбинационной способности нужно при оценке конкретных генотипов (плюсовые деревья, клоны и т.п.) на разных этапах отбора при различных системах селекции.

Существует целый ряд методов оценки комбинационной способности — начиная от использования свободного опыления и кончая применением диаллельных скрещиваний. Понятно, что наиболее полную генетическую информацию дает анализ диаллельных скрещиваний, при которых получают гибриды во всех возможных комбинациях родителей.

Используют две принципиально различающиеся схемы обработки данных диаллельных скрещиваний: по Гриффину [551] и Хейману [571]. При обработке по Хейману эффекты ОКС и СКС в явном виде не определяются, а находится целый ряд генетических параметров. Однако этот метод у древесных практически не применим, поскольку при работе с ними не выпол-

| Высота в 7 лет | | Диаметр | | Ширина кроны | | Число сучьев | |
|----------------|---------|----------|----------|--------------|--------|--------------|---------|
| Калснава | Бауска | Калснава | Бауска | Калснава | Бауска | Калснава | Бауска |
| 1.42* | 2.39*** | 1.28 | 3.05*** | 1.30 | 1.69* | 1.09 | 1.56* |
| 3.89*** | 6.54*** | 4.05*** | 11.74*** | 3.94*** | 2.85* | 2.99** | 4.79*** |
| 0.54 | 1.49 | 0.98 | 1.93* | 0.59 | 2.14* | 0.61 | 1.66 |
| 1.38 | 1.80* | 0.96 | 1.27 | 1.32 | 0.89 | 1.08 | 0.58 |

| Высота в 7 лет | | Диаметр | | Ширина кроны | | Число сучьев | |
|----------------|--------|----------|--------|--------------|--------|--------------|--------|
| Калснава | Бауска | Калснава | Бауска | Калснава | Бауска | Калснава | Бауска |
| 2.6 | 5.6 | 0.8 | 1.7 | 1.1 | -1.2 | -0.12 | 0.24 |
| 2.6 | -4.6 | -0.3 | -2.0 | 7.0 | 2.8 | -0.20 | -0.13 |
| 0.3 | -3.3 | 1.4 | 0.4 | 1.9 | -1.6 | -0.05 | 0.06 |
| -7.3 | -1.9 | -1.2 | -0.9 | -3.8 | -4.7 | 0.32 | 0.33 |
| 1.6 | 2.8 | 1.2 | 2.1 | 2.2 | 4.8 | -0.19 | -0.03 |
| -5.6 | -8.7 | -2.1 | -2.3 | -5.4 | 1.8 | -0.35 | -0.51 |
| 2.5 | 10.2 | 0.7 | 1.0 | 1.7 | 1.6 | 0.15 | 0.04 |
| 0.366 | | 0.750 | | 0.821 | | 0.857 | |

няется ряд ограничений метода, например требование гомозиготности родительских форм.

Обработка данных диалельных скрещиваний по схеме Гриффинга имеет широкое применение при работе с древесными растениями. По этой процедуре расчета определяются эффекты ОКС для всех родительских форм и эффекты СКС для всех гибридных комбинаций, рассчитываются компоненты изменчивости изучаемых признаков, находится коэффициент наследуемости в широком и узком смысле. Одной из отличий схемы Гриффинга от диалельного анализа по Хейманду состоит в том, что в этом случае возможно использование гетерозиготных растений. Интерпретация эффектов ОКС и СКС, а также характера действия генов, определяющих указанные эффекты, при этом не меняется. Тем не менее надо учитывать, что из-за гетерозиготности родителей структура изменчивости популяции не будет полностью соответствовать модели, положенной в основу метода. Вслед-

ствие этого рассчитанные популяционные показатели будут смещенными и иметь лишь относительный характер.

В некоторых работах показано также, что к смещенным оценкам искомым параметрам приводит и невыполнение двух следующих условий диаллельного анализа. 1) случайное распределение генов между родителями; 2) отсутствие эпистаза [444]. Проверка соблюдения этих условий трудноосуществима, а ситуации, когда они нарушаются, очевидно, не так редки. Учитывая это, надо заключить, что метод Гриффинга не может быть применен для точной оценки вклада аддитивных и неаддитивных эффектов в изменчивость признаков.

Тем не менее, как мы отмечали выше, нахождение популяционных параметров изменчивости необходимо в основном в теоретических исследованиях, когда важно получить грубую оценку наличия или отсутствия неаддитивных эффектов генов. Такую информацию, используя метод Гриффинга, получить можно — по достоверности соответствующих средних квадратов в дисперсионном анализе.

С другой стороны, метод Гриффинга применим для оценки ОКС и СКС конкретных генотипов. Со статистической точки зрения этот анализ соответствует использованию модели с фиксированными градациями факторов. В таком случае не имеет значения неслучайное распределение генов между родителями и т.п. Эффекты ОКС и СКС высчитываются в неискаженном виде.

На оценку комбинационной способности сильное влияние оказывают эффекты взаимодействия генотипа со средой. Особенно чувствительной в этом отношении является СКС. Поэтому для повышения достоверности выводов желательно испытание одного и того же набора гибридов в нескольких различающихся условиях среды (в разные годы, на разных экологических фонах и др.). При этом нецелесообразно усреднять данные по разным фонам выращивания, поскольку в таком случае теряется важнейшая в теоретическом и практическом плане информация о взаимодействии генотипа и среды.

В качестве иллюстрации рассмотрим результаты анализа по схеме Гриффинга диаллельных скрещиваний сосны обыкновенной. Гибриды выращивались в двух лесничествах с разными условиями произрастания [49].

В табл. 8 представлены результаты дисперсионного анализа изменчивости изученных гибридов. Как видно из приведенных данных, имеются различия в структуре изменчивости признаков в обеих географических точках опыта. Так в условиях Бзуски выявлены достоверные различия между гибридными семьями sibсов, обусловленные аддитивными эффектами. Напротив, в условиях Калензвы аддитивность в наследовании изученных признаков незначительна, поскольку различия между гибридными семьями недостоверны.

Различия в результатах диаллельного анализа, проведенного в двух экологических условиях, выявляются также и при сопоставлении эффектов ОКС конкретных клонов (табл. 9). При разных экологических фонах значительно меняются ранги клонов по высоте дерева во всех изученных возрастах, в то время как ранги клонов по диаметру, ширине кроны и числу сучьев, замеренные на семилетних деревьях, достаточно близки. Это свидетельствует о том, что среди изученных признаков ювенильная высота

наиболее сильно подтверждена эффектам взаимодействия генотипа и среды, что в значительной мере затрудняет отбор по этому признаку.

Диаллельный анализ — самый точный метод оценки комбинационной способности, но в то же время весьма трудоемкий. Даже если изучать только прямые гибриды, при p родителях нужно получить и оценить $P(p-1)/2$ гибридных комбинаций. Поэтому диаллельный анализ не может быть использован для массового скрининга перспективных форм на высокую комбинационную способность, а применяется лишь на более поздних стадиях селекционной работы.

При необходимости испытания большого числа генотипов возможно применение ряда более простых методов, таких, как топ — кросс, неполные диаллельные скрещивания. Однако эти методы менее точны. Для выявления оптимального сочетания факторы точности опыта с выигрышем в затратах труда желательны специальные исследования, в частности с помощью моделирования на ЭВМ.

Глава 3

ОТЕЧЕСТВЕННЫЙ И ЗАРУБЕЖНЫЙ ОПЫТ ГИБРИДИЗАЦИИ ДРЕВЕСНЫХ

Гибридикация в селекции лесных древесных пород используется около пятидесяти лет. Стимулом к развитию лесной селекции во многих странах мира послужило истощение лесосырьевых ресурсов, необходимых для целлюлозно-бумажной, деревообрабатывающей, химической и других отраслей промышленного производства, потребляющих древесину.

Первые серьезные работы по межвидовой гибридикации дуба [498, 290], сосны [498, 510, 252], лиственницы [624] послужили отправным пунктом в решении ряда методических, технологических и теоретических проблем гибридикации главных лесобразующих пород. Большое внимание одновременно уделялось быстрорастущим вегетативно-размножаемым древесным растениям, таким как тополь и ива [577, 753, 800, 44, 470, 344, 598, 27, 51].

Дальнейшее развитие гибридикационных работ шло по пути от эмпиризма и накопительного характера к изучению биологических особенностей объектов и к разработке целенаправленной селекции.

Характеризуя современное состояние работ по лесной селекции, следует сказать, что в последнее время большое внимание уделяется как внутривидовой, так и межвидовой гибридикации растений. Появилось множество работ по интрогрессивной гибридикации древесных на границах их ареалов [168, 573, 685, 227, 228, 50, 200]; обсуждается вопрос о роли гибридикации в эволюции растений [685, 751, 546, 438].

Все большее развитие получают работы по искусственной внутри- и межвидовой гибридикации древесных [758]. Так как работ по искусственной гибридикации накопилось очень много, результаты этих исследований целесообразно рассмотреть по группам лесных древесных растений.

на побеге, длина побега, масса (сырая и сухая) каждого побега, объем, вес, диаметр и длина третьего междоузлия, число листьев, их площадь, масса (сырая и сухая). Для исследований брали по 10 растений с плантацией кустового типа. Методика определения каждой составляющей та же, что и для тополей.

Суммарная характеристика наземной биомассы ив приведена в табл. 14.

По общей биомассе и древесной массе выделяются клоны № 3, № 13, № 7. Это наиболее высокопродуктивные клоны ив.

У наиболее продуктивного клона № 3 — наименьший листовой индекс, а наименее продуктивный вид, ива белая, имеет наибольший листовой индекс. По соотношению древесной и листовой массы видно, что это соотношение больше у наиболее продуктивного клона № 3, а наименьшее соотношение у малопродуктивного вида ивы белой.

Анализируя коэффициенты продуктивности мы видим, что наиболее продуктивный клон, ива № 3 имеет наибольший коэффициент продуктивности, а наименее продуктивный вид, ива белая, имеет наименьший коэффициент продуктивности.

Если сравнить по составляющим биомассы гибриды с их родительскими видами (табл. 15, видно, что по общей биомассе и по древесной массе гибриды № 3, № 13, № 7, № 2 превосходят обе родительские формы — иву белую и иву ломкую; ивы № 3 и 13 — за счет средней длины побегов и среднего числа междоузлий на побег; ива № 2 — за счет среднего числа междоузлий на побег и средней длины побега.

В модели адаптивного гетерозиса у гибрида № 7 все средние показатели значительно выше чем у родительских форм за счет средней длины междоузлия и средней длины побега.

Гибрид № 7 обладает высокими адаптивными свойствами (зимостойкостью, засухоустойчивостью, экологической пластичностью).

Гибрид № 18 — "Олимпийский огонь" по всем средним показателям уступает родительским формам. Но он используется как декоративная форма и зимой напоминает горящий костер на снегу.

Анализируя составляющие наземной биомассы ив и тополей можно прийти к следующему выводу: тополя и ивы характеризуются одними и теми же закономерностями характера накопления биомассы. У более продуктивных гетерозисных клонов листовые индексы меньше, а коэффициенты продуктивности больше, чем у менее продуктивных. Гибриды тополей и ив с соматическим гетерозисом превосходят по общей биомассе и древесной массе обе родительские формы.

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ВЗАИМОСВЯЗИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ КЛОНОВЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Клоны тополя

Для ряда признаков наземной биомассы клонов тополя, которые учитывались отдельно по побегам, была возможность определить степень генотипической детерминированности их изменчивости. С этой целью проводился иерархический дисперсионный анализ со следующей соподчиненностью факторов: клоны — кусты — побеги (случайная изменчивость

Таблица 16

Компоненты изменчивости и наследуемость признаков наземной биомассы клонов тополя по результатам иерархического дисперсионного анализа

| Признак | Дисперсия | | | H ² |
|----------------------------------|-----------|----------|-----------------------|----------------|
| | клон | куст | внутри кустов (побег) | |
| Число междоузлий | 183,212 | 6,004 | 45,571 | 0,780 |
| Общая масса древесины (сырая) | 37575,83 | 2833,396 | 14195,762 | 0,698 |
| Общая масса древесины (сухая) | 21070,41 | 2499,862 | 6959,544 | 0,690 |
| Общая длина побегов | 2634,729 | 217,869 | 1189,902 | 0,652 |
| Общий объем древесины | 62232,23 | 3464,688 | 15855,163 | 0,776 |
| Диаметр 3-го нижнего междоузлия | 31,464 | 0 | 16,279 | 0,667 |
| Диаметр 3-го верхнего междоузлия | 2,643 | 0,295 | 1,691 | 0,571 |
| Средняя длина междоузлия | 0,556 | 0,021 | 0,216 | 0,701 |
| Средний объем междоузлия | 19,182 | 1,780 | 5,870 | 0,715 |
| Средняя масса междоузлия (сырая) | 18,497 | 1,252 | 4,577 | 0,682 |
| Средняя масса междоузлия (сухая) | 8,477 | 1,272 | 2,664 | 0,683 |
| Объемный вес древесины | 0,041 | 0,018 | 0,007 | 0,621 |

в пределах кустов). Дисперсия клонов в данном случае является генотипической, а дисперсия, вызванная разбросом кустов внутри клонов различными побегами в пределах кустов, — паратипической. Поэтому наследуемость определяли как отношение дисперсии клонов к сумме всех факторильных дисперсий: клонов, кустов, побегов (табл. 16).

Данные проведенного иерархического дисперсионного анализа показывают, что различия между клонами по всем вовлеченным в анализ признакам существенно превышают их паратипическую изменчивость. Коэффициенты наследуемости высоки для всех изученных характеристик биомассы клонов тополя, наибольшее значение этого показателя отмечено для числа междоузлия из побег. В целом эти данные свидетельствуют о большом наследственном разнообразии клонов, представленных в биологических моделях гетерозиса.

В табл. 17 приведены коэффициенты генотипической корреляции между характеристиками основных свойств клонов: составляющими продуктивности, анатомическими и другими признаками. Они рассчитаны как корреляция средних значений клонов по соответствующим признакам.

В первую очередь обращают на себя внимание высокие связи между показателями сырой и сухой массы как для массы древесины в целом, так и для средней массы междоузлий и массы листьев. Следовательно, для характеристики клонов можно с успехом использовать лишь один из двух этих показателей, поддающийся наиболее легкому измерению.

Основные показатели продуктивности клонов тополя — суммарный объем и масса древесины, естественно, тесно связаны между собой. Продуктивность находится в прямой зависимости с числом, весом, длиной, диаметром и объемом междоузлий. Выявилось, что продуктивность не

Таблица 17

Коэффициенты генотипической корреляции между признаками, характеризующими клоны тополя

| Признаки | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|----------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|
| 1 | 0,825 | 0,422 | 0,543 | 0,516 | 0,521 | -0,107 |
| 2 | | 0,650 | 0,736 | 0,700 | 0,503 | 0,291 |
| 3 | | | 0,955 | 0,951 | -0,244 | 0,564 |
| 4 | | | | 0,995 | 0,200 | 0,509 |
| 5 | | | | | 0,185 | 0,521 |
| 6 | | | | | | -0,188 |
| 7 | | | | | | |
| 8 | | | | | | |

| Признаки | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
|----------|-------|--------|-------|--------|--------|--------|--------|
| 1 | 0,295 | 0,566 | 0,558 | -0,226 | -0,161 | -0,216 | -0,583 |
| 2 | 0,440 | 0,741 | 0,772 | -0,501 | -0,352 | -0,593 | -0,071 |
| 3 | 0,798 | 0,866 | 0,869 | -0,776 | -0,770 | -0,808 | 0,086 |
| 4 | 0,689 | 0,771 | 0,793 | -0,777 | -0,743 | -0,732 | -0,019 |
| 5 | 0,663 | 0,755 | 0,757 | -0,757 | -0,755 | -0,710 | -0,020 |
| 6 | 0,020 | -0,396 | 0,043 | -0,164 | -0,102 | 0,240 | -0,610 |
| 7 | 0,518 | 0,404 | 0,451 | -0,392 | -0,449 | -0,531 | 0,575 |
| 8 | | 0,770 | 0,795 | -0,659 | -0,581 | -0,541 | 0,037 |

| Признаки | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|----------|--------|--------|--------|-------|-------|--------|--------|
| 1 | 0,154 | -0,350 | -0,392 | 0,083 | 0,098 | 0,389 | 0,510 |
| 2 | 0,039 | -0,033 | 0,195 | 0,242 | 0,259 | 0,037 | 0,239 |
| 3 | 0,564 | 0,612 | 0,732 | 0,542 | 0,838 | 0,070 | 0,179 |
| 4 | 0,467 | 0,413 | 0,515 | 0,789 | 0,792 | 0,065 | 0,141 |
| 5 | 0,460 | 0,451 | 0,528 | 0,801 | 0,814 | 0,032 | 0,105 |
| 6 | -0,049 | -0,647 | -0,515 | 0,036 | 0,038 | 0,249 | 0,059 |
| 7 | -0,128 | 0,611 | 0,558 | 0,535 | 0,563 | -0,636 | -0,626 |
| 8 | 0,533 | 0,613 | 0,783 | 0,750 | 0,710 | 0,289 | 0,202 |

| Признаки | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 |
|----------|--------|--------|--------|-------|-------|--------|--------|
| 1 | 0,505 | 0,435 | 0,246 | 0,079 | 0,051 | -0,319 | -0,068 |
| 2 | 0,280 | 0,055 | 0,159 | 0,189 | 0,199 | -0,324 | -0,293 |
| 3 | 0,219 | 0,127 | -0,237 | 0,424 | 0,185 | -0,221 | -0,004 |
| 4 | 0,173 | 0,035 | -0,272 | 0,446 | 0,251 | -0,211 | -0,005 |
| 5 | 0,130 | 0,042 | -0,299 | 0,401 | 0,170 | -0,185 | 0,047 |
| 6 | 0,017 | 0,041 | -0,175 | 0,183 | 0,271 | -0,234 | -0,096 |
| 7 | -0,575 | -0,260 | -0,193 | 0,279 | 0,068 | 0,027 | -0,043 |
| 8 | 0,201 | 0,255 | -0,287 | 0,505 | 0,354 | -0,425 | -0,138 |

Таблица 17 (продолжение)

| Признаки | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 |
|----------|-------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 9 | 0,974 | - 0,637 | - 0,579 | - 0,801 | 0,012 | 0,449 |
| 10 | | - 0,692 | - 0,578 | - 0,829 | 0,058 | 0,468 |
| 11 | | | 0,859 | 0,774 | - 0,141 | - 0,562 |
| 12 | | | | 0,726 | - 0,009 | - 0,512 |
| 13 | | | | | - 0,367 | - 0,426 |
| 14 | | | | | | - 0,352 |
| 15 | | | | | | |
| 16 | | | | | | |

| Признаки | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 |
|----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 9 | 0,539 | 0,638 | 0,598 | 0,585 | 0,188 | 0,413 | 0,442 |
| 10 | 0,482 | 0,626 | 0,612 | 0,587 | 0,160 | 0,366 | 0,427 |
| 11 | - 0,591 | - 0,673 | - 0,830 | - 0,810 | - 0,069 | - 0,119 | - 0,178 |
| 12 | - 0,532 | - 0,774 | - 0,893 | - 0,907 | 0,075 | - 0,003 | - 0,054 |
| 13 | - 0,616 | - 0,657 | - 0,654 | - 0,635 | 0,188 | - 0,119 | - 0,225 |
| 14 | 0,550 | 0,201 | 0,048 | 0,045 | - 0,643 | - 0,565 | - 0,508 |
| 15 | 0,438 | 0,703 | 0,699 | 0,639 | 0,568 | 0,600 | 0,622 |
| 16 | | 0,880 | 0,691 | 0,670 | - 0,182 | - 0,135 | - 0,109 |

| Признаки | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 |
|----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 9 | 0,372 | 0,157 | 0,162 | 0,073 | - 0,261 | - 0,096 |
| 10 | 0,290 | 0,141 | 0,296 | 0,186 | - 0,284 | - 0,160 |
| 11 | 0,023 | 0,226 | - 0,490 | - 0,306 | - 0,149 | 0,013 |
| 12 | - 0,162 | - 0,200 | - 0,466 | - 0,168 | 0,099 | - 0,126 |
| 13 | - 0,029 | - 0,169 | - 0,316 | - 0,134 | - 0,036 | 0,056 |
| 14 | - 0,649 | - 0,133 | - 0,041 | - 0,031 | 0,270 | - 0,124 |
| 15 | 0,471 | - 0,151 | 0,381 | 0,134 | - 0,070 | 0,258 |
| 16 | - 0,032 | - 0,287 | 0,140 | - 0,108 | 0,158 | 0,224 |

| Признаки | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 |
|----------|-------|-------|---------|---------|---------|
| 17 | 0,911 | 0,892 | 0,032 | 0,049 | 0,084 |
| 18 | | 0,987 | 0,060 | 0,024 | 0,057 |
| 19 | | | - 0,012 | - 0,035 | - 0,002 |
| 20 | | | | 0,868 | 0,791 |
| 21 | | | | | 0,978 |
| 22 | | | | | |
| 23 | | | | | |
| 24 | | | | | |

Таблица 17 (окончание)

| Признаки | 21 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 |
|----------|-------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 17 | 0,232 | - 0,291 | 0,372 | 0,059 | - 0,084 | 0,200 |
| 18 | 0,148 | - 0,395 | 0,506 | 0,177 | - 0,092 | 0,207 |
| 19 | 0,153 | - 0,394 | 0,436 | 0,100 | - 0,114 | 0,228 |
| 20 | 0,496 | 0,090 | 0,133 | 0,264 | 0,467 | - 0,075 |
| 21 | 0,694 | 0,282 | - 0,012 | 0,110 | 0,294 | - 0,071 |
| 22 | 0,586 | 0,351 | 0,089 | 0,121 | 0,258 | - 0,068 |
| 23 | | 0,481 | - 0,098 | - 0,259 | 0,327 | 0,299 |
| 24 | | | 0,317 | - 0,254 | 0,208 | 0,009 |

| Признаки | 26 | 27 | 28 |
|----------|-------|---------|---------|
| 25 | 0,783 | - 0,282 | - 0,275 |
| 26 | | - 0,596 | - 0,760 |
| 27 | | | 0,743 |

Примечание. Признаки в табл. 17, 18

1. Число побегов. 2. Число междуузлий. 3. Объем древесины. 4. Масса древесины (сырая). 5. Масса древесины (сухая). 6. Удельный вес древесины. 7. Число листьев. 8. Площадь листьев. 9. Масса листьев (сырая). 10. Масса листьев (сухая). 11. Соотношение масса листьев/масса древесины (сырой). 12. Соотношение масса листьев/масса древесины (сухой). 13. Соотношение площадь листьев/объем древесины. 14. Среднее число междуузлий на побег. 15. Средняя длина междуузлий. 16. Средний диаметр междуузлий. 17. Средний объем междуузлий. 18. Средняя масса междуузлий (сырая). 19. Средняя масса междуузлий (сухая). 20. Средняя площадь листа. 21. Средняя масса листьев (сырая). 22. Средняя масса листьев (сухая). 23. Средний периметр клетки палисадной ткани мезофилла листа. 24. Средний периметр клетки губчатой ткани мезофилла листа. 25. Сумма периметров клеток палисадной ткани мезофилла листа. 26. Сумма периметров клеток губчатой ткани мезофилла листа. 27. Соотношение палисадной и губчатой ткани (по числу клеток) в мезофилле листа. 28. Соотношение палисадной и губчатой ткани (по сумме периметров клеток) в мезофилле листа.

связана достоверно с числом побегов на куст. Причиной этого является наличие отрицательной связи числа побегов с числом междуузлий на побег.

Полученные данные указывают на наличие генотипических связей между продуктивностью клонов и их облиственностью.

Обнаружена значительная отрицательная генотипическая корреляция между продуктивностью и соотношением массы листьев и древесины, характеризующим, как листовой индекс, степень облиственности. Эта взаимосвязь может быть использована для раннего отбора высокопродуктивных гетерозисных клонов. Связь продуктивности клонов с размерами листьев (их средней площадью, массой не выявлена).

Что касается анатомических показателей, то характеристики губчатой ткани мезофилла листа не коррелируют достоверно с другими изученными признаками. В то же самое время средний периметр клетки палисадной ткани мезофилла листа отрицательно связан со средним числом междуузлий на побег, а сумма периметров этих клеток — положительно со

средней массой междоузлий. Следовательно, чем больше число междоузлий, тем меньше размеры клеток этой ткани. Возможно, причиной этого является отличие размеров верхних листьев от размеров нижних. Это косвенно подтверждается наличием отрицательной связи площади и веса листьев с числом междоузлий.

На основе коэффициентов генотипической корреляции признаков, характеризующих клоны тополя, был проведен анализ методом главных компонент. При этом из анализа исключили данные по сухой массе древесины и листьев как дублирующие соответствующие показатели сырой массы.

При анализе этим методом теоретически определяют такое же число главных компонент, как и исходное число признаков. Однако не все эти компоненты имеют равное значение. Как видно из табл. 18, первые пять компонент охватывают почти 90% всей изменчивости исследуемых признаков. Коэффициенты, представленные в табл. 18, являются так называемыми весовыми коэффициентами, оценивающими корреляцию между исходными признаками и выделенными компонентами.

Наибольший вес имеет 1-я главная компонента. Ее можно интерпретировать как компоненту продуктивности, так как она наиболее тесно связана с объемом и массой древесины. В компоненту продуктивности с большими весовыми коэффициентами входят показатели размеров междоузлий и характеристики облиственности. Подтверждается отрицательная связь продуктивности с соотношением массы листьев и древесины, поскольку этот признак имеет отрицательную весовую нагрузку. Положительно связано с главной компонентой продуктивности число междоузлий. Только с помощью анализа главных компонент выявилась связь продуктивности клонов тополя с суммой периметров клеток палисадной ткани мезофилла листа, не обнаруженная при изучении корреляционных зависимостей. Продуктивность клонов не зависит от числа побегов в кусте.

2-ю главную компоненту можно условно назвать компонентой вытянутости побегов, так как с наибольшим весом в нее входит число междоузлий на побеге. С этой компонентой положительно связано число листьев, однако их размер (площадь, масса) входит в эту компоненту с отрицательным знаком. Это указывает на то, что у клонов с большим числом междоузлий на побег более мелкие листья; возможно, это относится только к верхним листьям. Суммарная площадь и масса листьев с рассматриваемой компонентой не связаны. Число побегов имеет отрицательную весовую нагрузку на компоненту вытянутости побегов.

3-я главная компонента — компонента анатомического строения листа. В этой компоненте с противоположными знаками связаны суммы периметров обеих тканей и размеры отдельных клеток. Из всех остальных признаков в эту компоненту с невысокой отрицательной нагрузкой входит средняя длина междоузлия.

4-ю главную компоненту можно назвать компонентой числа побегов. С ней дополнительно связано общее число междоузлий на куст, а также периметр клетки губчатой ткани мезофилла листа. Отрицательная связь с этой компонентой выявлена для длины побегов и средней площади листа.

И наконец, 5-я главная компонента является компонентой плотности

Таблица 18

Результаты анализа методом главных компонент генотипических связей признаков, характеризующих клоны тополя

| Признаки | Главные компоненты | | | | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--|
| 1 | 0,352 | -0,716 | 0,043 | 0,623 | 0,195 | 0,097 | -0,047 | |
| 2 | 0,579 | -0,312 | 0,281 | 0,665 | 0,029 | -0,002 | -0,156 | |
| 3 | 0,956 | 0,330 | -0,019 | 0,128 | 0,060 | 0,067 | -0,096 | |
| 4 | 0,899 | -0,061 | 0,108 | 0,206 | 0,266 | 0,007 | -0,144 | |
| 6 | -0,018 | -0,548 | 0,377 | 0,083 | 0,653 | -0,026 | 0,083 | |
| 7 | 0,535 | 0,555 | 0,217 | 0,256 | 0,088 | 0,230 | 0,295 | |
| 8 | 0,878 | -0,054 | 0,062 | -0,148 | -0,104 | 0,283 | 0,123 | |
| 9 | 0,859 | -0,166 | -0,155 | 0,352 | -0,236 | 0,102 | -0,046 | |
| 11 | -0,852 | -0,049 | -0,078 | 0,018 | -0,164 | 0,270 | 0,117 | |
| 13 | -0,813 | -0,216 | 0,077 | -0,329 | 0,192 | 0,346 | 0,032 | |
| 14 | 0,074 | 0,870 | 0,167 | 0,123 | -0,318 | -0,083 | -0,207 | |
| 15 | 0,645 | -0,297 | -0,432 | -0,467 | 0,008 | -0,217 | -0,033 | |
| 16 | 0,645 | 0,602 | -0,320 | -0,200 | -0,214 | 0,115 | -0,074 | |
| 17 | 0,840 | 0,298 | -0,249 | -0,284 | -0,050 | 0,105 | 0,130 | |
| 18 | 0,888 | 0,160 | -0,123 | -0,243 | 0,262 | -0,005 | 0,086 | |
| 20 | 0,150 | -0,798 | -0,149 | -0,439 | -0,134 | 0,051 | -0,223 | |
| 21 | 0,220 | -0,793 | -0,323 | -0,106 | -0,343 | -0,144 | -0,237 | |
| 23 | 0,177 | -0,579 | 0,606 | 0,024 | -0,122 | 0,171 | 0,448 | |
| 24 | -0,219 | -0,247 | -0,322 | 0,559 | -0,398 | -0,331 | 0,389 | |
| 25 | 0,523 | -0,054 | 0,467 | -0,381 | 0,116 | -0,351 | 0,323 | |
| 26 | 0,299 | -0,223 | 0,770 | -0,353 | -0,192 | -0,258 | 0,134 | |
| 27 | -0,271 | 0,465 | -0,555 | 0,161 | 0,320 | -0,423 | -0,048 | |
| 28 | -0,049 | 0,185 | -0,798 | -0,022 | 0,533 | -0,030 | -0,006 | |
| Доля влияния компоненты, % | 36,2 | 20,5 | 13,5 | 10,3 | 7,2 | 4,2 | 3,7 | |

древесины. Интересно, что в ней обнаруживается связь этого показателя с соотношением губчатой и палисадной ткани мезофилла листа.

Остальные компоненты объясняют лишь незначительную долю общей изменчивости изученных признаков и не поддаются содержательной интерпретации.

Таким образом, анализ генотипических связей признаков клоновых моделей тополя показал зависимость продуктивности от таких его составляющих, как число, масса и объем междоузлий и отсутствие корреляции с числом побегов на куст. Найдена возможность ранней идентификации высокопродуктивных клонов с соматическим гетерозисом по степени облиственности. Установлено наличие взаимосвязей анатомических характеристик листьев с отдельными элементами продуктивности.

Большой интерес представляет изучение паратипических взаимосвязей признаков клонов. Они характеризуют согласованность и направление реакции признаков на разные условия внешней среды. Если генотипические корреляции относятся к популяции в целом, то паратипические взаимосвязи можно рассчитать для каждого клона в отдельности. В прин-

щипе у клонов с соматическим и адаптивным гетерозисом, а также у их родителей должны наблюдаться различия в поведении системы целого ряда признаков их клонов в различающихся экологических условиях.

На рассматриваемой биологической модели тополя имелась возможность рассчитать коэффициенты паратипической корреляции на основе изменчивости признаков по побегам. Этим ограничивалось число характеристик клонов, вовлекаемых в анализ — использовались лишь те из них, которые учитывались отдельно по побегам.

Здесь мы приведем данные по паратипическим взаимосвязям по одному из клонов с соматическим (Новоберлинский 7) и адаптивным гетерозисом (Ноктюрна) и по одному родителю каждого клона (соответственно тополя пирамидальный и волосистолодный). К сожалению, из-за небольшого числа побегов в анализ по целому ряду клонов не производился и потому не было возможности подобрать комбинации, включающие обоих родителей и гетерозисный гибрид.

Коэффициенты паратипической корреляции рассматриваемых клонов представлены в табл. 19–22. Сопоставление данных по Новоберлинскому 7 и Ноктюрна выявляет определенные различия. Для клона Новоберлинский 7 с соматическим гетерозисом наблюдается очень тесная связь продуктивности побега (масса древесины, объем) с числом междоузлий и длиной побега, в то время как для клона Ноктюрна с адаптивным гетерозисом эта связь значительно слабее. У Новоберлинского 7 высокий уровень корреляции числа междоузлий и средних показателей одного междоузлия (длина, объем, масса), в то время как у Ноктюрна эта связь вообще отсутствует. У Новоберлинского 7 нет корреляции верхних и нижних диаметра побега, у Ноктюрна она высокозначима. Отличаются и связи некоторых других признаков.

Наиболее удобно проводить сопоставление различий характера изменчивости клонов на основе результатов анализа главных компонент. Соответствующие данные представлены в табл. 23–26. Как для клона Новоберлинский 7, так и для клона Ноктюрна первая главная компонента является компонентой продуктивности побега. Однако в структуре этой компоненты имеются определенные различия. Так у Новоберлинского 7 1-я компонента с большим весом входит число междоузлий, но не связан с этой компонентой диаметр 3-го сверху междоузлия. У Ноктюрна в противоположность этому диаметру указанного междоузлия связан с рассматриваемой компонентой, но при этом у числа междоузлий, а также общей длины побега и средней длины междоузлия весовые коэффициенты в 1-й главной компоненте значительно выше, чем у Новоберлинского 7.

По рассматриваемой компоненте у изученных клонов не обнаружено соответствие между родительскими и дочерними формами. Для тополя пирамидального (материнские формы клона Новоберлинский) 1-я главная компонента аналогична таковой для клона Ноктюрна, в то время как для волосистолодного тополя (материнская форма клона Ноктюрна) — для клона Новоберлинский.

Различия между клонами имеются и по 2-й главной компоненте. Для Новоберлинского 7 это компоненты диаметра верхних междоузлий, а для Ноктюрна — число междоузлий. Совпадает у обоих гетерозисных

Таблица 21

Коэффициенты паратипической корреляции клона Пирамидальный

| Признак | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|
| 1 | 0,466 | 0,468 | 0,428 | 0,457 | 0,207 | 0,179 | 0,147 | 0,329 | 0,333 | 0,337 | 0,031 |
| 2 | | 0,997 | 0,818 | 0,989 | 0,614 | 0,446 | 0,741 | 0,977 | 0,988 | 0,985 | 0,129 |
| 3 | | | 0,807 | 0,990 | 0,631 | 0,446 | 0,728 | 0,978 | 0,984 | 0,988 | 0,158 |
| 4 | | | | 0,755 | 0,102 | 0,079 | 0,957 | 0,758 | 0,825 | 0,813 | 0,143 |
| 5 | | | | | 0,679 | 0,516 | 0,675 | 0,989 | 0,976 | 0,977 | 0,247 |
| 6 | | | | | | 0,566 | 0,041 | 0,673 | 0,602 | 0,621 | 0,437 |
| 7 | | | | | | | -0,017 | 0,488 | 0,411 | 0,418 | 0,334 |
| 8 | | | | | | | | 0,720 | 0,792 | 0,777 | 0,169 |
| 9 | | | | | | | | | 0,987 | 0,988 | 0,259 |
| 10 | | | | | | | | | | 0,997 | 0,130 |
| 11 | | | | | | | | | | | 0,162 |

Таблица 22

Коэффициенты паратипической корреляции клона Волосистолиственный

| Признак | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|
| 1 | 0,789 | 0,785 | 0,872 | 0,781 | 0,793 | 0,067 | 0,393 | 0,734 | 0,744 | 0,733 | -0,225 |
| 2 | | 0,995 | 0,911 | 0,997 | 0,941 | 0,179 | 0,683 | 0,977 | 0,984 | 0,969 | -0,269 |
| 3 | | | 0,920 | 0,994 | 0,952 | 0,246 | 0,707 | 0,979 | 0,985 | 0,983 | -0,271 |
| 4 | | | | 0,913 | 0,930 | 0,279 | 0,786 | 0,925 | 0,928 | 0,930 | -0,304 |
| 5 | | | | | 0,944 | 0,189 | 0,695 | 0,985 | 0,985 | 0,971 | -0,326 |
| 6 | | | | | | 0,345 | 0,742 | 0,965 | 0,966 | 0,972 | -0,296 |
| 7 | | | | | | | 0,458 | 0,276 | 0,270 | 0,352 | 0,015 |
| 8 | | | | | | | | 0,788 | 0,782 | 0,804 | 0,227 |
| 9 | | | | | | | | | 0,996 | 0,989 | -0,356 |
| 10 | | | | | | | | | | 0,992 | -0,284 |
| 11 | | | | | | | | | | | 0,284 |

Таблица 23

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей количественных признаков клона Новоберлинский 7

| Признак | Главные компоненты | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| 1 | 0,996 | -0,377 | -0,092 | -0,043 | -0,152 |
| 2 | 0,989 | -0,073 | 0,100 | -0,003 | -0,005 |
| 3 | 0,993 | -0,070 | 0,052 | -0,039 | 0,035 |
| 4 | 0,979 | -0,081 | -0,114 | 0,121 | -0,081 |
| 5 | 0,995 | -0,051 | 0,045 | -0,051 | 0,015 |
| 6 | 0,971 | -0,081 | 0,069 | -0,166 | 0,013 |
| 7 | 0,219 | 0,770 | 0,591 | -0,054 | -0,074 |
| 8 | 0,858 | 0,348 | -0,162 | 0,334 | 0,014 |
| 9 | 0,996 | 0,025 | 0,034 | -0,039 | 0,056 |
| 10 | 0,992 | -0,003 | 0,101 | 0,117 | 0,035 |
| 11 | 0,994 | -0,000 | 0,044 | -0,024 | 0,078 |
| 12 | -0,340 | -0,609 | 0,696 | 0,163 | 0,015 |
| Доля влияния компоненты, % | 79,6 | 10,5 | 7,6 | 1,6 | 0,4 |

Таблица 24

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей количественных признаков клона Поктюрн

| Признак | Главные компоненты | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| 1 | 0,447 | 0,780 | -0,196 | 0,395 | -0,131 |
| 2 | 0,944 | 0,063 | 0,259 | -0,127 | 0,017 |
| 3 | 0,946 | -0,006 | 0,192 | -0,031 | -0,022 |
| 4 | 0,662 | 0,679 | -0,250 | 0,087 | 0,093 |
| 5 | 0,920 | -0,126 | -0,129 | -0,301 | 0,126 |
| 6 | 0,850 | 0,086 | -0,253 | 0,112 | -0,362 |
| 7 | 0,627 | -0,411 | -0,411 | 0,254 | -0,389 |
| 8 | 0,565 | 0,222 | -0,330 | 0,640 | 0,332 |
| 9 | 0,833 | -0,417 | -0,133 | -0,232 | 0,207 |
| 10 | 0,912 | -0,186 | 0,324 | -0,014 | 0,080 |
| 11 | 0,902 | -0,241 | 0,245 | 0,074 | 0,035 |
| 12 | 0,209 | 0,273 | 0,853 | 0,331 | -0,141 |
| Доля влияния компоненты, % | 59,2 | 13,8 | 12,2 | 7,7 | 4,2 |

Таблица 25

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей количественных признаков клона Пирамидальный (1977 г.)

| Признак | Главные компоненты | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| 1 | 0,437 | -0,017 | 0,888 | -0,132 | 0,003 |
| 2 | 0,995 | -0,025 | 0,040 | 0,034 | -0,036 |
| 3 | 0,995 | -0,060 | 0,040 | 0,015 | -0,042 |
| 4 | 0,818 | -0,541 | 0,047 | -0,118 | 0,120 |
| 5 | 0,992 | 0,099 | 0,028 | -0,001 | -0,008 |
| 6 | 0,622 | 0,647 | -0,045 | 0,106 | -0,410 |
| 7 | 0,460 | 0,637 | 0,047 | 0,428 | 0,440 |
| 8 | 0,751 | -0,590 | -0,231 | -0,086 | 0,134 |
| 9 | 0,987 | 0,079 | -0,116 | -0,014 | -0,012 |
| 10 | 0,990 | -0,055 | -0,109 | 0,031 | -0,037 |
| 11 | 0,991 | -0,027 | -0,107 | 0,009 | -0,044 |
| 12 | -0,182 | -0,709 | 0,137 | 0,642 | -0,179 |
| Доля влияния компоненты, % | 66,4 | 16,6 | 7,6 | 5,4 | 3,6 |

Таблица 26

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей количественных признаков клона Волосистоплодный

| Признак | Главные компоненты | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| 1 | 0,798 | -0,303 | 0,209 | -0,435 | -0,191 |
| 2 | 0,975 | -0,113 | 0,106 | 0,056 | 0,122 |
| 3 | 0,983 | -0,055 | 0,088 | 0,028 | 0,120 |
| 4 | 0,962 | -0,020 | 0,032 | -0,102 | -0,244 |
| 5 | 0,979 | -0,119 | 0,044 | 0,052 | 0,127 |
| 6 | 0,976 | 0,036 | 0,031 | -0,063 | 0,033 |
| 7 | 0,306 | 0,880 | -0,132 | -0,315 | 0,109 |
| 8 | 0,786 | 0,369 | -0,204 | 0,322 | -0,314 |
| 9 | 0,990 | -0,012 | -0,033 | 0,092 | 0,070 |
| 10 | 0,990 | -0,002 | 0,044 | 0,102 | 0,062 |
| 11 | 0,990 | 0,074 | 0,022 | 0,064 | 0,060 |
| 12 | -0,335 | 0,314 | 0,878 | 0,121 | -0,038 |
| Доля влияния компоненты, % | 76,4 | 9,5 | 7,5 | 3,8 | 2,2 |

клонов структура 3-й главной компоненты — это компонента удельного веса древесины. Схожие 2-я и 3-я главные компоненты и у обеих представленных здесь родительских форм тополя.

Приведенные данные со всей определенностью свидетельствуют о наличии различий в структуре паратипических взаимосвязей изученных клонов. Однако имеющийся ограниченный материал не позволяет достоверно связать эти различия с типом гетерозиса и сделать выводы о наследовании наблюдаемых особенностей. Так, в частности, структура главных компонент клона Новоберлинского-3 с соматическим гетерозисом, идентичного по происхождению с Новоберлинским 7, но изученного в другой год, более близка к структуре, выявленной у Ноктюрна.

Система паратипических взаимосвязей признаков растения находится под контролем генопла, но в то же время она является чувствительной к изменениям факторов среды. Поэтому для более глубокого анализа компонент, контролирующих эти связи у клонов с различающимся типом гетерозиса, для изучения особенностей их структуры при различных внешних условиях, а также для выяснения закономерностей их наследования желательнее провести одновременное исследование всех клонов биологической модели на достаточно контрастных экологических фонах. Необходимо также организовать опыт так, чтобы была возможность включить в число изучаемых признаков и характеристики кустов в целом.

Клоны ивы

У клонов ивы компоненты изменчивости определяли однофакторным дисперсионным анализом. Как и при анализе у тополя, изменчивость между клонами считали обусловленной генотипическими факторами, а изменчивость кустов внутри клонов — как средовую. Соответствующие данные приведены в табл. 27.

В целом коэффициенты наследуемости высоки по всем изученным признакам. Это указывает на существенные наследственные различия изученных генотипов несмотря на то, что в клоновой модели ивы представлены только sibсы и их родители. Наибольшие коэффициенты наследуемости и, следовательно, наибольшая генотипическая обусловленность наблюдается по таким признакам, как масса побега, масса междоузлия, показатели (кроме длины) 3-го междоузлия снизу, диаметр нижнего среза, число листьев. Для них характерно примерно 4-кратное превышение генотипической дисперсии над паратипической. В то же время у таких признаков как число побегов, длина 3-го междоузлия снизу, соотношение древесной и листовой массы обе эти дисперсии приблизительно равны. Следует также отметить, что в отличие от тополя, у которых наследуемость как сырой, так и сухой массы древесины совпадают, у ив наблюдается небольшое, но закономерное по всем показателям превышение коэффициента наследуемости сырой массы над сухой (суммарной, средней по побегам, междоузлиям). То же относится и к массе листьев.

Для клонов ив, представленных в биологической модели, определяли также коэффициенты генотипической и паратипической корреляции. Поскольку для каждого генотипа анализировалось не менее десяти кустов,

Таблица 27

Компоненты изменчивости и наследуемость признаков, характеризующих клоны ивы

| Признак | Дисперсия | | Н ² |
|--|----------------------|-----------|----------------|
| | клонов | кустов | |
| Среднее число междоузлий на 1 побег | 13,37 | 9,75 | 0,653 |
| Число побегов | 13,94 | 10,83 | 0,543 |
| Средняя масса побега (сырая) | 1332,55 | 308,48 | 0,812 |
| Средняя масса побега (сухая) | 259,88 | 70,59 | 0,786 |
| Общая масса древесины (сырая) | 395116,20 | 133807,90 | 0,695 |
| Общая масса древесины (сухая) | 55073,10 | 30721,10 | 0,641 |
| Средняя масса междоузлия (сырая) | 0,308 | 0,061 | 0,832 |
| Средняя масса междоузлия (сухая) | 0,058 | 0,016 | 0,780 |
| Средняя длина побега | 487,87 | 161,90 | 0,750 |
| Средняя длина междоузлия | 0,079 | 0,023 | 0,773 |
| Объем 3-го снизу междоузлия | 1,808 | 0,396 | 0,820 |
| Масса 3-го снизу междоузлия (сырая) | 1,818 | 0,390 | 0,823 |
| Диаметр 3-го снизу междоузлия | 4,846 | 1,154 | 0,803 |
| Длина 3-го снизу междоузлия | 12,36 ¹ | 11,85 | 0,510 |
| Объемная масса | 0,0020 | 0,0009 | 0,705 |
| Диаметр нижнего среза | 5,454 | 1,216 | 0,818 |
| Соотношение древесной и листовой массы (сырой) | 1,092 | 0,759 | 0,580 |
| Число листьев | 7426320 | 1216230 | 0,359 |
| Средняя площадь листа | 5,714 | 1,956 | 0,744 |
| Общая площадь листьев | 1870687 ¹ | 121570500 | 0,605 |
| Средняя масса листа (сырая) | 0,0010 | 0,0004 | 0,699 |
| Средняя масса листа (сухая) | 0,0009 | 0,0006 | 0,581 |
| Общая масса листьев (сырая) | 42651,9 | 22125,6 | 0,658 |
| Общая масса листьев (сухая) | 5273,8 | 3035,9 | 0,634 |
| Масса всего растения (сухая) | 54923,5 | 35480,2 | 0,603 |
| Коэффициент продуктивности | 0,00013 | 0,00004 | 0,590 |

паратипическая корреляция рассчитывалась на основе изменчивости по кустам внутри клонов, а генотипическая — по средним арифметическим отдельных клонов.

В табл. 28 представлены коэффициенты как генотипической, так и паратипической корреляции между продуктивностью (общей массой древесины) и целым рядом других характеристик клонов. Как было отмечено нами ранее для топей и подтверждается на назах, зависимость по массе сырой и сухой древесины, а также сырых и сухих листьев имеет между собой корреляцию, близкую к единице. Поэтому приведены лишь результаты анализа сырой древесины и листьев.

Обращает на себя внимание высокая отрицательная генотипическая связь между продуктивностью и числом побегов на куст. Здесь наблюдается отличие от характерной аналогичной взаимосвязи у топей, у которых генотипическая корреляция между продуктивностью и числом побегов имела положительный знак, хотя и была относительно небольшой по

Таблица 28

Коэффициенты корреляции между продуктивностью и другими характеристиками клонов ивы

| Признак | Генотипические коэффициенты корреляции | Парагипотетические коэффициенты корреляции у клонов | | | | | | |
|--|--|---|------------|----------|----------|-----------|-----------|----------|
| | | Ива белая | Ива лозная | 7200 1/2 | 7200 1/7 | 7200 3/13 | 7200 3/18 | 7300 3/3 |
| Число побегов | -0,957 | 0,693 | 0,329 | 0,126 | 0,544 | 0,490 | 0,619 | 0,266 |
| Среднее число междоузлий на 1 побег | 0,827 | 0,623 | 0,530 | 0,538 | 0,672 | 0,463 | -0,026 | 0,767 |
| Средняя масса побега | 0,986 | 0,741 | 0,631 | 0,453 | 0,864 | 0,843 | 0,699 | 0,974 |
| Средняя масса междоузлий | 0,988 | 0,758 | 0,622 | 0,275 | 0,695 | 0,897 | 0,614 | 0,960 |
| Средняя длина побега | 0,909 | 0,571 | 0,533 | -0,068 | 0,766 | 0,782 | 0,444 | 0,766 |
| Средняя длина междоузлия | 0,550 | 0,277 | 0,338 | -0,383 | 0,135 | 0,720 | 0,350 | 0,536 |
| Объем 3-го (снизу) междоузлия | 0,970 | 0,760 | 0,853 | 0,437 | 0,879 | 0,802 | 0,743 | 0,928 |
| Масса 3-го (снизу) междоузлия | 0,968 | 0,732 | 0,801 | 0,431 | 0,846 | 0,806 | 0,781 | 0,929 |
| Диаметр 3-го (снизу) междоузлия | 0,977 | 0,468 | 0,465 | 0,504 | 0,250 | 0,917 | 0,573 | 0,972 |
| Длина 3-го (снизу) междоузлия | 0,395 | 0,557 | 0,703 | 0,460 | 0,627 | -0,304 | 0,405 | 0,101 |
| Объемная масса | 0,881 | 0,092 | 0,793 | 0,314 | -0,231 | 0,380 | -0,040 | 0,896 |
| Диаметр нижнего среза | 0,988 | 0,393 | 0,591 | 0,498 | 0,720 | 0,933 | 0,562 | 0,975 |
| Соотношение древесной и листовой массы | 0,851 | 0,689 | 0,449 | 0,598 | 0,330 | 0,463 | 0,496 | 0,316 |
| Число листьев | -0,313 | 0,164 | 0,312 | 0,131 | 0,358 | 0,201 | 0,162 | 0,491 |
| Средняя площадь листа | 0,445 | 0,552 | -0,086 | 0,193 | 0,172 | 0,561 | 0,179 | -0,326 |
| Общая масса листьев | -0,011 | 0,509 | 0,360 | 0,190 | 0,455 | 0,475 | 0,238 | 0,021 |
| Средняя масса листа | 0,465 | 0,302 | 0,208 | 0,094 | 0,105 | 0,098 | 0,409 | -0,692 |
| Общая масса листьев | 0,148 | 0,303 | 0,111 | 0,066 | 0,510 | 0,201 | 0,090 | -0,539 |
| Сухая масса всего растения | 0,930 | 0,833 | 0,795 | 0,850 | 0,958 | -0,978 | 0,832 | 0,992 |
| Коэффициент продуктивности | 0,686 | 0,703 | 0,126 | 0,501 | 0,245 | -0,059 | 0,189 | 0,796 |

абсолютной величине U ив такая зависимость продуктивности от числа побегов объясняется тем, что у клонов с большим количеством побегов на кусти эти побеги имеют меньшую длину и диаметр.

Выход древесины в изученном наборе клонов имеет высокую генотипическую корреляцию с так называемым коэффициентом продуктивности, который представляет собой отношение сухой массы всего растения к его общей площади листьев. Вполне вероятно, что этот коэффициент может быть использован для ранней идентификации наиболее продуктивных клонов ил.

Как показывают данные о величинах генотипической корреляции, наибольший вклад в продуктивность среди его элементов вносят число междоузлий на побег и средняя масса одного междоузлия, которая, в свою очередь, зависит в большей степени от диаметра междоузлия, чем от его длины. Достоверной корреляции продуктивности древесины с числом и размером листьев установить не удалось.

Паразитические коэффициенты корреляции имеют отличие по величине и знаку как между различными клонами, так и в сравнении с генотипическими корреляциями. В системе паразитических взаимосвязей, определяемых влиянием факторов внешней среды, у ряда клонов существует положительная зависимость между продуктивностью и числом побегов. У остальных клонов зависимость между этими показателями отсутствует. Не у всех клонов наблюдается зависимость массы древесины от коэффициента продуктивности ил. Имеются и другие различия в паразитических корреляциях разных клонов ил.

На основе метода генотипических и паразитических коэффициентов корреляции всех изученных признаков клонов ил был проведен анализ с использованием метода главных компонент.

В табл. 29 представлены данные изучения генотипических связей 1-я главная компонента, охватывающая наибольшую часть общей изменчивости всех изученных признаков, так же как и у полей, может быть интерпретирована как компонента продуктивности. Поскольку она практически включает все изменчивость выхода древесины, то коэффициентом нагрузки отдельных признаков в этой компоненте близки к рассмотренным выше коэффициентам корреляции соответствующих признаков с продуктивностью. Это относится к таким тесно связанным с общей продуктивностью показателям, как масса и длина побега, число междоузлий на побег, характер ветки 3-го междоузлия ил (кроме длины), биомасса масса, диаметр нижнего среза. Подтвердилось также тесная положительная генотипическая связь выхода древесины с коэффициентом продуктивности и отрицательная связь с числом побегов.

Однако имеются и некоторые отличия между корреляционной структурой и взаимосвязями, выявленными методом главных компонент. Это относится в первую очередь к средним показателям одного листа (масса, площадь), которые входят в рассматриваемую 1-ю компоненту с довольно высокими весовыми коэффициентами. При расчете генотипических коэффициентов корреляции эта связь размеров листьев и продуктивности затупевывается.

2-я главная компонента, рассчитанная при анализе генотипических взаимосвязей, является компонентой листовой массы. В нее с высокими

Таблица 29

Результаты анализа методом главных компонент генотипических связей признаков, характеризующих клоны ив

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|---------------------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | -0,979 | 0,089 | 0,047 | 0,127 | 0,047 | 0,050 |
| 2 | 0,827 | 0,246 | -0,325 | 0,345 | 0,075 | -0,115 |
| 3 | 0,959 | 0,051 | -0,129 | -0,137 | 0,110 | -0,055 |
| 4 | 0,977 | 0,048 | -0,110 | -0,073 | 0,065 | -0,059 |
| 5 | 0,954 | 0,156 | -0,051 | -0,053 | 0,021 | 0,000 |
| 6 | 0,972 | 0,154 | -0,051 | -0,037 | 0,052 | -0,009 |
| 7 | 0,961 | 0,051 | -0,054 | -0,177 | 0,056 | -0,033 |
| 8 | 0,979 | 0,023 | 0,010 | -0,144 | -0,004 | -0,035 |
| 9 | 0,900 | 0,157 | 0,163 | -0,065 | -0,275 | -0,049 |
| 10 | 0,599 | 0,054 | 0,527 | -0,400 | -0,426 | -0,007 |
| 11 | 0,927 | 0,269 | -0,124 | 0,076 | 0,145 | 0,051 |
| 12 | 0,929 | 0,259 | -0,139 | 0,075 | 0,125 | 0,012 |
| 13 | 0,964 | 0,077 | -0,022 | -0,009 | 0,152 | 0,005 |
| 14 | 0,295 | 0,841 | 0,143 | 0,235 | 0,091 | 0,230 |
| 15 | 0,873 | 0,235 | 0,059 | 0,304 | -0,164 | 0,100 |
| 16 | 0,968 | 0,082 | -0,091 | -0,065 | 0,127 | -0,003 |
| 17 | 0,576 | 0,335 | 0,075 | -0,215 | 0,044 | 0,140 |
| 18 | -0,484 | 0,852 | -0,132 | -0,069 | 0,002 | -0,025 |
| 19 | 0,592 | 0,222 | 0,724 | -0,023 | 0,193 | -0,043 |
| 20 | -0,129 | 0,798 | 0,455 | -0,263 | 0,181 | 0,012 |
| 21 | 0,584 | 0,448 | 0,468 | 0,410 | 0,076 | -0,110 |
| 22 | 0,565 | -0,428 | 0,498 | 0,441 | 0,110 | -0,055 |
| 23 | -0,272 | 0,922 | 0,064 | 0,175 | -0,064 | 0,104 |
| 24 | -0,332 | 0,914 | 0,032 | 0,112 | 0,021 | 0,103 |
| 25 | 0,874 | 0,437 | -0,039 | -0,019 | -1,063 | 0,007 |
| 26 | 0,643 | 0,444 | -0,530 | 0,126 | 0,270 | -0,003 |
| Доля varia- ция компо- ненты, % | 63,7 | 19,7 | 7,0 | 4,3 | 2,2 | 0,5 |

Примечание. Признаки в табл. 29—36

- | | |
|---|---|
| 1. Число побегов | 14. Длина 3-го (снизу) междуузлия |
| 2. Среднее число междуузлий на 1 побег | 15. Объемная масса |
| 3. Средняя масса побега (сырца) | 16. Диаметр нижнего среза |
| 4. Средняя масса побега (сухая) | 17. Соотношение стелевой и лубковой массы (сырца) |
| 5. Общая масса (сырца) | 18. Число листьев |
| 6. Общая масса (сухая) | 19. Средняя площадь листа |
| 7. Средняя масса междуузлия (сырца) | 20. Общая площадь листьев |
| 8. Средняя масса междуузлия (сухая) | 21. Средняя масса листа (сырца) |
| 9. Средняя длина побега | 22. Средняя масса листа (сухая) |
| 10. Средняя длина междуузлия | 23. Общая масса листьев (сырца) |
| 11. Объем 3-го (снизу) междуузлия | 24. Общая масса листьев (сухая) |
| 12. Масса 3-го (снизу) междуузлия (сырца) | 25. Сухая масса всего растения |
| 13. Диаметр 3-го (снизу) междуузлия | 26. Коэффициент продуктивности |

Таблица 30

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей признаков клона ивы ломкой

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|--------------------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | -0,458 | 0,645 | 0,478 | 0,153 | 0,130 | -0,033 |
| 2 | 0,898 | -0,529 | -0,057 | 0,292 | 0,002 | -0,150 |
| 3 | 0,950 | 0,071 | -0,188 | -0,315 | 0,090 | -0,111 |
| 4 | 0,956 | 0,055 | -0,140 | -0,317 | 0,079 | -0,128 |
| 5 | 0,630 | 0,694 | 0,201 | 0,039 | 0,149 | 0,083 |
| 6 | 0,415 | 0,725 | 0,374 | 0,154 | -0,131 | 0,178 |
| 7 | 0,913 | 0,114 | -0,229 | -0,181 | 0,130 | -0,110 |
| 8 | 0,909 | 0,092 | -0,150 | -0,193 | 0,100 | -0,133 |
| 9 | 0,933 | 0,083 | -0,200 | -0,015 | 0,139 | 0,000 |
| 10 | 0,401 | 0,154 | -0,381 | -0,453 | 0,482 | 0,409 |
| 11 | 0,808 | 0,455 | 0,065 | -0,181 | -0,125 | 0,059 |
| 12 | 0,820 | 0,445 | 0,076 | -0,168 | -0,096 | 0,045 |
| 13 | 0,936 | -0,085 | -0,197 | -0,074 | -0,140 | -0,133 |
| 14 | 0,222 | 0,767 | 0,420 | -0,219 | -0,257 | -0,110 |
| 15 | 0,859 | 0,339 | 0,231 | -0,124 | -0,175 | -0,113 |
| 16 | 0,971 | 0,002 | -0,131 | 0,079 | -0,074 | -0,086 |
| 17 | -0,273 | 0,914 | -0,142 | 0,082 | 0,061 | -0,014 |
| 18 | 0,807 | 0,301 | 0,073 | 0,329 | 0,130 | 0,029 |
| 19 | 0,495 | -0,305 | -0,273 | -0,213 | -0,566 | 0,310 |
| 20 | 0,811 | -0,314 | 0,153 | 0,356 | -0,017 | 0,225 |
| 21 | -0,008 | -0,577 | 0,685 | -0,431 | 0,006 | -0,029 |
| 22 | 0,088 | -0,584 | 0,691 | -0,343 | 0,054 | -0,064 |
| 23 | 0,639 | -0,597 | 0,412 | 0,089 | 0,141 | 0,007 |
| 24 | 0,653 | -0,585 | 0,406 | 0,126 | 0,174 | -0,007 |
| 25 | 0,708 | 0,279 | 0,540 | 0,222 | -0,000 | 0,182 |
| 26 | -0,557 | 0,073 | 0,284 | -0,059 | 0,163 | -0,259 |
| Доля влия- ния компо- ненты, % | 52,1 | 22,4 | 11,0 | 4,9 | 3,6 | 2,5 |

коэффициентами нагрузки входят число, общая площадь и суммарная масса листьев. Неожиданным оказался факт, что с этой компонентой связана длина 3-го междоузлия снизу. Скорее следовало ожидать, что она будет коррелировать с выходом древесины, но как мы отмечали выше, с 1-й компонентой, длина 3-го междоузлия снизу не связана. Такая взаимосвязь длины с листовой массой характерна только для нижних междоузлий, поскольку средняя длина междоузлия, рассчитанная по всему побегу, входит в 1-ю, а не во 2-ю компоненту.

В свою очередь, средняя длина междоузлия достаточно тесно связана также и с 3-й компонентой, которая может быть рассмотрена как компонента размеров листа (главным образом, его площади, а также массы). Число листьев коррелирует с их размером. С рассматриваемой компонентой отрицательно связан коэффициент продуктивности.

Таблица 31

Результаты анализа методом главных компонент паритипических связей признаков
клона 72003 2

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | -0,790 | 0,171 | 0,477 | 0,274 | -0,055 | -0,036 |
| 2 | 0,759 | -0,353 | 0,366 | -0,404 | -0,054 | 0,136 |
| 3 | 0,956 | 0,138 | -0,007 | -0,132 | 0,040 | 0,056 |
| 4 | 0,934 | 0,197 | -0,058 | -0,230 | 0,009 | 0,055 |
| 5 | 0,479 | 0,352 | 0,764 | 0,193 | -0,142 | -0,026 |
| 6 | 0,381 | 0,487 | 0,716 | 0,165 | -0,207 | -0,020 |
| 7 | 0,943 | 0,071 | -0,273 | 0,006 | -0,021 | -0,010 |
| 8 | 0,935 | 0,041 | -0,204 | -0,125 | 0,026 | 0,037 |
| 9 | 0,765 | -0,212 | -0,496 | 0,173 | -0,375 | -0,093 |
| 10 | 0,752 | -0,170 | -0,722 | 0,416 | -0,340 | -0,173 |
| 11 | 0,927 | 0,054 | -0,079 | -0,052 | 0,160 | -0,033 |
| 12 | 0,915 | 0,312 | -0,104 | -0,058 | -0,097 | -0,015 |
| 13 | 0,901 | 0,340 | -0,041 | 0,090 | 0,117 | -0,049 |
| 14 | 0,453 | 0,495 | 0,058 | 0,478 | 0,395 | -0,354 |
| 15 | 0,421 | 0,577 | -0,217 | 0,050 | -0,527 | 0,138 |
| 16 | 0,933 | 0,231 | -0,009 | -0,069 | 0,176 | -0,056 |
| 17 | 0,920 | 0,115 | 0,253 | 0,258 | 0,022 | 0,060 |
| 18 | 0,295 | -0,115 | 0,417 | -0,243 | -0,115 | -0,133 |
| 19 | 0,451 | -0,281 | 0,013 | 0,645 | 0,411 | 0,297 |
| 20 | 0,411 | -0,111 | 0,389 | -0,035 | 0,048 | -0,017 |
| 21 | 0,415 | -0,251 | -0,114 | 0,423 | 0,091 | 0,130 |
| 22 | 0,392 | -0,215 | -0,033 | 0,480 | -0,120 | 0,092 |
| 23 | 0,389 | -0,175 | 0,245 | 0,000 | -0,031 | -0,039 |
| 24 | 0,299 | -0,316 | 0,265 | 0,023 | -0,071 | -0,069 |
| 25 | 0,559 | 0,015 | 0,752 | 0,140 | -0,217 | -0,037 |
| 26 | -0,969 | 0,557 | -0,164 | 0,312 | -0,185 | 0,038 |
| Доля влияния компоненты, % | 42,4 | 27,4 | 13,9 | 7,5 | 4,4 | 1,4 |

Поскольку первые три компоненты охватывают более 90% изменчивости всех изученных нами признаков, то последующие компоненты можно не принимать во внимание. Таким образом, генотипические различия изученных клонов объясняются в основном тремя факторами, обуславливающими соответственно количество древесной и листовой биомассы, а также размеры листа. Однако поскольку указанные особенности растений являются показателями, контролирующимися сложными физиологическими взаимоотношениями в развитии организма, выделенные факторы было бы неправильно рассматривать как непосредственное проявление действия отдельных генов или блоков генов.

В табл. 30—36 представлены результаты анализа методом главных компонент матрицы паритипических коэффициентов корреляции по отдельным клонам. Как и коэффициенты паритипической корреляции, они свидетель-

Таблица 32

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей признаков клона 720033

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|--|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 0,091 | 0,604 | -0,049 | 0,519 | 0,189 | -0,518 |
| 2 | 0,824 | -0,257 | 0,096 | -0,161 | 0,347 | -0,218 |
| 3 | 0,973 | -0,000 | 0,136 | 0,013 | -0,048 | 0,090 |
| 4 | 0,966 | 0,001 | 0,180 | 0,023 | -0,059 | 0,078 |
| 5 | 0,957 | 0,130 | 0,144 | 0,113 | 0,023 | -0,057 |
| 6 | 0,953 | 0,142 | 0,171 | 0,123 | 0,017 | -0,039 |
| 7 | 0,944 | 0,069 | 0,143 | 0,063 | -0,141 | 0,136 |
| 8 | 0,942 | 0,084 | 0,170 | 0,088 | -0,149 | 0,106 |
| 9 | 0,825 | -0,453 | 0,024 | 0,002 | 0,224 | -0,135 |
| 10 | 0,610 | -0,668 | -0,058 | 0,309 | -0,103 | 0,043 |
| 11 | 0,962 | -0,150 | 0,077 | -0,019 | -0,061 | 0,038 |
| 12 | 0,964 | -0,149 | 0,073 | -0,020 | -0,062 | 0,038 |
| 13 | 0,970 | -0,046 | 0,145 | 0,056 | 0,007 | -0,035 |
| 14 | 0,245 | -0,245 | -0,168 | -0,705 | 0,388 | 0,164 |
| 15 | 0,944 | -0,093 | 0,044 | -0,143 | -0,039 | 0,096 |
| 16 | 0,973 | -0,045 | 0,135 | 0,060 | 0,009 | -0,069 |
| 17 | 0,455 | -0,157 | -0,477 | -0,393 | 0,212 | -0,229 |
| 18 | 0,282 | 0,648 | 0,367 | -0,544 | -0,208 | -0,137 |
| 19 | -0,447 | -0,103 | 0,548 | 0,355 | 0,450 | 0,263 |
| 20 | -0,147 | 0,478 | 0,775 | -0,044 | 0,295 | 0,083 |
| 21 | -0,679 | -0,628 | 0,219 | 0,252 | -0,055 | -0,052 |
| 22 | -0,455 | -0,820 | 0,220 | 0,094 | 0,011 | -0,131 |
| 23 | -0,578 | -0,190 | 0,663 | -0,234 | -0,210 | -0,150 |
| 24 | -0,355 | -0,519 | 0,623 | -0,342 | -0,154 | -0,255 |
| 25 | 0,944 | 0,095 | 0,226 | 0,103 | 0,043 | -0,031 |
| 26 | 0,877 | -0,220 | -0,335 | 0,103 | -0,105 | -0,072 |
| Доля влия- ния ком- поненты, % | 59,8 | 13,1 | 10,1 | 7,1 | 3,5 | 2,7 |

ствуют о наличии существенных различий в реакции генотипов на условия внешней среды.

1-я главная компонента у всех клонов может быть интерпретирована как компонента массы одного побега, так как этот показатель входит в нее с наибольшим весовым коэффициентом. Поскольку в данном случае речь идет о паратипических взаимосвязях, характеризующих реакцию определенного генотипа на условия внешней среды, то можно сделать вывод, что растения на улучшения условий произрастания реагируют в первую очередь увеличением массы побега. У большинства клонов более благоприятные условия роста не приводят к изменению числа побегов. У этих клонов значительная связь с 1-й компонентой общей массы древесины, т. е. продуктивность возрастает за счет увеличения массы одного побе-

Таблица 33

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей признаков клона 72003/7

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|--|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 0,232 | -0,497 | -0,655 | 0,447 | -0,139 | 0,064 |
| 2 | 0,653 | -0,550 | 0,272 | -0,215 | 0,152 | -0,273 |
| 3 | 0,925 | 0,086 | 0,306 | -0,040 | 0,022 | -0,680 |
| 4 | 0,853 | 0,216 | 0,379 | 0,028 | 0,190 | 0,018 |
| 5 | 0,913 | -0,264 | -0,110 | 0,204 | -0,062 | -0,628 |
| 6 | 0,869 | -0,254 | -0,133 | 0,296 | 0,109 | 0,051 |
| 7 | 0,862 | 0,337 | 0,300 | 0,032 | -0,010 | 0,039 |
| 8 | 0,625 | -0,224 | 0,316 | 0,078 | -0,550 | 0,068 |
| 9 | 0,890 | -0,062 | 0,337 | -0,144 | 0,130 | -0,154 |
| 10 | 0,375 | 0,355 | 0,088 | 0,136 | -0,020 | 0,264 |
| 11 | 0,952 | 0,090 | -0,142 | 0,113 | 0,066 | 0,058 |
| 12 | 0,897 | 0,171 | -0,271 | 0,144 | 0,144 | 0,059 |
| 13 | 0,428 | -0,029 | 0,528 | -0,514 | 0,214 | 0,353 |
| 14 | 0,507 | -0,020 | -0,722 | 0,327 | -0,022 | 0,154 |
| 15 | -0,213 | 0,427 | -0,673 | 0,192 | 0,417 | -0,148 |
| 16 | 0,877 | 0,118 | 0,377 | 0,054 | 0,136 | -0,134 |
| 17 | 0,167 | -0,079 | 0,351 | 0,889 | 0,103 | 0,003 |
| 18 | 0,571 | 0,618 | -0,380 | -0,301 | -0,069 | -0,038 |
| 19 | -0,039 | -0,374 | 0,327 | 0,417 | -0,742 | -0,042 |
| 20 | 0,587 | 0,499 | -0,203 | -0,110 | -0,534 | -0,065 |
| 21 | -0,045 | -0,862 | -0,046 | -0,386 | -0,026 | 0,245 |
| 22 | 0,107 | -0,958 | 0,090 | -0,136 | -0,099 | -0,050 |
| 23 | 0,576 | -0,113 | -0,457 | -0,584 | -0,127 | 0,057 |
| 24 | 0,666 | -0,264 | -0,507 | -0,399 | -0,082 | -0,115 |
| 25 | 0,887 | -0,285 | -0,232 | 0,100 | 0,049 | 0,011 |
| 26 | 0,078 | -0,691 | 0,067 | 0,220 | 0,423 | 0,096 |
| Доля влия- ния ком- понен- ты, % | 43,1 | 19,4 | 14,0 | 10,4 | 7,6 | 1,9 |

га. У ивы ломкой и клона 72003/2 наблюдается отрицательная связь в 1-й компоненте между массой одного побега и ее числом: с увеличением массы число побегов уменьшается. Поэтому у отмеченных клонов не наблюдается связи общей массы древесины с массой одного побега.

С 1-й компонентой тесно связаны также длина побегов, средняя масса междоузлия, характеристики 3-го междоузлия снизу (кроме длины), диаметр нижнего среза. В то же время средняя длина междоузлия у ряда клонов (ива ломкая, 72003/2, 72003/7) с этой компонентой связана слабо. Так же, как и при генотипических отношениях, не связана с 1-й компонентой длина 3-го междоузлия снизу. Не связана у большинства клонов с компонентой массы одного побега и объемная масса древесины.

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 0,178 | 0,742 | 0,017 | -0,491 | 0,210 | 0,279 |
| 2 | 0,580 | -0,084 | -0,034 | 0,105 | -0,597 | 0,507 |
| 3 | 0,444 | 0,188 | -0,064 | 0,153 | -0,080 | 0,107 |
| 4 | 0,484 | 0,198 | -0,055 | 0,115 | -0,110 | 0,115 |
| 5 | 0,886 | 0,449 | -0,007 | -0,084 | 0,024 | 0,063 |
| 6 | 0,851 | 0,443 | -0,008 | -0,113 | 0,110 | 0,034 |
| 7 | 0,929 | 0,215 | -0,070 | 0,140 | -0,004 | -0,154 |
| 8 | 0,427 | 0,220 | -0,046 | 0,094 | 0,093 | -0,177 |
| 9 | 0,946 | -0,093 | -0,160 | 0,033 | -0,143 | -0,010 |
| 10 | 0,862 | -0,070 | -0,213 | 0,024 | 0,169 | -0,326 |
| 11 | 0,672 | 0,456 | 0,512 | 0,198 | 0,039 | 0,079 |
| 12 | 0,675 | 0,461 | 0,510 | 0,150 | -0,030 | 0,069 |
| 13 | 0,946 | 0,176 | -0,181 | 0,051 | -0,086 | 0,003 |
| 14 | -0,458 | 0,184 | 0,689 | -0,044 | 0,435 | -0,036 |
| 15 | 0,307 | 0,212 | 0,701 | -0,310 | -0,348 | -0,178 |
| 16 | 0,359 | 0,190 | -0,096 | 0,050 | -0,059 | -0,027 |
| 17 | 0,015 | 0,932 | -0,154 | -0,278 | 0,007 | 0,041 |
| 18 | 0,590 | -0,748 | 0,198 | 0,001 | 0,028 | 0,072 |
| 19 | 0,684 | -0,217 | -0,252 | -0,504 | 0,455 | 0,193 |
| 20 | 0,742 | -0,497 | -0,073 | -0,172 | 0,312 | 0,150 |
| 21 | -0,366 | 0,572 | -0,104 | 0,664 | 0,179 | 0,104 |
| 22 | -0,491 | 0,593 | -0,048 | 0,462 | 0,317 | 0,166 |
| 23 | 0,573 | -0,704 | 0,207 | 0,266 | 0,103 | 0,084 |
| 24 | 0,558 | -0,712 | 0,236 | 0,227 | 0,137 | 0,116 |
| 25 | 0,317 | 0,295 | 0,028 | -0,076 | 0,117 | 0,068 |
| 26 | -0,468 | 0,831 | -0,093 | 0,104 | -0,168 | -0,049 |
| Доля влияния компоненты, % | 52,7 | 23,1 | 7,3 | 5,8 | 5,1 | 2,8 |

По показателям, характеризующим развитие листьев, имеются большие различия в их связи с 1-й компонентой у отдельных клонов. Так, у ивы ломкой, клонов 72003/7 и 72003/13 большие весовые коэффициенты имеют число, общую массу и площадь листьев, у остальных же клонов изменчивость перечисленных признаков с 1-й компонентой практически не связана. Аналогичные различия клонов можно отметить в отношении площади и массы одного листа. Следствием этого является разная связь с 1-й компонентой коэффициента продуктивности: от высоко отрицательной (ива ломкая) до высоко положительной (клон 72003/3).

2-ю компоненту можно рассматривать как компоненту, отражающую распределение пластических веществ между древесиной и листьями. У большинства клонов с этой компонентой тесно связаны соотношения древес-

Таблица 35

Результаты анализа методом главных компонент паратипических связей признаков клона 7200/18

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|---------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 0,054 | -0,620 | 0,495 | 0,456 | 0,098 | 0,389 |
| 2 | -0,276 | -0,214 | -0,025 | 0,560 | -0,648 | -0,307 |
| 3 | 0,950 | -0,001 | -0,212 | -0,062 | -0,099 | -0,098 |
| 4 | 0,883 | -0,122 | -0,302 | 0,177 | -0,003 | -0,196 |
| 5 | 0,790 | -0,438 | 0,182 | 0,265 | -0,024 | 0,193 |
| 6 | 0,676 | -0,527 | 0,124 | 0,424 | 0,067 | 0,115 |
| 7 | 0,909 | 0,070 | -0,161 | -0,267 | 0,150 | 0,063 |
| 8 | 0,893 | -0,049 | -0,255 | -0,087 | 0,263 | -0,061 |
| 9 | 0,531 | -0,261 | -0,217 | -0,458 | -0,465 | 0,241 |
| 10 | 0,558 | -0,066 | -0,137 | -0,690 | 0,100 | 0,353 |
| 11 | 0,883 | -0,057 | 0,239 | 0,087 | 0,029 | -0,289 |
| 12 | 0,910 | -0,056 | 0,158 | 0,186 | -0,044 | -0,235 |
| 13 | 0,865 | -0,037 | -0,285 | -0,269 | -0,210 | -0,132 |
| 14 | 0,328 | -0,164 | 0,285 | 0,279 | 0,433 | -0,328 |
| 15 | -0,017 | 0,225 | -0,560 | 0,621 | -0,361 | 0,125 |
| 16 | 0,865 | -0,029 | -0,315 | -0,311 | -0,169 | -0,016 |
| 17 | 0,621 | 0,507 | 0,273 | 0,379 | -0,031 | 0,224 |
| 18 | -0,279 | -0,807 | 0,397 | -0,158 | -0,029 | -0,066 |
| 19 | 0,366 | 0,417 | 0,634 | -0,319 | -0,198 | -0,019 |
| 20 | 0,064 | -0,337 | 0,769 | -0,434 | -0,187 | -0,088 |
| 21 | -0,331 | -0,272 | -0,703 | -0,323 | 0,180 | -0,177 |
| 22 | -0,307 | -0,349 | -0,759 | -0,154 | -0,001 | 0,000 |
| 23 | -0,401 | -0,803 | -0,077 | -0,308 | 0,000 | 0,000 |
| 24 | -0,393 | -0,864 | -0,141 | -0,143 | 0,012 | 0,020 |
| 25 | 0,398 | -0,833 | 0,047 | 0,299 | -0,011 | 0,097 |
| 26 | 0,121 | -0,135 | -0,712 | 0,581 | 0,224 | 0,092 |
| Доля | 37,5 | 17,9 | 16,0 | 13,3 | 5,2 | 3,8 |
| влия- | | | | | | |
| ния | | | | | | |
| компо- | | | | | | |
| ненты, | | | | | | |
| % | | | | | | |

ной и листовой массы, а также коэффициент продуктивности. Однако степень и знак этой связи, вклад во 2-ю компоненту остальных признаков у разных клонов неодинаков. Еще большие различия между клонами наблюдаются по 3-й компоненте.

Рассмотренные выше данные корреляционного анализа и анализа методом главных компонент указывают на неоднозначность реакции разных генотипов на изменения условий внешней среды, что несомненно имеет значение в определении отличий клонов по признакам продуктивности и адаптивности. Для более глубокого изучения указанных особенностей нужны специально спланированные исследования.

| Признак | Главные компоненты | | | | | |
|----------------------------|--------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 1 | 0,197 | -0,719 | 0,465 | -0,418 | -0,173 | -0,059 |
| 2 | 0,878 | 0,247 | -0,006 | 0,391 | 0,081 | 0,179 |
| 3 | 0,963 | 0,140 | 0,020 | 0,118 | -0,006 | 0,030 |
| 4 | 0,956 | 0,134 | 0,010 | 0,118 | 0,019 | -0,034 |
| 5 | 0,820 | -0,375 | 0,316 | -0,164 | -0,082 | 0,010 |
| 6 | 0,796 | -0,395 | 0,347 | -0,188 | -0,055 | -0,031 |
| 7 | 0,965 | 0,081 | -0,030 | 0,132 | -0,099 | -0,035 |
| 8 | 0,949 | 0,119 | 0,040 | 0,123 | -0,065 | -0,129 |
| 9 | 0,909 | 0,320 | -0,183 | 0,093 | -0,019 | 0,076 |
| 10 | 0,664 | 0,334 | -0,506 | 0,052 | -0,245 | -0,151 |
| 11 | 0,875 | 0,000 | 0,120 | 0,279 | -0,391 | 0,044 |
| 12 | 0,959 | 0,075 | 0,010 | 0,210 | 0,091 | 0,008 |
| 13 | 0,750 | 0,142 | -0,472 | -0,210 | -0,286 | 0,039 |
| 14 | 0,360 | -0,350 | 0,576 | 0,137 | 0,551 | 0,082 |
| 15 | 0,255 | 0,001 | -0,470 | -0,456 | 0,559 | -0,419 |
| 16 | 0,806 | 0,410 | -0,347 | -0,042 | 0,192 | 0,044 |
| 17 | 0,808 | 0,347 | 0,357 | -0,151 | 0,136 | -0,038 |
| 18 | -0,184 | -0,740 | 0,066 | 0,096 | -0,478 | -0,252 |
| 19 | 0,583 | -0,450 | -0,040 | 0,398 | 0,475 | -0,047 |
| 20 | 0,276 | -0,858 | -0,009 | 0,319 | 0,649 | -0,154 |
| 21 | 0,095 | -0,872 | -0,356 | -0,064 | 0,070 | 0,252 |
| 22 | 0,028 | -0,715 | -0,594 | -0,071 | 0,223 | 0,190 |
| 23 | -0,032 | -0,951 | -0,154 | 0,071 | 0,224 | 0,006 |
| 24 | 0,196 | -0,890 | -0,371 | | | 0,037 |
| 25 | 0,679 | -0,696 | 0,110 | 0,075 | -0,046 | -0,043 |
| 26 | 0,604 | -0,032 | 0,096 | 0,071 | -0,072 | 0,129 |
| Доля влияния компоненты, % | 47,6 | 25,6 | 9,6 | 6,1 | 5,8 | 1,9 |

ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

Анатомическая характеристика листа

Лист является наиболее полифункциональным органом растения, которому свойственны многочисленные и разнообразные метаболические и формообразовательные функции роста и развития. Основная специфическая функция листа — фотосинтез.

В жизнедеятельности листа проявляется сама сущность жизни растения. Он является органом первичного синтеза органических веществ, местом выработки большинства физиологически активных веществ, центром сложнейших процессов биосинтеза, тепловым регулятором, основным орга-

chromosome plant is 48.9% with normal bivalent synapsis euploids amounting to 39% and pseudoeuploids — to 18.3%. The latter form $13n+2n$ in M_1 meiosis, i.e. they are substituted monosomics. The genetic material of six *T. boeoticum* chromosomes is introgressed into durum wheat by meiotic recombinations and that of the seventh one — probably by the formation of substituted and additional lines.

1. Vardi A., Zohary D. Introgression in wheat via triploid hybrids. — *Heredity*, 1967, 22, N 4, p. 541—560.
2. Козловская В. Ф. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов *Triticum durum* Desf. (*Triticum boeoticum* Vois.) — Особенности и закономерности конъюгации хромосом у гибридов F_1 . — *Цитология и генетика*, 1953, 19, N 3, с. 163—167.
3. Козловская В. Ф. Роль генотипа и среды при изучении гибридов первого и бескроссного поколений от скрещивания *Triticum durum* Desf. (*Triticum boeoticum* Vois.). — *Сибир. вестн. с.-х. науки*, 1953, N 2, с. 33—40.
4. Morrison J. W. Pollen formation in pentaploid and hexaploid wheat hybrids. — *Heredity*, 1953, 7, p. 419—428.
5. Будашкина Е. Б. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы (*T. aestivum* × *T. dicoccum*) и их селекционное значение. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1975. — 27 с.
6. Granhall I. Genetical and cytological studies in interspecific wheat crosses — *Heredity*, 1943, 29, N 2, p. 264—275.
7. Будашкина Е. Б., Коробейникова М. А., Палакина Н. П. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы и их селекционное значение. — В кн. *Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипов*. Новосибирск, Наука, 1977, с. 79—111.

НИИ земледелия и селекция с.-х. культур,
Барнаул

Поступила
14.06.84

УДК 631.0.165

И. Д. РАШАЛЬ, Я. Я. БИРГЕЛИС

АНАЛИЗ ДИАЛЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЙ КЛОНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Введение. Диаллельный анализ — один из методов генетики количественных признаков, нашедший широкое применение в генетико-селекционных исследованиях с растениями [1]. При этой схеме анализа проводится скрещивание во всех возможных комбинациях родителей. Для древесных растений наиболее приемлема обработка данных диаллельных скрещиваний по схеме Гриффинга [2], базирующаяся на определении общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способностей. Поскольку ОКС обусловлена в основном аддитивными эффектами генов, а СКС — эффектами доминирования, то, являясь в диаллельном анализе эффектами ОКС и СКС одновременно, имеется возможность оценить и компоненты фенотипической дисперсии, аддитивную часть генотипической дисперсии, наследуемость в узком и широком смысле.

Информация, получаемая в диаллельном анализе, нужна как для разработки стратегии лесоселекционных мероприятий, выбора наиболее адекватных систем селекции [3], так и для оценки конкретных генотипов (плюсовые деревья, клоны и т. п.) на разных этапах отбора при различных системах селекции.

Материал и методы. В диаллельную схему скрещивания, осуществленную в 1972 г., было включено семь клонов сосны обыкновенной из популяции Угале (западная часть ЛатвССР), отобранных на высокую смолопродуктивность, и три клона Лесной опытной станции (ЛОС) «Калснава» (восточная часть ЛатвССР) общегей «плюсовой» семенной плантации. Получен полный набор реципрокных комбинаций скрещивания.

Опыты в полевых условиях заложены в 1973 г. однолетними сеянцами из теплицы с пленочным покрытием в двух пунктах различных экологических зон Латвии: ЛОС «Калснава» (далее Калснава), расположенная в восточной части республики, и лесничество Звиргзде Бауского леспромхоза (далее Бауска), расположенное в цент-

Результаты дисперсионного анализа (F-критерий) изменчивости

| Источник изменчивости | Высота в возрасте | | | | | | | |
|-----------------------|-------------------|------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|
| | 4 лет | | 5 лет | | 6 лет | | 7 лет | |
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| Гибридные семьи | 1,05 | 1,49 | 1,20 | 1,91** | 1,22 | 2,07** | 1,42* | 2,39*** |
| ОКС | 2,71 | 1,85 | 3,19** | 3,08** | 2,94** | 4,24*** | 3,89*** | 6,54*** |
| СКС | 0,71 | 1,05 | 0,72 | 1,33 | 0,78 | 1,45 | 0,84 | 1,49 |
| Реципрокные эффекты | 0,99 | 1,68 | 1,16 | 1,97* | 1,22 | 1,85* | 1,38 | 1,80* |

Примечание. 1—Калсава; 2—Бауска; * $\alpha=0,05$; ** $\alpha=0,01$; *** $\alpha=0,001$

разной части республики. Условия произрастания в Калсава — III класс бонитета (для субальпийского насаждения) и в Бауске — II класс бонитета. Схема опытов — двух-компактная решетка (семь рядов, а также 10 семей от свободного опыления клонов) в четырех повторностях с 3X4 и 3X5 растениями на делянке и расстоянием посадки 2X1 м. Из-за ограниченного количества посадочного материала в Бауске опыт был заложен только с гибридами семи клонов.

Первое измерение проведено в 3-летнем возрасте. В 7-летнем возрасте при повторном измерении определена 4-, 5-, 6- и 7-летняя высота, диаметр (на высоте 1 м), ширина кроны и число ветвей в мутовке 7-го года. В 1981 г., когда в Латвийской ССР наблюдалось сильное повреждение молодняков сосны, определена резистентность к шютте по методике, разработанной Бауманисом [4].

Таблица 2
Коэффициенты наследуемости в узком (h^2) и широком (H^2) смысле признаков гибридов от диаллельных скрещиваний клонов сосны обыкновенной

| Признак | Калсава | | Бауска | |
|------------------------|---------|-------|--------|-------|
| | h^2 | H^2 | h^2 | H^2 |
| Высота в 4 года | 0,080 | 0,017 | 0,050 | 0,140 |
| Высота в 5 лет | 0,097 | 0,062 | 0,099 | 0,233 |
| Высота в 6 лет | 0,085 | 0,069 | 0,148 | 0,262 |
| Высота в 7 лет | 0,115 | 0,123 | 0,237 | 0,317 |
| Диаметр | 0,086 | 0,114 | 0,361 | 0,404 |
| Ширина кроны | 0,130 | 0,091 | 0,038 | 0,167 |
| Число сучьев | 0,100 | 0,030 | 0,158 | 0,158 |
| Резистентность к шютте | 0,604 | 0,555 | 0,412 | 0,408 |

Значение эффектов ОКС клонов сосны

| Клоны | Высота в возрасте | | | | | | | |
|---------------------------------|-------------------|------|-------|------|-------|------|-------|------|
| | 4 лет | | 5 лет | | 6 лет | | 7 лет | |
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 1 | 0,4 | 0,7 | 1,1 | 1,7 | 1,2 | 2,9 | 2,6 | 5,6 |
| 2 | 2,3 | 0,8 | 4,1 | 1,0 | 4,5 | -1,1 | 2,6 | -4,6 |
| 3 | 0 | -1,1 | 0 | -1,8 | 0,1 | -3,2 | 0,3 | -3,3 |
| 4 | -2,1 | 1,5 | -3,8 | 1,2 | -5,1 | 0 | -7,3 | -1,9 |
| 5 | -0,3 | -1,0 | -0,6 | -1,2 | 0,1 | 0,4 | 1,6 | 2,8 |
| 6 | -0,5 | -1,7 | -1,9 | -3,9 | -2,6 | -5,2 | -5,6 | -8,7 |
| 7 | -0,7 | 0,8 | -0,8 | 2,9 | -0,4 | 6,3 | 2,5 | 10,2 |
| Коэффициент ранговой корреляции | -0,223 | | 0,071 | | 0,134 | | 0,366 | |

Примечание. 1—Калсава; 2—Бауска; * $\alpha=0,05$; ** $\alpha=0,01$.

гибридов от диаллельных скрещиваний клонов сосны обыкновенной

| Диаметр | | Ширина кроны | | Число сучьев | | Резистентность к шютте | |
|---------|----------|--------------|-------|--------------|---------|------------------------|---------|
| 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 1,28*** | 3,03 | 1,30 | 1,60* | 1,09 | 1,56* | 4,75*** | 3,7*** |
| 4,05*** | 11,74*** | 3,94*** | 2,85* | 2,99*** | 4,79*** | 37,10*** | 14,1*** |
| 0,98 | 1,93* | 0,59 | 2,14* | 0,61 | 1,66 | 0,93 | 1,53* |
| 0,96 | 1,27 | 1,32 | 0,89 | 1,08 | 0,55 | 1,25 | 0,57 |

Полученные данные обрабатывали на ЭВМ «WANG 2200B» по методу 3 модели Грiffinга [4].

Результаты исследований и их обсуждение. Результаты дисперсионного анализа изменчивости изученных гибридов представлены в табл. 1, из которой видно, что имеются различия в структуре изменчивости признаков в обеих географических точках опыта, а также в зависимости от изученного показателя. Так, в условиях Бауски по большинству признаков выявлены достоверные различия между гибридными семьями sibсов, обусловленные аддитивными эффектами. Напротив, в условиях Калснави аддитивность в наследовании почти всех изученных признаков несущественна, поскольку различия между гибридными семьями недостоверны.

На основании коэффициентов наследуемости, представленных в табл. 2, можно судить, что среди рассматриваемых признаков наибольшей наследственной обусловленностью, причем аддитивного действия, обладает резистентность к шютте. Достаточно высокие коэффициенты наследуемости указывают на то, что прямой отбор по этому признаку может быть успешным. В то же время по остальным признакам доля генотипически обусловленной дисперсии в фенотипическом разнообразии гибридов низка. Как и следовало ожидать, в условиях Калснави, где различия между гибридными семьями по этим признакам были недостоверны, соответствующие коэффициенты наследуемости ниже, чем в условиях Бауски.

Влияние экологических условий на результаты диаллельного анализа выявляется также при сопоставлении эффектов ОКС конкрет-

Таблица 3

обыкновенной в двух экологических условиях

| Диаметр | | Ширина кроны | | Число сучьев | | Резистентность к шютте | |
|---------|------|--------------|------|--------------|-------|------------------------|-------|
| 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
| 0,8 | 1,7 | 1,1 | -1,2 | -0,12 | 0,24 | -0,08 | -0,07 |
| -0,3 | -2,0 | 7,0 | 2,8 | -0,20 | -0,13 | 0,68 | 0,27 |
| 1,4 | 0,4 | 1,9 | -1,6 | -0,05 | 0,06 | -0,36 | -2,10 |
| -1,2 | -0,9 | -3,8 | -4,7 | 0,32 | 0,33 | 0,27 | 0,10 |
| 1,2 | 2,1 | 2,2 | 4,8 | -0,19 | -0,03 | -0,42 | -0,40 |
| -2,1 | -2,3 | -5,4 | -1,8 | -0,35 | -0,51 | 0,39 | 0,13 |
| 0,7 | 1,0 | 1,7 | 1,6 | 0,15 | 0,04 | -0,27 | 0,07 |
| 0,750 | | 0,821* | | 0,857* | | 0,964** | |

ных клонов (табл. 3). На разных экологических фонах значительно меняются ранги клонов по высоте дерева во всех изученных возрастах, в то время как ранги клонов по диаметру, ширине кроны и числу сучьев, замеренные на семилетних деревьях, близки, а по резистентности к шютте практически совпадают. Это, с одной стороны, еще раз подтверждает высокую наследственную обусловленность резистентности к шютте, а с другой — свидетельствует о том, что среди изученных признаков ювенильная высота наиболее сильно подвержена эффектам взаимодействия генотипа и среды, вследствие чего отбор по последнему признаку в значительной мере затруднен. В частности, состав группы при 10 %-ном положительном отборе по высоте в обоих экологических пунктах не совпадает; соответственно различаются и селекционные дифференциалы.

Важной представляется возможность оценивать отдельные клоны на комбинационную способность по семьям от их свободного опыления. Для выяснения такой возможности нами были рассчитаны коэффициенты корреляции между семьями от свободного опыления и гибридными семьями изученных в опыте клонов. Высокая корреляция (0,88—0,98) обнаружена лишь по резистентности к шютте, т. е. признаку с высокой степенью наследственной детерминации и слабой зависимостью от взаимодействия генотипа и среды. По остальным признакам достоверных корреляций не выявлено. Таким образом, семьи от свободного опыления не позволяют с достоверностью судить о комбинационной способности родительских генотипов.

Выводы. Результаты диаллельного анализа в значительной степени зависят от экологических условий проведения опыта. Для повышения достоверности выводов необходимо испытание одного и того же набора генотипов в различающихся условиях среды. Среди изученных признаков наибольшей наследственной обусловленностью, определяемой аддитивным действием генов, обладает резистентность к шютте. Остальные изученные признаки, в том числе и ювенильный рост, не проявляют существенных аддитивных эффектов, имеют низкую наследуемость, и их проявление в сильной мере зависит от взаимодействия генотипа и среды. Семьи от свободного опыления не позволяют с достоверностью судить о комбинационной способности родительских клонов, в особенности по признакам с низкой наследуемостью.

SUMMARY. The diallel crossing analysis of hybrids from 10 Scotch pine clones grown in two ecological localities is carried out by the Griffing method. Resistance to *Lophodermium pinastri* has the highest heritability determined by additive effects. The traits characterizing juvenile growth have a low heritability and to a great extent depend on the *g* x genotype-environment interaction. The stocks from open pollination do not permit determining the combining ability of parent clones with fair significance.

1. Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Тарутина Л. А. Диаллельный анализ в селекции растений.— Минск: Наука и техника, 1975.—184 с.
2. Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems.— Austral. J. Biol. Sci., 1956, 9, N 4, p. 463—493.
3. Роне В. М. Генетический анализ лесных популяций.— М.: Наука, 1980.—160 с.
4. Бауманис И. И. Селекция сосны обыкновенной в Латвийской ССР на повышение скорости роста и смолопродуктивности: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук.— Рига, 1977.—21 с.

Ин-т биологии АН ЛатвССР,
ЛатвНИИЛХ научно-производственного объединения «Сплав»,
Саласпилс

Поступила
02.11.84

— 0

INVESTIGATION OF THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTERS OF GERBERA IN DIALLELE CROSSES

G. Muceniece, I. Reshal, Latvian SSR

Nowadays breeding of gerbers comprises two traditional breeding and selection of forms resulting in stable, highly productive progeny. The work is based on the knowledge of the character of inheritance of quantitative features and estimation of perspective usage of separate hybrids and cultivars in certain cross combinations.

There are data in the literature concerning separate characteristic heredity of gerbers (1, 2, 3). We have determined phenotypic and genotypical correlation of ornamental and economic aspects in one-way hybrids of nine gerbera clones (4). However, method of diallel analyses which helps to determine the correlation of additive and nonadditive factors in the development of qualitative features and to estimate the perspective usage of different initial forms in breeding proves to be the most effective one. A number of authors have used this method when investigating the inheritance of some gerbera characteristics (5, 6, 7, 8, 9, 10, 11). A collection of parental gerbera plants is made in the Botanical Garden of the Latvian SSR Academy of Sciences which has been studied and estimated according to the progeny of diallel crosses (12, 13, 14, 15). On the basis of these given parental forms the method of principal components was used for complex assessment (16).

This report is based on the results of analyses of diallel crossing of nine gerbera cultivars.

Material and Methods

From 1977 till 1978 reciprocal hybrids of the following cultivars were studied: 'Adela', 'Yellow Beauty', 'Richard Nixon', 'Salmon Beauty', 'Flamme', 'Chasseur', 'Oriental', 'Pole Ice', 'Orange Beauty' (72 crossing combinations in all). Ten to fifteen hybrid plants from each combination grown on

peat substrate in four replications were analyzed. Productivity was estimated according to the annual number of inflorescences per plant. Each plant was measured as to the diameter of its inflorescence and disk flowers and the length of flower stalk.

Mathematical processing was done according to the 3rd Griffing's method (17).

Results

Dispersal analysis revealed statistically highly significant differences in all the investigated characteristics. It allowed to calculate the effects of general (g.c.a.) and specific (s.c.a.) combining ability as well as reciprocal effects. Data given in Table 1. prove the significant influence of g.c.a. as well as s.c.a. on the variability of hybrid *Verbena* plants according to all the investigated characteristics. Reciprocal effects turned out to be statistically non-significant.

Relative estimate of the contribution of g.c.a. and s.c.a. of each cultivar to the variability between hybrids may be studied by comparing variances of g.c.a. and s.c.a. Corresponding data are given in Table 2. Variance of g.c.a. of some of the investigated cultivars exceeds the variance of s.c.a., and vice versa with other cultivars. Thus, in the given totality of cultivars additive as well as nonadditive gene effects have significant role in the determination of variability of the investigated characteristics. It is ascertained also by comparison of coefficients in broad and narrow sense (Table 3).

Perspective of using separate cultivars in crosses was determined according to the indices of the effects of g.c.a. (Table 4). The cultivar 'Oriental' proved to be the most productive according to g.c.a.; the cultivars 'Flamme' and 'Folk' were of medium productivity; g.c.a. of other investigated cultivars was negative. The cultivar 'Oriental' acts identically in different crossing combinations which is proved by non-significance of its variance of s.c.a. On the basis of the obtained data one can assume that the cultivar 'Oriental' will maintain high g.c.a. in a great number of crosses and con-

sequently, can be used as a source of productive hybrids.

Diameter of the inflorescences of hybrids in most cases varied from 9.4 cm to 11.8 cm. The cultivars 'Chasseur' and 'Richard Nixon' possessed the highest index of g.c.a. according to this characteristic. Crosses with these cultivars may result in hybrids with the diameter of inflorescence reaching 11.8 cm. Coefficient of heritability of the diameter of inflorescence in broad and narrow sense was 0.418 and 0.244 accordingly. It proves the fact that phenotypical variability of a certain characteristic is influenced mainly by the difference of environmental conditions, less by genetic factors.

As inflorescences with relatively small diameter of disk flowers are the most preferable, consequently, the clones with negative meaning of g.c.a. of this characteristic will be the best ones. Thus, the cultivars 'Yellow Melody' and 'Oriental' turned out to be the best according to g.c.a. in this respect. Variance of s.c.a. of these cultivars was negligible. The above mentioned cultivars in different crossing combinations with other experimental cultivars gave hybrids with the smallest diameters of disk flowers. The highest positive meanings of the effect of g.c.a. were characteristic of the cultivars 'Salmon Beauty' and 'Richard Nixon'. The coefficient of heritability of this characteristic in the given totality of cultivars proves the fact that phenotypical variability is equally conditioned by the difference of environmental conditions and genotypical distinctions of plants.

The mean length of flower stalk of the investigated totality varies from 42.6 cm to 55.7 cm and, consequently, corresponds to the requirements of the standard. According to the length of flower stalk the following cultivars have the highest g.c.a.: 'Yellow Melody', 'Salmon Beauty', 'Flame' and 'Richard Nixon'.

The results of the studies show that the variability of hybrids according to the investigated characteristics in the analyzed totality of cultivars is influenced also by genes of nonadditive effect in comparison with the set of clones investigated earlier where inheritance had mainly additive

character. It points to the significance of the choice appropriate crossing combination for using the effects of s.c.s. in the work with the given breeding material. Among the above mentioned cultivars with the best indices of g.c.s. as to separate characteristics one should point out the cultivars 'Oriental' and 'Polo Ice' which are the most perspective for higher productivity breeding as well as improvement of ornamental qualities.

Literature

1. Maurer, J., Korn, W.: Ergebnisse genetisch-züchterischer Untersuchungen bei Gerbera. Gartenwelt, 1967, Nr.4, 63-64.
- Borgni, S., Baldi, V.: Variabilità tra cloni di gerbera (*Gerbera jamesonii*) allevati in diverse condizioni ambientali. Sementi elette, 1970, 16, 25-32.
- Maurer, J.: Genetisch-züchterische Untersuchungen bei *Gerbera jamesonii* H.Bolus. Z.Pflanzenzüchtung, 1968, Bd.60, H.2, 113-143.
- Račal, I.D., Muceniece G.J.: Izučenie nasleđovanija kolidestvennyh priznakov gerber v diallelnom skreščivanju. Soopštenie IU. Vuzimovjazi priznakov. Genetika, 1985, tom XXI, N^o 3, s.680-683.
- Spurnaaij, L.D., Garretsen, F., Bekker, W.: Additive inheritance of resistance to *Phytophthora cryptogea* Petrybridge Lafferty in *Gerbera jamesonii* Bolus. Euphytica, 1975, vol. 24, Nr.24, 551-556.
- Harding, J., Byrne, T.G., Nelson, R.L.: Estimation of heritability and response to selection for cut-flower yield in gerbera. Euphytica 30, 1981, Nr.3, 313-317.
- Harding, J., Byrne, T.G., Nelson, R.L.: Heritability of cut-flower vase longevity in gerbera. Euphytica 30, 1981, Nr.3, 653-657.
- Fricke, G., Korn, W.: Genetische und züchterische untersuchungen bei Gerbera. Eucarpia meeting on ornamentals, 1971, S.85-86.

9. Harding, J., Drennan, D., Byrne, T.G.: Components of genetic variation for cut-flower yield in the Davis population of *Gerbera*. *Euphytica* 34, 1985, Nr.3, 759-767.
10. De Jong, J., Garretsen, F.: Genetic analysis of flower and lateral shoot production in gerbera. *Euphytica* 34, 1985, Nr.3, 785-791.
11. De Jong, J., Garretsen, F.: Genetic analysis of cut flower longevity in gerbera. *Euphytica*, 34, 1985, Nr.3, 779-784.
12. Muceniece, G.J., I.D.Rašal, V.J.Dišler: Izučenie nasledovanijsko količestvennych priznakov gerber v diallelnych skreščivanijach. Soobščenie I. Produktivnost' rastenij. *Genetika*, 1978, tom XIV, No 2, 236-241.
13. Muceniece, G.J., Rašal, I.D., Dišler, B.J.: Izučenie nasledovanijsko količestvennych priznakov gerber v diallelnych skreščivanijach. Soobščenie II. Priznaki socvetijsa. *Genetika*, 1978, tom XIV, No 5, 779-783.
14. Muceniece, G.J., Rašal, I.D., Dišler, B.J.: Izučenie nasledovanijsko količestvennych priznakov gerber v diallelnych skreščivanijach. Soobščenie III. Priznaki rosta. *Genetika* 1979, tom XV, No 5, 863-866.
15. Muceniece, G.J.: Sozdanie i izučenie kolekcii roditelskich rastenij gerbery. Tezisy dokladov I Madsrespublikanskogo seminara, 1984, Riga, Zinatne, 7-9.
16. Rašal, I.D., Muceniece, G.J.: Izučenie nasledovanijsko količestvennych priznakov gerber v diallelnych skreščivanijach. Soobščenie U. Ispolzovanie metoda glavnyh komponent dlja kompleksnoj ocenki roditelskich form po neskolkim priznakam. *Genetika*, 1985, tom XXI, No 4, 599-604.
17. Griffing, B.: Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austral.J.Biol.Sci.*, 1956, vol. 7, Nr 4, 463-493.

Table 1: Dispersal analysis of the influence of g.c.a., s.c.a. and reciprocal effects

| Source of variability | Productivity | | Diameter of inflorescence | | Diameter of disk flowers | | Length of flower stalk | |
|----------------------------|--------------|-----------------------|---------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|
| | mean square | F fact. | mean square | F fact. | mean square | F fact. | mean square | F fact. |
| General combining ability | 24.535 | 14.193 ^{xxx} | 1.118 | 17.348 ^{xxx} | 309 | 31.158 ^{xxx} | 40.144 | 15.747 ^{xxx} |
| Specific combining ability | 5.165 | 2.968 ^{xx} | 0.266 | 4.444 ^{xxx} | 0.2 | 4.235 ^{xxx} | 7.832 | 3.072 ^{xx} |
| Reciprocal effects | 1.829 | 1.058 | 0.028 | 0.445 | 0.005 | 0.823 | 1.592 | 0.624 |
| Random deviation | 1.728 | | 0.004 | | 0.009 | | 2.549 | |

xx, xxx $\alpha = 0,99$ and $0,999$ accordingly

Table 2: Estimate of the g.c.a. variance ($\hat{\sigma}_{g_i}^2$) and h.c.a. variance ($\hat{\sigma}_{h_i}^2$) of nine gerbera cultivars

| Cultivar | Productivity | | Diameter of Inflorescence | | Diameter of disk flowers | | Length of flower stalk | |
|------------------|------------------------|------------------------|---------------------------|------------------------|--------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | $\hat{\sigma}_{g_i}^2$ | $\hat{\sigma}_{h_i}^2$ | $\hat{\sigma}_{g_i}^2$ | $\hat{\sigma}_{h_i}^2$ | $\hat{\sigma}_{g_i}^2$ | $\hat{\sigma}_{h_i}^2$ | $\hat{\sigma}_{g_i}^2$ | $\hat{\sigma}_{h_i}^2$ |
| Adela | 0.105 | 0.516 | 0.095 | 0.095 | -0.001 | 0.006 | -0.320 | -0.054 |
| Yellow Melody | 0.107 | -0.327 | 0.005 | 0.190 | 0.068 | 0.020 | 2.272 | 1.674 |
| Richard Nixon | 0.040 | 0.651 | 0.100 | 0.014 | 0.012 | 0.003 | 0.975 | 2.522 |
| Salmon Beauty | 0.744 | 0.937 | -0.003 | 0.013 | 0.020 | 0.019 | 1.771 | -0.692 |
| Flamingo | 1.400 | 2.705 | -0.004 | - | - | 0.006 | 1.013 | 5.907 |
| Cherise | 1.937 | 1.128 | 0.244 | 0.035 | - | 0.003 | 0.996 | -1.006 |
| Oriental | 7.710 | -0.359 | 0.109 | -0.014 | 0.052 | - | 1.413 | 0.369 |
| Folk Ice | -0.057 | 1.103 | -0.002 | 0.146 | 0.003 | 0.003 | 11.808 | 1.090 |
| Orange Beauty | -0.044 | 0.227 | 0.023 | 0.073 | 0.005 | 0.011 | 0.095 | 0.732 |

Table 3: Coefficients of heritability of some characteristics of gerbera in broad (H^2) and narrow (h^2) sense

| Characteristic | H^2 | h^2 |
|---------------------------|-------|-------|
| Productivity | 0.362 | 0.243 |
| Diameter of inflorescence | 0.418 | 0.244 |
| Diameter of disk flowers | 0.531 | 0.406 |
| Length of flower stalk | 0.361 | 0.264 |

Table 4: Estimate of the effects of g.c.a. of nine garbera cultivars

| Cultivar | productivity | Characteristic diameter of inflorescence | diameter of disk flowers | length of flower stalk |
|---|--------------|--|--------------------------|------------------------|
| Adela | -0.570 | -0.323 | 0.007 | -0.052 |
| Yellow Melody | -0.571 | -0.118 | -0.264 | 1.611 |
| Richard Nixon | -0.510 | 0.329 | 0.116 | 1.139 |
| Salton Beauty | -0.912 | -0.009 | 0.146 | 1.447 |
| Flamme | 1.296 | 0.063 | 0.017 | 1.156 |
| Cherreur | -1.463 | 0.503 | 0.026 | -1.149 |
| Oriental | 2.823 | -0.342 | -0.232 | -1.318 |
| Pole Ice | 0.401 | 0.077 | 0.099 | -3.483 |
| Orange Beauty | -0.418 | -0.170 | 0.082 | 0.647 |
| Standard error of variance of the g.c.a. effect | 0.497 | 0.096 | 0.038 | 0.013 |

УДК 578.087.1:631.52:632.07

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ГЕНЕТИКИ В
ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННОМ ИССЛЕДОВАНИИ

Л. Л. Рашев

Институт биологии АН ЛатвССР

Методы количественной генетики используются в лаборатории генетики Института биологии АН ЛатвССР как для генетико-селекционного анализа количественных признаков различных сельскохозяйственных, древесных, плодово-ягодных и декоративных культур, так и для обработки экспериментальных данных в области генетики мутационного и индуцированного рекомбиногенеза и мутагенеза у растений.

Генетический анализ количественных признаков растений позволяет дать селективную оценку родительских форм и обосновать выбор наиболее рациональных методов селекции [7, 9]. Эта работа проводится нами на основе договоров о научном сотрудничестве и, как правило, на материале, непосредственно используемом в селекционном процессе. Так, совместно с Прикульской селекционно-селекционной станцией ЛатвССР проведен генетический анализ растений райграса востервольдского [17], с Юланинским садом АН ЛатвССР — герберы [4, 14, 15] и черной смородины [6, 13], с Украинским лесного хозяйства и агролесомелиорации им. П. П. Кошкоро и Отделом биохимии и цитохимии Башкирского филиала АН СССР — тополя и ивы [8, 18, 19], с ИПО "Силава" — сосны [1, 11]. При этом используются как методы выявления компонент фенотипической изменчивости отдельных признаков, так и методы анализа взаимосвязей признаков, в том числе методов многомерного анализа [2].

При изучении 37 образцов райграса востервольдского методом главных компонент выявлено, что изменчивость основных селекционно-важных признаков контролируют два фактора — общей продуктивности и продуктивности I-го укоса [17]. Показано, что, хотя показатели I-го укоса имеют большую наследуемость, чем пока-

затели последних уросов, неравномерно их использовали для отбора высокопродуктивных форм, поскольку эти показатели в значительной мере подвержены влиянию взаимодействия генотипа и среды, а, кроме того, вклад I-го урожая в общую продуктивность незначителен. При отборе необходимо ориентироваться на средние данные по трем урожаям. Основана возможность использования оценки генотипов по количеству побегов с целью косвенного отбора на повышенный сбор сухого вещества.

Анализ фенотипических и генотипических корреляций у гибридов гербария позволил сделать вывод о целесообразности отселекционирования неперспективных, малопродуктивных генотипов путем выбраковки растений с низким соотношением I/IV . Анализ взаимосвязей межвидового гибрида смородины Ribes nigra L. x R. petiolare Dougl. показал возможность выделения особей, сочетающих достоинства культурной формы (высокие вкусовые качества и витаминность ягод) с многоцветковостью кисти $/3, 13/$.

Диаллельным анализом десяти клонов осины обыкновенной выявлено, что вноской наследственной обусловленностью, определенной аддитивным действием генов, обладает устойчивость к шютте $/I, II/$. В то же самое время признаки квантитативного роста имеют высокую наследуемость и в значительной мере зависят от взаимодействия генотипа и среды, что предопределяет необходимость испытания одного и того же набора генотипов в различающихся условиях среды. Изучение генотипической изменчивости и взаимосвязей морфологических и анатомических показателей клонов поделей и их позволило выявить особенности формирования гетерозисных гибридов этих пород, возможность значительного сокращения объема анализов за счет отказа от учета малоинформативных признаков $/8, 13, 19/$.

Наряду с этим разрабатывались также методические вопросы расширения области приложения методов многомерного статистического анализа в генетических исследованиях растений. Показана возможность использования метода главных компонент для косвенной оценки растений по физиолого-биохимическим характеристикам на основе анализа у них только легко учитываемых

морфологических признаков, если заранее на репрезентативной выборке оценена структура взаимосвязи этих показателей /13/. Обосновано применение метода главных компонент для оценки комбинационной способности родительских форм по комплексу признаков /15/.

Использование методов количественной генетики в ряде направлений экспериментальной генетики растений позволяет получить ценную дополнительную информацию и упростить интерпретацию результатов исследований. Трудно обойтись без этих методов, в частности, при изучении расщепленческой устойчивости растений к грибным заболеваниям. Так, нами был разработан метод количественной оценки упомянутого типа устойчивости ячменя к мучнистой росе путем учета числа индексов паразита на единицу листовой поверхности хозяина /14/. Анализ методом главных компонент показал, что при изменении в широком диапазоне инфекционной нагрузки степень пораженности проростков мучнистой росой примерно на 40 % определяется дозой инфекционного материала и на 40 % генотипическими особенностями изучаемых растений /12/, что обуславливает возможность выявления генотипических отличий различных форм ячменя по устойчивости к мучнистой росе при условии контроля дозы инфекционного материала.

В исследованиях в области индуцированного рекомбиногенеза и мутагенеза нами широко используются методы корреляционного анализа. Благодаря этим методам была показана возможность изменения при воздействии ионизирующими излучениями взаимосвязей количественных признаков растений как на фенотипическом, так и генотипическом уровнях /5, 10/. В этих опытах удалось разрушить положительную генотипическую корреляцию длины стебля и степени развития корневой системы растений ячменя, в результате чего были получены короткостебельные линии с прочной корневой системой /16/. Дальнейший анализ этих линий при сопоставлении с исходными формами помог выявить особенности генетического контроля указанных признаков ячменя.

Список литературы

1. Виргелис Я., Бауманс И., Казла М., Рашаль И. Дилативный анализ роста осины обыкновенной. — В кн.: Разработка основ систем селекции древесных пород. Ч. 2. Рига, 1981, с. 8-10.
2. Диллер В.Я., Рашаль И.Д. Совершенствование методов селекции растений в лаборатории генетики Института биологии АН Латвийской ССР. — Известия АН Латвийской ССР, 1983, № 12, с. 57-66.
3. Мелехина А.А., Рашаль И.Д., Янделевич Б.Б. Корреляционные взаимосвязи морфологических, биохимических и хозяйственных признаков у межвидовых гибридов *Ribes nigrum* L. x *Ribes petiolare* Dougl. — Сельскохозяйственная биология, 1983, № 9, с. 44-47.
4. Муценице Т., Рашаль И. Наследование количественных признаков при дилативных скрещиваемых сортах герберы. — В кн.: Ботанические сады Прибалтики. Тепличные растения. Рига: Зинатне, 1982, с. 81-85.
5. Рашаль И.Д. Значение корреляций количественных признаков растений при отборе и возможность их экспериментального изменения. — В кн.: Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев: Наукова думка, 1980, с. 150-154.
6. Рашаль И.Д. Корреляционная структура количественных признаков у короткостебельных линий ячменя с развитой корневой системой. — Цитология и генетика, 1984, т. 18, № 5, с. 360-364.
7. Рашаль И.Д. Генетический анализ количественных признаков. — В кн.: Пути генетического улучшения лесных древесных растений. М.: Наука, 1985, с. 35-49.
8. Рашаль И.Д. Анализ изменчивости и взаимосвязи количественных признаков клоновых биологических моделей тополей и ив. — В кн.: Пути генетического улучшения лесных древесных растений. М.: Наука, 1985, с. 112-135.
9. Рашаль И.Д. Использование генетико-математических методов в селекции растений. — В кн.: Проблемы и перспективы селек-

- ции зерновых, зернобобовых и кормовых культур в XII пятилетке. Жодино, 1985, с. 23-24.
10. Рапаль И.Д. Влияние копизирующего облучения на корреляции количественных признаков растений. - В кн.: Рапаль И.Д. Генетика - селекция. Материалы I Всесоюзного координационного совещания. М., 1986, с. 60-61.
11. Рапаль И.Д., Биргеллис Я.Я. Анализ дилательных скреживаний клонов сосны обыкновенной. - Цитология и генетика, 1985, т. 19, № 5, с. 351-354.
12. Рапаль И.Д., Васильев В.В. Эффективность различных способов количественной оценки пораженности растений ячея мучнистой росой. - Известия АН Латвийской ССР, 1982, № 11, с. 104-107.
13. Рапаль И.Д., Мелехина А.А. Многомерный статистический анализ сопряженной изменчивости у межвидового гибрида смородины *Ribes nigrum* L. x *Ribes petiolare* Dougl. - Генетика, 1983, т. 19, № 11, с. 1869-1875.
14. Рапаль И.Д., Муценице Г.Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в дилательных скреживаниях. Сообщение IV. Взаимосвязи признаков. - Генетика, 1985, т. 21, № 4, с. 680-683.
15. Рапаль И.Д., Муценице Г.Я. Изучение наследования количественных признаков гербер в дилательных скреживаниях. Сообщение V. Использование метода главных компонент для комплексной оценки родительских форм по нескольким признакам. - Генетика, 1985, т. 21, № 4, с. 699-804.
16. Рапаль И.Д., Шлишека В.Ф. Изменение сопряженности длины стебля и прочности корневой системы у ячея методом экспериментального мутагенеза. - Сельскохозяйственная биология, 1984, № 4, с. 48-51.
17. Рапаль И.Д., Холмс И.Н. Анализ изменчивости и взаимосвязи количественных признаков райграса вестервольдского (*Lolium multiflorum* var. *westorwoldicum* Malz.). - Генетика, 1983, т. 19, № 12, с. 2002-2007.

18. Руденко В.Н., Старова Н.В., Рашаль И.Д. Особенности формирования биомассы у гетерозисных гибридов ивовых. - Тезисы докладов IV съезда Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И.Вавилова. Ч. 3. Клинин, Сталина, 1982, с. 147-148.
19. Старова Н.В., Рашаль И.Д., Гилязетдинов С.Я. и др. Гетерозис у лесных древесных растений. - В кн.: Гетерозис. Минск: Наука и техника, 1982, с. 62-81.

ИНДУЦИРОВАНИЕ РЕКОМБИНАЦИЙ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ**В. Я. ДИШЛЕР, И. Д. РАШАЛЬ***Институт биологии АН Латвийской ССР, Саласпилс*

Рекомбиногенез, как и мутагенез, является основным источником наследственной изменчивости организмов. Этот процесс обуславливает комбинативную изменчивость признаков и в значительной мере определяет возможности генетического сдвига при искусственном отборе.

В селекции обычно ставится задача одновременного изменения комплекса признаков в определенном направлении. Индуцирование дополнительного спектра рекомбинативной изменчивости можно рассматривать как один из способов повышения эффективности селекционного процесса.

Имеющиеся данные свидетельствуют о возможности экспериментального повышения частоты рекомбинаций между отдельными признаками. Так, в наших опытах на горохе, томате и ячмене нам удалось значительно повысить частоту рекомбинаций между сцепленными генами при воздействии ряда химических рекомбиногенов на растущие растения незадолго до начала мейотического деления спорозитов [1].

Однако использованные до настоящего времени методы учета генетических рекомбинаций позволяют определить их частоту только для альтернативных, монофакториальных признаков. Для учета же рекомбинантных особей по количественным (обычно полифакториальным) признакам используется ряд косвенных подходов: сопоставление общей изменчивости у гибридов с изменчивостью в чистых линиях [2, 3] или же анализ реакции на отбор, проведенный в разных вариантах опыта [4, 5]. Однако при интерпретации полученных этими методами данных трудно однозначно выявить роль именно рекомбинаций как источника изменчивости количественных признаков. В то же время из-за большой хозяйственной значимости количественных признаков непосредственный учет рекомбинантных по этим признакам форм имеет важное зна-

чение как в опытах по экспериментальному рекомбиногенезу, так и в селекции.

Для выявления закономерностей индуцированного рекомбиногенеза и определения эффективности рекомбиногенных воздействий мы применяли прямой учет фенотипических рекомбинаций количественных признаков растений. При этом к рекомбинантным относили растения, сочетающие противоположные по знаку отклонения признаков от их арифметического среднего (с учетом ошибки последнего).

Указанный подход использовали для оценки влияния на уровень рекомбинации обработки актиномицином D (АМД) гибридных растений от скрещивания линий гороха № 1510 и № 923 коллекции Лампрехта. С этой целью при помощи медицинского шприца раствор рекомбингена (5,0 мг 100 мл) инъецировался в каждое междоузлие стебля растений F₂ до полного насыщения. Обработку растений рекомбиногеном проводили при появлении цветочных бутонов в первом соцветии, что совпадает с ранними стадиями мейоза в материнских цветках этих бутонов. Интервал времени между воздействием и действом в последующих соцветиях увеличивается по мере повышения порядкового номера соцветия. Контрольные растения не обрабатывались. Данные анализа частоты фенотипических рекомбинаций приведены в табл. 1.

По частоте рекомбинаций в контроле изученные пары признаков можно подразделить на две группы. Как следствие морфологически обусловленной скоррелированности низкий процент рекомбинантных особей (от 9,8 до 13,3) был обнаружен по числу соцветий — числу бобов и числу соцветий — числу семян, а также в паре число бобов — число семян. В остальных сочетаниях признаков частота рекомбинаций значительно выше и колеблется от 26,1 до 38,6%. Достоверного изменения частоты рекомбинаций под действием АМД в первой группе не было выявлено.

В потомстве 1-го соцветия обработанных растений частота рекомбинаций по всем парам признаков была либо на уровне контроля, либо достоверно ниже. Начиная со 2-го соцветия частота рекомбинаций постепенно (по мере нарастания порядкового номера соцветия) повышается, достигая максимума, как правило, в потомстве 3-го — 4-го, а иногда 5-го соцветия. По ряду сочетаний признаков, например в парах высота растения — число семян и высота растения — число семян на 1 боб, число бобов — число семян на 1 боб, а также число семян — число семян на 1 боб, повышение статистически достоверно и составляет 20—50% от частоты рекомбинаций в контроле. После пика количество рекомбинантных особей уменьшается обычно до уровня контроля или несколько ниже. Выявленная закономерная зависимость индуцированного изменения частоты рекомбинаций распространяется и на те пары признаков, по которым эти изменения не были статистически достоверными.

Таблица 1

Уровень фенотипических рекомбинаций между количественными признаками гороха в потомстве отдельных соцветий растений F_1

| Вариант | Процент рекомбинантных особей между признаками | | | | | | | | | |
|--------------------------------|--|------|-------|---------|------|------|------|------|-------|--------|
| | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 1-5 | 2-3 | 2-4 | 2-5 | 3-4 | 3-5 | 4-5 |
| Контроль | 37,6 | 32,6 | 33,6 | 37,1 | 9,8 | 13,3 | 38,6 | 11,5 | 37,6 | 26,1 |
| АМД 1-е соцветие | 28,7* | 33,1 | 31,5 | 28,3* | 10,4 | 13,1 | 35,5 | 13,1 | 37,1 | 26,7 |
| АМД 2-е соцветие | 33,9 | 31,4 | 33,5 | 49,3** | 10,9 | 16,3 | 40,3 | 12,2 | 37,1 | 28,5 |
| АМД 3-е соцветие | 36,9 | 38,3 | 34,0 | 39,4 | 9,6 | 15,7 | 41,3 | 10,9 | 42,0 | 37,2** |
| АМД 4-е соцветие | 41,2 | 38,5 | 41,5* | 38,5 | 11,9 | 13,5 | 33,3 | 15,4 | 46,2* | 30,8 |
| АМД 5-е соцветие | 33,9 | 28,5 | 33,3 | 56,4*** | 13,3 | 17,0 | 43,6 | 9,1 | 40,0 | 30,9 |
| АМД 6-е и последующие соцветия | 32,9 | 29,8 | 34,2 | 56,3*** | 9,2 | 12,2 | 35,6 | 9,8 | 35,3 | 24,7 |

Примечание. Признаки: 1 — высота растения; 2 — число соцветий; 3 — число бобов; 4 — число семян; 5 — число семян на 1 боб.

*, **, *** Отличие от контроля достоверно при $p \leq 0,05$, 0,01 и 0,001 соответственно.

Таким образом, в настоящем опыте по индуцированию рекомбинаций между количественными признаками проявляется закономерность, выявленная нами раньше при индуцировании рекомбинаций между альтернативными признаками, а именно эффективность и даже направленность действия химических рекомбиногенов зависит от интервала времени между воздействием и наступлением мейотического деления спорогенных клеток гибридных растений [1]. При этом обработка растений во время начальных стадий мейоза либо не изменяет частоту рекомбинаций, либо приводит к ее снижению: в то же время индуцирование рекомбинаций под действием химических рекомбиногенов происходит за некоторое время до мейоза. Учитывая то, что у гороха цветочные бутоны в последовательно развивающихся соцветиях появляются в зависимости от температуры воздуха с интервалами в 2—4 дня, а рекомбиногенное действие химических веществ как для количественных, так и для альтернативных признаков наиболее сильно проявляется в потомстве 3-го — 4-го соцветий, наиболее чувствительная стадия спорогенных клеток для индуцирования рекомбинаций совпадает с 6—15-дневным интервалом до начала их мейотического деления. Тем самым подтверждается высказанное нами ранее предположение, что путем внешних воздействий индуцируется главным образом не мейотический, а митотический кроссинговер [1].

Таким образом фенотипические рекомбинации количественных признаков могут быть обусловлены не только соответствующими генетическими обменами, но и модификационной изменчивостью признаков ненаследственного характера. Тем не менее прямой учет фенотипических рекомбинаций количественных признаков выявил те же закономерности, которые, как уже отмечалось выше, были обнаружены ранее при анализе генотипических рекомбинаций альтернативных признаков. Этот факт, на наш взгляд, дает основание считать использованный способ учета рекомбинаций пригодным для выявления закономерностей индуцированного рекомбиногенеза количественных признаков в случае, когда методы непосредственного учета генотипических обменов не могут быть применены.

Другим перспективным, но недостаточно изученным подходом для исследования рекомбинационных процессов по количественным признакам является, по нашему мнению, анализ изменения коэффициентов корреляции обработанных и необработанных растений. В известной мере анализ коэффициентов корреляции сродни вышерассмотренному способу прямого учета фенотипических рекомбинаций, поскольку коэффициенты корреляции отражают встречаемость особей с определенными отклонениями признаков от среднего арифметического. Однако в отличие от такого анализа при соответствующей организации опыта имеется возможность изучить не только фенотипические корреляции признаков, но и гено-

типические и паратипические. Сложность же интерпретации результатов при анализе изменения коэффициентов корреляции при экспериментальном воздействии на растения заключается в том, что они могут быть обусловлены как генотипической рекомбинацией, так и индуцированием мутаций, имеющих плейотропный эффект на изучаемые признаки.

Существенное изменение уровня корреляции количественных признаков растений можно вызвать мутагенным воздействием. В наших работах на ряде самосыляющихся растений была показана возможность как повышения, так и снижения уровня взаимосвязи различных признаков при облучении семян ионизирующими излучениями [6]. Эффективны в этом отношении и химические мутагены. Так, в табл. 2 показано достоверное повышение коэффициентов фенотипической корреляции между длиной соломки центрального стебля и другими количественными признаками в M_3 поколении ячменя при обработке некоторыми химическими мутагенами. Причем в вариантах с обработкой семян НММ, оказавшейся наиболее эффективной мутагеном в данном опыте, наблюдается зависимость изменения уровня фенотипических корреляций от дозы агента: коэффициенты корреляции при воздействии с максимальной концентрацией (0,012 %) НММ всегда выше, чем при воздействии с минимальной концентрацией этого вещества (0,006). Ковариационный анализ показал, что обнаруженные изменения обусловлены в первую очередь изменением генотипической составляющей фенотипических корреляций.

Сопоставление степени изменения генотипических корреляций с индуцированной генотипической изменчивостью по различным вариантам многих опытов как при радиационном, так и при химическом мутагенезе показывает, что реакция корреляции обычно максимальна при дозах и концентрациях, имеющих наибольший мутагенный эффект. На этом основании мы предполагаем, что наблюдаемые изменения степени скоррелированности признаков есть результат плейотропного действия индуцированных мутаций.

Можно ожидать, что в совокупностях растений с измененными в нужную сторону генотипическими корреляциями легче отобрать растения с желаемым с селекционной точки зрения сочетанием признаков. Поэтому для практических целей можно рекомендовать обработку растений мутагенными факторами с дальнейшим отбором в вариантах с измененными генотипическими корреляциями. При использовании такого подхода нам удалось среди подвергнутых гамма-облучению гибридных растений ячменя от скрещивания длинностебельного сорта Майя с прочной корневой системой и короткостебельного сорта Брахитик со слабо развитой корневой системой выделить семьи, растения которых сочетают короткостебельность с прочной корневой системой [7].

Таким образом приведенные данные показывают, что описанные методы анализа рекомбинаций количественных признаков

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между длиной соломки центрального стебля и другими количественными признаками в M_3 поколении у ячменя

| Вариант | Коррелирующий признак | | | |
|------------|----------------------------------|--|----------------------------|---------------------------|
| | Длина колоса центрального стебля | Число зерен в колосе центрального стебля | Число продуктивных стеблей | Вес зерен одного растения |
| Контроль | 0,077 | 0,145 | 0,186 | 0,027 |
| НММ 0,012% | 0,401* | 0,469* | 0,509* | 0,559*** |
| .. 0,01% | 0,629*** | 0,418* | 0,363 | 0,377* |
| .. 0,006% | 0,346 | 0,359 | 0,307 | 0,391* |
| НЭМ 0,05% | 0,549** | 0,589** | 0,056 | 0,209 |
| .. 0,025% | 0,523** | 0,474* | 0,374 | 0,423* |
| .. 0,012% | 0,502** | 0,473* | 0,241 | 0,491** |
| ДМС 0,025% | 0,493** | 0,510* | 0,285 | 0,386* |
| .. 0,016% | 0,491** | 0,464* | 0,402 | 0,548*** |

*, **, *** Отличие от контроля достоверно при $\alpha = 0,05, 0,01$ и $0,001$ соответственно.

растений позволяют проводить как теоретические исследования особенностей индуцированного рекомбиногенеза, так и отбирать формы с желаемой комбинацией хозяйственно важных признаков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дашлер В. Я. Индуцированный рекомбиногенез у высших растений. Рига, Зинатне, 1983. 222 с.
2. Scossiroli R. E., Scossiroli S. On the relative role of mutation and recombination in responses to selection for polygenic traits in irradiated populations of *Drosophila melanogaster*. — Intern. Journ. Radiation Biology, 1959, v. 1, p. 61—69.
3. Жученко А. А., Король А. Б., Выродов А. А., Балашова Н. Н., Андрищенко В. К., Нютин Ю. И., Сафронова Л. И. Влияние мутагенной обработки гетерозигот на распределение количественных признаков в потомстве. — Генетика, 1980, т. 16, № 7, с. 1213—1232.
4. Mather K., Wigan L. G. The selection of invisible mutations. — Proc. Roy. Soc., 1942, v. 131, p. 50—64.
5. Дашлер В. Я., Филиппка В. Ф. Аккумуляция реакции на отбор у ячменя под действием рекомбиногенеза. — Известия АН ЛатвССР, 1981, № 12, с. 95—97.
6. Рашаль И. Д. Взаимные корреляции количественных признаков растений при отборе и возможность их экспериментально изменения. — В кн. Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев, Наукова думка, 1980, с. 150—154.
7. Рашаль И. Д., Филиппка В. Ф. Изменение сопряженности длины стебля и прочности корневой системы у ячменя методом экспериментального мутагенеза. — Сельскохозяйственная биология, 1984, № 4, с. 48—51.

И. Д. Рашаль, Р. Х. Тюряница

РАСОВЫЙ СОСТАВ ВОЗБУДИТЕЛЯ МУЧНИСТОЙ РОСЫ ЯЧМЕНЯ В ЛАТВИЙСКОЙ ССР

Знание расового состава популяций возбудителей заболеваний сельскохозяйственных растений необходимо для целенаправленного введения соответствующих генов устойчивости при селекции на иммунитет. Расовый состав возбудителей, в том числе и мучнистой росы ячменя, весьма существенно отличается в различных регионах, а также подвержен сильному изменению по годам [1]. Поэтому нужны регулярные наблюдения за изменением его состава на конкретной территории.

В ряде работ опубликованы результаты анализа популяции возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвийской ССР [2—6]. Однако данные о расовом составе популяций этого патогена в указанном регионе в 80-е годы отсутствуют. В настоящей работе проведено изучение расового состава возбудителя мучнистой росы в Латвийской ССР в 1981 и 1986 годах.

Образцы популяций мучнистой росы ячменя *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March. собирались на нескольких сортах коллекционных посевов Института биологии ЛатвССР в пос. Саласпиле (под Ригой). Собранные образцы поддерживались на сорте Майя. На этом же сорте размножались выделенные монопустульные и моноспоровые изоляты патогена.

Идентификация рас патогена осуществлялась на тест-сортименте из 23 сортов, предложенном ранее [6] и расширенным добавлением 5 сортов с некоторыми дополнительными генами устойчивости. Искользованный в данной работе набор тест-сортов с указанием известных генов устойчивости ячменя к мучнистой росе [6—13] представлен в табл. 1. Как видно из таблицы, этот набор позволяет определить вирулентности культуры патогена к 19 отдельным генам устойчивости и, кроме того, к 3 генам, находящимся в тест-сортах в различных комбинациях с другими генами.

Определение расовых реакций в 1981 году проводилось на отрезках листьев, смоченных 0,001%-ным раствором бензимидазола, а в 1986 году — на проростках, выращенных на растворе Кнопа. В 1981 году после заражения образцы выдерживались при температуре $16 \pm 1^\circ\text{C}$ при непрерывном освещении, а в 1986 году — при температуре $18 \pm 1^\circ\text{C}$ с 18-часовым световым днем. В оба года анализ степени пораженности проводили на 7-й день после заражения по шкале, приведенной в [14]. В 1986 году в тест-сортименте не были использованы сорта Gatersleben Mel. 511 и Indian HOR 1657.

Данные анализа популяций возбудителя мучнистой росы в 1981 году представлены в табл. 2. Как видно из этой таблицы, все выделенные культуры патогена обладают высокой степенью вирулентности и преодолевают большинство из генов устойчивости, имеющихся в тест-сор-

НАБОР ТЕСТ-СОРТОВ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ
РАС ВОЗБУДИТЕЛЯ МУЧИННОЙ РОСЫ ЯЧМЕНЯ

| № п.п. | Сорт | Ген устойчивости |
|--------|--|------------------|
| 1 | Rabat C. I. 4979 | M1-a1 |
| 2 | BHP np. p. 5179 | ? |
| 3 | Algerian C. I. 1179 | M1-a1, M1-at |
| 4 | Atlas C. I. 4118 | M1-a1 |
| 5 | Anatolien HOR 1104 | M1-a1+? |
| 6 | Weihenstephan 37 136 | M1-h |
| 7 | Gatersleben Mut. 5-1 | M1-(501) |
| 8 | Balkan HOR 1050 | M1-a3 |
| 9 | Ricardo | M1-a3 |
| 10 | Gopal | M1-a5 |
| 11 | BHP np. p. 5183 (Doran 4* (15) Man.) | M1-a10 |
| 12 | A 222 | M1-a11 |
| 13 | Emir | M1-a12 |
| 14 | Indian HOR 1357 | M1-c |
| 15 | Anatolien HOR 1103 | M1-k |
| 16 | BHP np. p. 5181 (Kwan14* (14) Man.) | M1-k |
| 17 | Monte Cristo | M1-a9 |
| 18 | Gatersleben Mut. 511 | M1-n |
| 19 | Weihenstephan 41 145 | M1-ra |
| 20 | HOR 1402 | M1-(1402) |
| 21 | MC 20 | m1-03 |
| 22 | BHP np. p. 5178 (Psak6on-4* (14) Man.) | M1-p |
| 23 | Chimerne | M1-g, M1-p+? |
| 24 | BHP np. p. 5190 (Gold60.4* (14) Man.) | M1-g |
| 25 | Amsel | M1-a7, M1-g |
| 26 | Weihenstephan CP 127/22 | M1-g, M1-p(P) |
| 27 | Akme | M1-a6 |
| 28 | Voldagsen 8141,41 | M1-a6, M1-a14 |

тименте. Практически все выделенные в 1981 году изоляты мучиной росы вирулентны к генам M1-a7, M1-a9, M1-a10, M1-g, M1-h, M1-k, M1-n, M1-p, M1-(1402), M1-(CP). Очень высока степень вирулентности патогена также к генам M1-a1, M1-a5, M1-a11, M1-at, M1-c, M1-ra.

Резистентными ко всем культурам возбудителя мучиной росы оказались сорта Algerian C. I. 1179 и Chimerne с известными генами M1-a1+M1-at и M1-g—M1-p. Но поскольку перечисленные гены по отдельности в других сортах преодолеваются большим числом рас патогена, очевидно, оба рассматриваемых сорта помимо указанных обладают дополнительными факторами устойчивости. Высокоэффективным ко всем, кроме двух, культурам мучиной росы проявляет себя ген m1-03.

Остальные гены устойчивости преодолевались большим или меньшим числом культур патогена.

Если использовать классификацию рас мучиной росы по Повер [15], то 30 из 34 выделенных в 1981 году изолятов относятся к расам группы С и лишь 4 — к группе В. Наиболее распространенными были расы C₁₂ — 7 изолятов, C₂₅ — 6 изолятов и C₁₆ — 5 изолятов. Однако классификация рас по системе Повер основывается на анализе реакции лишь 10 тест-сортов. В нашем опыте одновинные по системе Повер расы отличались по реакциям взаимодействия с другими сортами тест-сортимента, т. е. представляют собой различные физиологические расы. Лишь две пары изолятов имели одинаковую вирулентность ко всем испытанным сортам и могут быть отнесены к одной расе.

Из-за относительно небольшого числа культур патогена, выделенных на отдельном сорте, невозможно сделать однозначные выводы о влиянии генотипа хозяина на расовый состав паразита. Однако все же следует отметить, что в этом плане выделялся сорт Сайме. На нем, в

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИРУЛЕНТНОСТИ У ИЗОЛЯТОВ ВОЗБУДИТЕЛЯ
МУЧНИСТОЙ РОСЫ, ВЫДЕЛЕННЫХ В 1981 ГОДУ

| № сорта тест-сор- тимента | Гены устойчивости | Изоляты выделены из сорта | | | | | — | Всего |
|---|----------------------|---------------------------|-------|-------|-------------------|----------|------|--------|
| | | Нада | Сайме | Абава | Комбай- ниерис | СВ 64505 | | |
| Общее число выделенных изолятов | | 8 | 4 | 5 | 7 | 6 | — | 34 |
| Из них вирулентных к отдельным сортам тест- сортифта: | | | | | | | | |
| 1 | MI-a | 8 | 4 | 5 | 6 | 6 | — | 30 |
| 2 | ? | 1 | 0 | 3 | 2 | 3 | — | 9(30) |
| 3 | MI-a1, MI-at | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0 |
| 4 | MI-at | 6 | 4 | 5 | 4(6) | 4(5) | — | 23(28) |
| 5 | MI-at+? | 3 | 1 | 1 | 3 | 1 | — | 9 |
| 6 | MI-h | 8 | 4 | 5 | 7 | 6 | — | 34 |
| 7 | MI-(501) | 7 | 0 | 3 | 6 | 2 | — | 19 |
| 8 | MI-a3 | 3 | 2 | 4 | 3 | 1 | — | 14 |
| 9 | MI-a3 | 2 | 0 | 1 | 2(6) | 1 | — | 6(29) |
| 10 | MI-a5 | 5 | 4 | 5 | 6 | 6 | — | 26(30) |
| 11 | MI-a10 | 8 | 4 | 5 | 6(6) | 6 | — | 29(29) |
| 12 | MI-a11 | 6 | 4 | 4 | 3 | 6 | — | 23(30) |
| 13 | MI-a12 | 7 | 0 | 2 | 6 | 2 | — | 18 |
| 14 | MI-c | 4 | 4 | 4 | 6 | 4 | —(3) | 25(33) |
| 15 | MI-k | 8 | 4 | 5 | 7 | 6 | — | 34 |
| 16 | MI-k | 8 | 4 | 5 | 5(6) | 6 | — | 28(29) |
| 17 | MI-a9 | 8 | 4 | 4 | 6(6) | 6 | — | 28(29) |
| 18 | MI-n | 7 | 4 | 5 | 7 | 6 | —(3) | 32(33) |
| 19 | MI-ra | 8 | 0 | 5 | 7 | 6 | — | 30 |
| 20 | MI-(1402) | 8 | 4 | 5 | 7 | 6 | — | 30(30) |
| 21 | MI-03 | 0 | 0 | 0 | 2(6) | 0 | — | 2(29) |
| 22 | MI-p | 8 | 3 | 5 | 6(6) | 5 | — | 27(29) |
| 23 | MI-g, MI-p+? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | — | 0(30) |
| 24 | MI-g | 8 | 3 | 5 | 7 | 6 | — | 29(30) |
| 25 | MI-a7, MI-g | 8 | 4 | 5 | 7 | 6 | — | 33 |
| 26 | MI-g, MI-(CP) | 8 | 4 | 5 | 7 | 6 | — | 34 |
| 27 | MI-a6 | 7 | 0 | 3 | 6 | 2 | — | 18(30) |
| 28 | MI-a6, MI-a14 | 7 | 0 | 3 | 6 | 2 | — | 19 |

Примечание. В скобках указано число изолятов, вирулентность которых оценена по отношению к отдельным сортам, если оно меньше общего числа изолятов; «—» — отсутствие данных.

отличие от других сортов, были выделены 4 изолята, принадлежащих к расе группы В (не поражают ген MI-ra); изоляты с сорта Сайме, в отличие от культур патогена с других сортов, не преодолевают гены устойчивости MI-a3, MI-a6, MI-a12, MI-a14, MI-(501).

В табл. 3 приведены результаты анализа популяции возбудителя мучнистой росы в 1986 году. Из 55 культур патогена в этом году выделены 46 различных физиологических рас, поскольку семь из них представлены двумя изолятами, а одна — тремя. Все расы относятся к группе С по классификации Повер. Как и в 1981 году, популяция возбудителя мучнистой росы обладает высокой степенью вирулентности по отношению к генам MI-a1, MI-a9, MI-g, MI-h, MI-k, MI-ra, MI-(1402), MI-(CP). В 1986 году, по сравнению с 1981 годом, резко вырос процент рас, преодолевающих гены устойчивости MI-a12, MI-a14 и MI-(501). Практически не поражается культурами возбудителя мучнистой росы, выделенными в 1986 году, сорт Algerian C. I. 1179, обладающий генами MI-a1+MI-at, и Anatolien HOR 1104 с геном MI-at. При этом ген MI-a1, представленный в сорте Rabat C. I. 4279, преодолевается практически всеми выделенными расами возбудителя мучнистой росы, а ген MI-at из сорта Atlas C. I. 4118 не обеспечивает защиту от более чем 30% изолятов. Отсюда можно предположить, что высокая

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИРУЛЕНТНОСТИ У ИЗОЛЯТОВ ВОЗБУДИТЕЛЯ
МУЧНИСТОЙ РОСЫ, ВЫДЕЛЕННЫХ В 1986 ГОДУ

| № сорта тест-сорти- мента | Гены устойчивости | Изоляты выделены из сорта | | | | | | Всего |
|--|----------------------|---------------------------|-------|-------|-------|--------|----------|--------|
| | | Надя | Сайме | Абала | Линга | Омская | СБ 66905 | |
| Общее число выделенных изолятов | | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| Из них вирулентных к от- дельным сортам тест-сорти- мента: | | | | | | | | |
| 1 | Ml-a1 | 11 | 9 | 10 | 9 | 8 | 5 | 52 |
| 2 | ? | 0 | 0 | 1 | 5 | 0 | 1 | 7 |
| 3 | Ml-a1, Ml-at | 0 | 0 | 0 | 0(8) | 0 | 0 | 0(54) |
| 4 | Ml-at | 4 | 1 | 6 | 3 | 2 | 3 | 19 |
| 5 | Ml-at+? | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| 6 | Ml-h | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 7 | Ml-(501) | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 8 | Ml-a3 | 1 | 0 | 2 | 4 | 3 | 0 | 10 |
| 9 | Ml-a3 | 1 | 0 | 0 | 4 | 3 | 0 | 8 |
| 10 | Ml-a5 | 11 | 2 | 7 | 1(8) | 3 | 3 | 27(54) |
| 11 | Ml-a10 | 10 | 10 | 10 | 1 | 5 | 5 | 41 |
| 12 | Ml-a11 | 6 | 6 | 9 | 4 | 8 | 2 | 35 |
| 13 | Ml-a12 | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 15 | Ml-k | 12 | 10 | 10 | 8 | 7 | 5 | 52 |
| 16 | Ml-k | 12 | 10 | 10 | 4 | 6 | 5 | 47 |
| 17 | Ml-a9 | 12 | 10 | 9(9) | 4(8) | 5 | 5 | 45(52) |
| 19 | Ml-a9 | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 20 | Ml-ga | 10 | 9 | 7(9) | 9 | 8 | 5 | 48(53) |
| 21 | Ml-(1402) | 2 | 0 | 1(9) | 0 | 0 | 0 | 3(53) |
| 22 | Ml-03 | 11 | 5 | 11 | 5 | 4 | 4 | 40 |
| 23 | Ml-p | 7 | 3 | 4(10) | 2 | 7 | 2 | 25(54) |
| 24 | Ml-g, Ml-p+? | 3(3) | 8(9) | 11 | 4(7) | 5 | 4(4) | 35(42) |
| 25 | Ml-g | 12 | 10 | 11 | 2 | 5 | 3 | 43 |
| 26 | Ml-a7, Ml-g | 12 | 10 | 11 | 4 | 5 | 4 | 45 |
| 27 | Ml-a5 | 12 | 10 | 11 | 4 | 5 | 5 | 47 |
| 28 | Ml-a6, Ml-a14 | 12 | 10 | 11 | 0 | 8 | 5 | 55 |

Примечание. В скобках указано число изолятов, вирулентность которых отмечена по отношению к отдельным тест-сортам, если оно меньше общего числа изолятов.

степень устойчивости сортов Algerian C. I. 1179 и Anatolien H0R 1104 обусловлена или наличием у этих сортов аллеля гена Ml-a1, отличного от аллеля из сорта Atlas C. I. 4118, или тем, что сорта Algerian C. I. 1179 и Anatolien H0R 1104 обладают другим, пока не установленным высокоэффективным геном (генами) устойчивости. Лишь небольшое число изолятов было вирулентно по отношению к гену устойчивости ml-03. В отличие от 1981 года, когда ни одна из выделенных рас не поражала сорт Chineme, популяция 1986 года обладала высокой степенью вирулентности к этому сорту.

Что касается влияния сортовой специфики растения-хозяина, то можно отметить тот факт, что, как и в 1981 году, наименее вирулентными были расы, выделенные из сорта Сайме. Пониженную степень вирулентности, в частности к генам устойчивости Ml-a5, Ml-a6, Ml-a10, имели также культуры патогена, собранные на сорте Линга, хотя в то же время на этом сорте выделено 5 из 7 рас, поражающих линию ВИР пр. р. 5179.

Линия ВИР пр. р. 5179 является одной из изогенных линий ячменя с определенным геном устойчивости к мучнистой росе, созданной Моузменом [6]. К сожалению, она получена из Всесоюзного института растениеводства без указания наличия генов устойчивости в соответствующего ей номера в коллекции Белтевилла. Ранее [6] генетическую природу этой линии расшифровать не удалось. Наши данные показывают, что факторы устойчивости линии ВИР пр. р. 5179 обеспечивают эффективную защиту от большинства рас возбудителя мучнистой

росы, выделенных в оба года исследования. Однако спектр расовых реакций этой линии не соответствует спектру ни одного из остальных сортов тест-сортимента с известными генами устойчивости. Таким образом, вопрос о генетической природе устойчивости к возбудителю мучнистой росы линии ВИР пр. р. 5179 остается открытым.

В свою очередь, сопоставление спектров устойчивости сортов Balkan NOR 1036 и Ricardo с генами устойчивости M1-a3, а также Anatolien NOR 1063 и ВИР пр. р. 5181 с генами M1-k показывает большое сходство расовых реакций у форм с одноименными генами, следовательно, без потери разрешающей способности в тест-сортименте можно оставить лишь по одному сорту с соответствующим геном устойчивости. Одновременно эти данные подтверждают проведенную ранее [6] идентификацию линии ВИР пр. р. 5181.

В заключение надо подчеркнуть высокую степень вирулентности изученной популяции возбудителя мучнистой росы ячменя как в 1981, так и в 1986 годах. Каждая из выделенных физиологических рас паразита имеет не менее 10 генов вирулентности. Наиболее эффективную защиту от всех рас возбудителя мучнистой росы, обнаруженных в Латвийской ССР за все годы исследований, обеспечивает фактор устойчивости, находящейся в сорте Algerian C. I. 1179.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Moseman J. G. Genetics of powdery mildews. — *Ann. Rev. of Phytopathol.*, 1966, vol. 4, p. 269—290.
2. Калве Г. Э., Душлер В. Я., Золоторев М. и др. Расовый состав *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March. в Латвийской ССР. — *Изв. АН ЛатвССР*, 1974, № 5, с. 18—20.
3. Калве Г. Э., Золоторев М. В. Новые расы *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March. в Латвийской ССР. — В кн.: Генетические основы болезнестойкости у разных культур. Р.: Зинатне, 1977, с. 106—107.
4. Золоторев М. В. Выделение и определение рас мучнистой росы ячменя *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March. — Там же, с. 111—117.
5. Svarcs G. Die Besonderheiten des Rassenpektrums von *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* March. in der Lettischen SSR. — *Int. S. halbergeter in der industriellen Getreideproduktion, Halle (Saale)*, 1978, S. 261—267.
6. Калве Г. Э., Ланкште Р. X. Идентификация и классификация рас возбудителя мучнистой росы ячменя. — *Изв. АН ЛатвССР*, 1982, № 3, с. 89—98.
7. Woberg A. Genetical studies of spontaneous sources of resistance to powdery mildew in barley. — *Hereditas*, 1974, vol. 77, p. 89—118.
8. Woberg A. Sources of resistance to powdery mildew in barley. — *Hereditas*, 1971, vol. 78, p. 1—10.
9. Jensen H. P., Jorgensen J. H. Powdery mildew resistance genes in North-west European winter barley varieties. — *Danish J. of Plant and Soil Sci.*, 1981, vol. 85, p. 293—319.
10. Giese H. Powdery mildew resistance genes in the M1-a and M1-k regions on barley chromosome 5. — *Hereditas*, 1981, vol. 95, p. 51—62.
11. Jorgensen J. H. Experience and conclusions from the work at Risø on induced mutations for powdery mildew resistance in barley. — *In: Induced Mutations for Disease Resistance in Crop Plants*, II. Vienna: International Atomic Energy Agency, 1983, p. 73—87.
12. Terp J., Jensen H. P. Screening for spontaneous virulent mutants of *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* on barley lines with resistance genes M1-a1, M1-a6, M1-a12 and M1-g. — *Phytopath. Z.*, 1985, vol. 112, p. 17—27.
13. Pedt H., Jensen H. P. Localization of powdery mildew resistance gene M1-ra on barley chromosome 5. — *Hereditas*, 1986, vol. 105, p. 61—65.
14. Terp J., Jensen H. P., Jorgensen J. H. Powdery mildew resistance genes in 106 Northwest European spring barley varieties. — *Egt. Vet. og Landbohojst. Arsskr.*, 1978, p. 75—102.
15. Møller J., Brückner F., Woberg A., Wolje M. S. Rassen von *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal in Europa. — *Z. Pflanzenkrankheiten (Pflanzenpathologie) und Pflanzenschutz*, 1968, Bd 75, H. 6, S. 350—353.

Институт биологии АН ЛатвССР

Дата поступления 30.06.87.

1. Брускова Р. К. Физиологические функции мезокотилей в азотном питании проростков кукурузы (*Zea mays* L.). Автореф. дис. канд. биол. наук.—М., 1982.—22 с.
2. Измайлов С. Ф., Брускова Р. К., Столькая Е. С., Смирнов А. М. Проявление запасающей функции стеблей проростков кукурузы по отношению к органическому азоту // Физиология растений.—1976.—23, вып. 5.—С. 1065—1068.
3. Измайлов С. Ф. Структурно-функциональные аспекты интеграции азотного обмена у растений // Там же.—1981.—28, вып. 3.—С. 635—656.
4. Фауден Л. Биогенез аминокислот // Биохимия растений.—М.: Мир, 1968.—С. 204—224.
5. Goas G. Evolution de l'arginin libre et de l'activite arginase dans les plantules privees de cotyledons et dans les racines isolies de *Pisum sativum* L. // C. r. Acad. Sci.—1965.—261, N 20.—P. 4217—4221.

Получено 18.11.86

УДК 581.133.1:581.193:575.12

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОДОЛЬНОГО РОСТА КОРНЕЙ ЯЧМЕНЯ ОТ ГЕНОТИПА ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ СОЛЯМИ МЕДИ И СЕРЕБРА

И. Д. РАШАЛЬ, Г. Р. ОЗОЛИНЯ, Л. П. ЛАПИНЯ

Институт биологии Академии наук ЛатвССР
229021 Салспилс, ул. Миера, 3

Установлена стимуляция удлинения корней молодых растений ячменя длинностебельного сорта Майя, короткостебельного — Брахитик и двух гибридных короткостебельных линий под влиянием ионов меди (0,80 мкМ) и серебра (0,10 мкМ). Реакция на ионы серебра была сходной у растений всех четырех генотипов; на ионы меди растения сорта Брахитик реагировали значительно слабее остальных. Таким образом, реакция на воздействие ионов меди проявляется сильнее у растений с прочной корневой системой и не связана с реализацией короткостебельности.

В последние годы интерес исследователей к генетическим аспектам минерального питания растений сильно возрос [3]. Проявление генетической специфичности в усвоении и метаболизации элементов минерального питания определяется в первую очередь состоянием корневой системы [1, 4, 15], имеющим первостепенное генетико-селекционное значение [5, 13]. Все в большей степени признается также роль функций корней в индивидуальном развитии растений, вплоть до формирования окончательного урожая. Показано, что некоторые параметры начального роста корней зерновых злаков характеризуют степень продуктивности сорта [6]. Вместе с тем рост корней и его регуляция изучены в значительно меньшей степени, чем надземных органов.

Ранее нами было обнаружено усиление продольного роста ювенильных корней ряда зерновых злаков под влиянием небольших доз солей меди [7] и еще более значительное — в присутствии ионов серебра [8]. Стимулирующий эффект ионов меди и серебра был объяснен нами устранением ингибирующего действия этилена, образовавшегося при прорастании семян [9]. Представляло интерес изучение данной реакции у сортов и форм злаков, различающихся как по характерной мощности развития корневой системы, так и по состоянию надземных органов, поскольку между корнем и побегом существуют коррелятивные связи, реализуемые при участии фитогормонов [2]. Подходящими объектами для таких исследований являются длинно- и короткостебельные формы злаков.

В данной работе была поставлена цель выяснить реакцию на воздействие солями меди и серебра корней ячменя сортов Майя и Брахитик и двух гибридных линий *RF1* и *RF8*. Последние были выделены нами ранее при скрещивании и повторном беккроссировании сортов Майя и Брахитик с последующим γ -облучением [11]. Растения исходного сорта Брахитик обладают коротким стеблем, который обусловлен рецессивным геном *br* [16], и слабо развитой корневой системой, в то

время как растения районированного сорта Майя имеют длинный стебель и мощную корневую систему. Выделенные же линии наряду с коротким стеблем характеризуются прочной корневой системой [11]. Установлено, что указанные различия в развитии стебля и корня проявляются уже в фазе проростков [12].

Методика

Исследования проводили в 1984 г. по описанной ранее методике [4]. Зерновки проращивали между слоями увлажненной фильтровальной бумаги и высаживали на питательный раствор Хогленда половинной концентрации, содержащий добавки железа и биогенных микроэлементов, за исключением меди (контроль). В раствор опытных вариантов вносили сернокислую медь или азотнокислое серебро в дозах, эффективность которых была установлена нами ранее [7, 8], а именно 0,80 и 0,10 мкМ в пересчете на элемент соответственно. Соединя с растениями находились в вегетационной камере при 16-часовом световом дне и температуре 18°C. В стандартных условиях раствор не аэрировали. На шестой день проращивания, считая со дня закладки семян, определяли число корней у каждого растения и, пользуясь лупой, измеряли длину каждого корня. Рассчитывали общую длину всех корней у одного растения и среднюю длину одного корня. Содержание химических элементов в зерновках определяли после сухого озоления материала на атомно-абсорбционном спектрофотометре фирмы «Perkin-Elmer 403» (США) в 3-кратной повторности. В опыте использованы семена репродукции 1982 и 1983 гг., полученные на опытном поле института. В таблицах и на рисунках представлены средние данные и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

В табл. 1 представлены результаты, характеризующие реакцию корневой системы проростков ячменя на внесение в питательный раствор соли меди. Приведенные данные свидетельствуют о том, что между контрольными растениями сортов Майя и Брахитик наблюдаются достоверные различия, которые наиболее ярко выражены по общей длине корней и длине первого, т. е. наиболее длинного, корня. Общая длина корней ячменя сорта Брахитик на 17%, а длина первого корня на 19% меньше, чем у сорта Майя. Корневая система короткостебельных линий по изученным признакам близка к сорту Майя. Внесение в питательный раствор сернокислой меди вызвало достоверное усиление продолжительного роста корней растений всех изученных генотипов. Однако степень стимуляции роста корней под влиянием ионов меди у разных генотипов была неодинаковой: реакция растений сорта Майя была более значительной, чем сорта Брахитик. Короткостебельные линии также проявили сильную реакцию на медь, близкую к сорту Майя. Так, прирост суммарной длины корней, вызванный добавкой меди в питательный раствор, у растений сорта Майя составил 71,0%, у линий RF 1 и RF 8 — 50,8 и 57,2% соответственно, в то время как у растений сорта Брахитик этот показатель увеличился лишь на 26,7%. Отсюда можно заключить, что реакция корней на воздействие меди является в значительной мере генотип-специфической.

Т А Б Л И Ц А 1 Влияние меди на число и длину корней 6-дневных проростков ячменя различных генотипов

| Генотип | Варианты опыта | Число растений | Число корней одного растения | Общая длина корней одного растения | Средняя длина одного корня | Длина первого корня |
|----------|----------------|----------------|------------------------------|------------------------------------|----------------------------|---------------------|
| | | | | | | |
| Майя | Контроль | 87 | 7,2±0,1 | 168,8±3,6 | 23,5±0,5 | 36,8±0,9 |
| | Медь | 93 | 7,3±0,1 | 288,6±6,2** | 39,8±0,5** | 64,8±0,9** |
| Брахитик | Контроль | 90 | 6,7±0,1 | 139,9±2,8 | 21,0±0,3 | 29,7±0,6 |
| | Медь | 82 | 6,6±0,1 | 177,2±4,2** | 26,9±0,6** | 40,6±1,0** |
| RF 1 | Контроль | 69 | 7,9±0,1 | 169,6±6,9 | 21,6±0,6 | 31,0±0,9 |
| | Медь | 66 | 7,6±0,1* | 255,7±7,4** | 33,9±0,5** | 57,8±0,9** |
| RF 8 | Контроль | 93 | 7,0±0,1 | 163,6±3,9 | 23,5±0,5 | 33,6±0,7 |
| | Медь | 78 | 6,7±0,1* | 257,2±6,6 | 38,6±0,8 | 62,7±0,9** |

*** Разница с контролем достоверна при $\alpha = 0,05$ и 0,001 соответственно.

Таким образом, растения, обладающие прочной корневой системой, реагировали на воздействие ионов меди сильнее, чем растения со слабой корневой системой.

Следует отметить, что данная генотип-специфическая реакция на медь проявлялась лишь на питательном растворе без дополнительной аэрации. В опыте с круглосуточным продуванием воздухом, результаты которого представлены на рис. 1, корни обоих сортов интенсивно росли в длину, и добавка солей меди не оказывала никакого влияния. Если стимуляция удлинения корней ионами меди объясняется устранением действия этилена [9], то ее отсутствие в аэрированном

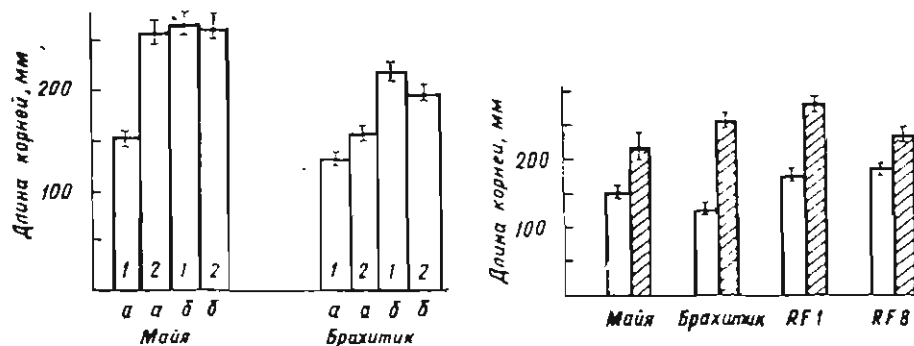


Рис. 1. Влияние меди и аэрации на общую длину корней у проростков ячменя сортов Майя и Брахитик: 1 — контроль, 2 — с добавкой сульфата меди; а — без аэрации, б — с аэрацией.

Рис. 2. Влияние серебра на общую длину корней у проростков ячменя различных генотипов. Светлые столбики — контроль, заштрихованные — с добавкой нитрата серебра.

растворе можно объяснить ускорением диффузии и выделением этого фитогормона. Не исключена также возможность, что действие ионов меди на удлинение корней осуществляется через усиление окислительных процессов, подавленных при ограниченном доступе кислорода.

Описанная реакция корней на воздействие ионов меди обнаруживалась в самом начале развития молодого растения, еще на гетеротрофной фазе его питания. Поэтому возникает вопрос о возможной зависимости ее от содержания ионов металлов-микроэлементов, имеющих в зерновках. Анализ показал, что семена сорта Брахитик обеих репродукций отличались как от семян сорта Майя, так и от семян изученных линий более высокой концентрацией меди, цинка, марганца и железа в зерне (табл. 2). Так, концентрация меди в зерне растений сорта Брахитик репродукций 1982 и 1983 гг. соответственно в 1,95 и 1,83 раза выше таковой в зерне сорта Майя; в аналогичной степени концентрации цинка, марганца и железа повышены в зерне сорта Брахитик. Так как корневая система у данного сорта развита относительно слабо, то вряд ли эти различия вызваны ее более активной поглотительной деятельностью. Скорее всего они объясняются тем, что растения сорта Брахитик по сравнению с растениями сорта Майя и обеих линий имеют меньшее число и более мелкие зерновки. Масса 1000 зерновок ячменя сорта Майя репродукции 1982 г. составляла $38,9 \pm 0,6$, а сорта Брахитик — лишь $29,1 \pm 0,5$ г; у линий RF1 и RF8 этот параметр был равен $39,8 \pm 0,5$ и $36,3 \pm 0,5$ г соответственно. Следовательно, поглощенные ионы меньше разбавлены запасными углеводами; кроме того, алейроновый слой, в котором преимущественно локализируются изученные элементы, в мелких зерновках составляет относительно большую долю, чем в крупных зерновках.

В ранее проведенных ориентировочных опытах нам не удалось обнаружить корреляции между содержанием меди в зерне и усилением продольного роста корней под влиянием ее экзогенных ионов. Поэтому мы предполагаем, что физиологическим обоснованием слабой реакции

корней растений сорта Брахитик по сравнению с таковыми сорта Майя и обеих короткостебельных линий на воздействие ионов меди является различие в метаболизме прорастания, что, в свою очередь, определяется генотипом растений. Такое предположение согласуется с литературными данными, подтверждающими, что поглощение ионов меди корнями, как и накопление их в органах, контролируется генотипом [14].

Добавление в питательный раствор азотнокислого серебра, в отличие от солей меди, вызвало сильную реакцию корней растений всех исследованных генотипов (рис. 2). Длина корней ячменя сорта Майя возросла на 84,3 %, сорта Брахитик — на 104,3 % по сравнению с контролем; аналогичная реакция обнаружена и у обеих изученных короткостебельных линий. Воздействие нитрата серебра на рост корней было настолько сильным, что разница между отдельными генотипами по этому показателю сгладилась. В аэрированном растворе ионы серебра, как и ионы меди, не оказывали существенного влияния на этот процесс. Результаты опыта позволяют предположить, что действие ионов серебра опосредовано какими-то механизмами, общими для ячменя всех исследованных генотипов.

ТАБЛИЦА 2. Содержание минеральных элементов в зерновках ячменя различных генотипов, мг на 1 г абсолютно сухой массы

| Элемент | Год репродукции | Майя | Брахитик | RF 1 | RF 8 |
|---------|-----------------|----------|-------------|-------------|------------|
| Сь | 1982 | 1,9±0,1 | 3,7±0,2** | 2,2±0,1 | 2,0±0,1 |
| | 1983 | 2,9±0,1 | 5,3±0,1*** | 3,4±0,1* | 3,3±0,1* |
| Zn | 1982 | 20,7±0,6 | 33,5±0,4*** | 22,7±0,4 | 20,5±0,1 |
| | 1983 | 22,6±0,2 | 42,2±0,3*** | 36,2±0,3*** | 26,7±0,5** |
| Mn | 1982 | 11,5±0,2 | 26,7±0,6*** | 13,0±0,1** | 13,2±0,2** |
| | 1983 | 9,3±0,2 | 17,9±0,5*** | 9,1±0,2 | 8,8±0,2 |
| Fe | 1982 | 43,6±0,2 | 68,1±0,2*** | 43,7±0,4 | 44,3±0,2 |
| | 1983 | 43,1±0,1 | 65,2±1,1*** | 44,8±1,0** | 45,3±0,4** |
| Mg | 1982 | 1400±25 | 1900±10** | 1492±8* | 1467±22 |
| | 1983 | 2058±22 | 2433±22*** | 2142±51 | 2050±58 |
| Ca | 1982 | 106±1 | 124±3** | 128±3** | 138±4** |
| | 1983 | 69±3 | 63±1 | 70±1 | 65±1 |

***, ** Разница по сравнению с сортом Майя достоверна при $\alpha=0,05, 0,01$ и $0,001$ соответственно.

Так как известно, что ионы серебра блокируют действие этилена, то стимуляцию ими удлинения корней можно объяснить устранением ингибирующего действия этого фитогормона, образующегося при прорастании зерновок. Отсюда вытекает предположение, что генотипическая специфичность действия ионов меди связана с ингибированием какого-то пути метаболизма, ведущего к образованию этилена.

Приведенные данные показывают большую близость генотипа изученных в опыте короткостебельных линий RF 1 и RF 8 к генотипу длинностебельного сорта Майя, чем к генотипу короткостебельного сорта Брахитик, по генетическим системам, контролирующим рост корней и определяющим реакцию на воздействие ионов меди. Это согласуется с результатами исследований о близости корреляционных структур выделенных короткостебельных линий и сорта Майя [10]. Одновременно полученные данные свидетельствуют о том, что реализация короткостебельности не связана с физиологическими механизмами, регулируемыми начальными этапами роста корней.

SUMMARY

Dependence of the Longitudinal Growth of Barley Roots on the Genotype Under the Effect of Copper and Silver Salts/Rashaf I. D., Ozolina G. R., Lapinya L. P. It is established that copper (0.80 μM) and silver (0.10 μM) ions stimulate the root elon-

gation in young barley plants of the long-stalk variety Maja and the short-stalk variety Brachytic and in two hybrid short-stalk lines. Plants of all four genotypes responded similarly to the effect of silver ions. Response of the variety Brachytic plants to the copper ions was considerably weaker than that of other varieties. Thus, the response of plants with the strong root system to the effect of copper ions is more intensive and does not depend on the short-stalk nature realization.

1. Гудинова Л. Г., Калашник Н. А., Гамзикова О. И. и др. Изменчивость и комбинационная способность показателей первичной корневой системы яровой мягкой пшеницы в условиях Сибири // С.-х. биология.— 1983.— 18, № 6.— С. 51—54.
2. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход.— М.: Мир, 1985.— 205 с.
3. Зайцева М. Г. Первый международный симпозиум по генетической специфичности минерального питания растений // Физиология растений.— 1984.— 31, вып. 1.— С. 205—207.
4. Зеницва Л. Наследуемость количественных признаков, определяющих устойчивость к полеганию // С.-х. биология.— 1968.— 3, № 5.— С. 790—794.
5. Климашевский Э. Л. Аспекты физиологии генотипической специфики растений в связи с урезанием минерального питания // Там же.— 1985.— № 6.— С. 30—35.
6. Кумаков В. А. Некоторые проблемы физиологии в связи с селекцией на продуктивность // Физиолого-генетические основы повышения продуктивности зерновых культур.— М.: Колос, 1975.— С. 63—71.
7. Озолня Г. Р., Лалиня Л. П., Таучис В. А., Рутка Д. Я. Особенности роста корней проростков злаков при отсутствии меди в питательном растворе // Изв. АН ЛатвССР.— 1983.— № 12.— С. 88—93.
8. Озолня Г. Р., Лалиня Л. П. Стимулирующий эффект нитрата серебра на элонгацию корней у проростков злаков // Там же.— 1984.— № 8.— С. 111—114.
9. Озолня Г. Р., Лалиня Л. П., Клязиня Д. Р. Стимуляция начального роста корней ячменя медью // Физиология растений.— 1984.— 31, вып. 6.— С. 1036—1042.
10. Рашаль И. Д. Корреляционная структура количественных признаков у короткостебельных линий ячменя с прочной корневой системой // Цитология и генетика.— 1984.— 18, № 5.— С. 360—364.
11. Рашаль И. Д., Филипека В. Ф. Изменение сопряженности длины стебля и прочности корневой системы у ячменя методом экспериментального мутагенеза // С.-х. биология.— 1984.— № 4.— С. 43—51.
12. Тюрэлин И. В., Рашаль И. Д. Анализ ювенильных признаков короткостебельных линий ячменя с прочной корневой системой // Биологические аспекты повышения продуктивности животных и растений.— Рига: Ин-т биологии АН ЛатвССР.— 1984.— С. 193.
13. Шумный В. К., Токарев Б. И., Дедов В. М. Генетико-селекционные аспекты минерального питания растений // С.-х. биология.— 1981.— 16, № 2.— С. 185—192.
14. Clark R., V. Plant genotype differences in the uptake, translocation, accumulation and use of mineral elements required for plant growth // Plant and Soil.— 1983.— 72, N 2/3.— P. 175—196.
15. Gorny A. G., Patyna H. Genetic variation of the seedling shoot and root system and its relationship with adult plant characters in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) // Genet. pol.— 1981.— 22, N 4.— 419—428.
16. Swenson S. P. Genetic and cytologic studies of a brachytic mutation in barley // J. Agric. Res.— 1940.— 60, N 10.— P. 687—713.

Получено 29.07.86

УДК 546.94:577.152:635.64

ВЛИЯНИЕ ЛИТИЯ НА АКТИВНОСТЬ РИБОНУКЛЕАЗЫ В КОРНЯХ ТОМАТОВ

М. Ф. ОХРИМЕНКО, Л. М. КУЗЬМЕНКО, Л. А. СИВАК, Т. З. БОГДАН

Институт физиологии растений и генетики Академии наук УССР
252127 Киев 127, ул. Васильковская, 31/17

Показано ингибирующее воздействие исследуемых концентраций лития, калия, натрия и магния на активность рибонуклеазы (КФ 2.7.7.16) в корнях томатов. Ингибирующий эффект у лития выражен сильнее. Установлена отрицательная зависимость между активностью рибонуклеазы и содержанием РНК в тканях растений, а также двухвершинность в содержании РНК в зависимости от применяемых доз лития. Полученные данные могут свидетельствовать о сходном механизме действия моновалентных катионов в ферментативном катализе, их частичной взаимозаменяемости при участии в одних и тех же метаболических процессах, что связано с физико-химическими свойствами элементов.

Г. Н. Мишина, Г. В. Серезкина, И. Д. Рашаль и Л. Н. Андреев

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ *ERYSIPHE GRAMINIS* DC. F. SP.
HORDEI MARCHAL НА ЛИСТЬЯХ
РАЗЛИЧНЫХ ПО УСТОЙЧИВОСТИ ГЕНОТИПОВ ЯЧМЕНЯ**

MISHINAG. N., SEREZHKINAG. V., RASHALL. D. AND ANDREEV L. N.
THE SPECIFICITY OF DEVELOPMENT OF *ERYSIPHE GRAMINIS* DC. F. SP. *HORDEI*
MARCHAL ON LEAVES OF RESISTANCE-VARYING BARLEY GENOTYPES

Цитофизиологические особенности взаимоотношений мучнисторосяных грибов и растений-хозяев изучаются довольно интенсивно ввиду высокой вредоносности этой группы облигатных паразитов и их широкого распространения (Куно, 1985; Шервуд, Вэнс, 1985; Andersen, Torp, 1986; Carver, 1986; Kunoh et al., 1986; Kunoh et al., 1985).

В процессе роста и развития мучнисторосяных грибов выявляются отдельные морфологические стадии: прорастание конидий, образование

аппрессориев, проникновение гриба через наружную стенку эпидермальных клеток растения, образование гаусториев, формирование и развитие вторичных гиф эктофитного мицелия. Установлено, что на развитие мучнисторосяных грибов большое влияние оказывают экологические условия, а также генотип растения-хозяина. В задачу нашей работы входило изучение влияния генотипа растения-хозяина на формирование инфекционных структур возбудителя мучнистой росы ячменя в процессе первичной инфекции.

В качестве объектов исследования были использованы возбудитель мучнистой росы ячменя *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal раса С₃₄ и контрастные по устойчивости генотипы ячменя: восприимчивый сорт Майя и устойчивый мутант 792—9₉. Растения выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на растворе Кнопа под стеклянными изоляторами в климатической камере при температуре 16 °С. Искусственное заражение проводили по методу, описанному И. Д. Рашалем и В. В. Васильевым (1982). Незараженные первые листья ячменя 15-суточных проростков раскладывали на фильтровальную бумагу, смоченную дистиллированной водой, абаксальной стороной вверх, заражали конидиями и оставляли на рассеянном свету при 18°. Через 24 и 48 ч содранные с абаксальной стороны фрагменты эпидермиса фиксировали 1—2 мин в жидкости Карнуа и проводили реакцию на белки с сулемой—бромфеноловым синим. По характеру распределения белка и его количеству в различных формах гриба судили о физиологической активности патогена при контакте с растением-хозяином с различным уровнем совместимости (Пирс, 1962). На препаратах анализировали особенности развития возбудителя заболевания на различных по устойчивости генотипах ячменя при прорастании конидий, образовании инфекционных структур — аппрессориев и гаусториев и характер ответной реакции растений — появлении ореолов (гало), таксис ядра эпидермальной клетки растения. Для сканирующей электронной микроскопии срезки листьев через 24 ч после заражения фиксировали в 4 %-ном растворе глутарового альдегида и 2 %-ном растворе четырехоксида осмия, обезживали в серии спиртов и ацетоне, высушивали при критической точке, напыляли золотом. Препараты просматривали с помощью сканирующей приставки электронного микроскопа JEM-100) CX (ИФР АН СССР).

При совместимой комбинации паразита и растения-хозяина (сорт Майя) конидии возбудителя мучнистой росы ячменя образуют первичную ростковую трубку и ростковую трубку, формирующую аппрессорий. Аппрессорий отделяется от ростковой трубки перегородкой и имеет, как правило, две небольшие лопасти, контактирующие с соседними эпидермальными клетками (рис. 1, а; см. вкл. 1). Лопасти аппрессория, а также окончания первичной ростковой трубки плотно прилегают к поверхности листа растения, двигая и, возможно, частично растворяя восковой слой (рис. 1, б). Пробождение наружной стенки эпидермальной клетки осуществляется инфекционным выростом, образующимся с нижней стороны лопасти аппрессория и апекса ростковой трубки.

Вокруг зоны контакта лопасти аппрессория и первичной ростковой трубки с эпидермальной клеткой как при совместимой, так и несовместимой комбинации растения и патогена образуются гало, проявляющиеся только при проведении цитохимической реакции на белки (рис. 2, а). Интенсивность проявления реакции снижалась после образования в клетке растения гаусториев первого порядка (рис. 2, б).

После проникновения инфекционного выроста в эпидермальную клетку образуется гаусторий первого порядка, и через 48 ч после заражения начинается интенсивное формирование вторичных гиф. Конидия после

образования гаустория не отмирает и дает начало вторичным гифам, располагающимся преимущественно вдоль антиклинальных стенок (рис. 2, б). Анализ характера распределения первичных гаусториев показал, что гаустории значительно чаще образуются в околоустьичных клетках (58 %) и реже в основных клетках эпидермиса (42 %). Образование гаусториев в замыкающих клетках устьиц ячменя не наблюдалось.

Высокое содержание белка в конидиях, аппрессориях, гаусториях, в апексах вторичных гиф, а также в гало выявляет зоны повышенной синтетической и ферментативной активности у патогена и растения-хозяина при совместимой комбинации.

При несовместимой комбинации паразита и растения-хозяина (мутант 792—9) развитие возбудителя мучнистой росы имело свои особенности, проявляющиеся уже через 24 ч после заражения. Значительное число конидий останавливалось в своем развитии на стадии образования аппрессориев. Наряду с конидиями, образующими первичные ростковые трубки и аппрессории, встречались также, которые имели по 3—5 небольших ростковых трубок и не формировали аппрессориев. Через 48 ч после инокуляции количество сформировавшихся гаусториев на единицу площади листа было незначительным (0,4 гаустория/см² листовой поверхности) по сравнению с восприимчивым растением (66 гаусториев).

Применение метода сканирующей электронной микроскопии позволило наблюдать отслоение доластей аппрессория от поверхности эпидермальных клеток листа после несостоявшегося проникновения, что приводило к отмиранию проросших конидий (рис. 3, а—в; см. вкл. II). У некоторых проросших конидий наблюдалось израстание — увеличение размера ростковой трубки, предшествующей формированию аппрессория (рис. 4, а, б) и появление дополнительных выростов у аппрессория (рис. 4, в).

При несовместимой комбинации жизнеспособность конидиального инокулюма значительно снижалась. Отслоение доластей аппрессория или нарушение дифференциации инфекционных структур приводило к тому, что конидия сильно обеднялась содержанием, и в частности, белками, цитоплазма ее вакуолизировалась. Наибольшее количество белка при этом обнаруживалось (спустя 24 ч) в аппрессориях, в зонах непосредственного контакта с растением-хозяином, что провоцировало непроизводительные ростовые процессы у проросшей конидии — удлинение ростковых трубок, предшествующих образованию аппрессория, или появление дополнительных выростов аппрессория. У единичных конидий с типичными инфекционными структурами — аппрессорием и гаусторием через 48 ч обнаруживалось небольшое количество белка, что, по-видимому, являлось причиной менее обильного развития вторичных гиф.

При несовместимой комбинации наиболее часто и значительно чаще, чем при совместимой, проявлялось увеличение размера ядра пораженной эпидермальной клетки растения и его таксис к аппрессорию, чем при совместимой комбинации.

Таким образом, в результате проведенных исследований были выявлены морфобioлогические особенности в развитии конидиального инокулюма гриба *E. graminis* f. sp. *hordei*, зависящие от уровня совместимости паразита и растения-хозяина. Установлено, что при несовместимой комбинации наблюдаются явное угнетение развития патогена на поверхности листа растения-хозяина и снижение инфицирующей способности конидий, выражающееся в увеличении числа ростковых трубок, не формирующих аппрессориев, израстании ростковых трубок, предшествующих аппрессориям, появлении дополнительных выростов у аппрессориев; отслоении их доластей после несостоявшегося проникновения и уменьшении количества первичных гаусториев.

Литература

- Куно Х. Первичные ростковые гифы конидий *Erysiphe graminis*. — В кн.: Инфекционные болезни растений. М.: Агропромиздат, 1985, с. 54—69. — Пирс Э. Гистохимия. М.: ИЛ, 1962. 944 с. — Ращаль И. Д., Васильев В. В. Эффективность различных способов количественной оценки пораженности растений ячменя мучнистой росой. — Изв. АН ЛатвССР, 1982, № 11, с. 104—107. — Шервал Р. Т., Вэнс К. П. Первые изменения в клетках эпидермиса при проникновении паразита. — В кн.: Инфекционные болезни растений. М.: Агропромиздат, 1985, с. 34—54. — Andersen J. B., Torp J. Quantitative analysis of the early powdery mildew infection stages on resistant barley genotypes. — J. Phytopathol., 1977, vol. 115, N 2, p. 173—186. — Carver G. L. W. Histology of infection by *Erysiphe horrida* in spring barley lines with various levels of partial resistance. — Plant Path., 1986, vol. 35, N 2, p. 232—240. — Kuno H., Aoki J. R., Isizawa H. W. Elemental structure of barley coleoptile papillae in relation on their ability to prevent penetration by *Erysiphe graminis*. — Physiol. Molec. Plant Pathol., 1980, vol. 20, N 1, p. 69—79. — Kuno H., Aoki K., Isizawa H. Cytological studies on the early stages of infection of barley and wheat. XI. Autofluorescence and changes at penetration sites of zoospores of *Erysiphe graminis* horrida and *Erysiphe polygoni* on coleoptiles. — Can. J. Bot., 1983, vol. 61, N 9, p. 1535—1539.

Главный ботанический сад АН СССР
Москва

Получено 5 VII 1987

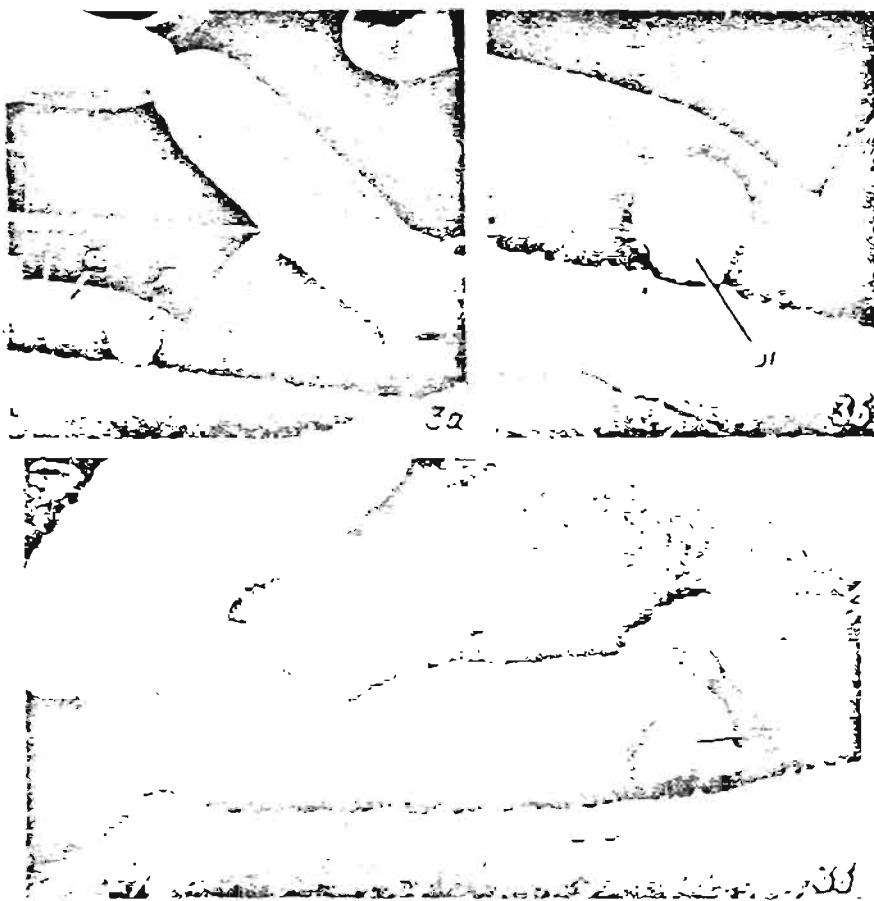


Рис. 3. Развитие *E. caryocytus* в области протока молочной железы при исследовании комбимедом. По Х. — 24 микрон (а, б, в).

Изображены отдельные области препарата. 1 — толщина эпителиальной оболочки. 2 — 3 — 2,0 мкм, 4 — 4,0 мкм, 5 — 4,0 мкм.

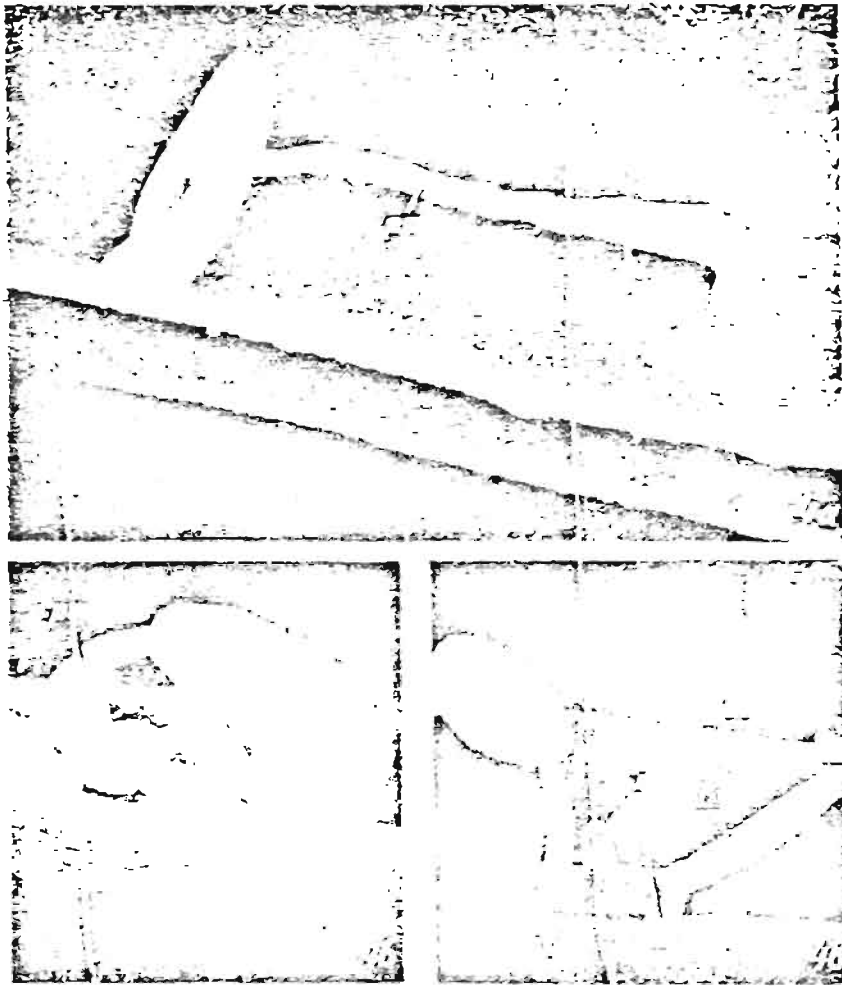


Рис. 4. Разрезы Σ и Σ' в месте повреждения трубы в месте ее соединения при известной комбинации

Наблюдения и анализ разрывов трубы, проведенный автором при исследовании модели при различных условиях, позволил установить, что в месте повреждения трубы при известной комбинации параметров σ и τ происходит процесс, подобный процессу, происходящему в месте повреждения трубы при известной комбинации параметров σ и τ .

tributed between its parts. The stimulation effect on physiological processes and donor-acceptor relations between the flag leaf and panicle in rice is not exerted earlier than 5 days after the treatment.

1. *Альтергоф В. Ф., Сидельникова И. В.* Сигнализация картофеля // *Метод. рекомендации* — Новосибирск, 1975. — С. 20—21.
2. *Бурей В. Ф.* Некоторые вопросы эффективности сеникации риса // *Проблемы земледелия Сибири*. Вестн. науки. — 1984. — № 2. — С. 15—18.
3. *Заблудова Г. В., Пироткина М. И.* Влияние условий разных ярусов на рост и развитие растений // *Докл. АН СССР* — 1967. — 57, № 7. — С. 723—726.
4. *Корнилова А. А.* Влияние величины стебле-мультиклеточных органов на формирование урожая у некоторых сортов пшеницы. *Тав. журн.* — 1934—36. вып. 6. — С. 1037—1049.
5. *Лизанов А. А., Бондарева В. П.* Фитологическая роль стеблевых органов риса в формировании и сохранении урожая // *Физиология растений* — 1984. — 11, вып. 3. — С. 391—397.
6. *Махоткина Г. А.* Угнетение паренхимы вегетативных органов и обростки на рисе // *Докл. АН СССР*. — 1973. — 25 с.
7. *Тарчевский И. А., Мухоморова А. И., Викторовская А. А.* К вопросу о перераспределении ассимилятов у растений при условиях минимального питания на этапе стресса // *Транспорт ассимилятов и физиология водного обмена у растений* — Владивосток, 1973. — С. 174—178.
8. *Четверикова В. А.* Влияние гормонов на развитие и старение растений // *Вопросы физиологии в соевом производстве*. Биохимические исследования в соевом производстве Дальнего Востока. — Владивосток, 1973. — С. 49—60.
9. *Чижов Б. А.* Особенности роста листьев яровой пшеницы и влияние на них азотного питания // *Докл. АН СССР*. — 1919. — 52, № 4. — С. 361—364.

Получено 25.11.86

УДК 581.143—633.13

ДЕЙСТВИЕ ЭКЗОГЕННОГО ГИББЕРЕЛЛИНА НА ПРОРОСТКИ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНОГО И ВЫСОКОРОСЛОГО СОРТОВ ЯЧМЕНЯ

С. А. КАЛЛЕР, Н. А. ЛАМАН

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купцова Академии наук БССР
220733 Минск 71, ул. Академическая, 27*

И. Д. РАШАЛЬ

*Институт биологии Академии наук Литвы ССР
220021 Саласкис, ул. Мисра, 3*

Изучалось действие растворов гибберелловой кислоты (ГК) различных концентраций на линейный рост колёбчатой, листьев и корней, а также накопление в них биомассы у проростков двух разновидностей, различающихся по высоте стебля. Опыт проведен в отсутствие освещения. Показано, что для короткостебельного генотипа с темной карликовой облики характерны относительно слабая стимуляция роста наземных органов под влиянием ГК и в то же время более сильное ингибирование роста корней по сравнению с длинностебельным генотипом. Отмечено также, что как при обработке ГК, так и в контроле растения короткостебельного генотипа отличаются довольно высоким уровнем накопления биомассы в единице длины корней, тогда как темп формирования наземных органов у них относительно низкий.

Изучению взаимосвязи между генетической и гормональной регуляцией роста растений посвящено большое количество исследований. Одним из аспектов этой проблемы является оценка ростовой реакции карликовых и высокорослых морфотипов на вводимые извне фитогормоны, в частности гиббереллин, который регулирует рост стебля и других наземных органов. Результаты работ, проведенные в таком плане, показывают, что чувствительность к экзогенному гиббереллину детерминруется генетически и в то же время зависит от действия внешних факторов, физиологического состояния растений, видов и сроков обработки [2, 5].

Между тем в проведенных опытах мало внимания уделялось самому начальному периоду жизни растений, когда преобладает гетеротрофный тип питания. Кроме того, обычно объектом изучения действия

гиббереллина является надземные части растений, тогда как формирование их корневых систем под влиянием этого фитогормона исследовалось сравнительно мало.

Методика

В опыте изучали растения сорта Брахитик, который имеет ген карликовости *br*, характеризуется наличием короткой соломки и слабым развитием корневой системы, а также низкой сортовой продуктивностью, и длинностебельный сорт Майя с хорошим развитием корневой системы и высокой продуктивностью [4].

Семена после стандартной обработки переживали водогрей и 2-часового замачивания в воде прораставали на фильтровальной бумаге в термостате при температуре 20°C в темноте. Воздействию гиббереллиновой кислоты (ГК) подвергали 3- и 4-дневные проростки, которые по одному помещали корнями в водные растворы фитогормона в концентрациях 1, 10 и 100 мг/л, также выдерживали в темноте при температуре 20°C. В контроле проростки выращивали в этих условиях на дистиллированной воде. Через сутки в контрольных и опытных вариантах в течение четырех дней ежедневно измеряли длину coleoptили, первого всходящего листа, главного (самого длинного) коридишевого корня каждого проростка. Наряду с этим в конце опыта определяли биомассу целых листьев и вырезанных 10-сантиметровых отрезков.

Результаты и обсуждение

В таблице приведены данные об изменении линейных размеров органов проростков сортов Майя и Брахитик, обработанных ГК с 3-дневного возраста. Показано, что длина coleoptилей растений обоих сортов незначительно изменялась при обработке фитогормоном. Достоверная стимуляция роста coleoptилей обнаружена только у сорта Майя при концентрации ГК 10 мг/л. Что касается листьев, то их линейные размеры под действием гиббереллина увеличились. У сорта Майя этот эффект проявлялся в основном при обработке в концентрациях 1 и 10 мг/л, а у сорта Брахитик — 1, 10 и 100 мг/л. В ходе опыта у растений обоих сортов отмечено постепенное увеличение длины первого листа под действием ГК во всех исследуемых концентрациях, причем максимальное возрастание зафиксировано через два дня инкубирования в растворах фитогормона. Как в контрольном, так и в опытном варианте сравнительно большими размерами coleoptилей и листьев характеризовались проростки сорта Майя. Так, под действием ГК в концентрации 1 мг/л через двое суток наблюдений длина первого листа у растений сорта Майя равнялась 13,27 см, у Брахитика — 7,86 см, что составило соответственно 132 и 121,1 % от контроля. Аналогичные генотипические различия сохранились и при действии ГК в концентрациях 10 и 100 мг/л.

Анализ изменений линейных размеров главного корня проростков сортов Майя и Брахитик показывает, что у первого при низких и средних концентрациях гиббереллина этот показатель оставался на уровне контроля и лишь при действии наиболее высокой концентрации ГК отмечена тенденция ингибирования роста корней, хотя и в этом случае отличие от контроля не было достоверным. У растений сорта Брахитик достоверное подавление гиббереллином роста корней проявилось при концентрациях ГК 10 и 100 мг/л.

Влияние гиббереллина на ростовую реакцию 4-дневных проростков менее значительно по сравнению с проростками, помещенными в растворы фитогормона с 3-дневного возраста. Кроме того, только у растений сорта Майя действие ГК на размеры coleoptилей и листьев было достоверным (таблица).

На рисунке представлены сведения о накоплении биомассы растениями сортов Майя и Брахитик. Показано, что как в контроле, так и при обработке ГК у растений сорта Майя накопление биомассы листьев интенсивнее по сравнению с сортом Брахитик. Однако различия в величине биомассы, рассчитанной на 10-сантиметровые отрезки листа, у обоих сортов незначительны.

Во всех вариантах опыта биомасса корней растений сортов Майя и Брахитик была практически одинаковой, но при расчете на 10-сан-

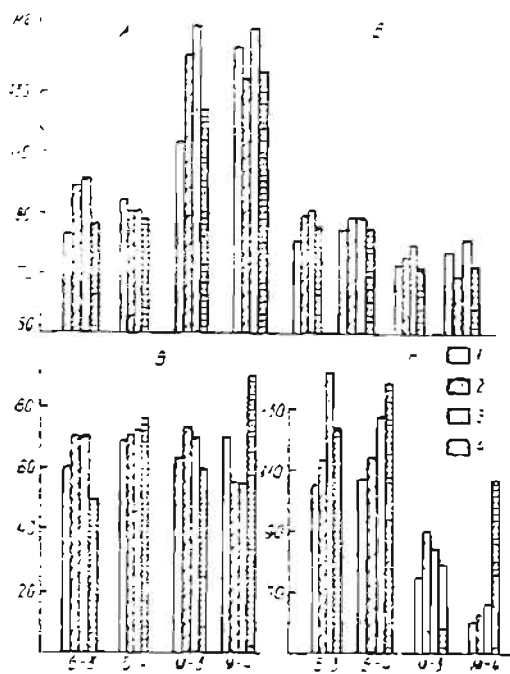
| День учета | Концентрация ГР, мг/л | Колоситили | Листья | Корни |
|----------------------------|-----------------------|------------|-------------|------------|
| <i>5-дневные проростки</i> | | | | |
| Сорт Майя | | | | |
| 1 | Контроль | 4,08±0,15 | 6,42±0,36 | 6,36±0,53 |
| | 1 | 4,19±0,18 | 8,65±0,46* | 7,10±0,59 |
| | 10 | 4,37±0,16 | 8,15±0,34 | 7,07±0,49 |
| | 100 | 4,29±0,12 | 7,98±0,33 | 5,70±0,50 |
| 2 | Контроль | 4,18±0,15 | 10,05±0,61 | 7,07±0,77 |
| | 1 | 4,38±0,08 | 13,27±0,50 | 7,26±0,74 |
| | 10 | 4,69±0,18* | 13,33±0,43* | 7,62±0,44 |
| | 100 | 4,52±0,15 | 12,00±0,35 | 5,98±0,62 |
| 3 | Контроль | 4,15±0,15 | 12,85±0,95 | 7,85±0,89 |
| | 1 | 4,41±0,12 | 16,28±0,50* | 7,20±0,65 |
| | 10 | 4,81±0,17* | 16,67±0,41* | 7,90±0,83 |
| | 100 | 4,50±0,11 | 14,89±0,37 | 6,45±0,85 |
| 4 | Контроль | 4,17±0,15 | 15,15±0,16 | 8,51±0,85 |
| | 1 | 4,41±0,12 | 18,46±0,61 | 7,93±0,65 |
| | 10 | 4,81±0,17* | 18,90±0,50* | 8,10±0,75 |
| | 100 | 4,50±0,11 | 16,70±0,49 | 7,46±0,79 |
| Сорт Брахитик | | | | |
| 1 | Контроль | 3,05±0,13 | 4,20±0,20 | 5,01±0,41 |
| | 1 | 3,15±0,07 | 4,83±0,18* | 5,11±0,37 |
| | 10 | 3,19±0,09 | 4,83±0,05* | 4,07±0,17 |
| | 100 | 3,18±0,12 | 4,83±0,16* | 4,10±0,27* |
| 2 | Контроль | 2,98±0,12 | 6,49±0,32 | 5,24±0,47 |
| | 1 | 3,06±0,02 | 7,86±0,23* | 5,36±0,43 |
| | 10 | 3,14±0,09 | 7,97±0,20* | 4,34±0,12 |
| | 100 | 3,12±0,10 | 7,47±0,28* | 4,00±0,26* |
| 3 | Контроль | 3,10±0,13 | 8,28±0,40 | 5,63±0,51 |
| | 1 | 3,18±0,05 | 9,71±0,36* | 5,80±0,45 |
| | 10 | 3,16±0,09 | 9,55±0,32* | 4,46±0,24* |
| | 100 | 3,16±0,11 | 8,72±0,34 | 4,12±0,27* |
| 4 | Контроль | 3,10±0,13 | 9,90±0,44 | 5,78±0,54 |
| | 1 | 3,18±0,05 | 11,01±0,39 | 6,11±0,50 |
| | 10 | 3,16±0,09 | 10,96±0,48 | 4,76±0,24 |
| | 100 | 3,16±0,11 | 9,94±0,48 | 4,11±0,28* |
| <i>4-дневные проростки</i> | | | | |
| Сорт Майя | | | | |
| 1 | Контроль | 4,98±0,12 | 11,35±0,23 | — |
| | 1 | 4,22±0,38 | 12,24±0,58 | — |
| | 10 | 4,90±0,14 | 12,83±0,51* | — |
| | 100 | 4,70±0,10 | 12,20±0,38 | — |
| 2 | Контроль | 5,92±0,14 | 14,77±0,30 | — |
| | 1 | 4,61±0,16* | 15,79±0,72 | — |
| | 10 | 4,90±0,15* | 16,80±0,76* | — |
| | 100 | 4,80±0,07* | 15,41±0,50 | — |
| 3 | Контроль | 5,02±0,14 | 17,64±0,36 | — |
| | 1 | 4,22±0,38 | 18,16±0,96 | — |
| | 10 | 4,90±0,15 | 19,10±1,10 | — |
| | 100 | 4,80±0,07 | 17,23±0,64 | — |
| 4 | Контроль | 5,02±0,14 | 19,00±0,44 | — |
| | 1 | 4,22±0,38 | 19,29±1,02 | — |
| | 10 | 4,90±0,15 | 20,10±1,11 | — |
| | 100 | 4,80±0,07 | 18,41±0,68 | — |

* Различия по сравнению с контролем достоверны.

тиметровые отрезки корней у сорта Брахитик она оказалась немного выше.

Анализ полученных экспериментальных данных позволяет заключить, что различные органы ячменя на разных этапах развития растений неодинаково реагируют на экзогенный гиббереллин. Под его влия-

нием линейные размеры coleoptилей изменяются незначительно, рост листьев стимулируется, а размер корней при действии высоких концентраций ГК ингибируется. Приведенные результаты согласуются со сведениями, имеющимися в литературе. Так, слабая реакция на гиббереллин coleoptилей объясняется тем, что у этого быстрорастущего органа меристематические ткани функционируют непродолжительное время



(8—10 ч) [7]. Стимулирующее действие на линейный рост листьев связано с активацией как деления, так и растяжения клеток [2]. Что касается влияния гиббереллина на рост корней, то данные по этому вопросу противоречивы. При обработке фитогормонным индуктантами растений часто наблюдается угнетение роста корневой системы, тогда как

Накопление биомассы (мг) в целых проростках (А) и их 10-сантиметровых отрезках (Б), а также в целых корнях (В) и их 10-сантиметровых отрезках (Г) у растений сортов Брахитик и Майя под влиянием ГК: 1 — контроль; 2, 3, 4 — ГК в концентрациях 1, 10 и 100 мг/л соответственно; М-3, М-4 — растения сорта Майя, подвергнутые воздействию ГК с 3- и 4-дневного возраста; Б-3, Б-4 — то же, но растения сорта Брахитик

при действии на изолированных органах оно не обнаруживается [4]. Установлено, что экзогенный гиббереллин обуславливает отрицательную корреляцию не только между скоростью роста корня и листа проростка, но и величиной митотического индекса [6].

Сопоставление сортовой реакции на обработку ГК позволило обнаружить, что в условиях проводимого опыта у короткостебельного сорта Брахитик, несущего ген карликовости, линейные размеры наземных органов проростков под действием ГК увеличиваются менее активно, чем у длинностебельного сорта Майя. Между тем имеется достаточно литературных данных о том, что растения ячменя с различными генами карликовости сильно реагируют на экзогенный гиббереллин, в том числе и растения сорта Брахитик [3, 7—9]. В некоторых случаях это объясняется тем, что ген карликовости детерминирует ограниченное содержание в тканях физиологически активного гиббереллина [8, 9].

Описанные расхождения в результатах можно объяснить несколькими причинами. Одна из них, видимо, заключается в том, что указанный в данной работе опыт проводился в темноте, а в этих условиях действие гиббереллина как стимулятора роста менее эффективно и реализуется через механизмы, отличные от действующих на свету [2]. Об этом свидетельствует и тот факт, что под влиянием ГК относительное удлинение проростков обоих исследованных сортов, особенно Брахитик, в данном опыте было значительно меньше, по сравнению с другим (вегетационным) опытом, проведенным нами с аналогичными концентрациями ГК при естественном освещении. Так, в условиях последнего длина листа 5-дневных проростков сорта Брахитик в контроле составила 1.64 см, при обработке ГК — 4.73 см (288.4 % от контроля), у сорта Майя — соответственно 3.49 и 7.64 см (218.9 % от контроля). Возможно также, что сравнительно невысокая ростовая чувствитель-

роста короткостебельного сорта Брахитик на обработку ГК в описываемом опыте связана не только с отсутствием освещения, но и с другими различиями в условиях выращивания растений в вегетационном и лабораторном опытах, а также с неодинаковыми способами обработки растений ГК (в вегетационном опыте семена замачивали в растворах ГК).

Интересным, на наш взгляд, является тот факт, что у растений короткостебельного сорта Брахитик под действием ГК рост корневой системы угнетается сильнее по сравнению с длинностебельным сортом Майя. В литературе подавление роста корней интактных растений под влиянием гиббереллина объясняется усилением конкуренции между надземными и подземными органами за пластические вещества вследствие более активного их потребления на удлинение надземных частей растений [1]. Возможно, у сорта Брахитик в нашем опыте эта конкуренция и обусловленное ею отрицательное действие гиббереллина на рост корней выражены сильнее.

В условиях проведенного опыта исследуемые сорта ячменя различались не только по изменению ростовых корреляций между надземными и подземными органами под влиянием ГК, но и по соотношению темпов линейного роста этих органов и характеру распределения в них пластических веществ. У проростков сорта Брахитик темпы накопления биомассы в корнях выше, чем скорость их удлинения, поэтому биомасса 10-сантиметровых отрезков корней оказывается большей, чем у сорта Майя. Отличительной особенностью последнего является довольно высокий темп накопления биомассы в надземной части растения, вследствие чего даже на фоне активно протекающих ростовых процессов содержание биомассы в единице длины проростка сорта Майя почти не уступает этому показателю у сорта Брахитик, удлинение листьев которого под действием ГК сравнительно ниже.

Приведенные данные показывают также, что у обоих сортов ростовая реакция проростков на действие ГК в гораздо большей степени проявляется у растений, подвергнутых действию фитогормонов 3-дневного возраста. Это подтверждает тот факт, что в проявлении эффекта ГК важное значение имеет возраст растения. Не исключено, что отмеченные различия обусловлены возможным в нашем опыте травмированием корневой системы проростков при переносе их на растворы ГК, которое наиболее вероятно у 4-дневных проростков, поскольку их корни длиннее и массивнее, чем у 3-дневных.

SUMMARY

The Effect of Exogenic Gibberellin on Seedlings of Short-Stalked and Tall-Stalked Barley Cultivars Kaller S. A., Laman N. A., Rashal I. D. Solutions of gibberellic acid (GA) of different concentrations were studied for their effect on the linear growth of coleoptiles, leaves and roots. Accumulation of biomass in these organs was examined in plants of two genotypes differing in the stalk height. The experiment was conducted without illumination. It is shown that a short-stalked genotype with dwarf gene *br* is characterized by a relatively weak stimulation of over ground organs' growth under the effect of GA and at the same time by a stronger inhibition of roots' growth as compared to a tall-stalked genotype. It is also found that both GA-treated and control plants of the short-stalked genotype differ in a rather high level of biomass accumulation in unit of root length, whereas the formation rate of overground organs in them is relatively low.

- 1 Галибин К. Э. Влияние гиббереллина и ауксина на рост первого листа и корнеобразование у отрезков кукурузы // Докл. АН СССР.— 1962.— 145, № 4.— С. 941—944.
- 2 Миромзон Г. С., Агнестикова В. Н. Гиббереллины.— М.: Наука, 1984.— 206 с.
- 3 Радаль И. Д., Озолина Г. Р., Тюрягин И. В. Влияние физиологически активных соединений на ювенильный рост короткостебельных мутантов ячменя // Тез. докл. 66-й науч.-координац. совещ. по эксперим. мутагенезу с.-х. растений.— Хмань, 1965.— С. 72—73.

4. Равиль И. Д., Фейзилова В. Ф. Изменение содержания длины стебля и прочности корневой системы у ячменя методом экспериментального мутагенеза. Спех. биология.— 1984— № 4.— С. 48—51.
5. Рост растений и его регуляция (генетические и физиологические аспекты).— Кишинев: Штиинца, 1985.— 222 с.
6. Садыкская Р. А., Говридзе Н. С. Митотический индекс в тканях проростков ячменя и эффект гиббеллиновой кислоты. Овотароз.— 1977— № 4.— С. 389—396.
7. Свараченко Р. А., Подгонова Ф. Н., Сидорова Н. А., Любимцева Н. В. Влияние бромфеноксида и гиббеллины на ранние стадии развития ячменя. Докл. АН СССР.— 1980.— 250, № 2.— С. 508—511.
8. Sadz R. A. Effect of gibberellins on the level of endogenous gibberellins in barley // Jap. J. Agric. Sci.— 1972— 47, N 6— P. 423—430.
9. Sadz R. A. Gibberellin relationships in a dwarf mutant of barley: brachytic (br₂) // Jap. J. Agric. Sci.— 1980— 55, N 6— P. 753—756.

Получено 11.05.87

УДК 58.001.01

ФОТОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ ЛИСТЬЕВ ЗДОРОВОГО И БОЛЬНОГО ВИЛТОМ ХЛОПЧАТНИКА

К. М. ДЖОЛДАСОВА, И. Г. АХМЕДЖАНОВ, Е. Е. ГУССАКОВСКИЙ,
А. К. КАСЫМОВ

Институт физиологии Академии наук УзССР
700095 Ташкент 95, ул. А. Ниязова, 1

М. Х. АВАЗХОДЖАЕВ

Институт экспериментальной биологии растений Академии наук УзССР
700125 Ташкент 125, ул. Ф. Ходжаева, 28

Исследовали спектры люминесценции основной жилки листьев интактного и зараженного вилтом хлопчатника районированного сорта Ташкент 1. Люминесцирующие хромофори основной жилки листа хлопчатника можно разделить на два класса: первый — с максимумом спектра люминесценции при 430—440 нм и наибольшим возбуждением при 310—340 нм и второй — с максимумом спектра в области 460—470 нм с преимущественным возбуждением при 360—370 нм. Предполагается, что сдвиги в спектрах люминесценции после заражения хлопчатника вилтом отражают изменения в составе фенольных соединений, которые могут определять люминесценцию основной жилки листа в этой области спектра. Вариация коэффициентов корреляции спектров люминесценции может использоваться для идентификации здорового и пораженного растения.

Физиологическое состояние растений можно диагностировать люминесцентными методами анализа в связи с их высокой чувствительностью, информативностью и возможностью исследования без нарушения структуры биологического объекта [5]. Для успешного решения задачи необходимо выявить те естественные метки в растении, люминесцентные характеристики которых могли бы характеризовать его физиологическое состояние [4, 7, 9]. Есть основания полагать, что изменения физиологического состояния хлопчатника, вызываемые патогеном *Verticillium dahliae* Kleb, приводят к сдвигам в составе и содержании фенольных соединений в тканях растительного организма, которые могут определять люминесценцию основной жилки листа, обладая ярко-голубой флуоресценцией [1]. Поэтому целью настоящей работы явилось изучение фотолюминесценции основной жилки листовой пластинки хлопчатника при вилтовом поражении.

Методика

Объект исследования — листья вилтоустойчивого районированного сорта хлопчатника группы Ташкент. Растения хлопчатника выращены на простерилизованном субстрате, обогащенном питательной смесью. В фазе 6—7-ми настоящих листьев проведено искусственное заражение растений дозированным конкулюмом расы-2 гриба *Verticillium dahliae* Kleb [1].

Botanical Garden
of the Latvian Academy of Sciences
and Institute of Biology

KARLIS BUIVIDS and ISAAC RASCHAL

Interaction of the forms *Erysiphe graminis* DC f. sp. *hordei* March. and *Ustilago nuda* (JENS.) ROSTR. with barley

Maintenance of resistance in plants is a feature characteristic of pathogens rather than of host plants. Yet, biological peculiarities of plants and related pathogens cause loss of resistance to phytopathogenic fungi in varieties. Precision of prognostication, speed and limits of their interaction determine the tactics and perspectives of the origination of new resistant forms and of the cultivation and replacement of the one or other variety.

Material collected in Latvia from 1970 to 1986 was used to investigate the character of interdependence of the genotypes of loose smut (*Ustilago nuda* [JENS.] ROSTR.) and powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC f. sp. *hordei* MARCH.) with barley. The structure of fungus populations and its dependence on the type and resistance level of host plants were determined. Preliminary results about the identification of the races of powdery mildew and loose smut according to the principle of hierarchy were published earlier by BUIVIDS et al. (1984).

The ecotypical structure of 132 samples of *U. nuda* was determined; four cultures of fungi were used to investigate the interaction between fungus and plant. To exclude the admixture of spores of black loose smut (*U. nigra* Tapke), the spore samples were determined according to the character of mycelium development on an artificial medium. Investigations revealed that in the result of form-building processes (7fold reinoculation) accumulation of virulent genotypes of the fungus took place on practically resistant varieties whose resistance was determined by nuclear genes.

The system *Hordeum* - *Erysiphe* represented the most pronounced interdependence between host plants and pathogen. Thus, at the beginning of cultivation many varieties, including those selected in the GDR and in Sweden (Rupal, Nadja, WW-6320, Sv-66905, Ida, Linga, etc.) practically were not infected with powdery mildew. However, in some years they lost resistance, which may be explained by form-building processes in the pathogen populations, and by possible absence of corresponding races of fungus in the places of origin of these varieties. Resistance to *U. nuda* was completely absent among the commercial varieties (Table 1).

Genetic analysis of the isolates of *E. graminis* was carried out on the test assortment, including 28 varieties and permitting to determine virulence of the parasite towards 22 different resistance genes of barley to powdery mildew. The studies revealed that the Latvian population of the pathogen was highly virulent; the isolated new pathogen races contained no less than 10 genes of virulence, but all the isolates collected in 1981 and 1986 were virulent to genes M1-a9, M1-g, M1-h, M1-k, M1-

Table 1
Level of infection of some artificially infected commercial barley varieties

| Inoculation | | Pollination | |
|-------------|-------------------|-----------------|------------------|
| Variety | Infected plants % | Variety | Smutted plants % |
| Abava | 62 | Abava | 3- 8 |
| Agra | 37 | Maja | 1- 2 |
| Ars | 52 | Vairogs | 2-12 |
| Auksiniai-3 | 84 | | |
| Bode | 30 | Linga | 2- 4 |
| Ida | 50 | Ida | 3- 9 |
| Linga | 75 | Saima (WW-6320) | 2- 7 |
| Gunhild | 23 | Nadja | 5-10 |
| Sv-66905 | 26 | Sv-66905 | 1- 5 |

(1402) and M1-(CP). In comparison with 1981, the frequency of races overcoming resistance genes M1-a12, M1-a14 and M1-(501) rose in 1986, while the frequency of races overcoming genes M1-a7, M1-n and M1-p declined, i.e., there was dependence of the racial structure of pathogen on the host plant genotype (Table 2).

According to NOVER's classification, the majority of the collected races corresponded to the racial group C. Consequently, the origination of barley forms characterized by long-term preservation of resistance to *U. nuda* on the basis of plants similar to those we used is non-perspective. At the same time, usage of resistance donors containing genes of types Un₃, Un₆ and Un₇ as well as Un₈, according to our observations determines the absence of plants infected by loose smut even with developed pathogen mycelium in grains. The most effective protection from all the races of *E. graminis* found in Latvia is provided by the resistance factor present in varieties Algerian 1179 and Chinermé.

A number of resistant forms were obtained in the process of origination, using donors which condition both form-specific and non-specific resistance to *E. graminis* and *U. nuda*. In the crossing combination (Nadja × St 9991 × K50) universally susceptible and hypersensitive towards *U. nuda*, forms of barley were isolated in F₅ and their preservation confirmed to F₈.

Summary

Maintenance of resistance in plants is closely related with the precise determination of the origin, development and limits of genes for virulence and genes for resistance, respectively. To investigate these problems, extensive material collected from 1970 to 1986 was examined for the race structure of populations of loose smut (*Ustilago nuda*) and powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*) of barley, and used for testing the resistance of the current wheat assortment. No resistance to *U. nuda* was found in the varieties under review. *E. graminis* f. sp. *hordei* was virulent to the resistance genes M1-a9, M1-g, M1-h, M1-k, M1-(1402) and M1-(CP). The

Table 2
Distribution of virulence among the isolates of powdery mildew pathogen collected in 1986

| No. of variety of test assortment | Genes of resistance | Isolates collected from varieties | | | | | | Total |
|--|---------------------|-----------------------------------|-------|--------|-------|--------|----------|---------|
| | | Nadja | Saima | Abava | Linga | Omskas | Sv 66905 | |
| Total number of isolates | | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| Among them: virulent to separate varieties of test assortment: | | | | | | | | |
| 1 | Ml-a1 | 11 | 9 | 10 | 9 | 8 | 5 | 52 |
| 2 | ? | 0 | 0 | 1 | 5 | 0 | 1 | 7 |
| 3 | Ml-a1, Ml-at | 0 | 0 | 0 | 0 (8) | 0 | 0 | 0 (54) |
| 4 | Ml-at | 4 | 1 | 6 | 3 | 2 | 3 | 19 |
| 5 | Ml-at+? | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| 6 | Ml-h | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 7 | Ml-(501) | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 8 | Ml-a3 | 1 | 0 | 2 | 4 | 3 | 0 | 10 |
| 9 | Ml-a3 | 1 | 0 | 0 | 4 | 3 | 0 | 8 |
| 10 | Ml-a5 | 11 | 2 | 7 | 1 (8) | 3 | 3 | 27 (54) |
| 11 | Ml-a10 | 10 | 10 | 10 | 1 | 5 | 5 | 41 |
| 12 | Ml-a11 | 6 | 6 | 9 | 4 | 8 | 2 | 35 |
| 13 | Ml-a12 | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 15 | Ml-k | 12 | 10 | 10 | 8 | 7 | 5 | 52 |
| 16 | Ml-k | 12 | 10 | 10 | 4 | 6 | 5 | 47 |
| 17 | Ml-a9 | 12 | 10 | 9 (9) | 4 (8) | 5 | 5 | 45 (52) |
| 19 | Ml-ra | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |
| 20 | Ml-(1402) | 10 | 9 | 7 (9) | 9 | 8 | 5 | 48 (53) |
| 21 | ml-03 | 2 | 0 | 1 (9) | 0 | 0 | 6 | 7 (53) |
| 22 | Ml-p | 11 | 5 | 11 | 5 | 4 | 4 | 40 |
| 23 | Ml-g, Ml-p + ? | 7 | 3 | 4 (10) | 2 | 7 | 2 | 25 (54) |
| 24 | Ml-g | 3 (3) | 8 (9) | 11 | 4 (7) | 5 | 4 (4) | 35 (42) |
| 25 | Ml-a7, Ml-g | 12 | 10 | 11 | 2 | 5 | 3 | 43 |
| 26 | Ml-g, Ml-(CP) | 12 | 10 | 11 | 4 | 5 | 4 | 46 |
| 27 | Ml-a6 | 12 | 10 | 11 | 4 | 5 | 5 | 47 |
| 28 | Ml-a6, Ml-a14 | 12 | 10 | 11 | 9 | 8 | 5 | 55 |

In brackets: Number of isolates whose virulence is assessed according to their relation to separate test varieties if it is smaller than the total number of isolates

portion of races capable of overcoming resistance genes Ml-a12, Ml-a14 and Ml-(501) was higher in 1986 than in 1981. Virulence towards Ml-n and Ml-p had declined.

Zusammenfassung

Titel der Arbeit: Wechselwirkung der Formen von *Erysiphe graminis* DC f. sp. *hordei* MARCH. und *Ustilago nuda* (JENS.) ROSTR. mit Gerste

Die Erhaltung der Resistenz in Pflanzen ist eng mit der exakten Ermittlung der Herkunft, der Entwicklung und der Grenzen der Virulenz- bzw. Resistenzgene verbunden. Zur Klärung diesbezüglicher Fragen wurden von 1970 bis 1986 umfangreiche Proben genommen, die Rassenzusammensetzung der Populationen des Gerstenflugbrandes (*Ustilago nuda*) und des Gerstenmehltaus (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*) untersucht sowie die Resistenz der aktuellen Weizensorten überprüft. Gegen *U. nuda* wurde im untersuchten Sortenspektrum keine Resistenz festgestellt. *E. graminis* f. sp. *hordei* war virulent gegenüber den Resistenzgenen M1-a9, M1-g, M1-h, M1-k, M1-(1402) und M1-(CP). Im Jahre 1986 war gegenüber 1981 der Anteil derjenigen Rassen erhöht, die die Resistenzgene M1-a12, M1-a14 und M1-(501) überwinden können. Die Virulenz gegenüber den Genen M1-n und M1-p war vermindert.

Резюме

Название работы: Взаимодействие между формами *Erysiphe graminis* DC f. sp. *hordei* MARCH. и *Ustilago nuda* (JENS.) ROSTR. и ячменем

Сохранение устойчивости растений тесно связано с точным определением происхождения, развития и пределов генов вирулентности или устойчивости. Для выяснения этих вопросов за период 1970–1986 гг. брали многочисленные пробы и изучали состав рас популяций пыльной головки ячменя (*Ustilago nuda*) и мучнистой росы ячменя (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*), а также проверили устойчивость актуальных сортов пшеницы. Среди изученных сортов не была установлена устойчивости к *U. nuda*. *E. graminis* f. sp. *hordei* оказался вирулентным к генам устойчивости M1-a9, M1-g, M1-h, M1-k, M1-(1402) и M1-(CP). По сравнению с 1981 г. в 1986 г. повысилась доля рас, умеющих преодолевать гены устойчивости M1-a12, M1-a14 и M1-(501). Вирулентность к генам M1-n и M1-p снизилась.

Reference

- BUIVIDS, K.; KAVACS, G.; DISHLERS, V. Identification of races *Erysiphe graminis* DC f. sp. *hordei* MARCH. and *Ustilago nuda* (JENS.) ROSTR. Schadereger in der Getreideproduktion. IV Symp. Halle (Saale), 1984, 220–222

Authors' addresses

Dr. K. BUIVIDS

Botanical Garden of the Latvian Academy of Sciences
229021 Salaspils, Latvian SSR

Dr. I. RASCHAL

Institute of Biology

ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ ГЕНОТИПОВ ЯЧМЕНЯ С ГЕНОМ КАРЛИКОВОСТИ *br* НА ЭКЗОГЕННЫЙ ГИББЕРЕЛЛИН

Изучение физиолого-генетической природы карликовости растений проводится в направлении исследования баланса фитогормонов и, в первую очередь, гиббереллина, в тканях короткостебельных и высокорослых форм, а также выявления ростовой реакции этих растений на вводимый извне фитогормон. В отношении ячменя установлено, что экзогенный гиббереллин стимулирует рост в длину междоузлий колоса и стебля у эректоидных мутантов. Причем линии, имеющие мутации в разных локусах, неодинаково реагируют на фитогормон, что связано с нарушением различных звеньев системы баланса гиббереллина и ингибиторов роста [1—3]. Так, ген карликовости ячменя *uz* подавляет биосинтез эндогенного гиббереллина [4], а ген карликовости *br* 2 блокирует путь превращения физиологически активного гиббереллина ГК₁₉ из пулового (ГК₁₉) [5].

В данной работе изучено влияние гена карликовости *br* на степень проявления реакции на гиббереллиновую кислоту в онтогенезе растений ячменя.

Материал и методика. В опыте использовали короткостебельный сорт Брахитяк с геном карликовости *br*, длинностебельный сорт Майя, а также короткостебельные линии RF 1, RF 7, RF 8, RF 15. Для родительских сортов характерна тесная сопряженность между высотой растения и прочностью корневой системы. У линий указанная корреляция разобидена с помощью индуцированного мутагенеза. Они имеют благоприятное сочетание хозяйственно ценных признаков, т. е. короткую соломинку, прочную корневую систему и продуктивность на уровне районированных сортов [6].

Обработку ГК проводили путем замачивания предварительно стерилизованных перекисью водорода семян в 0,01 %-ном растворе ГК в течение 36 ч при комнатной температуре в темноте. В контрольных вариантах семена замачивали в воде. По 80 проростков каждого варианта высаживали в ящики с почвой на глубину 3 см. Опыт проводили в вегетационном павильоне при естественном освещении. В пятидневном

возрасте, в фазах кушения и трубкования, исходя из одной схемы строения побега злака [7], определяли длину и биомассу 1-го листа, базальной (зоны кушения) и префлоральной (стеблевой) зон соответственно.

Результаты исследований и их обсуждение. Данные о влиянии гиббереллина на линейные размеры растений представлены в таблице. На стадии проростков это действие носит однонаправленный характер и проявляется в увеличении их длины у всех изученных генотипов. Максимальными размерами как в контроле, так и в опытном варианте характеризовались растения сорта Майя, хотя относительное удлинение проростков под влиянием ГК было наибольшим у сорта Брахитик (284,8%), в то время как у проростков сорта Майя эта величина составила 220%. Ростовая реакция пятидневных растений исследуемых линий была ниже по сравнению с обеими родительскими формами.

Влияние экзогенной ГК на элементы морфоструктуры различных генотипов ячменя

| Генотип | Длина, см | | | | | |
|----------|------------|--------------|----------------|-----------|--------------------|------------|
| | 1-го листа | | базальной зоны | | префлоральной зоны | |
| | К | ГК | К | ГК | К | ГК |
| Майя | 3,49±0,12 | 7,64±0,22*** | 5,3±0,4 | 8,1±0,5** | 27,6±0,9 | 28,7±1,0 |
| Брахитик | 1,64±0,06 | 4,73±0,13*** | 2,0±0,2 | 2,4±0,2 | 35,0±1,1 | 41,1±0,9** |
| RF 1 | 2,05±0,08 | 4,10±0,18*** | 4,6±0,3 | 6,2±0,5* | 29,3±1,3 | 32,3±1,3 |
| RF 7 | 1,70±0,08 | 3,23±0,14*** | 2,9±0,2 | 3,3±0,5 | 24,7±1,3 | 27,8±1,0 |
| RF 8 | 1,87±0,06 | 3,59±0,13*** | 3,5±0,3 | 5,4±0,4** | 25,2±1,3 | 28,0±0,8 |
| RF 15 | 2,23±0,11 | 3,90±0,52** | 3,7±0,3 | 3,8±0,3 | 23,7±0,9 | 23,1±1,3 |

Примечание. К — замачивание семян в воде; ГК — в растворе гибберелловой кислоты. *, **, *** Отличие от контроля достоверно при $\alpha=0,05$; 0,01 и 0,001 соответственно.

Стимулирующее влияние ГК на линейный рост вегетативных органов проявилось и на более поздних этапах развития растения, хотя и в меньшей степени. Как и в случае с проростками, степень выражения чувствительности ростовой реакции на ГК определяется особенностями генотипа.

Хотя под влиянием ГК происходило удлинение стебля всех исследованных генотипов, однако однозначный конечный результат достигается у разных генотипов неодинаковым путем. Характерным для сорта Брахитик является то, что междоузлия базальной зоны его побега практически не реагировали на ГК (таблица). Что же касается префлоральной зоны побега, то у этого сорта ее линейные размеры возросли довольно значительно. У сорта Майя, наоборот, под влиянием ГК сильно увеличилась длина базальной зоны, тогда как линейные размеры междоузлий префлоральной зоны существенно не изменились.

Исследованные линии характеризовались промежуточной реакцией на ГК междоузлий базальной и префлоральной зон в сравнении с родительскими сортами. Несколько большее удлинение междоузлий обеих зон наблюдалось у линий RF 1 и RF 8, которые отличались и более значительными размерами междоузлий базальной и префлоральной зон в контрольном варианте.

На рис. 1 представлена суммарная площадь листьев базальной зоны. Следует отметить, что хотя у всех исследуемых генотипов длина листовых пластинок под влиянием ГК увеличилась, изменение их площади носило различный характер. Так, у сорта Брахитик площадь первых трех листьев снизилась за счет более значительного уменьшения их ширины. Между тем у этого сорта суммарная площадь листьев базальной зоны (1—4-й листья) под влиянием ГК практически не изменилась, что объясняется увеличением площади 4-го листа. У сорта Майя в условиях обработки ГК поверхность листьев базальной зоны

увеличилась, причем более сильно, чем у других генотипов. У линии RF 1 площадь листьев под влиянием ГК изменялась аналогично сорту Майя, у остальных линий отмечено некоторое снижение этого показателя.

Обработка экзогенной ГК приводила к варьированию не только линейных размеров органов растений ячменя, но и к изменению биомассы целого растения и характера ее распределения по органам (рис. 2). У родительских сортов Майя и Брахитик обработка ГК вызвала противоположные изменения в ходе этих процессов. Так, у сорта Майя биомасса всего растения увеличилась в 1,4 раза, побегов кушения, листьев и междоузлий базальной зоны — соответственно в 1,3; 1,8 и 1,3 раза. У сорта Брахитик, напротив, под действием ГК происходило снижение сухой биомассы растения в целом, биомассы побегов кушения, биомассы единицы длины междоузлий как базальной, так и префлоральной зон. Это является косвенным свидетельством того, что у сорта Брахитик под действием ГК снижается темп биосинтетических процессов.

Линия RF 1 характеризовалась аналогичной сорту Майя реакцией на ГК по темпам накопления биомассы целого растения и отдельных его ор-

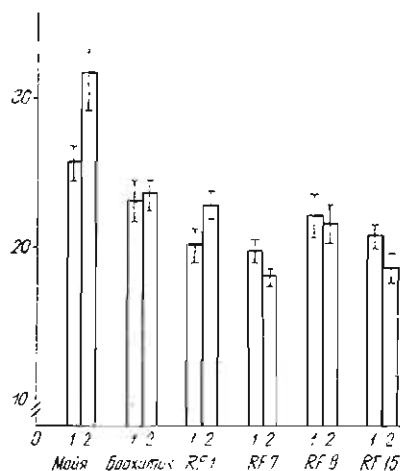


Рис. 1. Влияние ГК₃ на площадь листьев базальной зоны различных генотипов ячменя: по вертикали — см²; по горизонтали — 1 — контроль; 2 — обработка ГК₃.

ганов. У линий RF 7, RF 8, RF 15 при воздействии ГК биомасса целого растения снижалась, однако значительно слабее, чем у сорта Брахитик. В отличие от этого сорта у указанных линий масса единицы длины листьев под влиянием ГК возрастала. Кроме того, у линии RF 15 отмечена наиболее высокая активность побегообразования как в контрольном варианте, так и при обработке ГК. Доля побегов кушения в обоих случаях достигала 50 % общей биомассы растения.

Анализ приведенных результатов показывает, что короткостебельный сорт Брахитик отличается своеобразной динамикой ростовой реакции на экзогенный гиббереллин в онтогенезе. Это своеобразие заключается в том, что степень проявления реакции на ГК носит волнообразный характер: сильная ростовая чувствительность к ГК, наблюдаемая у пятидневных проростков, сменяется весьма незначительной реакцией междоузлий базальной зоны, вслед за чем вновь повышается у междоузлий префлоральной зоны. Для остальных генотипов ячменя характерен более плавный ход изменений чувствительности ростовой реакции к ГК.

Известно [5], что у карликового мутанта ячменя с геном *bg 2* нарушен биосинтез физиологически активного гиббереллина ГК₃, следствием чего является карликовый рост. Возможно, высокая чувствительность к ГК проростков ячменя в нашем опыте также обусловлена низким уровнем эндогенного гиббереллина в тканях сорта Брахитик.

Между тем в момент формирования базальной зоны побега ростовая чувствительность к ГК у сорта Брахитик значительно ослабляется. Следует подчеркнуть, что базальная зона побега хлебного злака характеризуется наличием группы коротких, в норме практически не растягивающихся междоузлий, что является важным адаптивным при-

знаком. Под влиянием некоторых факторов (загущение, глубокая заделка семян, обработка гиббереллином) отдельные или все междоузлия базальной зоны могут удлиняться. Способность к удлинению определяется нормой реакции генотипа, в частности, короткостебельные генотипы обычно в меньшей степени изменяют длину базальной зоны по сравнению с длинностебельными [7, 8].

Считается, что интенсивно растущие ткани могут испытывать дефицит в эндогенном гиббереллине, поскольку его расходование на ростовые процессы не компенсируется скоростью биосинтеза. В свою очередь при низкой активности роста биосинтез фитогормона не является

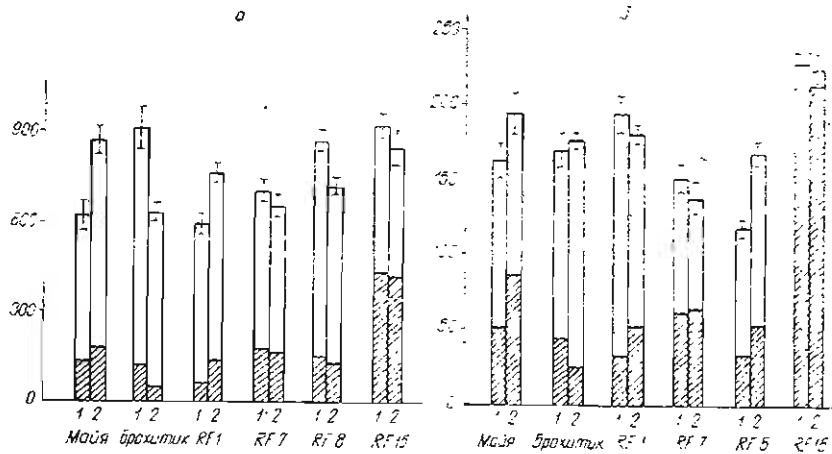


Рис. 2. Влияние GA_3 на сухую биомассу целого растения (а) и листьев (б) различных генотипов ячменя: по вертикали — мг; по горизонтали — 1 — контроль; 2 — обработка GA_3 . Заштрихованная доля боковых побегов в соответствующей массе

лимитирующим фактором, в связи с чем влияние экзогенного гиббереллина сравнительно невелико, чем, вероятно, и можно объяснить отсутствие реакции базальной зоны сорта Брахитик на ГК. Не исключено также, что в период формирования зоны кушения под влиянием гена карликовости *bg* блокируется использование гиббереллина, как это наблюдается у пшениц с генами карликовости от сорта *Nogin 10* и *Tom Thumb* [9]. Эти вопросы требуют выяснения в дальнейших исследованиях.

В период формирования междоузлий префлоральной зоны ростовая чувствительность сорта Брахитик к ГК становится значительной. Это может быть следствием снижения концентрации эндогенного гиббереллина из-за усиленного удлинения в этот период междоузлий стебля. Так, известно [5], что именно в период трубкования содержание GA_3 в тканях карликового ячменя с геном *bg 2* резко сокращается по сравнению с высокорослым генотипом, поэтому в этот период карликовые формы вновь реагируют на экзогенный фитогормон.

Что касается линий, полученных с участием сорта Брахитик и имеющих, так же как и он, короткий стебель, обусловленный геном *bg*, то их реакция на обработку ГК во все исследуемые периоды онтогенеза была менее выраженной. Это, возможно, связано с тем, что гибридные линии в отличие от сорта Брахитик характеризуются наличием хорошо развитой корневой системы, что может способствовать изменению гормонального баланса растений.

При оценке реакций растений на экзогенный гиббереллин необходимо иметь в виду два аспекта: изменение линейных размеров органов и изменение активности биосинтетических процессов. В литературе большее внимание уделяется первому из них и мало затрагивается обсуждение второго. Видимо, это связано с тем, что основное внимание селекционных программ последних десятилетий было направлено на созда-

ние короткостебельных генотипов. На наш взгляд, генотип, резко снижающий темп накопления биомассы под влиянием факторов, проводящих увеличение линейных размеров вегетативных органов (каким является и гиббереллин), не может быть продуктивным в условиях интенсивного земледелия, поскольку не в состоянии обеспечить формирующиеся ткани необходимым количеством ассимилятов. Примером такого генотипа является сорт Брахитик, который имеет низкую зерновую продуктивность, хотя устойчив к полеганию.

Гибридные линии с участием этого сорта, у которых жесткая связь между высотой растения и характером развития корневой системы разобщена, являются перспективными с точки зрения использования их как доноров устойчивости к полеганию, не приводящих к снижению уровня продуктивности, поскольку у многих из этих гибридов активность биосинтетических процессов под влиянием экзогенного гиббереллина сохраняется на относительно стабильном уровне.

Выводы. Обнаружена волнообразная ростовая реакция осевых органов растений сорта Брахитик на ГК₃ в онтогенезе. Обсуждаются возможные причины такой реакции. Для сорта Брахитик выявлено также резкое снижение накопления биомассы под действием ГК₃. Способность генотипа не снижать уровень биосинтетических процессов под влиянием стимулирующих линейный рост факторов является важной предпосылкой высокой продуктивности растений.

SUMMARY Different sensitivity of axis organs to gibberellin acid (GA₃) during ontogenesis is determined in barley, cv. Brachytic. Effect of GA₃ treatment induces a decrease of the plant biomass in cv. Brachytic and an increase of the biomass in cv. Maja, while biomass of crosslines with gene «br» changes but slightly. The ability of the genotype not to decrease the level of biosynthetic processes as affected by linear growth-stimulating factors is an important prerequisite of the plant productivity.

1. Persson J., Hagberg A. Induced variation in quantitative characters in barley. Morphology and cytogenetics erectoides mutants // *Hereditas.*— 1969.— 61, N 1/2.— P. 115—178.
2. Stoy V., Hagberg A. Effects of gibberellic acid on erectoides mutations in barley // *Ibid.*— 1958.— 44.— P. 516—522.
3. Stoy V., Hagberg A. Effects of growth regulators on ear density mutants in barley // *Ibid.*— 1967.— 58, N 3.— P. 359—384.
4. Suge H. Effects of uzu (uz) gene on the level endogenous gibberellins in barley // *Japan J. Genet.*— 1972.— 47, N 6.— P. 423—430.
5. Suge H. Gibberellin relationships in a dwarf mutant of barley: brachytic (br 2) // *Ibid.*— 1983.— 58, N 6.— P. 555—566.
6. Рашаль И. Д., Филиппка В. Ф. Изменение сопряженности длины стебля и прочности корневой системы у ячменя методом экспериментального мутагенеза // *С.-х. биология.*— 1984.— № 4.— С. 48—51.
7. Лаян Н. А., Стасенко Н. Н., Каллер С. А. Биологический потенциал ячменя (устойчивость к полеганию и продуктивность).— Минск: Наука и техника, 1984.— 215 с.
8. Лаян Н. А., Каллер С. А., Гриб С. И. О применении экзогенной гибберелловой кислоты в селекции генотипов, способных формировать высокопродуктивные и устойчивые к полеганию посевы зерновых культур // *Проблемы и перспективы селекции зерновых, зернобобовых и кормовых культур в XII пятилетке: Тез. докл. конф.* (Жодино, 13—14 нояб. 1985 г.).— Жодино, 1985.— С. 155—158.
9. Gale M. D., Marshall G. A. The nature and genetic control of gibberellin insensitivity in dwarf wheat grain // *Heredity.*— 1975.— 35, N 2 — P. 55—65.

Ин-т биологии АН ЛатвССР, Саласпилс,
Ин-т эксперим. ботаники АН БССР, Минск

Поступила 06.08.87

Isaac Rashal, Karlis Buivids, Rita Tyeryapina

GENETICAL TRENDS IN BALTIC POPULATIONS OF SOME FUNGI OF
Hordeum vulgare L. AND *Poa pratensis* L.

Loss of resistance towards the phytopathogenic fungi of new barley and Kentucky bluegrass cultivars is quite a usual result of interaction between the genetic systems of host and pathogene. However, speed and limits of this process between both powdery mildew *Erysiphe graminis* DC f. sp. *hordei* March., loose smut *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. and barley, and powdery mildew and Kentucky bluegrass is scarcely investigated.

In 1987 - 1988 the analysis of the racial structure of powdery mildew pathogene of Latvian population was proceeded. Samples of fungi were collected in sporulation phase in three sites of Latvia. 233 isolates possessing from 1 to 11 virulence genes (within the limits of the test assortment - 16 varieties) were analysed. However, virulence level of more than 70 % of isolates was from 4 to 7.

In all the 3 sites of investigation high level of virulence was characteristic of the genes Va6, Va7, Va9 and Vg which were found in more than 70 % of isolates. A number of virulence genes (Va1, Va11, Va12, Vp), depending on place and year of collection, had high to moderate frequency. Within the region effective remained the resistance genes M1-a3, m1-o and resistance of the variety 'Algerian' (M1-a + M1-at). In comparison with 1982. 1986 frequency of virulent races towards the line B P 5179 (resistance genes unknown) decreased, while quantity of races, provoking reaction of the type 0/4 in the line MC 20 (gene m1-03), increased. For the first time in Latvia races, overcoming resistance of the variety 'Algerian', are found to be of low frequency. Analysis of the reaction of the genes M1-a13 and M1-la, not investigated earlier in Latvia, revealed that both are effective factors of resistance towards powdery mildew in regional conditions, the gene M1-a13 not being subdued by any of the isolates.

Our studies included also analysis of potential susceptibility to powdery mildew of 43 forms of *Poa pratensis*, originated in Latvia and abroad, in lawn conditions when grass was mowed 3,5 cm above the ground and also of unmowed plants. In lawn conditions in 1990 varieties 'Hija', 'Novosibirskaya', 'Merion', 'Priekulu 828' were resistant while 9 forms proved to be practically resistant. Analysis of the latter revealed a considerable difference between resistance levels of mowed and unmowed grasses.

Structure of ecotypes of the Latvian population of *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. and its aggressiveness depends on the interaction between genotypes of loose smuth and barley. Determination of ecotypical structure of spore samples collected in different places were tested on the varieties 'Compana', 'Valkie', 'Třebi'. Till 1987 7 ecotypes of fungus were determined. Later the test assortment was supplemented with forms containing the genes Un6 and Un8. Registration of ecotypical structure showed accumulation of virulent genotypes on host plants depending on the genotype of cultivars. Consequently, barley forms preserving moderate stability over a long period of time in absence of marked kleistogamy is scarcely possible. To determine changes of potential aggressiveness of sample spores 3 cultivars 'Compana', 'Fort', 'Oggalitsu' were inoculated by 3 fungus cultures during 7 generations. After the 7th reinoculation percentage of smutted plants had increased 10 times.

Anschrift der Verfasser:

Isaac Rashaļ, Karlis Buividiš, Rita Tyeryapina

Botanical Gardens and Institute of Biology of the
Latvian Republic Academy of Sciences
229021 Salaspis

SUSCEPTIBILITY OF KENTUCKY BLUEGRASS TOWARDS POWDERY MILDEW

| | Mowed | Unmowed |
|-----------------------|-------|---------|
| 1. Adelfi | 1 | 3 |
| 2. Arena | 1 | 3 |
| 3. Arista | 3 | 4 |
| 4. Asset | 3 | 4/5 |
| 5. Barkenta | 3 | 4 |
| 6. Birka | 2/3 | 2 |
| 7. Donnieblue | 2/3 | 3/4 |
| 8. Delta | 1 | 1 |
| 9. 257 (190) Novosib. | 0 | 0 |
| 10. 28618 | 1 | |
| 11. Enmundi | 3 | |
| 12. Enprima | 1 | 2 |
| 13. Ensema | 1 | |
| 14. Entoper | 1 | 1 |
| 15. Esto | 1/2 | 3 |
| 16. Gatve | 1/2 | 2 |
| 17. Harmony | 4 | 1 |
| 18. Hija | 0 | 0 |
| 19. Julia | 2 | |
| 20. K-40998 | 3 | |
| 21. K-41944 | 1 | 0 |
| 22. K-41901 | 1 | |
| 23. K-40926 | 2 | |
| 24. Loba | 1 | 1 |
| 25. Majestic | 1/2 | 3 |
| 26. Merion | 0 | 0 |
| 27. Monopoly | 3 | 3 |
| 28. Newport | 1/2 | 3 |
| 29. Pac | 1/2 | 3 |
| 30. Parade | 1 | |
| 31. Park | 3 | |
| 32. Prato | 3 | |
| 33. Priekulu 828 | 0 | |
| 34. Priekulu 129 | 1 | |
| 35. Priekulu 377 | 1 | |
| 36. Primo | 1 | |
| 37. Roznovsky | 1/2 | |
| 38. Six | 3 | |
| 39. Touchdown | 1/2 | |
| 40. ZW 42102 | 3 | |
| 41. ZW 42103 | 3 | |

ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРА ПУСТУЛ МУЧНИСТОЙ РОСЫ *ERYSIPIHE GRAMINIS* DS. F.SP. HORDEI MARCHAL ОТ ГЕНОТИПА ЯЧМЕНЯ

И.Д. Рашаль, В.В. Васильев

Институт биологии АН ЛатвССР, Саласпилс

Размер пустул, непосредственно связанный с числом спор, продуцируемых отдельной колонией паразита, отражает приспособленность соответствующей физиологической расы патогена к размножению на определенном генотипе растения-хозяина. На размер пустул, в том числе и возбудителя мучнистой росы ячменя, могут влиять различные факторы, в частности генотип патогена, о чем свидетельствуют возможность увеличения споруляции отдельной колонии при отборе на адаптивность [Jorgensen, 1987], условия выращивания (температура), генотип ячменя [Newton, 1989] и др.

В настоящей работе мы поставили цель определить размеры пустул возбудителя мучнистой росы у генотипов ячменя с различной степенью устойчивости и изучить наследование этого показателя у их гибридов, а также оценить информационную ценность определения размера пустул в сравнении с другими количественными показателями пораженности растений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В опыте оценивалась реакция 11 генотипов ячменя (их перечень и степень устойчивости даны в табл. 3) и их диаллельных гибридов F_1 на инокуляцию расами мучнистой росы C_6 и D_{31} по классификации Навер [Кривченко и др., 1980; Nover et al., 1968]. Растения ячменя выращивали в рулонах фильтровальной бумаги в климатической камере при 18° и 18-часовом световом дне. Заражение проростков осуществлялось на стадии первого листа при помощи стряхивания двухнедельного инокулюма, размноженного на сорте Проктор. Контроль дозы инфекции и определение на 7-й день после заражения количественных показателей пораженности проводили по ранее описанной методике [Рашаль, Васильев, 1982].

С помощью мерных делений бинокуляра определяли максимальный (a) и минимальный (b) диаметр пустул; площадь пустулы рассчитывалась по формуле площади эллипса: $S=ab\pi/4$. На основе числа и площади пустул определяли удельную пораженность как процент площади листовой поверхности, покрытой пустулами.

Учитывали лишь серии, в которых не менее 2/3 контрольных растений сорта Проктор имели степень пораженности 3–4 балла.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для выяснения возможности сопоставления результатов, полученных в разных повторностях с отличающейся дозой заражения, была оценена пораженность сорта Проктор расой S_6 при разной плотности инфекции (табл. 1). Из приведенных данных видно, что площадь одной пустулы, как и другие показатели пораженности, не зависит от плотности инфекции; соответствующие коэффициенты корреляции были недостоверны. Изменчивость размера пустул определялась случайными, неконтролируемыми в опыте факторами, причем ее варьирование по повторностям было существенно ниже, чем по числу пустул на 1 см^2 и по удельной пораженности (табл. 2) Аналогичные данные получены и при использовании расы D_{21} : зависимость размера пустул и других показателей пораженности от дозы инфекции в изученных пределах ($776-2895$ спор/ см^2) не обнаружена; размер пустул также имел меньшее варьирование по повторностям, чем число пустул на 1 см^2 и удельная пораженность.

Из приведенных данных можно сделать вывод, что как размер пустул, так и другие использованные характеристики пораженности сопоставимы в достаточно широких пределах доз заражения, что очень важно, поскольку идентичной инфекционной нагрузки в разных сериях опыта добиться практически невозможно.

Таблица 1

Показатели пораженности сорта Проктор в зависимости от дозы инфекции расы S_6 возбудителя мучнистой росы

| Доза инфекции, число спор на 1 см^2 | Пораженность, баллы | Число пустул на 1 см^2 | Площадь одной пустулы, мм^2 | Удельная пораженность, % | Число измеренных пустул |
|---|---------------------|----------------------------------|--------------------------------------|--------------------------|-------------------------|
| 1000 | 4,0 | 21,73 | 1,73 | 37,59 | 54 |
| 1061 | 3,8 | 10,35 | 1,86 | 19,25 | 79 |
| 1252 | 3,9 | 12,13 | 1,89 | 22,93 | 67 |
| 1257 | 2,9 | 6,02 | 1,62 | 9,75 | 38 |
| 1336 | 3,7 | 12,58 | 1,65 | 20,76 | 74 |
| 1337 | 3,9 | 12,19 | 1,78 | 21,17 | 68 |
| 1354 | 4,0 | 11,42 | 2,08 | 23,75 | 50 |
| 1447 | 4,0 | 14,23 | 1,63 | 23,19 | 81 |
| 1487 | 3,5 | 6,57 | 1,82 | 11,69 | 60 |
| 1792 | 4,0 | 10,80 | 1,98 | 21,38 | 69 |
| 2120 | 4,0 | 20,97 | 1,99 | 41,73 | 55 |
| 2131 | 4,0 | 8,86 | 1,89 | 16,75 | 96 |
| 2444 | 4,0 | 27,62 | 1,32 | 50,27 | 48 |
| 2454 | 4,0 | 13,71 | 1,66 | 22,76 | 64 |
| 2461 | 3,7 | 10,69 | 2,24 | 23,95 | 62 |

Таблица 2

Усредненные показатели пораженности сорта Проктор двумя расами возбудителя мучнистой росы при разной плотности инфекции

| Раса | Число повторностей | Пораженность, баллы | | Число пустул на 1 см ² | |
|----------|--------------------|---------------------|----------------|-----------------------------------|----------------|
| | | \bar{X} | V | \bar{X} | V |
| C_6 | 15 | $3,8 \pm 0,1$ | $7,8 \pm 1,4$ | $13,3 \pm 1,5$ | $44,1 \pm 8,0$ |
| D_{31} | 19 | $3,4 \pm 0,1$ | $10,6 \pm 1,7$ | $6,7 \pm 0,6$ | $40,3 \pm 6,5$ |

| Раса | Число повторностей | Площадь одной пустулы, мм ² | | Удельная пораженность, % | |
|----------|--------------------|--|----------------|--------------------------|----------------|
| | | \bar{X} | V | \bar{X} | V |
| C_6 | 15 | $1,84 \pm 0,05$ | $9,6 \pm 1,8$ | $24,5 \pm 2,5$ | $44,2 \pm 8,1$ |
| D_{31} | 19 | $1,93 \pm 0,12$ | $27,1 \pm 4,4$ | $12,6 \pm 1,2$ | $40,5 \pm 6,6$ |

По суммарным данным, характеризующим пораженность сорта Проктор двумя расами мучнистой росы (см. табл. 2), видно также, что площадь отдельных пустул обеих использованных рас одинакова, хотя их число и соответственно удельная пораженность отличаются очень существенно.

В табл. 3. даны результаты оценки показателей пораженности генотипов ячменя и их диаллельных гибридов. Выявляются определенные различия по размеру пустул между генотипами, обладающими различной восприимчивостью к возбудителю мучнистой росы. Так, отдельные пустулы, развивавшиеся на устойчивых генотипах, имеют существенно меньшую площадь, чем на восприимчивых формах. Среди генотипов с высокой степенью пораженности повышенным размером пустул обеих рас выделяется сорт Комбайнер. В целом же восприимчивые сорта по площади пустул отличаются друг от друга незначительно, хотя в то же время по удельной пораженности между ними имеются существенные различия, обусловленные разным числом пустул на единицу площади листовой поверхности.

При сопоставлении данных табл. 3 можно сделать вывод, что раса C_6 является более вирулентной по сравнению с расой D_{31} ; в частности, она поражает сорт WW 6320, к которому раса D_{31} авирулентна. Одновременно раса C_6 и более агрессивна; это проявляется в большем числе пустул на 1 см². Однако различие в агрессивности рас мучнистой росы на размере пустул практически не отражается.

Таблица 3

Пораженность сортов ячменя и их диаллельных гибридов возбудителем мучнистой росы ячменя двух рас*

| Сорт | Поражен- ность, баллы | Число пус- тул на 1 см ² | Площадь одной пус- тулы, мм ² | Удельная поражен- ность, % | Число измерен- ных пус- тул |
|----------------------|--------------------------|---|--|----------------------------------|--------------------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Раса С ₆ | | | | | |
| Майя | 4,00 | 18,79 | 1,62 | 30,44 | 88 |
| | 2,92 | 13,71 | 1,65 | 24,38 | 588 |
| Комбайнер | 4,0 | 16,06 | 2,38 | 38,22 | 55 |
| | 2,77 | 9,15 | 1,65 | 16,58 | 637 |
| Мирина | 3,95 | 16,54 | 1,70 | 27,91 | 111 |
| | 3,05 | 12,22 | 1,58 | 20,94 | 526 |
| Проктор | 3,83 | 13,32 | 1,84 | 24,51 | 978 |
| | 2,87 | 11,36 | 1,59 | 19,51 | 547 |
| WW 6320 | 3,81 | 17,12 | 1,70 | 29,07 | 127 |
| | 2,85 | 13,03 | 1,57 | 22,82 | 484 |
| Винер | 3,60 | 13,44 | 1,89 | 25,40 | 57 |
| | 2,97 | 9,64 | 1,71 | 15,91 | 669 |
| Надя | 2,30 | 2,32 | 1,64 | 3,80 | 27 |
| | 2,56 | 6,27 | 1,50 | 10,04 | 624 |
| Мутант 792-9, | 0,15 | 0,07 | 0,89 | 0,13 | 5 |
| | 2,82 | 9,28 | 1,79 | 19,09 | 503 |
| КМ 1192 | 0,10 | 0,02 | 0,66 | 0,01 | 1 |
| | 2,53 | 8,22 | 1,64 | 15,24 | 416 |
| Ниграте | 0 | 0 | — | — | 0 |
| | 0,30 | 0,51 | 1,09 | 0,68 | 69 |
| Лада | 0 | 0 | — | — | 0 |
| | 0,38 | 0,57 | 1,48 | 0,87 | 69 |
| Раса D ₃₁ | | | | | |
| Майя | 3,89 | 10,12 | 1,81 | 18,32 | 128 |
| | 2,57 | 6,50 | 2,37 | 14,68 | 567 |
| Мирина | 3,85 | 12,18 | 2,23 | 27,16 | 67 |
| | 2,80 | 9,49 | 1,62 | 18,21 | 561 |
| Винер | 3,70 | 6,13 | 1,59 | 9,75 | 98 |
| | 2,96 | 8,37 | 1,42 | 12,80 | 998 |
| Проктор | 3,38 | 6,66 | 1,93 | 12,56 | 960 |
| | 2,68 | 10,82 | 1,48 | 16,01 | 657 |

Таблица 3 (окончание)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---------------------------|------|----------------------|------|-------|-----|
| | | Раса D ₃₁ | | | |
| Надя | 3,28 | 6,80 | 1,79 | 11,56 | 89 |
| | 2,55 | 9,11 | 1,33 | 11,99 | 615 |
| Комбайнер | 2,65 | 2,98 | 2,46 | 7,32 | 114 |
| | 2,94 | 10,66 | 1,59 | 19,31 | 478 |
| КМ 1192 | 0,6 | 0,49 | 1,07 | 8,52 | 24 |
| | 1,96 | 4,05 | 1,56 | 7,68 | 448 |
| Ниграте | 0,20 | 0,18 | 0,77 | 0,14 | 2 |
| | 0,75 | 1,15 | 0,75 | 1,05 | 310 |
| Мутант 792-9 ₀ | 0,10 | 0,13 | — | — | 0 |
| | 2,39 | 6,36 | 1,66 | 13,44 | 528 |
| Лада | 0,10 | 0,02 | — | — | 0 |
| | 1,22 | 2,36 | 1,51 | 6,41 | 269 |
| WW 6320 | 0 | 0 | — | — | 0 |
| | 0,05 | 0,03 | 0,25 | — | 1 |

*В числителе — данные для родителей, в знаменателе — для гибридных растений.

В табл. 3 приведены значения показателей пораженности, усредненные по всем диаллельным гибридам соответствующего родителя. Как видно из представленных данных, гибриды устойчивых родителей в большинстве случаев имеют более низкие характеристики пораженности по сравнению с гибридами восприимчивых форм. Величина взаимосвязи между отдельными показателями у родителей и гибридов отражает степень наследования этих характеристик.

Коэффициенты корреляции между различными показателями пораженности расой С₀ родителей и их гибридов приведены в табл. 4. Достоверные взаимосвязи между родителями и гибридами обнаружены по оценке пораженности в баллах, числу пустул на 1 см² и по удельной пораженности, в то время как по площади пустул такая взаимосвязь была существенно ниже и недостоверна. Аналогичные данные получены также по расе D₃₁. На этом основании можно сделать вывод, что из всех рассмотренных показателей пораженности площадь пустулы имеет наименьшую наследственную обусловленность. Из табл. 4 также видно, что удельная пораженность практически однозначно определяется числом пустул на единицу поверхности (коэффициент корреляции между этими показателями 0,98—0,99) и, следовательно, не является информативной.

Таким образом, результаты проведенной работы показывают, что площадь пустул связана с восприимчивостью растения-хозяина, но обусловливается генотипом растения в меньшей степени, чем другие показатели пораженности ячменя мучнистой росой, в частности балльная оцен-

Таблица 4

Коэффициенты между показателями пораженности у сортов ячменя и их диалельных гибридов расой С₆ возбудителя мучнистой росы ячменя

| Признак | Поражен- ность, гибри- ды | Число пустул на 1 см ² , роди- тели | Число пустул на 1 см ² , гибри- ды | Пло- щадь пустул, роди- тели | Пло- щадь пустул, гибри- ды | Удель- ная по- ражен- ность, роди- тели | Удель- ная по- ражен- ность, гибри- ды |
|---|------------------------------------|--|---|--|---|--|---|
| Пораженность, родители | 0,689* | 0,954*** | 0,763** | 0,912*** | 0,350 | 0,944*** | 0,692* |
| Пораженность, гибриды | | 0,623* | 0,921*** | 0,839*** | 0,786** | 0,606* | 0,916*** |
| Число пустул на 1 см ² , родители | | | 0,787** | 0,806** | 0,345 | 0,977*** | 0,731* |
| Число пустул на 1 см ² , гибриды | | | | 0,773** | 0,681* | 0,727* | 0,991*** |
| Площадь пустул, родители | | | | | 0,549 | 0,847*** | 0,727* |
| Площадь пустул, гибриды | | | | | | 0,357 | 0,720* |
| Удельная пораженность, родители | | | | | | | 0,676* |

Примечание. *, **, *** — достоверно при α , равном 0,05; 0,01; 0,001 соответственно.

ка и число пустул на единицу площади листовой поверхности. Различия в агрессивности патогена также сказываются на площади пустул в гораздо меньшей степени, чем на их числе. На основании этого можно заключить, что для качественного определения характера взаимоотношения хозяина и патогена в генетико-селекционных исследованиях можно ограничиться балльной оценкой степени пораженности, а для количественной оценки этого взаимоотношения следует дополнительно учитывать лишь число пустул на 1 см² листовой поверхности, не прибегая к весьма трудоемкому определению площади пустул.

ЛИТЕРАТУРА

- Кризаченко В.И., Суханбердина Э.Х., Вершинина В.А., Лебедев Т.В. Изучение устойчивости злаковых культур к мучнистой росе: Метод. указания. Л., 1980. 79 с.
- Гашаль И.Д., Васильев В.В. Эффективность различных способов количественной оценки пораженности растений ячменя мучнистой росой // Изв. АН УзССР. 1982. № 11. С. 104—107.
- Jorgensen J.H. Erysiphe graminis, powdery mildew of cereals and grasses // Adv. Plant Pathol. 1988. Vol. 6. P. 137—157.
- Newton A.C. Genetic adaptation of Erysiphe graminis f.sp. hordei to barley with partial resistance // Phytopathology. 1989. Vol. 79, N 2. P. 133—148.
- Nover I., Brückner F., Wiberg A., Wolfe M.S. Rassen von Erysiphe graminis DC. f. sp. hordei Marchal in Europa // Dtsch. Pflanzenkrankh., Pflanzenschutz, Pflanzenschutz. 1968. Bd. 75, N. 6. S. 350—353.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОПУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ
МУЧНОЙ РОСИ ЯЧМЕНЯ В ЛАТВИИ

Для целенаправленного выбора доноров устойчивости при селекции растений на иммунитет необходим постоянный мониторинг генетического состава популяции патогена. Кроме того, такой мониторинг при достаточно большом наборе данных в пространстве и во времени дает возможность решить целый ряд неясных до сих пор теоретических вопросов взаимоотношений в системе хозяин-паразит.

Возбудитель муцной росы является одним из самых вредоносных патогенов ячменя, особенно в регионах с влажным климатом [4, 15]. В 60-х годах в ряде стран Европы проводилось изучение расового состава этого гриба, результаты которого были обобщены в итоговой коллективной работе о расах патогена в Западной и Центральной Европе [8]. В этой работе физиологические расы идентифицировались по реакции на стандартный набор 10 тест-сортов и разбивались на четыре группы А, В, С и D с порядковыми номерами зарегистрированных рас в пределах каждой группы. Позже был предложен расширенный тест-набор с дополнительными сортами [12], но при этом принцип обозначения рас остался прежним. Он используется в ряде работ до настоящего времени [2, 6, 8, 11].

Описанная выше система дает возможность сопоставить популяции во времени и в пространстве путем сравнения списков соответствующих рас. Однако при выявлении новых рас разными исследователями без общепризнанного координационного центра трудно избежать путаницы в присвоении порядкового номера рас, к тому же в обозначениях по этой системе не отражается генетическая структура популяции патогена. При изменениях в тест-наборе (удалении неэффективных сортов или добавлении носителей новых генов устойчивости) сопоставление генетической структуры популяций во времени и пространстве становится практически неосуществимым. Естественно, возникла необходимость поиска новых принципов опи-

сания изолятов возбудителя мучнистой росы [3, 10].

Эффективным способом отображения генетической структуры популяции патогена является представление частот генов вирулентности, соответствующих генам устойчивости тест-сортов ячменя [7, 16]. При такой системе не является обязательной полная идентичность наборов тест-сортов, поскольку разные популяции патогена можно сопоставить по общим генам вирулентности. Обычно эти гены обозначаются буквой V (от англ. — *virulence*) с индексом, соответствующим преодоленному гену устойчивости (например, V_{al}) — вирулентность к гену устойчивости $Mla3$ [14]. В результате генетическая структура популяции по изученным генам патогена отображается достаточно наглядно.

Нами в 1961—1969 гг. проводилась оценка генетического состава популяции возбудителя мучнистой росы ячменя на территории Латвии. Образцы гриба собирались в спорулирующей фазе в трех точках — на экспериментальном участке Института биологии Латвийской АН (Саласпилс) и на Приекульской и Стандской опытно-селекционных станциях. Оценку вирулентности выделенных моноспоровых изолятов по отношению к основным типам устойчивости ячменя проводили на тест-сортименте (табл. 1). При этом считали, что изолят имеет ген вирулентности, если он инфицировал соответствующий тестер с оценкой по шкале Майнса-Дитца [5] 3—4 балла. В отдельной точке в зависимости от года исследований анализировалось 30—100 изолятов.

Во всем годем исследований нами обобщены данные по доле изолятов, преодолевающих определенный ген устойчивости, или, что тоже самое, частоты соответствующих генов вирулентности (табл. 2).

Наибольший интерес, естественно, представляют гены устойчивости, против которых частота вирулентности в популяции патогена низка. С этой точки зрения можно выделить гены $Mla1$ (тип устойчивости "Algerian"), $Mla3$ ("Ricardo"), $Mla3$ ("Rüpe") и mlo ("Mlo").

Ген $Mla1$ до 1967 г. включительно обеспечивал полную защиту растений ячменя от возбудителя мучнистой росы. Начиная с 1968 г. в популяции патогена с небольшой частотой обнаружены гены вирулентности V_{al} , преодолевающие устойчивость типа "Algerian". Высокая эффективность гена $Mla1$ в широком ареале выявлена для других районов Европы [16].

Относительно невысокая частота характерна для генов виру-

Таблица I. Набор сортов тест-сортимента, использованных для анализа генетического состава возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии

| Тип устойчивости | Сорт | Гены устойчивости |
|------------------|----------------------|-------------------|
| Algerian | Algerian C.I. 1179 | Mla1, Mla2 |
| | Atlas C.I. 4413 | Mla1 |
| Arabic | Eir | Mla12 |
| Eauters | Weihenstephan 37/136 | Mlh |
| Kwan | Anatolien NOR 1063 | Mlk |
| Laevigatum | Klaxon | M(La), Mla7, Mlk |
| Lyallpur | Amsel | Mla7, Mlg |
| Monte Cristo | Monte Cristo | Mla9 |
| Mlo | M 20 | Mlo3 |
| Ragusa | Weihenstephan 41/145 | Mra |
| Ricardo | Ricardo | Mla3 |
| Rupee | Rupal | Mla13 |
| Spontanum | Akme | Mla6 |
| Weihenstephan | B/P 5196 | Mlg |

лентности Va3 и Va13, что говорит об эффективности в условиях Латвии соответствующих генов устойчивости Mla3 и Mla13. Тем не менее, частота гена вирулентности Va3 превышает такую в Западной Европе, где были найдены лишь отдельные изоляты с этой вирулентностью [16]. В свою очередь ген Mla13 получил распространение в коммерческих сортах лишь в последнее десятилетие. Этот ген отмечается как один из немногих, обеспечивающих стабильную эффективность устойчивости к возбудителю мучнистой росы [17], вернул ему ген вирулентности Va13 имеет низкую частоту в большинстве обследованных регионов [16]. Лишь в Польше найдено существенное распространение этого гена вирулентности [11]. В Латвии частота гена Va13 в 1937-1968 гг. была низкой, но, судя по данным 1969 г., не исключена тенденция к ее повышению (табл. 2).

Особый интерес представляют изоляты патогена, дающие споруюцию на растениях ячменя, защищаемых геном Mlo. Строго говоря, за все годы анализа в Латвии, как и в других странах, не выделено изолятов, полностью преодолевавших этот ген (т.е. вызывавших поражение с оценкой 3-4 балла). Однако ежегодно выявляется

Таблица 2. Доля изолятов в популяции возбудителя мужской росы личея в Дании, преодолевающих соответствующий тип устойчивости

| Тип устойчивости | Ген устойчивости | 1981 г. | | 1986 г. | | | 1987 г. | | | 1988 г. | | | 1989 г. | |
|------------------|------------------|---------|-----|---------|------|------|---------|------|------|---------|-----|----|---------|----|
| | | Сп | Сп | Сп | Пр | Ст | Сп | Пр | Сп | Пр | Сп | Пр | Сп | Ст |
| Algerian | M1 a1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 2 | 5 | 4 | | |
| Arabic | M1 a12 | 53 | 100 | 90 | 39 | 45 | 86 | 81 | 65 | 65 | 60 | | | |
| Balters | M1b | 100 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Kwan | M1k | 100 | 95 | 98 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Laevigatum | M1 (L a) | - | - | - | 14 | 18 | 10 | 17 | 69 | 60 | 55 | | | |
| Lyallpur | M1 a7 | 97 | 78 | 93 | 90 | 82 | 100 | 93 | 93 | 94 | 86 | | | |
| Monte Cristo | M1 a9 | 97 | 87 | 82 | 56 | 85 | 93 | 75 | 82 | 63 | 82 | | | |
| M1 o | m1o | (7) | (6) | (40) | (26) | (30) | (28) | (14) | (17) | (14) | (8) | | | |
| Ragusa | M1ra | 88 | 100 | 99 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Ricardo | M1 a3 | 41 | 18 | 17 | 17 | 5 | 49 | 7 | 12 | 15 | 10 | | | |
| Rupes | M1 a13 | - | - | - | 10 | 11 | 0 | 9 | 26 | 25 | 21 | | | |
| Spontaneum | M1 a6 | 60 | 86 | 93 | 90 | 98 | 95 | 93 | 64 | 74 | 91 | | | |
| Weihenstephan | M1g | 100 | 84 | 99 | 76 | 100 | 85 | 94 | 93 | 100 | 84 | | | |

Примечание. Пр - Приокули, Сп - Саласпис, Ст - Стенде. Прочерк означает, что соответствующий носитель гена устойчивости не был включен в тест-сортимент

определенная доля изюлотов, которые образуют на таких растениях споронешные в виде отдельных (1-5 на лист) хорошо развитых пустул; тип реакции этих изюлотов обозначается как 0/3 и 0/4 (табл. 2). Наличие подобных изюлотов обнаружено и в других регионах, где оно, в частности, связывается с возрастанием в производственных посевах площади сортов ячменя, имеющих ген M10 [9]. На территории Латвии такие сорта не возделываются, тем не менее соответствующая вирулентность в популяции возбудителя имеется и, очевидно, вызвана другими причинами.

Вирулентность к гену M1 (L a) (тип устойчивости "Laevigata") в популяции возбудителя мужицкой росы на территории Латвии в 1987-1988 гг. была достаточно низкой, но сильно возросла в 1989 г. Этот ген устойчивости широко использовался в целом ряде регионов Западной Европы и длительное время считалось, что он обеспечивает наиболее долговременную устойчивость среди всех расспецифических генов устойчивости. Однако высокая частота гена вирулентности VLa, обнаруженная во Франции в 1986 г., позволила сделать прогноз, что этот ген вирулентности будет распространяться в популяциях патогена и в другие страны Европы [16]. Вероятно, возрастание частоты гена VLa в Латвии в 1989 г. является отражением этого процесса.

Ряд генов устойчивости ячменя, являющихся эффективными в других районах Европы, не является таковыми в Латвии. В частности, гены M1 a7 ("Frustrum") и M1 a9 ("Monte Cristo") обуславливали действительную защиту от патогена в странах Западной Европы [16] и Болгарии [8]. В Болгарии не обнаружены изюлоты патогена, преодолевающие ген M1 a12 (тип устойчивости "Labiato") [8]. Частоты же генов вирулентности, преодолевающих эти три гена устойчивости в популяции возбудителя мужицкой росы на территории Латвии, высока (табл. 2).

Остальные, упомянутые в настоящем исследовании источники устойчивости, а именно "Panters" (M1b), "Kval" (M1c), "Kagula" (M1g a), "Sprotašvaid" (M1 ab), "Weihesteppel" (M1g) не являются эффективными в условиях Латвии, поскольку частота изюлотов, имеющих соответствующий ген вирулентности, высока.

Таким образом, представленные данные показывают высокую степень вирулентности популяции возбудителя мужицкой росы в Латвии, в том числе наличие в ней "излишних" генов вирулентности, т.е.

генов, парные к которым гены устойчивости не имеют широкого распространения у возделываемых в регионе сортов растений-хозяина.

Следует также обратить внимание, что анализ популяций патогена по генам вирулентности, а не по расовому составу, позволил безболезненно исключить в ходе исследования из тест-сортирента генотипы, имеющие низкую тестируемую способность, а также добавить в него сорта, которые являются носителями не содержащихся ранее в тест-наборе типов устойчивости (табл. 2). При анализе расового состава популяций патогена такая модификация тест-сортирента была бы практически исключена.

Л и т е р а т у р а

1. Добрев Д. Состав и эффективность генофонда доноров устойчивости к основным возбудителям болезней ячменя в Болгарии // Генетические ресурсы растений, их изучение и использование в селекции. Т. 2, ВИР Ленинград, 1960. Генетические ресурсы. - Б 40. НИИР Прага-Рузиче (ЧССР), 1960. - С. 153-156.
2. Добрев Д., Иванова З. Отношение на интродуцирани сортове еченик към приемители на брашноста ячмя (*Triticum graminifolium* L. var. *hordeum*) // Растенизид. науки. - 1963. - Т. 28. - № 8. - С. 24-28.
3. Кавале Р.Б., Ланкуте Р.Х. Идентификация и классификация рас возбудителя мучнистой росы ячменя // Известия АН Латвийской ССР. - 1968. - № 3. - С. 83-90.
4. Кирдяло Е.К. Селекция ячменя на устойчивость к головневым и листовым болезням зерновых // Вестн. с.-х. науки - 1960. - № 10. - С. 98-104.
5. Крищенко В.И., Суханбердина Е.И., Богданов Б.А., Лебедева Т.В. Изучение устойчивости злаковых культур к мучнистой росе: Материальные указания. - Л., 1969. - 79 с.
6. Кузнецова Т.Е. Флористический состав мучнистой росы ячменя на Северном Кавказе // Микология и фитопатология. - 1968. Т. 22. - № 4. - С. 333-336.
7. Рашель И.Д., Тряпина Р.Х. Расовый состав возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвийской ССР // Известия АН Латвийской ССР. - 1967. - № 9. - С. 129-133.
8. Семяк Б.Е. Устойчивость к мучнистой росе ячменя Причерноморской зоны Украины и пути ее повышения: Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата с.-х. наук - Одесса, - 1984. - 19 с.
9. Andersen J. Overvågning af Hlo Aggressivitet // Nordisk Plantevædenskonference - 1989 - P. 79 - 86.

10. Browder L.E., Lyon F.L., Eversmeyer M.G. Races, pathogenicity phenotypes and type cultures of plant pathogens // *Phytopathology*. - 1980. - Vol. 70. - N 7. - P. 581-583.

11. Czembor H.J. Rasy fizjologiczne mączniaka jęczmienia (*Erysiphe graminis* DC Ex Merat f. sp. hordei Marchal.) Występowanie w Polsce w latach 1975-1979 // *Hodowla roślin aklimatyzacja inasienictwo*. - 1981. - Vol. 25. - N 5/6. P. 215-226.

12. Frauenstein K., Meyer H., Wolfram H. Pathotypen von *Erysiphe graminis* DC f. sp. tritici Marchal und *Erysiphe graminis* DC f. sp. hordei Marchal in Europa // *Arch. Phytopathology und Pflanzenschutz*. - Berlin, - 1979. - Bd 15. - H. 6. - S. 391-399.

13. Gecek E., Czembor J.H. Analiza ilościowa struktury populacji mączniaka jęczmienia (*Erysiphe graminis* f. sp. hordei) // *Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roslin*. - 1988. - N 167. - P. 13-19.

14. Jørgensen J.H. Designations of barley powdery mildew resistance and virulence in Europe // *Integrated Control of Cereal Mildews: Monitoring the Pathogens*. Eds. M.S. Wolfe and E. Limpert. - Dordrecht, - 1987. - P. 1-3.

15. Leke J. Suitable genetic resources of spring barley collection // *Barley Genetics V. Proc. of the 5th Intern. Barley Gen. Smp. Okayama*. - 1986. - C. 54-62.

16. Limpert E. Frequences of virulence and fungicide resistance in the European barley mildew population in 1985 // *J. Phytopathology*. - 1987. - Vol. 119. - N 4. - C. 298-311.

17. Munk L., Kolster P. Virulence gene associations in *Erysiphe graminis* f. sp. hordei // *Vaatskyddssapporter*. - Jordbruk, - 1987. - Vol. 48. - P. 17.

18. Mower J., Brukner F., Wiberg A., Wolfe M.S. Rassen von *Erysiphe graminis* DC f. sp. hordei Marchal in Europa // *Zeitschrift für Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz*. - 1968. - Vol. 75. - N 6. - S. 350-353.

**СОПОСТАВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ВОЗБУДИТЕЛЯ
МУЧНИСТОЙ РОСЫ ЯЧМЕНЯ В ЛАТВИИ И НА
ЮГЕ УКРАИНЫ**

Р. Х. ТЮРЯПИНА, В. Е. СЕЧНЯК, И. Д. РАШАЛЬ, Л. А. ДУБИНИНА

Одним из самых вредоносных патогенов ячменя, наносящим значительный экономический урон, является возбудитель мучнистой росы

Erysiphe graminis f. sp. *hordei* (1, 2). Хотя на сегодняшний день используются различные эффективные химические средства защиты от поражения мучнистой росой, этот путь экологически небезвреден, кроме того, он убыстряет эволюционную приспособляемость патогена к изменяющимся условиям (3). Другим методом повышения устойчивости к возбудителю мучнистой росы является использование генетической устойчивости в посевах ячменя, в том числе применение генов устойчивости в комбинациях, способствующих отбору менее вредоносных форм в популяции патогена. Возможно также периодическое повторение цикла использования в производстве определенных генов специфической устойчивости, использование многолинейных сортов с различными генами специфической устойчивости и др.

Для целенаправленного выбора доноров устойчивости при селекции растений на иммунитет необходим постоянный мониторинг генетического состава популяции патогена. Кроме того, такой мониторинг при достаточно большом наборе данных в пространстве и во времени дает возможность решить целый ряд неясных до сих пор теоретических вопросов взаимоотношений в системе хозяин—паразит.

В 60-х годах в ряде стран Европы проводилось изучение расового состава возбудителя мучнистой росы ячменя, которое было сообщено в итоговой коллективной работе о расах патогена в Западной и Центральной Европе (4). В этой работе физиологические расы идентифицировались по реакции на стандартный набор 10 тест-сортов и классифицировались на четыре группы А, В, С и D с порядковыми номерами зарегистрированных рас в пределах каждой группы. Позже был предложен расширенный тест-набор с дополнительными сортами (5), но при этом принцип обозначения рас остался прежним. Он используется в ряде работ до настоящего времени (6—9 и др.).

Описанная система дает возможность сопоставить популяции во времени и пространстве путем сравнения списков соответствующих рас. Однако при выявлении разных рас разными исследователями без общепризнанного координатного центра трудно избежать путаницы в присвоении порядкового номера рас, к тому же в обозначениях по этой системе не отражается генетическая структура популяции патогена. При изменениях в тест-наборе (удалении неэффективных сортов или добавлении носителей новых генов устойчивости), сопоставление генетической структуры популяций становится практически неосуществимым. Естественно, возникла необходимость поиска других принципов описания изолятов возбудителя росы (10, 11).

Эффективным способом отображения генетической структуры популяции патогена является представление частот генов вирулентности, соответствующих генам устойчивости тест-сортов ячменя (12, 13). При такой системе не является обязательной полная идентичность наборов тест-сортов, поскольку разные популяции патогена можно сопоставить по общим генам вирулентности. Обычно эти гены обозначаются буквой V (от англ. — virulence) с индексом, соответствующим преодолению гену устойчивости (например, Va3 — вирулентность к гену устойчивости Mla3) (14). В результате генетическая структура популяции по изученным генам патогена отображается достаточно наглядно.

В данной работе мы поставили цель сравнить частоты вирулентностей в популяциях возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвии и на юге Украины. Кроме практического, также сопоставление представляет и несомненный теоретический интерес из-за географической отдаленности, различий в климатических условиях и разного набора возделываемых сортов в рассматриваемых регионах.

Образцы анализируемого материала были собраны летом 1988 г. в двух регионах: 1) в двух точках Латвии — на экспериментальном

участке Института биологии Латвийской АН (Саласпилс) и на Приекульской опытно-селекционной станции; 2) на юге Украины — на экспериментальном участке ВСГН (Одесса). Сбор материала в Латвии проводился в спорулирующей фазе гриба, в Одессе — на стадии созревших клейстотермиев. Анализ моноспоровых изолятов патогена проводился по общепринятому методу на безимидazole (Кривченко, 1980). Размножение выделенных под микроскопом моноспоровых клонов латвийской популяции осуществлялось на сорте Маја, а одесской популяции — на сорте Наїса. Список сортов-дифференциаторов представлен в таблице (в настоящей работе рассматриваются данные, полученные лишь на сортах-дифференциаторах, обычных для обеих регионов). Оценка реакции тест-сортов проводилась по шкале Майбаса-Дитца (15). Количество проанализированных изолятов по Латвии — 151, по южной Украине — 224.

Частота изолятов латвийской и южно-украинской популяции возбудителя мучнистой росы ячменя, преодолевающих соответствующие гены устойчивости, представлена в таблице. Предварительный анализ показал, что обе выборки латвийской популяции по частотам изученных генов вирулентности существенно не отличаются, поэтому в таблице по Латвии даны объединенные данные.

Таблица

Частота изолятов возбудителя мучнистой росы ячменя, преодолевающих соответствующие гены устойчивости, в популяциях Латвии и юга Украины в 1985 г.

| Сорт | Ген устойчивости | Частота изолятов в популяциях, % | |
|--------------------------|------------------|----------------------------------|-------------|
| | | Латвии | юга Украины |
| Rabat | Ma1 | 9,9 | 24,1 |
| Algerian C. I. 1179 | Ma1, Ma2 | 8,0 | 29,5 |
| Atlas | Ma2 | 49,3 | 76,8 |
| Voldagsen | Ma6, Mg | 94,0 | 67,0 |
| Amsel | Ma7, Mg | 95,3 | 75,4 |
| Monte Cristo | Ma9, Mik | 80,1 | 57,6 |
| Emir | Ma12 | 82,8 | 75,4 |
| Rupal | Ma13 | 6,0 | 2,7 |
| Goldföhl/4*(i 14) Man. | Mg | 92,5 | — |
| Weihenstephan CP 127/422 | Mg, Ml-(CP) | — | 75,9 |

Высокие частоты отмечены для генов вирулентности Va6, Va7, Va9, Va12 и Vg. Эти гены вирулентности являются самыми распространенными как в популяции Латвии, так и на юге Украины, однако в одесских сборах их частота достоверно (за исключением частоты гена Va12) ниже, чем в Латвии.

Высокую частоту в популяции патогена на юге Украины имеет также ген вирулентности Va1—76,8%, в то время как в Латвии его встречаемость достоверно ниже — 49,3%.

Наиболее низкую частоту в обеих изученных популяциях, не превышающую 6,0%, имеет ген вирулентности Va13. Низкие частоты также отмечены у генов Va1 + Va2, но в Латвии эти частоты достоверно ниже (9,9 и 8,0%), чем на юге Украины — 24,1 и 29,5% соответственно.

Сравнение генетического состава популяции возбудителя мучнистой росы в обоих регионах показывает, что по крайней мере по сопоставляемым в настоящем исследовании генам обе популяции являются в целом схожими. Гены вирулентности, имеющие высокую частоту в одном регионе, имеют такую же частоту и в другом соответственно. Как в Латвии, так и на юге Украины одни и те же гены — ячменя — обуславливают эффективную устойчивость к подавляющему большинству рас патогена. Различия в частотах анализированных генов вирулентности носят лишь количественный характер.

Близкая частота в широком ареале характерна для ряда генов вирулентности мучнистой росы ячменя. Так, гены Va6 и Vg имеют высокую частоту как в Западной, так и Центральной Европе. Наши данные свидетельствуют, что аналогичная частота этих генов имеет место, вероятно, и для европейской части СССР. Схожая в широком ареале, но в отличие от предыдущих генов, низкая частота наблюдается для рас, преодолевающих ген ячменя Mla13 (13). Этот ген отмечается как один из немногих, обеспечивающих стабильную эффективную устойчивость к возбудителю мучнистой росы (16). О высокой частоте гена V13 указывается лишь в одной работе (17), в которой найдена существенная вирулентность этого гена в Польше. Данные, приведенные в настоящей работе, подтверждают эффективность гена Mla13 в двух отличающихся этнах Советского Союза.

Высокая эффективность в широком ареале, выявленная и в настоящей работе, характерна также и для гена Mla1 (1, 7, 9, 13).

В то же время эффективность ряда генов устойчивости, в том числе вовлеченных в наше исследование, в различных регионах неодинакова. В частности, это относится к гену Mla12, вирулентность к которому в 1983 г. была высока как в популяциях мучнистой росы в Латвии, так и юге Украины. В различных регионах Западной Европы она колебалась в 1985 г. от 13 до 90 и более процентов (13). Для этого гена характерно возрастание вирулентности со временем. Так, в Латвии в 1981 г. вирулентность гена Va12 составила 52,9%, но уже в 1986 г. ген Mla12 преодолели все выделенные популяции (12). О высокой эффективности гена Mla12 в условиях Одессы было сообщено в более ранней публикации В. Е. Мадьяшевой (18). В качестве интересной особенности распространения вирулентности Va12 следует отметить, что в относительно недалекой от юга Украины Болгарии в 1984 - 1986 гг. преодолевающий ген устойчивости ячменя Mla12 и олитов мучнистой росы не обнаружено (19). В Западной Европе (13) и в Болгарии (19) высокой эффективностью обладали также гены Mla7 и Mla9. Ген Mla9 ранее был эффективен и в условиях Одессы (18), однако в Латвии как в 1981 г., так и в 1986 г. он преодолевался подвзвляющим числом изолятов. Вирулентность же обреч соответствующих генов мучнистой росы и в Латвии, и в Одессе в 1988 г. была высока.

Несмотря на то, что качественные различия популяции возбудителя мучнистой росы в Латвии и на юге Украины в настоящей работе не обнаружены, нельзя утверждать о генетической близости обеих популяций. Это связано с тем, что из-за различий в использованных тест-сортиентах сопоставление частот вирулентности в изученных регионах было возможно лишь по относительно небольшому числу генов возбудителя мучнистой росы, поэтому не исключены существенные различия популяций по невовлеченным в настоящее исследование генам. Тем не менее, обнаруженный факт, что по ряду генов вирулентности различия между отдаленными пунктами менее выражены, чем между соседними регионами, представляет несомненный интерес.

С точки зрения разрешающей способности тест-сортимента не являются эффективными гены ячменя, которые стабильно преодолеваются подавляющим числом рас популяции патогена. Такие генотипы могут быть исключены из основного тест-набора, и частоту соответствующих генов вирулентности можно контролировать лишь периодически. Исходя из этого тест-сортимента, могут быть изъяты сорта «Goldfoil/4» (i. 14) Man, Weihenstephan CP 127/422, Voldagsen, Emir и др.

ИСПОЛЬЗОВАНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Lekeš J. Suitable genetic resources of spring barley collection//Barley Genetics V. Proc. of the 5th Intern. Barley Gen. Simp. Okayama — 1985. — С. 54—62.
2. Кирдогов Е. К. Селекция ячменя на устойчивость к топорчковой и листователюподобной болезням//Вестн. с.-х. наук. — 1990. — № 10. (465) — С. 95—104.
3. Braun P., Söhner S., Kranz J. Zur Dynamik fungizidresistenter Mehltau-populationen//Gesunde Pflanzen. — 1989. — 41 (12). — P. 402—405.
4. Nower J., Brückner F., Wiberg A., Wolfe M. S. Rassen von Erysiphe graminis DC f. sp. hordei Marchal in Europa//Zeitschrift für Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz. — 1968. — V. 75, No. 6. — P. 350—353.
5. Frauenstein K., Meyer H., Wolfram H. Pathotypen von Erysiphe graminis DC f. sp. tritici Marchal und Erysiphe graminis DC f. sp. hordei Marchal in Europa//Arch. Phytopathology und Pflanzenschutz. — 1979. — 15. 6. — P. 391—399.
6. Czembor H. J. Rasy fizjologiczne mączniaka jęczmienia (Erysiphe graminis DC f. sp. hordei Marchal.) Występienia w Polsce w latach 1975—1979//Hodowla roślin aklimatyzacja inasienności. — 1981. — V. 25, No. 5/6. — P. 215—226.
7. Сечняк В. Е. Устойчивость к мучнистой росе ячменя Причерноморской зоны Украины и пути ее повышения//Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата с.-х. наук. — Одесса, 1984. — 19 с.
8. Кузнецова Т. Е. Расовый состав мучнистой росы ячменя на Северном Кавказе//Микология и фитопатология. — 1988. — 22, 4. — С. 355—356.
9. Добрев Д., Попова З. Отношение на нитродуцировании сортов ечемик към причинителя на брашнестата мана (Erysiphe graminis DC f. sp. hordei)//Растенивд. науки. — 1988. — 25, No 8. — С. 24—28.
10. Browder L. E., Lyon F. L., Eversmeyer M. G. Races, pathogenicity phenotypes and sept cultures of plant pathogens//Phytopathology. — 1980. — V. 70. — No. 7. — P. 581—583.
11. Каванс Г. Э., Ланкуте Р. Х. Идентификация и классификация рас возбудителя мучнистой росы ячменя//Известия АН Латвийской ССР. — 1982. — No 3 (416) — С. 89—98.
12. Рашаль И. Д., Тюрапина Р. Х. Расовый состав возбудителя мучнистой росы ячменя в Латвийской ССР//Известия АН Латвийской ССР. — 1987. — No. 9. — С. 129—133.
13. Limpert E. Frequences of virulence and fungicide resistance in the European barley mildew population in 1985//J. Phytopathology. — 1987. — V. 119, No. 4 — С. 298—311.
14. Jørgensen J. H. Designations of barley powdery mildew resistance and virulence in Europe//Integrated Control of Cereal Mildews: Monitoring the Pathogens. Eds. M. S. Wolfe and E. Limpert. — Dordrecht, 1987 — P. 1—3.
15. Кривченко В. И., Сухайбердина Е. Х., Вершинина В. А., Лебедева Т. В. Изучение устойчивости этаковых культур к мучнистой росе//Методические указания. — Л., 1980. — 79 с.
16. Munk L., Kolster P. Virulence gene associations in Erysiphe graminis f. sp. hordei//Växtskyddsrapporter — Jordbruk, 1987. — 48. — 17.
17. Gacek E., Czembor J. H. Analiza ilościowa struktury populacji mączniaka jęczmienia (Erysiphe graminis f. sp. hordei)//Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roslin. — 1988. — No 167. — P. 13—19.
18. Малышева В. Е. Селекция на устойчивость сортов ячменя к идентифицированным расам мучнистой росы//Приемы и методы повышения урожайности полевых культур. — Харьков, 1981. — С. 52—54.
19. Добрев Д. Состав и эффективность генофонда доноров устойчивости к основным возбудителям болезней ячменя в Болгарии//Генетические ресурсы растений, их изучение и использование в селекции, том 2, ВНИР Ленинград, 1990, «Генетические ресурсы», № 48. X НИИР Прага—Рузиче (ЧССР), 1990. — С. 159—166.

APPLICATION OF TISSUE CULTURE FOR BARLEY BREEDING IN LATVIA

I.D.Rashal

Institute of Biology of Latvian Academy of Sciences, Salaspils, Latvia

Since 1987 application of bulbosum-technique has been started to obtain dihaploid lines for barley breeding. For this purpose promising hybrids F-1 and F-2 obtained from Priekule and Stende breeding stations were used. Crossings of *Hordeum vulgare* and *H. bulbosum* were done under field conditions. The optimum time for embryo excision appeared to be 13-16 days after pollination. The frequency of fertile dihaploid lines depended greatly on the genotype of *H. vulgare*: on the average it was about 10% for 20 various genotypes concerning the embryos placed on the medium. The dihaploid lines obtained were given to the breeding stations for further evaluation.

Possible changes of important, from the point of view of breeding, quantitative characters of calli-derived regenerated barley plants are being investigated. In R-2 generation obtained from mature and immature embryo-derived calli by the analysis of variance, obvious interline differences have been stated according to such characters as plant height and number of grains in the ear. Their reason is, obviously, the induced somaclonal variation. From among 98 R-3 lines 14 lines have been selected with obvious differences from the initial varieties after maturation, 3 of them reach their maturity earlier.

ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Erysiphe graminis DC. f. sp. *hordei* Marchal

И РАЗЛИЧНЫХ ПО УСТОЙЧИВОСТИ ГЕНОТИПОВ ЯЧМЕНЯ

И. Д. Рашаль, Г. Н. Мишина,* Г. В. СЕРЕЖКИНА,* В. В. ВАСИЛЬЕВ

Выявлены различия в первичных ответных реакциях растения-хозяина и в характере формирования патогеном инфекционных структур на ранних стадиях развития у генотипов ячменя, отличающихся уровнем устойчивости к возбудителю мучнистой росы. На восприимчивом сорте Майя через 24 часа после заражения конидиями возбудителя мучнистой росы расы С34 формируются нормальные первичная и аппрессорциальная ростовые трубки, которые осуществляют контакт с поверхностью листьев в 3 точках, выявляемых цитохимическими методами в виде "зоны возмущения" (гало). Проникновение же в клетку растения и образование гаустории первого порядка осуществляется лишь одним из инфекционных выростов. На устойчивых генотипах Nigrate и мутанте 792-99 наблюдается сильное израсстание инфекционной структуры, выражающееся в сильном удлинении обеих ростовых трубок. На сорте Nigrate образуется, как правило, 1 гало, в то время как на мутанте 792-99 — 2 гало, однако проникновение патогена в клетку растения с образованием гаустории, за редким исключением на мутанте 792-99, не происходит.

Ключевые слова: ячмень, *Erysiphe graminis*, прорастание спор, гало.

Мучнистая роса является одним из наиболее вредных заболеваний ячменя, особенно в регионах с влажным климатом [1, 2]. Устойчивость к возбудителю этого заболевания контролируется целым рядом генов, локализованных в 4, 5 хромосомах ячменя [3]. Различия по степени пораженности у генотипов с разными генами устойчивости визуально хорошо проявляются к седьмому дню после заражения [4], однако при микроскопических исследованиях можно обнаружить отличия в формировании инфекционных структур гриба уже через 24 часа [5]. Целью настоящей работы было изучение характерных качественных особенностей ранних стадий развития возбудителя мучнистой росы на контактных по устойчивости генотипах ячменя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве инокулюма использовали расу С34 [6] возбудителя мучнистой росы ячменя *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal. Изучали реакцию следующих генотипов ячменя *Hordeum vulgare* L.: сорта Майя (ген устойчивости M1-a8 [7]), Nigrate (M1 + M1-p [8]) и мутанта 792-99, полученного из сорта Майя [9] и имеющего по предварительным данным рецессивный ген устойчивости m1-o. Счита-

ется, что ген m1-o обуславливает эффективную расонеспецифическую устойчивость к возбудителю мучнистой росы. По отношению к использованной расе С34 сорт Майя является восприимчивым (4 балла по глазмерной шкале [6]), сорт Nigrate (0 баллов) — полностью устойчивым, в то время как на листьях мутанта 792-99 (0—1 балл), также являющегося устойчивым, могут развиваться отдельные пустулы со слабой споруляцией. Семена проращивали в рулонах фильтровальной бумаги под изоляторами [4]. Отделенные первые листья 15-дневных проростков ячменя помещали во влажную камеру на фильтровальную бумагу, а конидиями гриба заражали абаксимальную поверхность листа. Через 24 часа снимали участки эпидермиса и фиксировали их в жидкости Карнуа, а затем проводили цитохимическую реакцию на суммарные белки с сулема-бромфеноловым синим [11]. Полученные препараты просматривали под световым микроскопом Ампливаль (ГДР), измерение площади гало осуществляли с помощью установки МОП-Видеоплан.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Процесс заражения ячменя мучнистой росой успешно осуществляется при высокой влажности воздуха.

*Институт биологии Латвийской АН, Саласпилс, ул. Мiera, 3 Латвия LV-2169

*Центральный ботанический сад Российской АН, Москва И-276 Россия 127276

Интенсивность прорастания конидиального инокулюма и образование первичных инфекционных структур — аппрессориев, находится в зависимости от уровня относительной влажности воздуха. Так, в условиях лабораторного опыта было установлено, что формирование аппрессориев происходит в довольно узком интервале значений относительной влажности воздуха от 100 до 98%. При 96% влажности образуется небольшое количество аппрессориев, начиная с 84%-ой влажности и ниже наблюдается обезвоживание большинства конидий, что приводит к снижению жизнеспособности инокулюма.

На всех изученных стадиях наблюдаются четкие различия в морфологии патогена при развитии на контрастных по устойчивости растениях хозяина. Частично микрофотографии типичных структур, образующихся в этих случаях, опубликованы ранее [5]. В данной статье особенности развития мучнистой росы на генотипах ячменя с различной устойчивостью обобщены на схеме, представленной на рис. 1.

Конидия патогена на поверхности листа восприимчивого сорта Мая при оптимальных условиях для прорастания через 2 часа образует вначале первичную неаппрессориальную ростковую трубку, а затем трубку, формирующую аппрессорий (аппрессориальную ростковую трубку). Аппрессорий у возбудителя мучнистой росы ячменя как правило располагается над антиклинальной стенкой и имеет две небольшие лопасти (рис. 1а), при этом лопасти аппрессория располагаются на поверхности соседних клеток, в то время как неаппрессориальная трубка может располагаться и на поверхности третьей соседней клетки. Таким образом контакт проросшей конидии патогена с поверхностью растения-хозяина может осуществляться в 3-х точках в пределах 2—3-х эпидермальных клеток.

С нижней стороны лопастей аппрессория образуются инфекционные выросты, частично или полностью прорастающие клеточную стенку растения. Вокруг точки контакта цитохимическими методами выявляется зона "возмущения", так называемое гало. Гало отчетливо выявляется при проведении реакции с сулема-бромфеноловым синим, что может, по-видимому, свидетельствовать об изменении качественного состава белков в зоне "возмущения". Интенсивность реакции сохраняется около 48 часов, затем слабеет и исчезает после образования гаусторий и гиф.

Как правило, при совместимой комбинации патогена и растения-хозяина гало образуется вокруг 3-х точек контакта (рис. 1б). Площадь гало, окружающего лопасти аппрессория, составляет в среднем 65 мкм, в то время как площадь гало вокруг неаппрессориальной ростковой трубки составляет лишь 133 мкм. Каждая лопасть аппрессория образует свое гало.

Появление гало является первой видимой физиологической ответной реакцией эпидермальной клетки растения на внедрение патогена. Одновременно с этим наблюдается также ядра растительной клетки к месту контакта с патогеном (рис. 1в). Хотя при совместимой комбинации, как было сказано выше, имеется несколько точек контакта, тем не менее проникновение патогена в эпидермальную клетку с образованием гаустории осуществляется инфекционным выростом, образовавшимся только под одной из лопастей аппрессория, в то время как у другой лопасти контакт нарушается и происходит ее отторжение от поверхности листа.

Проросшая конидия может сформировать лишь одну гаусторию первого порядка в основной или околоустьичной клетках эпидермиса. Гаустории гриба не обнаруживаются в замыкающих клетках устьиц.

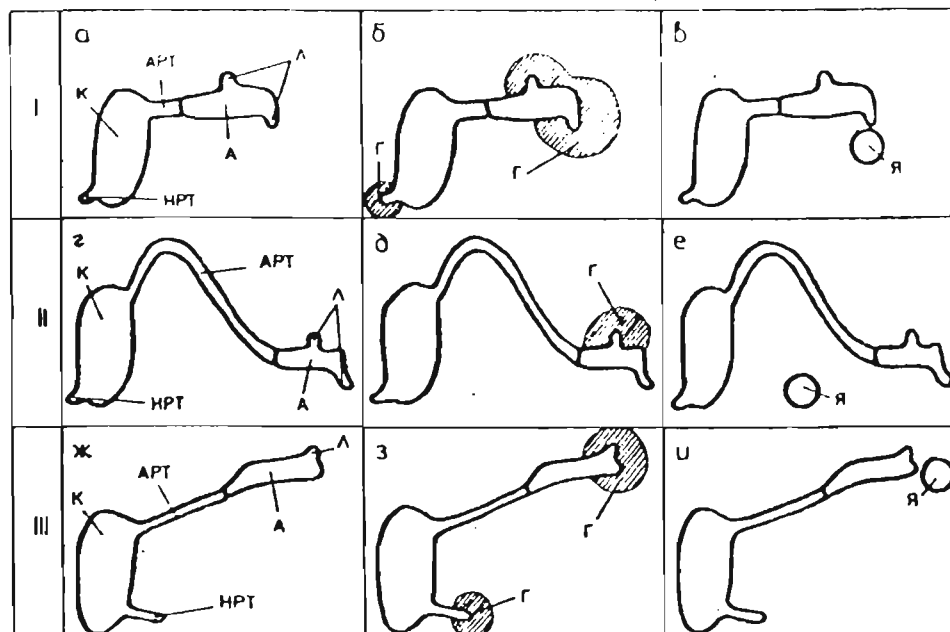


Рис. 1 Типы развития инфекционных структур *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* на поверхности различных по устойчивости генотипов ячменя: I — Мая; II — Nigralte; III — мутант 792-99.

А — аппрессорий, АРТ — аппрессориальная ростковая трубка, Г — гало, К — конидия, Л — лопасть аппрессория, НРТ — неаппрессориальная ростковая трубка, Я — ядро эпидермальной клетки растения.

Гаустория имеет центральное тело и пальцеобразные лопасти, которые обеспечивают патогену большую поверхность контакта с цитоплазмой клетки растения. Дальнейшее развитие гриба сопровождается ростом гиф мицелия и образованием гаусторий второго, третьего и т. д. порядков. В одной эпидермальной клетке ячменя при сильном развитии болезни обнаруживается более 20 разновозрастных гаусторий.

Развитие патогена на устойчивых генотипах (Nigrate, мутант 792-99) имеет свои особенности как в сравнении с развитием гриба при совместимой комбинации растения и патогена, так и между собой. При несовместимых комбинациях наблюдаются различные отклонения в дифференциации инфекционных структур патогена. Одна часть конидий не прорастает, другая имеет только одну длинную ростковую трубку и не образует аппрессорий. У большей части конидий выявляется нарушение дифференциации аппрессория — лопасти его недоразвиты, деформированы (рис. 1г, ж). В результате нарушения реакции узнавания наблюдается ослабление адгезионных взаимодействий лопастей аппрессория и поверхности листа. Однако ростовые процессы самого патогена при этом не прекращаются, происходит дальнейший поиск места новых контактов: удлиняются лопасти аппрессория, увеличиваются размеры аппрессориальной, а иногда и неаппрессориальной ростковых трубок (рис. 1г, 1ж). Наблюдается израстание инфекционной структуры патогена, сопровождающееся непроизводительной тратой пластического материала конидии, большая часть проросших конидий отслаивается от поверхности листа.

Нарушение дифференциации аппрессория приводит к снижению числа точек контакта с растением (рис. 1д, з). При этом израстшая конидия на поверхности листа мутанта 792-99 образует как правило 2 гало, в то время как при развитии гриба на поверхности листа Nigrate наблюдается в основном по одному гало (рис. 1д, з). Израстание инфекционных структур на сорте Nigrate выражено сильнее, чем на мутанте. Также же ядра в сторону аппрессория более ярко проявляется у мутанта (рис. 1е, и). При этом в эпидермальных клетках мутанта, как и у сорта Мажа, можно наблюдать, что к одному аппрессорию могут приближаться ядра 2—3-х соседних клеток.

Израстшие (анормальные) аппрессории патогена на обоих устойчивых генотипах тем не менее образуют один-два инфекционных выроста у ростковой трубки или у одной из лопастей, о чем свидетельствует появление гало в месте контакта, однако проник-

новение в эпидермальную клетку с образованием гаустории не происходит. При этом для мутанта 792-99 определено, что площадь гало, окружающего лопасти аппрессория, составляет в среднем 480 мкм, в то время как площадь гало вокруг неаппрессориальной ростковой трубки — 112 мкм.

Небольшая часть конидий, находящихся на поверхности листьев мутанта 792-99, в отдельных случаях формируют нормальные инфекционные структуры, которые осуществляют проникновение патогена в клетку растения-хозяина и образование гаусторий, в результате чего в дальнейшем развивается воздушный мицелий с репродуктивными органами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаусторы Л. А. Вредоносность мучнистой росы ячменя в Латвийской ССР // Микология и фитопатология. — 1979. — Т. 13, вып. 5. — С. 399—401.
2. Lekrs J. Suitable genetic resources of spring barley collection // Barley Genetics V. — 1987. — P. 57—62.
3. Søgaard B., Jørgensen J. H. Supplementary list No 1 (to masterlist of barley genes): Genes for reaction to *Erysiphe graminis hordei* (powdery mildew) // Barley Genet. Newslett. — 1984. — Vol. 14. — P. 173—182.
4. Раиналь И. Д., Васильев В. В. Эффективность различных способов количественной оценки пораженности растений ячменя мучнистой росой // Изв. АН ЛатвССР. — 1982. — № 11. — С. 104—107.
5. Мишина Г. И., Срежжина Г. В., Раиналь И. Д., Андреев Л. И. Особенности развития *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal на листьях различных «устойчивости» ячменя // Микология и фитопатология. — 1988. — Т. 22, вып. 4. — С. 292—295.
6. Кривченко В. И., Суханбердина Э. Х., Вершинина В. А., Лебедева Г. В. Изучение устойчивости злаковых культур к мучнистой росе. — Л., 1980. — 79 с.
7. Jørgensen J. H., Jensen H. P. Powdery mildew resistance gene Mla8 (Reg1h8) in northwest European spring barley varieties // Barley Genet. Newslett. — 1983. — Vol. 13. — P. 51—53.
8. Jahoor A., Fischbeck G. Sources of resistance to powdery mildew in barley lines derived from *Hordeum spontaneum* collected in Israel // Plant Breeding. — 1987. — Vol. 99, N 4. — P. 274—281.
9. Кавалец Г. Э., Диндлер В. Я., Золотарев М. В. Получение устойчивых к мучнистой росе мутантных линий ячменя // Генетические основы болезнеустойчивости полевых культур. — Р.: Зинатне, 1977. — С. 20—26.
10. Jørgensen J. H. Experience and conclusions from the work at Riso on induced mutations for powdery mildew resistance in crop plants // Induced mutations for disease resistance in crop plants II. — Vienna: International Atomic Energy Agency, 1983. — P. 73—87.
11. Пирс Э. Гистохимия. — М.: Изд-во иностр. лит., 1962. — 962 с.

RELATIONSHIPS BETWEEN *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Marchal
AND BARLEY GENOTYPES OF VARIOUS RESISTANCE

I. D. Rashal, G. N. Mishina*, G. V. Sereshkina*, V. V. Vasilyev

Summary

The development of powdery mildew on barley genotypes having different resistance was investigated 24 h following the inoculation into the abaxial leaf surface by the conidia of race C₃₄. After conidium germination on the susceptible variety, Maja, a relatively short primary (non-appressorium) germ tube is formed as well as a germ tube appressorium with two small lobes. As a result, a contact between the germinated conidium of pathogen and the plant surface is realized at points observed cytochemically as halos. The area of the halo surrounding the appressorium lobes is 680 μm^2 , on the average, while the halo around the non-appressorial germ tube is 133 μm^2 . Penetration of the pathogen into the cell and formation of primary haustoria are performed by only one of the infection pegs forming under the appressorium lobes. On resistant genotypes, Nigrate and mutant 792-99 a considerable amount of conidia remain ungerminated, and, in most of the germinated conidia, lanky infectious structures are observed expressed by noticeable elongation of appressorial and non-appressorial germ tubes. On the variety Nigrate, 1 halo is formed, as a rule, while 2 halos are formed on the mutant 792-99. On the mutant 792-99, the area of halo surrounding appressorial lobes is 480 μm^2 on the average; and the halo area around non-appressorial germ tube is 112 μm^2 . Pathogen penetration into host-plant cell with the haustorium formation usually does not occur on these genotypes. However, some conidia, located on the mutant 792-99 leaf surface, form, in several cases, normal infection structures which penetrate into the host-plant cell and form haustoria. Further an aerial mycelium with reproduction organs is developed.

Institute of Biology of Latvian Academy of Sciences

* Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences