

## ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІЯ І БІОТЕХНОЛОГІЯ

УДК 633.854.78:575

### ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА

© 2008 г. Я. Ю. Шарыпина

*Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева*

*Украинской академии аграрных наук*

*(Харьков, Украина)*

Изучали генетический контроль количественных признаков подсолнечника с использованием теста совместного шкалирования (тест Кавалли). Для выявления типа взаимодействия генов применяли модель с тремя и шестью генетическими параметрами и для их оценки в анализ вовлекали средние данные признаков по шести генерациям. В результате было показано, что характер наследования признака «продолжительность периода от всходов до начала цветения» только в одной гибридной комбинации соответствовал аддитивно-доминантной модели. В остальных гибридных комбинациях по всем изучаемым признакам идентифицировано взаимодействие генов по типу дубликатного эпистаза. В отдельных случаях тип взаимодействия установить не представлялось возможным в связи с недостаточной разрешающей способностью отдельных параметров модели.

**Ключевые слова:** *Helianthus annuus*, тест Кавалли, количественные признаки, взаимодействие генов

Накопление информации по генетике сельскохозяйственных культур способствует успешному селекционному процессу. В последние годы в изучении генетики подсолнечника (*Helianthus annuus*) наблюдается стремительный прогресс, который связан, прежде всего, с внедрением молекулярных технологий для решения теоретических и практических задач селекции [5, 9, 10, 12, 14, 15]. В исследованиях по генетике подсолнечника наметились тенденции, связанные с выявлением сцепления между маркерами и генами качественных признаков [1, 2, 8-10, 12, 14, 15], чего нельзя сказать о количественных признаках. Необходимой предпосылкой эффективного использования различных типов маркеров для выяснения сопряженной изменчивости между ними и локусами количественных признаков (QTL) с последующим отбором нужных генотипов является детальный генетический анализ количественных признаков [7].

Такой анализ предполагает установление типов генных и межгенных взаимодействий, вносящих наибольший вклад в фенотипическое проявление признака. Эти взаимодействия описываются рядом моделей, из которых наиболее простой является аддитивно-доминантная. Она характеризует отсутствие неаллельных взаимодействий между генами количественных признаков. Именно эта модель рассматривается в первую очередь и является адекватной в ситуациях, когда у гибрида первого поколения наблюдается промежуточное значение исследуемого количественного признака, поэтому при планировании скрещиваний в случае соответствия наблюдаемых взаимодействий аддитивно-доминантной модели возможен достаточно точный прогноз ожидаемого результата. Если данная модель не описывает наблюдаемую в опыте ситуацию, рассматривают дополнительные параметры, которые уже позволяют охарактеризовать неаллельные межгенные взаимодействия. Именно эти взаимодействия рассматриваются как наиболее вероятная причина такого важного в селекции явления, как гетерозис [6]. Поэтому, ус-

тановление типа взаимодействия генов количественных признаков имеет как теоретическое, так и практическое значение.

Несмотря на имеющиеся в литературе сведения по генетическому контролю некоторых количественных признаков подсолнечника [3, 11], эти вопросы остаются актуальными и требуют дальнейшего изучения.

Наиболее полному установлению генетической структуры количественного признака, прогнозированию характера наследования его в гибридах и выявлению всех возможных типов взаимодействия между определяющими его генами способствует исследование различного происхождения исходного материала.

В связи с этим целью нашей работы было проведение генетического анализа количественных признаков подсолнечника на примере инбридных линий.

### МЕТОДИКА

Материалом для генетического анализа послужили инбридные линии подсолнечника (Мх 1829В, Мх 4В, Мх 42Б, Мх 1008В, Мх 845Б, Мх 522Б, Мх 2122Б, Мх 107В, Мх 1091Б), полученные в результате химического мутагенеза, с последующими отбором и многократным инцухтом. Линии были получены в лаборатории селекции и генетики масличных культур Института растениеводства им. В.Я. Юрьева.

Для изучения наследования количественных признаков были созданы популяции  $F_1$ ,  $F_2$  и  $BC_1$  с участием каждого из родителей. Гибриды  $F_1$  получали скрещиванием инбридных линий подсолнечника между собой с использованием ручной кастрации. Расщепляющиеся популяции  $F_2$  создавали путем самоопыления индивидуальных корзинок  $F_1$  под пергаментными изоляторами. Первый беккросс ( $BC_1$ ) выполнен скрещиванием гибрида первого поколения с той или иной родительской линией ( $F_1 \times P_1$  или  $P_2$ ).

Растения подсолнечника, выращенные в полевых условиях, оценивали по следующим признакам с непрерывной изменчивостью: высота растения, длина и ширина листовой пластинки, диаметр корзинки, продолжительность периода от всходов до начала цветения (далее ППВЦ).

В нерасщепляющихся популяциях (родительские формы и  $F_1$ ) количество оцененных растений варьировало от 25 до 40. Расщепляю-

щиеся популяции включали от 96 до 149 растений для  $F_2$  и от 48 до 119 для беккроссов.

Высев родительских форм и популяций  $F_1$  с целью фенотипического описания изменчивости признаков проводили в 2005 – 2006 гг.

Полученные данные подвергались статистической обработке путем попарного сравнения вариантов между собой с использованием  $t$ -критерия Стьюдента. Для выяснения достоверности того, что изучаемое распределение не отличается от нормального, применяли метод сравнения показателей асимметрии и эксцесса с их ошибками репрезентативности [4].

Объединенный тест Кавалли воспроизведен по описанию, данному в книге [13].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Инбридные линии подсолнечника (всего 9), а также популяции  $F_1$ , полученные от их скрещивания в течение двух лет, изучали на фенотипическую однородность по каждому рассмотренному количественному признаку. Для этого проводили проверку нормальности выборочного распределения. У родительских форм и гибридов  $F_1$  в большинстве случаев было установлено соответствие нормальному закону распределения отклонений вариант от среднего значения признака (превышения асимметрией и эксцессом своей ошибки репрезентативности в три и более раза установлено не было). Это свидетельствует о генетической гомогенности данных популяций по высоте растений, диаметру корзинки, а также длине и ширине листовой пластинки. Иная картина наблюдалась при распределении признака ППВЦ: у двух компонентов скрещивания (Мх 4 В, Мх 2122 Б) наблюдалась правосторонняя асимметрия только в 2005 году, а в 2006 – оценка достоверности выборочного показателя асимметрии не превышала допустимого значения критерия, что свидетельствует о нормальном распределении ППВЦ. При оценке  $F_1$  на соответствие нормальному распределению изучаемого признака в 2005 г. было подтверждено данное распределение во всех гибридных комбинациях. В 2006 г. у гибридов Мх 2122 Б  $\times$  Мх 1091 Б, Мх 2122 Б  $\times$  Мх 107 В и Мх 4 В  $\times$  Мх 42 Б признак не имел нормального распределения, а обнаруживал отрицательную асимметрию в первом скрещивании. Положительная асимметрия и положительный эксцесс наблюдались во второй гибридной комбинации и положительный эксцесс – в третьем скрещивании. Причинами различий могут быть не только

ШАРЬПИНА

Таблица 1

Среднее значение количественных признаков подсолнечника по трем (2005 г.) и по шести генерациям (2006 г.)

Генерации	Высота растения, см		Длина листовых пластинок, см		Ширина листовых пластинок, см		Диаметр корзинки, см	
	2005 г.	2006 г.	2005 г.	2006 г.	2005 г.	2006 г.	2005 г.	2006 г.
P <sub>1</sub> P <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	83,63±0,87	70,47±1,12	15,60±0,25	14,17±0,30	15,86±0,34	12,07±0,42	9,46±0,16	9,30±0,17
	95,03±1,37	78,10±1,58	18,65±0,25	20,55±0,41	18,91±0,33	22,68±0,73	17,30±0,46	24,90±0,39
	108,42±1,52	91,25±1,76	18,58±0,55	18,11±0,52	19,12±0,70	18,36±0,87	16,96±0,80	20,18±0,64
B <sub>1</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>1</sub> B <sub>2</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> F <sub>2</sub>		75,92±1,24 81,50±1,55 86,54±0,87		14,10±0,30 17,63±0,36 16,65±0,21		13,22±0,36 17,37±0,46 15,56±0,30		13,13±0,39 18,06±0,50 14,26±0,38
P <sub>1</sub> P <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	91,50±0,86	83,20±1,12	14,95±0,20	14,82±0,35	14,74±0,26	13,30±0,40	10,06±0,13	11,35±0,14
	95,03±1,37	78,10±1,58	18,65±0,25	20,55±0,41	18,91±0,33	22,68±0,73	17,30±0,46	24,90±0,39
	119,84±1,16	113,50±0,96	16,82±0,36	19,23±0,42	16,90±0,44	20,15±0,73	15,32±0,50	20,03±0,41
B <sub>1</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>1</sub> B <sub>2</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> F <sub>2</sub>		94,21±1,04 96,98±0,96 97,89±0,84		17,03±0,25 18,06±0,27 16,73±0,20		16,43±0,35 17,60±0,37 16,45±0,27		14,06±0,37 17,15±0,38 14,82±0,32
P <sub>1</sub> P <sub>2</sub> F <sub>1</sub>	77,43±1,32	56,93±1,24	10,45±0,15	12,83±0,24	11,13±0,18	12,27±0,32	8,48±0,16	10,67±0,15
	119,83±1,37	83,30±1,74	16,55±0,30	19,05±0,87	16,40±0,33	19,88±0,98	11,78±0,38	18,30±0,48
	166,17±2,35	123,19±1,66	20,39±0,59	21,86±0,49	22,36±0,58	24,74±0,54	21,44±0,68	24,85±0,34
B <sub>1</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>1</sub> B <sub>2</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub> F <sub>2</sub>		96,58±1,40 115,28±0,93 112,92±1,05		15,50±0,22 16,38±0,22 14,81±0,21		16,39±0,25 16,67±0,24 15,23±0,26		15,25±0,33 16,34±0,25 15,03±0,27

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

Продолжение табл. 1

Mx 1008 B × Mx 522 B										
P <sub>1</sub>	77,43±1,32	56,93±1,24	10,45±0,15	12,83±0,24	11,13±0,18	12,27±0,32	8,48±0,16	10,67±0,15		
P <sub>2</sub>	111,94±1,25	98,48±1,61	19,94±0,44	19,78±0,47	18,15±0,43	20,09±0,54	14,79±0,39	17,96±0,34		
F <sub>1</sub>	172,92±2,06	133,77±2,08	20,56±0,45	17,87±0,45	22,17±0,49	19,85±0,64	21,37±0,61	19,50±0,37		
B <sub>1</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>1</sub>		104,10±1,35		14,48±0,21		14,95±0,23		14,11±0,27		
B <sub>2</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub>		126,14±0,92		16,11±0,24		16,33±0,28		15,61±0,25		
F <sub>2</sub>		109,33±1,61		16,54±0,25		16,83±0,31		15,38±0,33		
Mx 2122 B × Mx 107 B										
P <sub>1</sub>	129,93±2,07	115,83±1,01	18,78±0,47	15,55±0,38	19,20±0,60	15,15±0,42	18,10±0,50	15,47±0,30		
P <sub>2</sub>	104,03±1,97	83,35±1,39	12,63±0,30	11,85±0,34	13,09±0,33	11,65±0,54	12,00±0,30	11,50±0,35		
F <sub>1</sub>	163,65±0,89	126,56±1,49	16,40±0,63	15,12±0,47	17,15±0,73	15,14±0,45	18,85±0,65	17,40±0,36		
B <sub>1</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>1</sub>		132,62±1,03		17,00±0,35		17,17±0,39		19,86±0,46		
B <sub>2</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub>		120,85±1,25		14,59±0,22		15,02±0,27		15,60±0,35		
F <sub>2</sub>		126,88±0,98		14,14±0,19		14,83±0,22		14,55±0,28		
Mx 2122 B × Mx 1091 B										
P <sub>1</sub>	129,93±2,07	115,83±1,01	18,78±0,47	15,55±0,38	19,20±0,60	15,15±0,42	18,23±0,50	15,47±0,30		
P <sub>2</sub>	69,21±1,95	50,64±0,99	10,82±0,20	14,82±0,38	11,20±0,33	15,34±0,52	10,42±0,38	18,23±0,56		
F <sub>1</sub>	166,55±1,24	141,89±1,55	17,20±0,29	19,24±0,37	19,35±0,38	22,30±0,46	18,20±0,44	24,08±0,45		
B <sub>1</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>1</sub>		129,54±0,79		14,08±0,18		14,47±0,21		16,19±0,27		
B <sub>2</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub>		100,45±1,54		14,81±0,22		15,15±0,29		17,09±0,41		
F <sub>2</sub>		108,33±1,05		14,74±0,17		14,80±0,23		16,68±0,30		

**ШАРЬПИНА**

Таблица 2

**Среднее значение продолжительности периода от всходов до начала цветения  
по трем (2005 г.) и по шести генерациям (2006 г.), дней**

Комбинация	год	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	B <sub>1</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>1</sub>	B <sub>2</sub> F <sub>1</sub> × P <sub>2</sub>	F <sub>2</sub>
Mx 1829 B × Mx 42 B	2005	70,78±0,28	68,92±0,13	67,55±0,34			
	2006	69,91±0,19	69,65±0,23	69,27±0,43*	69,15±0,28	69,70±0,37	69,83±0,21
Mx 4 B × Mx 42 B	2005	69,55±0,31*	68,92±0,13	67,71±0,32			
	2006	70,32±0,25	69,65±0,23	69,40±0,22	70,18±0,26	69,77±0,34	69,32±0,26
Mx 1008 B × Mx 845 B	2005	76,41±0,23	77,95±0,33	73,00±0,25			
	2006	77,84±0,43	81,58±0,46	77,68±0,52	76,64±0,26	76,37±0,26	77,38±0,27
Mx 1008 B × Mx 522 B	2005	76,41±0,23	82,21±0,31	77,36±0,46			
	2006	77,84±0,43	80,78±0,47	78,97±0,54	76,72±0,29	77,47±0,30	77,16±0,34
Mx 2122 B × Mx 107 B	2005	76,01±0,26*	71,35±0,28	75,66±0,46			
	2006	74,79±0,26	74,45±0,34	75,36±0,48*	70,11±0,22	74,07±0,30	73,00±0,21
Mx 2122 B × Mx 1091 B	2005	76,01±0,26	73,70±0,33	69,64±0,24			
	2006	74,79±0,26	73,29±0,44	72,64±0,40*	72,03±0,19	71,22±0,29	72,44±0,24

Примечание: \* - в отмеченных вариационных рядах выявлено отклонение от нормального распределения

наследственные особенности изучаемых генотипов и их различная норма реакции на условия среды, но и разнокачественность высеянных семян, от которой зависят посевные качества, например, энергия прорастания, жизнеспособность и др. Нами учтен тот факт, что наличие асимметрии и эксцесса в гибридных комбинациях может привести к смещенным оценкам параметров модели, поэтому данные комбинации включены в анализ с пометкой «\*». Таблицы значений асимметрии и эксцесса, их ошибок и критериев достоверности для всех популяций за два года изучения достаточно громоздки, поэтому в данной статье не представлены.

Оценка абсолютных значений изучаемых количественных признаков подсолнечника показала их варьирование в разные годы изучения. Было установлено, что все исследованные признаки в той или иной степени подвержены влиянию условий выращивания. Данный факт подтвержден путем попарного сравнения средних значений определенного признака по конкретному образцу, оцененного в разные годы (табл. 1 и 2). Все проанализированные инбредные линии подсолнечника достоверно различались между собой по средним значениям количественных признаков.

Первым этапом проведения генетического анализа количественных признаков подсолнечника с использованием теста совместного шкалирования была проверка соответствия аддитивно-доминантной модели действия генов. Все комбинации скрещивания первоначально оценивались по 3 параметрам:  $m$  – средняя популяционная,  $[d]$  – аддитивная компонента, отражает фенотипические различия между двумя гомозиготами,  $[h]$  – доминантная компонента, отражает доминирование одного из аллелей. В случае если аддитивно-доминантная модель не являлась адекватной, рассматривали модель, включающую 6 параметров –  $m$ ,  $[d]$ ,  $[h]$ ,  $[i]$ ,  $[j]$ ,  $[l]$ . При этом дополнительные компоненты отражали взаимодействия между парами неаллельных генов:  $[i]$  – гомозиготно-гомозиготные,  $[j]$  – гомозиготно-гетерозиготные,  $[l]$  – гетерозиготно-гетерозиготные. Результаты проведенных расчетов показали, что во всех скрещиваниях не подтвердилась аддитивно-доминантная модель (значения  $\chi^2$  превышали стандартный при  $df=3$ ). Это свидетельствует о том, что она не подходит для описания генотипических различий между родительскими формами гибридов. Исключение составили комбинации скрещивания  $Mx\ 1829B \times Mx\ 42B$  и  $Mx\ 4B \times Mx\ 42B$ , у которых признак ППВЦ контролируется

аддитивно-доминантной системой, т.е. полученные значения параметров  $m$ ,  $[d]$ ,  $[h]$  описывают среднепопуляционную, аддитивные и доминантные эффекты генов, соответственно (табл. 3 и 4).

В связи с этим наиболее полную информацию о генетике признаков подсолнечника можно получить при расчете шести параметров. В этом случае представляется возможным рассмотреть простую модель, определив характер взаимодействия между двумя генами. Вычисленные значения параметров показывают, что в зависимости от гибридной комбинации выявляются различные эффекты генов. В некоторых случаях ввиду высокой трансгрессивности распределений идентификация типа взаимодействия неоднозначна. О неаллельном взаимодействии генов судили по значимости генетических параметров  $[i]$ ,  $[j]$ ,  $[l]$ . Классификацию эффектов генов устанавливали в том случае, если параметр достоверно отличался от нуля.

Так, у большинства гибридов подсолнечника по высоте растений был отмечен дубликатный тип эпистаза, о чем свидетельствуют достоверность параметров  $[h]$  и  $[l]$  и с противоположными знаками (табл. 3). Исключение составила гибридная комбинация  $Mx\ 4B \times Mx\ 42B$ , у которой тип неаллельного взаимодействия установить невозможно, в связи с тем, что вышеупомянутые параметры не отличались значимо от нуля. Параметр  $[h]$  у пяти гибридов из шести всегда имел положительный знак, что свидетельствует об однонаправленном доминировании по всем или некоторым генам, контролирующим признак, т.е. доминантные гены действуют в направлении увеличения абсолютного значения признака (табл. 3).

При изучении длины и ширины листовой пластинки подсолнечника у гибридов  $Mx\ 1829B \times Mx\ 42B$ ,  $Mx\ 1008B \times Mx\ 522B$ ,  $Mx\ 2122B \times Mx\ 1091B$  и  $Mx\ 2122B \times Mx\ 107B$  знаки параметров  $[h]$  и  $[l]$  были различными, что позволяет отнести данное взаимодействие генов к типу дубликатного эпистаза. При этом  $[h]$  в первых трех гибридных комбинациях был с отрицательным знаком. Следовательно, у данных гибридов наблюдается незначительное отрицательное доминирование по длине и ширине листовой пластинки. У гибрида  $Mx\ 2122B \times Mx\ 107B$  знак параметра  $[h]$  был положительным, что свидетельствует о действии генов на увеличение среднего значения признаков. Среди гибридов выявили такие ( $Mx\ 4B \times Mx\ 42B$  и  $Mx\ 1008B \times Mx\ 845B$ ), у которых установить тип взаимодействия было невозможно, т.к.

ШАРЬПИНА

Таблица 3

Оценка эффектов генов некоторых признаков подсолнечника, 6 семей (модели для 3 и 6 параметров)

Генетические параметры	Высота растения		Длина листовой пластинки		Ширина листовой пластинки	
	Аддитивно-доминантная модель	Модель на взаимодействие генов	Аддитивно-доминантная модель	Модель на взаимодействие генов	Аддитивно-доминантная модель	Модель на взаимодействие генов
m			Мх 1829 В × Мх 42 Б			
[d]	74,56±0,88	105,65±5,36	16,97±0,23	20,51±1,28	16,52±0,37	18,35±1,72
[h]	-4,55±0,86	-3,94±0,93	-3,23±0,22	-3,22±0,24	-4,74±0,34	-5,14±0,39
[i]	16,80±1,78	-62,03±14,19	-0,71±0,48	-13,04±3,40	-1,40±0,76	-11,17±4,50
[j]		-31,32±5,28		-3,14±1,26		-1,06±1,67
[l]		-3,28±4,26		-0,62±1,02		1,97±1,33
χ <sup>2</sup>	38,09	47,63±9,54	27,25	10,64±2,36	22,47	11,18±3,25
		Дубликат. эпист.		Дубликат. эпист.		Дубликат. эпист.
m			Мх 4 В × Мх 42 Б			
[d]	80,76±0,79	90,00±4,50	17,04±0,24	14,39±1,12	16,52±0,35	15,45±1,54
[h]	1,01±0,79	2,03±0,92	-2,16±0,22	-2,63±0,25	-3,02±0,32	-4,16±0,38
[i]	32,30±1,35	8,05±11,25	0,86±0,46	4,53±2,87	1,15±0,71	-0,69±4,00
[j]		-9,18±4,39		3,26±1,09		2,26±1,48
[l]		-9,60±3,26		3,20±0,85		5,98±1,21
χ <sup>2</sup>	14,15	15,45±7,13	44,44	0,32±1,95	49,21	5,39±2,85
		Тип не известен		Тип не известен		Тип не известен
m			Мх 1008 В × Мх 845 Б			
[d]	75,53±0,93	98,20±5,49	13,28±0,28	10,76±1,12	12,26±0,32	9,89±1,33
[h]	-16,21±0,87	-13,56±1,03	-0,84±0,24	-2,34±0,37	-0,53±0,27	-2,58±0,42
[i]	59,62±1,85	33,90±13,63	5,36±0,54	5,10±2,81	8,79±0,63	6,52±3,29
[j]		-27,96±5,38		4,52±1,05		5,20±1,25
[l]		-10,28±3,85		2,92±0,89		4,60±1,00
χ <sup>2</sup>	135,38	-8,91±8,86	107,96	6,00±1,96	133,01	8,34±2,24
		Тип не известен		Тип не известен		Тип не известен

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

Продолжение табл. 3

			Мх 1008 В × Мх 522 Б				
m	80,27±0,93	54,57±7,29	15,48±0,22	21,11±1,21	15,18±0,28	20,71±1,47	
[d]	-22,30±0,85	-20,86±0,98	-2,62±0,20	-3,17±0,24	-2,76±0,24	-3,43±0,28	
[h]	63,25±1,98	139,85±16,61	0,95±0,45	-15,03±2,90	2,26±0,56	-14,66±3,48	
[i]		23,16±7,22		-4,98±1,19		-4,76±1,44	
[j]		-2,36±3,72		3,08±0,76		4,11±0,86	
[l]		-60,65±10,28		11,79±1,92		13,80±2,37	
$\chi^2$	49,16	Дупликаг. элист.	52,29	Дупликаг. элист.	56,66	Дупликаг. элист.	
			Мх 2122 Б × Мх 107 В				
m	104,13±0,78	100,28±5,15	13,87±0,23	7,08±1,15	14,04±0,29	8,33±1,34	
[d]	14,57±0,76	15,88±0,82	1,77±0,21	1,89±0,25	1,55±0,27	1,79±0,33	
[h]	35,81±1,56	80,12±12,83	1,88±0,47	20,19±3,04	2,19±0,55	19,19±3,53	
[i]		-0,58±5,09		6,62±1,12		5,06±1,29	
[j]		-8,23±3,52		1,05±0,94		0,73±1,12	
[l]		-53,84±8,31		-12,15±2,11		-12,38±2,38	
$\chi^2$	167,19	Дупликаг. элист.	37,87	Дупликаг. элист.	27,72	Дупликаг. элист.	
			Мх 2122 Б × Мх 1091 Б				
m	83,16±0,66	56,57±5,49	13,67±0,23	16,37±0,93	13,11±0,28	15,24±1,21	
[d]	32,51±0,64	32,28±0,67	-0,27±0,19	0,13±0,24	-0,36±0,24	-0,24±0,29	
[h]	58,37±1,44	121,72±13,61	2,70±0,44	-9,38±2,35	4,85±0,54	-8,80±3,03	
[i]		26,66±5,44		-1,18±0,89		0,04±1,17	
[j]		-6,37±3,57		-1,71±0,69		-0,89±0,85	
[l]		-36,40±8,79		12,25±1,61		15,87±2,04	
$\chi^2$	24,13	Дупликаг. элист.	122,71	Дупликаг. элист.	166,37	Дупликаг. элист.	



Таблица 4

Оценка эффектов генов некоторых признаков подсолнечника, 6 семей (модели для 3 и 6 параметров)

Генетические параметры	Диаметр корзинок		ППВЦ	
	Аддитивно-доминантная модель	Модель на взаимодействие генов	Аддитивно-доминантная модель	Модель на взаимодействие генов
		Mx 1829 B × Mx 42 Б		
m	16,50±0,20	11,69±1,99	69,80±0,14	71,40±1,26
[d]	-7,27±0,20	-7,70±0,21	0,05±0,14	0,11±0,15
[h]	-0,30±0,50	1,79±4,95	-0,45±0,34	-4,16±3,31
[i]		5,34±1,98		-1,62±1,25
[j]		5,53±1,31		-1,31±0,96
[l]		6,70±3,25		2,03±2,23
$\chi^2$	93,44		4,54	
		Тип не известен		Нет эпистаза
		Mx 4 В × Mx 42 Б		
m	17,00±0,19	14,88±1,67	70,00±0,16	67,37±1,36
[d]	-5,75±0,19	-6,64±0,20	0,37±0,16	0,34±0,17
[h]	-0,19±0,40	-5,38±4,15	-0,58±0,27	5,78±3,35
[i]		3,14±1,66		2,62±1,35
[j]		7,09±1,12		0,14±0,90
[l]		10,54±2,64		-3,75±2,08
$\chi^2$	182,94		4,03	
		Тип не известен		Нет эпистаза
		Mx 1008 В × Mx 845 Б		
m	12,26±0,20	11,27±1,38	78,84±0,28	83,19±1,34
[d]	-1,81±0,20	-3,63±0,24	-0,93±0,24	-1,54±0,29
[h]	9,32±0,39	1,45±3,40	-3,37±0,55	-17,72±3,27
[i]		3,06±1,36		-3,50±1,31
[j]		5,08±0,94		3,62±0,89
[l]		12,13±2,15		12,22±2,19
$\chi^2$	261,97		57,42	
		Тип не известен		Дубликат эпист.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Продолжения табл. 4

	Mx 1008 B × Mx 522 B			
m	13,58±0,17		78,50±0,29	79,56±1,63
[d]	-2,94±0,16		-1,17±0,25	-1,38±0,30
[h]	4,09±0,36		-1,79±0,57	-9,02±3,86
[i]				-0,26±1,60
[j]				1,25±0,98
[l]				8,42±2,49
$\chi^2$	78,30		33,04	
		Тип не известен		Дупликат. эпист.
	Mx 2122 B × Mx 107 B			
m	13,64±0,21		74,18±0,20	78,38±1,14
[d]	2,14±0,21		-0,90±0,18	-0,27±0,20
[h]	4,20±0,41		-2,71±0,42	-18,48±2,90
[i]				-3,64±1,12
[j]				-7,39±0,81
[l]				15,47±2,00
$\chi^2$	71,65		216,55	
		Дупликат. эпист.		Дупликат. эпист.
	Mx 2122 B × Mx 1091 B			
m	15,28±0,27		73,51±0,22	77,30±1,21
[d]	-0,85±0,26		0,78±0,20	0,76±0,23
[h]	5,10±0,51		-2,53±0,42	-14,76±2,94
[i]				-3,26±1,18
[j]				0,10±0,78
[l]				10,11±1,92
$\chi^2$	136,70		38,13	
		Дупликат. эпист.		Дупликат. эпист.

параметры  $[h]$  или  $[l]$  значимо не отличались от нуля (табл. 3).

По признаку «диаметр корзинки» у двух гибридов из шести эффект взаимодействия генов был обусловлен дубликатным эпистазом. При этом рассчитанный параметр  $[h]$  у гибрида Мх2122Б × Мх107В был с положительным знаком, а у Мх2122Б × Мх1091Б – с отрицательным. Следовательно, наблюдалось разнонаправленное доминирование генов, которые действуют на увеличение или уменьшение фенотипического проявления диаметра корзинки. У остальных гибридов подсолнечника контроль данного признака установить не удалось, т.к. параметр  $[h]$  достоверно не отличался от нуля (табл. 4).

Как уже сообщалось, при изучении признака ПШВЦ было установлено, что в комбинациях Мх 1829В × Мх 42Б и Мх 4В × Мх 42Б он контролируется аддитивно-доминантной системой. У остальных гибридов знак параметров  $[h]$  и  $[l]$  был противоположным, соответственно, отмеченный эффект взаимодействия генов относится к дубликатному эпистазу. Также отрицательное значение параметра  $[h]$  в рассмотренных комбинациях свидетельствует о действии соответствующих генов в сторону уменьшения среднего значения данного признака.

Таким образом, в результате расчета модели количественных признаков подсолнечника с тремя параметрами было установлено, что в большинстве рассмотренных комбинаций степень выраженности признака не обусловлена аддитивно-доминантными генетическими эффектами. Рассмотрение модели с шестью параметрами подтвердило наличие эпистатических эффектов: гены, участвующие в контроле изученных признаков, взаимодействуют по принципу дубликатного эпистаза. При этом было выявлено разнонаправленное их действие, приводящее к увеличению или уменьшению фенотипической выраженности проявления некоторых количественных признаков подсолнечника. Данный факт говорит о том, что, в зависимости от направления селекционного процесса, существует возможность подбора оптимальных родительских пар для создания гибридов с различным морфотипом.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Ведмедева К.В.* Створення колекції джерел морфологічних маркерних ознак соняшнику і вивчення їх генетичного контролю: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Одеса, 2004. – 16 с.

2. *Гаврилова В.А., Анисимова И.Н.* Генетика культурных растений. Подсолнечник. – СПб., 2003. – 209 с.
3. *Гаврилова В.А., Есаев А.Л., Верещагина В.А.* Генетический анализ высоты растения и длины междоузлия подсолнечника у короткостебельной линии ВИР 272 // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1999. – Т. 156. – С. 9-14.
4. *Плохинский Н. А.* Биометрия – М.: МГУ, 1970. – 368 с.
5. *Саналатий А.В., Солоденко А.Е., Сиволап Ю.М.* Идентификация генотипов подсолнечника украинской селекции при помощи SSRP-анализа // Цитология и генетика. – 2006. – Т. 40, № 4. – С. 37-43.
6. *Тарутина Л.А., Хотылева Л.В.* Взаимодействие генов при гетерозисе. – Минск: Навука і тэхніка, 1990. – 176 с.
7. *Терновская Т.К.* Хромосомная локализация главных генов количественных признаков (QTL) пшеницы с использованием генов-маркеров D хромосом // Цитология и генетика. – 2000. – Т. 34, № 2. – С.16-24.
8. *Шарьпина Я.Ю., Попов В.Н., Кириченко В.В.* Анализ сцепления генов, контролирующих ферменты у подсолнечника // Генетика. – 2007. – Т. 43, №11. – С. 1486-1490.
9. *Bouzidi M.F., Badaoui S., Cambon F. et al.* Molecular analysis of a major locus for resistance to downy mildew in sunflower with specific PCR-based markers // Theor. Appl. Gen. – 2002. – V. 104. – P. 592-600.
10. *Chen J., Hu J., Vick B., Jan C.* Molecular mapping of a nuclear male-sterility gene in sunflower (*Helianthus annuus* L.) using TRAP and SSR markers // Theor. Appl. Gen. – 2006. – V. 113. – P. 122-127.
11. *Leon A., Lee M., Andrade F.* Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Theor. Appl. Gen. – 2001. – V. 102. – P. 497-503.
12. *Lu Y.H., Melero-Varo J.M., Gracia-Tejada J.A., Blanchard P.* Development of SCAR markers linked to the gene Or5 conferring resistance to broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) // Theor. Appl. Gen. – 2000. – V. 100. – P. 625-632.
13. *Mather K., Jinks J.L.* Biometrical genetics. – London, 1971. – 382 p.
14. *Mokrani L., Gentzbittel L., Azanza F. et al.* Mapping and analysis of quantitative trait loci for grain oil content and agronomic traits using AFLP and SSR in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Theor. Appl. Gen. – 2002. – V. 106. – P. 149-156.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

15. Vera-Ruiz E., Velasco L., Leon A. et al. Genetic mapping of the *tp1* gene controlling beta-tocopherol accumulation in sunflower seeds // Mol. Breed. – 2006. – V. 17, №3. – P. 291-296.

Поступила в редакцію  
17.09.2008 з.

## GENETIC ANALYSE OF SOME QUANTITATIVE TRAITS OF SUNFLOWER

Ya. Yu. Sharypina

*V. Ya. Yurjiev Plant Production Institute  
of Ukrainian Academy of Agrarian Sciences  
(Kharkiv, Ukraine)*

There is studied the genetic control of quantitative traits of sunflower with the use of the joint scaling test (the test by Kavalli). To establish the type of genes' interaction the model with 3 and 6 genetic parameters is applied and for their estimation in the analysis there are involved the average data of traits on 6 generations. It has been as a result shown that the additive-dominant model has proved to be true only at studying the trait «duration of the period from shoots to flowering beginning» in one hybrid combination. In the rest hybrids by all studied traits it was possible to reveal an interaction between genes by duplicate epistasis type. In some cases the interaction type was not possible to establish as some parameters of model have insufficient resolving power.

**Key words:** *Helianthus annuus*, test of Kavalli, quantitative traits, interaction of genes

## ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ДЕЯКИХ КІЛЬКІСНИХ ОЗНАК СОНЯШНИКУ

Я. Ю. Шарипіна

*Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва  
Української академії аграрних наук  
(Харків, Україна)*

Вивчали генетичний контроль кількісних ознак соняшнику з використанням тесту сумісного шкалювання (тест Каваллі). Для виявлення типу взаємодії генів використовували модель з трьома та шістьма генетичними параметрами та для їх оцінки в аналіз залучали середні значення ознак за шістьма генераціями. У результаті було показано, що характер успадкування ознаки «довжина періоду від сходів до початку цвітіння» тільки в одній гібридній комбінації відповідав адитивно-домінантній моделі. В інших гібридних комбінаціях за усіма вивченими ознаками ідентифіковано взаємодію генів за типом дуплікатного епістазу. В інших випадках тип взаємодії встановити було неможливо через недостатню потужність деяких параметрів моделі.

**Ключові слова:** *Helianthus annuus*, тест Каваллі, кількісні ознаки, взаємодія генів