

УДК 62-182.7: 575

## **ОЦЕНКА ГЕТЕРОЗИСА И ТИПА НАСЛЕДОВАНИЯ ПЛОТНОСТИ РАСПОЛОЖЕНИЯ УСТЬИЦ ЛИСТА ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ**

© 2014 г. Н. П. Ламари

Селекционно-генетический институт –  
Национальный центр семеноведения и сортоизучения  
Национальной академии аграрных наук Украины  
(Одесса, Украина)

Изучено генетическое варьирование и наследование плотности расположения устьиц (ПРУ) листа озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. 21 гибрид F<sub>1</sub> получен в результате скрещиваний семи родительских сортов по полудиаллельной схеме. Растительный материал выращен в полевых условиях осенне-зимнего периода 2011 и 2013 гг., отличавшихся по количеству осадков. Установлено достоверное влияние генетической составляющей на варьирование плотности расположения устьиц у родительских сортов и гибридов F<sub>1</sub>. Промежуточный тип наследования ПРУ выявлен у большинства гибридов F<sub>1</sub> в оба года исследований. Данный факт может свидетельствовать о преобладании аддитивных эффектов в генетическом контроле ПРУ листа. Расширению генетического варьирования на 25%, увеличению количества гибридов с отрицательным истинным гетерозисом на 33%, а также формированию максимальных значений эффектов истинного и гипотетического гетерозиса способствовали условия большей влагообеспеченности 2011 года. Отмечено наличие эпистаза дубликатного типа в контроле признака ПРУ в условиях меньшей влагообеспеченности.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum* L., плотность расположения устьиц, гетерозис, тип наследования

Устьица играют важную роль в контроле газообмена между листом и атмосферой и являются основными «воротами» для прохождения водяного пара, углекислого газа и кислорода. У сортов культурных растений установлена взаимосвязь уровня газообмена с варьированием размера устьиц и их количества на единицу площади листа (Farquhar et al., 2002). Miskin с соавторами (Miskin et al., 1972) при сравнении двух групп линий ячменя – с высокой и низкой плотностью устьиц, отметили увеличение устьичной сопротивляемости и снижение уровня транспирации воды у линий ячменя с низкой плотностью устьиц при отсутствии различий по интенсивности фотосинтеза. В работе Нуеон-Нуе et al. (2004) показана возможность «настройки» проводимости устьиц

под экологические условия для оптимизации поглощения CO<sub>2</sub> и уровня транспирации. Отмечено также наличие значимой корреляционной зависимости между варьированием размеров и плотности устьиц пшеницы с урожайностью, как в нормальных, так и в засушливых условиях вегетации (Aminian et al., 2010).

Рядом исследователей отмечена ключевая регуляторная роль гена *ICE1* (INDUCER of CBF EXPRESSION1) как в процессе адаптации к условиям холодового стресса у *Arabidopsis thaliana*, так и в регуляции процессов развития устьиц (Chinnusamy et al., 2003; Kanaoka et al., 2008). Двойная роль *ICE1* в транскрипционной регуляции к холоду и устьичной дифференциации может быть отражением ключевой стратегии наземных растений объединять программы экологической адаптации и развития (Hofmann, 2008). Идентичные *ICE1* гену *Arabidopsis thaliana* определены и у пшеницы (Badawi et al., 2008). Так, у этого вида выявили несколько *CBF* генов, которые подразделяются на 10 различных групп. Некоторые группы *CBF* ампли-

---

Адрес для корреспонденции: Ламари Наталья Петровна, Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения Национальной академии аграрных наук Украины, Овидиопольская дорога, 3, Одесса, 65036, Украина;  
e-mail: natalamari@rambler.ru

## ОЦЕНКА ГЕТЕРОЗИСА И ТИПА НАСЛЕДОВАНИЯ

фицируются только в *Pooideae* и большинство из этих амплифицированных групп (пять из шести) – при более низких температурах. Эти наблюдения стали основанием для гипотезы о том, что пшеница обладает специфическими *ICE*-схожими генами, имеющими потенциал для дифференцированной регуляции *CBF* генов (Badawi et al., 2007). Программа развития, определяющая плотность устьиц растений, является достаточно пластичной для того, чтобы регулировать уровень поглощения  $\text{CO}_2$  и транспирацию в ответ на изменение окружающей среды (Casson, Gray, 2008). Климатические факторы (например, свет,  $\text{CO}_2$ , относительная влажность, дефицит воды) и гормоны изменяют плотность устьиц, хотя механизмы, с помощью которых эти факторы модулируют развитие устьиц изучены не достаточно (Casson, Netherington, 2010). Сорты мягкой озимой пшеницы в условиях степи Украины (г. Одесса) существенно различались по признаку ПРУ (Ламари, Файт, 2013), но наследование указанного признака в данных экологических условиях не исследовано.

Методы анализа в системе диаллельных скрещиваний позволяют провести разделение гетерозиса, возникшего в результате неаллельных взаимодействий, и эффекта гетерозиса, вызванного другими причинами. Накоплено большое количество данных, свидетельствующих о важной роли в проявлении гетерозиса взаимодействий генотипа со средой и наличием неаллельных взаимодействий (Кильчевский, Хотылева, 1989). В свою очередь, норма реакции генотипа на условия среды различна и зависит от способности каждого организма приспособляться к окружающей среде за счет изменений реакции генотипа, включающей адаптивный механизм. Поэтому целесообразно проанализировать это влияние с позиции стабильности генетических систем, контролирующей плотность расположения устьиц сортов пшеницы в конкретных условиях выращивания. Исходя из изложенного, целью настоящей работы было изучение влияния условий вегетации на варьирование признака ПРУ сортов и гибридов  $F_1$  и на проявление типов наследования и эффектов гетерозиса.

### МЕТОДИКА

Для исследований использовали 21 гибрид  $F_1$ , полученные в результате скрещивания по полудиаллельной схеме семи сортов пшеницы мягкой озимой (*Triticum aestivum* L.): Без-

остая 1, Воронежская 85, Лузановка одесская, Мироновская 808, Одесская 16, Одесская красноколосая и Прима одесская. Семена родительских форм и гибридов первого поколения высевали на однорядковых делянках (длина рядка 100 см) по 20 зерновок на рядок с площадью питания  $30 \times 5 \text{ см}^2$  рандомизированными блоками в трех повторностях в первой декаде октября 2011 и 2013 годов на экспериментальном участке отдела генетики СГИ–НЦСС.

Подсчет количества устьиц проводили на средней части абаксиальной поверхности полностью сформировавшегося третьего листа с использованием окулярного винтового микрометра М4Б-1-15 при увеличении  $15 \times 20$ , согласно общепринятой методике (Абрамова с соавт., 1982). Для анализа одного генотипа на каждое из трех растений проведено по 20 (у родительских форм) и 30 (у гибридов  $F_1$ ) измерений замыкающих клеток устьиц. Достоверность влияния фактора и различий между средними показателями родительских форм и их гибридов  $F_1$  устанавливали по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (Доспехов, 1985).

Для характеристики типа наследования признака использовали степень доминирования  $h_p$ , значения которого могут варьировать от  $+\infty$  до  $-\infty$  (Брюбейкер, 1966). О величине гетерозисных эффектов, а также о степени доминирования или депрессии признака у гибридов  $F_1$  судили, исходя из расчетов по ниже приведенным формулам (Fonseca, Patterson, 1968):

$$Ht (\%) = (F_1 - MP) / MP \times 100 \quad (1),$$

$$Hbt (\%) = (F_1 - BP) / BP \times 100 \quad (2),$$

$$h_p = (F_1 - MP) / (BP - MP) \quad (3),$$

где  $Ht$  и  $Hbt$  – гипотетический и истинный гетерозис;  $F_1$ ,  $BP$  и  $MP$  – показатели средних величин гибрида  $F_1$ , лучшей и обеих родительских форм, соответственно;  $h_p$  – степень доминирования. Расчет  $t$ -теста, основанного на определении статистической достоверности отличия средней гибрида  $F_1$  от средней и лучшей родительской формы, соответственно, проводили по формулам (Wynne et al., 1970):

$$t_{ij} = F_{1ij} - MP_{ij} / \sqrt{3/2 \times r \times EMS} \quad (4),$$

$$t_{ij} = F_{1ij} - BP_{ij} / \sqrt{2/r \times EMS} \quad (5).$$

В приведенных формулах в числителе, взятая по абсолютной величине, разница средних арифметических гибрида ( $F_{1ij}$ ) и родительских форм ( $MP_{ij}$ ), а также большей родительской формы ( $BP_{ij}$ )  $ij$ -ой комбинации скрещивания. В знаменателе – количество повторностей

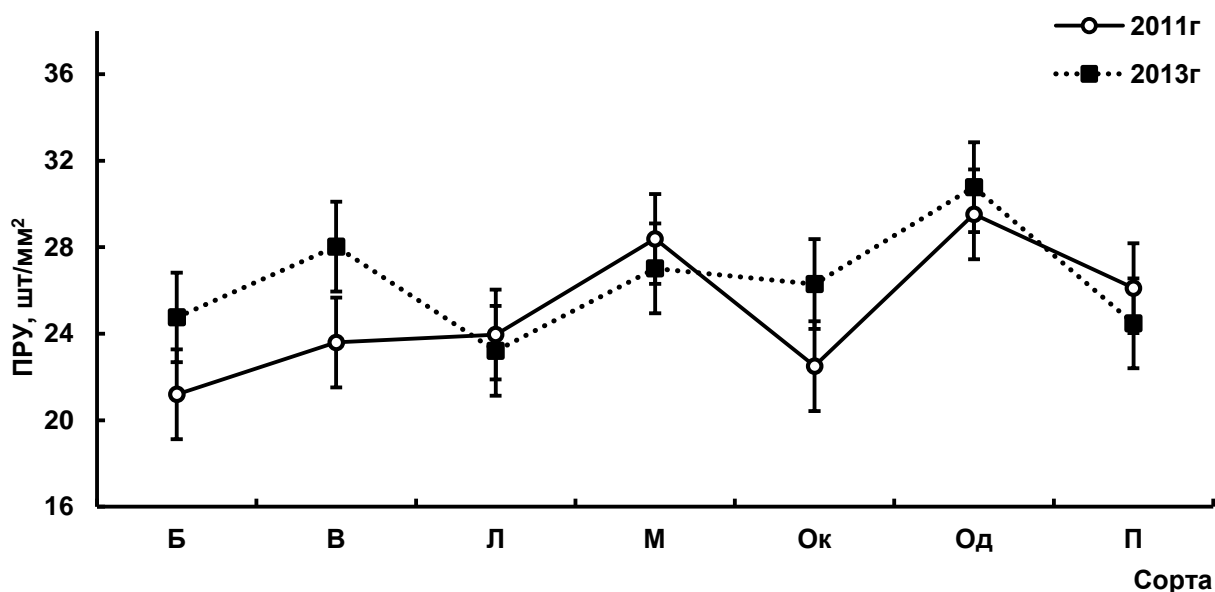


Рис. 1. Средние значения и доверительные интервалы ( $\bar{x} \pm S_i \times t$ ) плотности расположения устьиц сортов по годам.

Б – Безостая 1, В – Воронежская 85, Л – Лузановка одесская, М – Мироновская 808, Ок – Одеская красноколосая, Од – Одеская 16 и П – Прима одесская.

( $\sigma$ ) и средняя квадратическая ошибка разницы, сокращённо EMS.

Для установления наличия взаимосвязи между варьированием показателей  $h_p$ ,  $Nt$  и  $Nbt$  по годам и для выявления тесноты связи между данными показателями использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. В качестве оценки эпистаза использовали значения коэффициента линейной регрессии ( $b$ ) связи дисперсии  $V_r$  от ковариансы  $W_r$  семей  $r$ -того ряда диаллельной таблицы (Мазер, Джинкс, 1985). Достоверность отличия данного коэффициента от единицы позволяет предположить присутствие как комплементарного ( $b_{V_r/W_r} > 1$ ), так и дубликатного ( $b_{V_r/W_r} < 1$ ) типа эпистаза.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размах варьирования ПРУ в изученном наборе сортов в 2011 года составил 8,1 шт./мм<sup>2</sup>, а в условиях меньшей влагообеспеченности 2013 года наблюдали некоторое его уменьшение до 7,6 шт./мм<sup>2</sup>. Значения плотности устьиц у отдельных сортов варьировали в пределах от 21,9 до 30 шт./мм<sup>2</sup> и от 23,6 до 31,3 шт./мм<sup>2</sup> – в первый и второй год изучения, соответственно (рис. 1).

Фактор «генотип» и «год вегетации», а также их взаимодействие оказали достоверное влияние на варьирование признака «плотность расположения устьиц» у родительских сортов (табл. 1). Наименьшей плотностью устьиц ха-

рактеризовались четыре (Безостая 1, Воронежская 85, Лузановка одесская и Одеская красноколосая) и три сорта (Безостая 1, Лузановка одесская и Прима одесская) – в 2011 и 2013 году, соответственно ( $S_i \times t_{0,05} = 4,15$  шт./мм<sup>2</sup>,  $df_{\text{error}}=28$ ). Минимальные значения зафиксированы у сорта Безостая 1 (21,2 шт./мм<sup>2</sup>) и Лузановка одесская (23,2 шт./мм<sup>2</sup>) – в первый и второй год, соответственно. Наряду с наблюдавшейся нестабильностью в проявлении минимальной ПРУ у указанных двух сортов по годам у сорта Одеская 16 максимальные показатели плотности устьиц отмечены в оба года исследований (29,5 и 30,7 шт./мм<sup>2</sup> – в 2011 и 2013 году, соответственно). ПРУ сорта Мироновская 808 в оба года (27,0 и 28,4 шт./мм<sup>2</sup> – в 2011 и 2013 году, соответственно), а также сорта Воронежская 85 (28,0 шт./мм<sup>2</sup>) – во второй год достоверно не отличались от таковой сорта Одеская 16.

Следовательно, стабильно низкая плотность устьиц отмечена у сорта Одеская 16 и Мироновская 808, а высокая – у сортов Безостая 1 и Лузановка одесская. В свою очередь условия большей увлажненности способствовали проявлению низкой ПРУ у трех сортов: Воронежская 85, Прима одесская и Одеская красноколосая, а низкой – у одного сорта Воронежская 85.

У большинства родительских форм не отмечено достоверных различий по исследованному признаку в зависимости от года изучения, за исключением сорта Воронежская 85,

## ОЦЕНКА ГЕТЕРОЗИСА И ТИПА НАСЛЕДОВАНИЯ

**Таблица 1. Двухфакторный дисперсионный анализ плотности расположения устьиц сортов и гибридов F<sub>1</sub> за 2011 и 2013 годы**

| Фактор                        | Степени свободы | Средний квадрат | F <sub>факт.</sub> | F <sub>0,05</sub> | F <sub>0,01</sub> |
|-------------------------------|-----------------|-----------------|--------------------|-------------------|-------------------|
| Набор сортов                  |                 |                 |                    |                   |                   |
| Год                           | 1               | 18,52           | 6,02               | 4,20              | 7,64              |
| Генотип                       | 6               | 37,59           | 12,21              | 2,45              | 3,53              |
| Год×Генотип                   | 6               | 10,25           | 3,33               | 2,45              | 3,53              |
| σ <sub>остаточная</sub>       | 28              | 3,08            |                    |                   |                   |
| Набор гибридов F <sub>1</sub> |                 |                 |                    |                   |                   |
| Год                           | 1               | 147,29          | 23,91              | 3,96              | 6,96              |
| Генотип                       | 20              | 20,74           | 3,37               | 1,70              | 2,12              |
| Год×Генотип                   | 20              | 11,55           | 1,88               | 1,70              | 2,12              |
| σ <sub>остаточная</sub>       | 84              | 6,16            |                    |                   |                   |

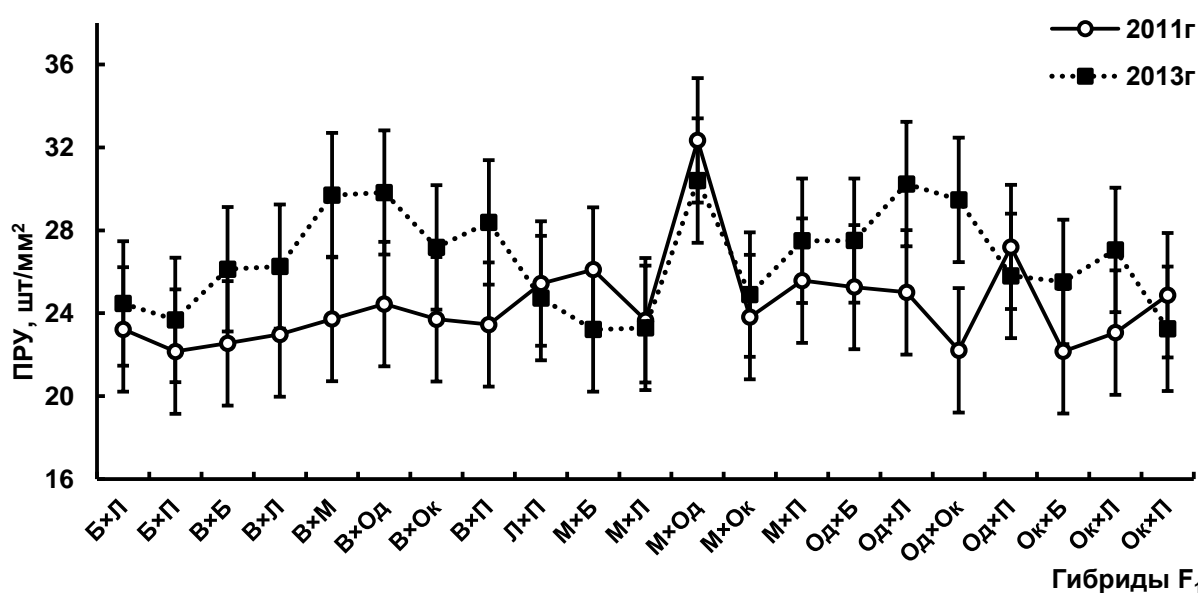
плотность расположения устьиц которого достоверно была больше в 2013 году. Возможно, такие изменения ПРУ обусловлены специфической реакцией данного сорта на условия увлажнения, характерной для мезофитов (Василевская, 1950). У последних уменьшение размеров клеток эпидермы и увеличение числа устьиц связано со снижением количества осадков. Количество осадков, выпавших в идентичный осенне-зимний период 2011 (61 мм), превысило таковое 2013 года (14 мм) в четыре раза.

Варьирование средних значений гибридов F<sub>1</sub> в 2011 году, как и родительских форм, было более широким – от 22,6 (Безостая 1 × Прима одесская) до 32,6 шт./мм<sup>2</sup> (Мироновская 808 × Одесская 16), в сравнении с таковым в 2013 – от 23,9 шт./мм<sup>2</sup> (Одесская красноколосая × Прима одесская) до 31,4 шт./мм<sup>2</sup> (Одесская 16

× Лузановка одесская) (рис. 2).

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа установлена существенность влияния всех факторов («год», «генотип» и взаимодействия «год × генотип») на варьирование признака «ПРУ» гибридов F<sub>1</sub> (табл. 1). Оценка различий между гибридами по годам с использованием доверительного интервала показала отсутствие таковых у большинства гибридов, за исключением – Одесская 16 × Одесская красноколосая ( $S_i \times t_{0,05} = 6,00; df_{\text{error}} = 84$ ).

Максимальные значения ПРУ в условиях вегетационного периода 2011 года отмечены у гибрида Мироновская 808 × Одесская 16 (32,4 шт./мм<sup>2</sup>). В 2013 году у данного гибрида также выявлена высокая ПРУ, которая недостоверно меньше таковой у гибрида Одесская 16 × Лузановка одесская (30,8 шт./мм<sup>2</sup>) с максимальными значениями признака во второй год изучения. В



**Рис. 2. Средние значения и доверительные интервалы ( $\bar{x} \pm S_i \times t$ ) плотности расположения устьиц гибридов F<sub>1</sub> по годам.**

Расшифровку родительских форм гибридов F<sub>1</sub> и обозначения см. на рис. 1.

Таблица 2. Показатели степени доминирования ( $h_p$ ), гипотетического ( $Ht$ ) и истинного ( $Hbt$ ) гетерозиса гибридов  $F_1$  по признаку «плотность расположения устьиц»

| Комбинация скрещивания                      | $Ht$ , %          |       | $Hbt$ , % |         | $h_p$ |      |
|---|-------------------|-------|-----------|---------|-------|------|
|   | 2011 <sup>1</sup> | 2013  | 2011      | 2013    | 2011  | 2013 |
| Безостая 1 x Лузановка одесская             | 2,9               | 2,1   | -2,9      | -1,0    | 0,5   | 0,7  |
| Безостая 1 x Прима одесская                 | -6,0              | -3,7  | -14,6*    | -4,2    | -0,6  | -7,5 |
| Воронежская 85 x Безостая 1                 | 2,3               | -0,9  | -1,4      | -6,7    | 0,6   | -0,1 |
| Воронежская 85 x Лузановка одесская         | -1,8              | 2,5   | -3,9      | -6,3    | -0,8  | 0,3  |
| Воронежская 85 x Мироновская 808            | -7,4              | 8,0*  | -16,4**   | 6,0     | -0,7  | 4,4  |
| Воронежская 85 x Одесская 16                | -6,7              | 1,6   | -17,2**   | -2,9    | -0,5  | 0,3  |
| Воронежская 85 x Одесская красноколосая     | 4,5               | 0,2   | 3,6       | -2,9    | 5,3   | 0,1  |
| Воронежская 85 x Прима одесская             | -3,9              | 8,2*  | -9,6      | 1,3     | -0,6  | 1,2  |
| Лузановка одесская x Прима одесская         | 2,0               | 3,8   | -2,0      | 1,1     | 0,5   | 1,4  |
| Мироновская 808 x Безостая 1                | 5,3               | -10,2 | -8,0      | -14,0*  | 0,4   | -2,3 |
| Мироновская 808 x Лузановка одесская        | -9,5*             | -7,2  | -16,6**   | -13,7*  | -1,1  | -1,0 |
| Мироновская 808 x Одесская 16               | 11,7**            | 5,3   | 9,6*      | -1,1    | 5,9   | 0,8  |
| Мироновская 808 x Одесская красноколосая    | -6,3              | -6,5  | -16,1**   | -7,8    | -0,5  | -4,7 |
| Мироновская 808 x Прима одесская            | -5,8              | 6,8   | -9,8*     | 1,8     | -1,3  | 1,4  |
| Одесская 16 x Безостая 1                    | -0,4              | -0,8  | -14,4**   | -10,5   | -0,0  | -0,1 |
| Одесская 16 x Лузановка одесская            | -6,4              | 12,1  | -15,3**   | -1,6    | -0,6  | 0,9  |
| Одесская 16 x Одесская красноколосая        | -14,6*            | 3,1   | -24,7**   | -4,1    | -1,1  | 0,4  |
| Одесская 16 x Прима одесская                | -1,9              | -6,5  | -7,8*     | -16,0** | -0,3  | -0,6 |
| Одесская красноколосая x Безостая 1         | 1,5               | 0,1   | -1,4      | -2,9    | 0,5   | 0,0  |
| Одесская красноколосая x Лузановка одесская | -0,6              | 9,4** | -3,6      | 3,0     | -0,2  | 1,5  |
| Одесская красноколосая x Прима одесская     | 2,7               | -8,3  | -4,1      | -11,5*  | 0,4   | -2,4 |

Примечание: <sup>1</sup> год проведения исследования; \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

первый и второй год исследования 19 и 16 гибридов, соответственно, достоверно не отличались по плотности расположения устьиц от гибридов  $F_1$  Одесская красноколосая  $\times$  Безостая 1 (22,2 шт./мм<sup>2</sup>) и Мироновская 808  $\times$  Лузановка одесская (23,4 шт./мм<sup>2</sup>), характеризовавшихся минимальной плотностью расположения устьиц в данные два года, соответственно.

На основании анализа значений степени доминирования  $h_p$  ПРУ, варьировавшие от - 1,3 до 5,9 и от - 7,5 до 4,4 в 2011 и 2013 гг., соответственно, выявлены различные типы наследования (табл. 2). Независимо от года изучения преобладал промежуточный тип наследования, обусловленный аддитивными эффектами генов ( $- 0,5 \leq h_p \leq 0,5$ ). Доля комбинаций, с данным типом наследования, составившая в 2011 году 48%, в 2013 – снизилась почти на треть – до 33%. Процент гибридов  $F_1$  с отрицательным ( $- 0,5 > h_p \geq -1$ ) и с положительным доминиро-

ванием ( $0,5 < h_p \leq 1$ ) изменялся в зависимости от года исследования.

В условиях меньшей влагообеспеченности 2013 года доля гибридов с доминированием меньшей ПРУ снизилась на 28% и составила 10%, а с доминированием большей плотности – повысилась на 19% и составила 29%. Также в указанный год отмечено увеличение доли гибридов с отрицательным сверхдоминированием ( $h_p < -1$ ) на 19% по сравнению с таковой 2011 года. Неизменной в оба года была доля гибридов с положительным сверхдоминированием ( $h_p > 1$ ), которая составила 10%. Стабильным по годам было проявление промежуточного типа наследования у трех (Одесская 16  $\times$  Безостая 1, Одесская красноколосая  $\times$  Безостая 1 и Воронежская 85  $\times$  Одесская 16) и отрицательного доминирования – у одного (Мироновская 808  $\times$  Лузановка одесская) гибрида. Но данный факт

## ОЦЕНКА ГЕТЕРОЗИСА И ТИПА НАСЛЕДОВАНИЯ

является скорее исключением, так как у 79% гибридов данная закономерность отсутствовала, о чем также свидетельствовало недостоверное значение коэффициента корреляции ( $r = -0,12$ ).

Показатель  $h_p$  свидетельствует о различных типах наследования у гибридов  $F_1$ , но не отображает наличие или отсутствие статистически.

В генетических исследованиях гетерозис гипотетический (Ht) рассматривают как превышение значения гибрида над средним значением признака его родительских форм. В свою очередь, гетерозис истинный или «heterobeltiosis» (Hbt) характеризует более сильное проявление признака у  $F_1$  по сравнению с лучшей родительской формой и позволяет судить о селекционной ценности гибрида.

Достоверный гипотетический гетерозис (Ht) отмечен у трёх и четырех комбинаций в условиях 2011 и 2013 годов, соответственно.

Положительный Ht зафиксирован в оба года, а отрицательный – лишь в 2011 году. В первый год максимальные значения гипотетического гетерозиса наблюдали у гибридов – Мироновская 808 × Одесская 16 (11,7%) и Одесская 16 × Одесская красноколосая (-14,6%), а во второй год – у гибрида Одесская 16 × Лузановка одесская (12,1%). В условиях большей влагообеспеченности у одного из десяти гибридов отмечен положительный и отрицательный истинный гетерозис, соответственно. Уменьшение количества осадков в осенне-зимний период 2013 года способствовало выявлению только отрицательного истинного гетерозиса и лишь у четырех гибридов. В первый год зафиксирован максимум, как по количеству гибридов с отрицательным истинным гетерозисом, так и по показателю Hbt (Одесская 16 × Одесская красноколосая (-24,7%)) по сравнению с последующим годом. В условиях меньшей влагообеспеченности 2013 года у 49, 25 и 36% гибридов, рост показателей: Ht, Hbt и  $h_p$  – соответственно, был достоверно ( $P \leq 0,05$ ) связан с увеличением ПРУ ( $r = 0,73; 0,51; 0,62$ , соответственно), в сравнении с результатами 2011, где отмечена недостоверность показателей данной корреляционной зависимости. У двух гибридов наблюдали стабильность в проявлении истинного гетерозиса в течение двух лет: Мироновская 808 × Лузановка одесская и Одесская 16 × Прима одесская.

С использованием средних значений ПРУ гибридов  $F_1$  и родительских форм, полученных от диаллельных скрещиваний, проведено изу-

чение роли эпистаза (в биометрической генетике – все неаллельные взаимодействия) в генетической детерминации гетерозиса. По признаку «ПРУ» в 2011 году объединенный коэффициент линейной регрессии ( $b = 0,56 \pm 0,174$ ) был достоверным ( $t_{\text{факт.}} = 3,25; t_{0,05} = 2,57$ ), а график зависимости  $Wr$  от  $Vr$  не отличался значимо от линии единичного наклона ( $t_{\text{факт.}} = 2,51; t_{0,05} = 2,57$ ). Данные результаты свидетельствовали, как об отсутствии неаллельных взаимодействий, так и о детерминированности признака «ПРУ» аддитивно-доминантной генетической системой. О присутствии неаллельного взаимодействия в генетическом контроле признака «ПРУ» в 2013 году свидетельствовала достоверность показателя отклонения графика зависимости  $Wr/Vr$  ( $b = 0,47 \pm 0,130$ ) от линии единичного наклона ( $t_{\text{ф}} = 3,58; t_{0,05} = 2,57$ ), а значение объединенного коэффициента регрессии, которое не превысило единицу, может свидетельствовать также о наличии эпистаза дубликатного типа ( $b_{Vr/Wr} < 1$ ) в контроле изученного признака. Следует отметить, что наличие неаллельных взаимодействий в 2013 году не способствовало значительному увеличению количества гибридов с достоверным гипотетическим и истинным гетерозисом по признаку ПРУ по сравнению с таковым 2011 года. Данный факт, в свою очередь, не подтвердил ранее высказанный тезис о связи между высоким положительным гетерозисом и наличием неаллельного взаимодействия (Pooni, Jinks, 1981). Ряд авторов, изучавших связь гетерозиса с неаллельными взаимодействиями (Jinks, 1956; Singh, Singh, 1984), отметили, что, хотя и существует корреляция между данными явлениями, тем не менее, гетерозис может проявляться и при отсутствии неаллельного взаимодействия. Вместе с тем, полученные данные по признаку «ПРУ» свидетельствуют о том, что более высокие оценки доминирования равно, как и присутствие неаллельного взаимодействия, не всегда сопровождаются более высоким истинным гетерозисом. Данное положение отмечалось во многих работах при изучении генетической детерминации гетерозиса у табака (Jinks, Jones, 1952), ячменя (Chaudhary, Singh, 1977), пшеницы (Федин, 1982) и других культур.

Анализ результатов двух лет исследования позволил установить значимость генетической составляющей в наследовании ПРУ листа пшеницы в сумме всех факторов, оказавших влияние на вариацию данного признака, как у родительских сортов, так и у гибридов. Наряду с этим отмечено влияние года вегетации и взаимодействия факторов «год» и «генотип» на

варьирование изученного признака у гибридов F<sub>1</sub>. Преобладающей была доля влияния фактора «год», как в выборке сортов, так и гибридов ( $r_{\text{год}}^{\text{in}} = 68$  и 99%, соответственно). Влияние фактора «генотип» и взаимодействия «год × генотип» у сортов составило 28 и 3,7%, а у гибридов – 1 и 0,2% соответственно. Случайные факторы ответственны за 3,7 и 0,2% всей вариации у сортов и гибридов, соответственно. Об отсутствии взаимосвязи между показателями ПРУ 2011 и 2013 годов, как родительских сортов, так и гибридов F<sub>1</sub>, свидетельствовала недостоверность показателей корреляционной зависимости ( $r = 0,36$  и 0,14, соответственно). Количество гибридов с промежуточным типом наследования, преобладавшее в оба года исследования, составило 52 и 33%, в 2011 и 2013 году соответственно. Данный факт свидетельствует о преобладании аддитивных эффектов в генетическом контроле ПРУ. По количеству гетерозисных эффектов и их максимальных значений преобладали гибриды с истинным отрицательным гетерозисом в условиях большей влагообеспеченности 2011 года. Неаллельные взаимодействия дупликатного типа, выявленные в 2013 году, не оказали влияния на частоту проявления гетерозисных эффектов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л.И., Орлова И.Н., Вишнякова М.А., Константинова Л.Н., Орел Л.И., Огородникова В.Ф. Цитологическая и цитозембриологическая техника (для исследования культурных растений). – Л.: ВИР, 1982. – 119 с.
- Брюбейкер Дж. Сельскохозяйственная генетика. – М.: Колос, 1966. – 223 с.
- Василевская В.К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. – М.-Л., 1950. – Вып. 1. – С. 264-282.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 343 с.
- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. – Минск: Наука и техника, 1989. – 192 с.
- Ламари Н.П., Файт В.И. Наследование плотности расположения устьиц гибридами F<sub>1</sub> *Triticum aestivum* L. // Мат-ли IV Міжнародної наукової конференції, присвяченої 260-річчю виходу праці К. Ліннея «Species plantarum», Луганськ, 3-7 червня 2013 р. – Луганськ, 2013. – С. 29-32.
- Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. – М.: Мир, 1985. – 463 с.
- Федин М.А. Генетические концепции гетерозиса // Гетерозис. – Минск: Наука и техника, 1982. – С. 99-108.
- Aminian R., Mohammadi S., Hoshmand S.A., Khodambashi M. The genetic analysis of stomatal frequency and size, stomatal conductance, photosynthetic rate and yield in wheat (*Triticum aestivum* L.) using substitution lines series // Wheat Inf. Serv. – 2010. – V. 110. – P. 25-34.
- Badawi M., Danyluk J., Boucho B., Houde M., Sarhan F. The CBF gene family in hexaploid wheat and its relationship to the phylogenetic complexity of cereal CBFs // Mol. Genet. Genomics. – 2007. – V. 277. – P. 533-554.
- Badawi M., Reddy Y.V., Agharbaoui Z., Tominaga Y., Danyluk J., Sarhan F., Houde M. Structure and functional analysis of wheat ICE (Inducer of CBF Expression) genes // Plant Cell Physiol. – 2008. – V. 49. – P. 1237-1249.
- Casson S., Gray J.E. Influence of environmental factors on stomatal development // New Phytol. – 2008. – V. 178. – P. 9-23.
- Casson S.A., Hetherington A.M. Environmental regulation of stomatal development // Curr. Opin. Plant Biol. – 2010. – V. 13. – P. 90-95.
- Chaudhary B.D., Singh V.P. Heterosis and its components for grain yield in barley // Genet. Iber. – 1977. – V. 29. – P. 201-218.
- Chinnusamy V., Ohta M., Kanrar S., Lee B.H., Hong X., Agarwal M., Zhu J.K. ICE1: a regulator of cold induced transcriptome and freezing tolerance in Arabidopsis // GenesDev. – 2003. – V. 17, № 8. – P. 1043-1054.
- Farquhar G.D., Buckley T.N., Miller J.M. Optimal stomatal control in relation to leaf area and nitrogen content // Silva Fennica. – 2002. – V. 36, № 3. – P. 625-637.
- Fonseca S., Patterson F.L. Hybrid vigor in a seven-parent diallel cross in common winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // Crop Sci. – 1968. – V. 8, № 1. – P. 85-88.
- Hofmann N.R. They all scream for ICE1/SCRM2: core regulatory units in stomatal development // Plant Cell. – 2008. – V. 20. – P. 1732.
- Hyeon-Hye K., Gregory D.G., Raymond M.W., John C.S. Stomatal conductance of lettuce grown under or exposed to different light qualities // Ann Bot. – 2004. – V. 94. – P. 691-967.
- Jinks J L, Jones R. M. Estimation of the components of heterosis // Genetics. – 1958. – V. 43. – P. 223-234.
- Jinks J.L. The F<sub>2</sub> and backcross generation from a set of diallel crosses // Heredity. – 1956. – V. 10. – P. 1-30.
- Kanaoka M.M., Pillitteri L.J., Fujii H., Yoshida Y., Bogenesch N.L., Takabayashi J., Zhu J.K., Torii K.U. SCREAM/ICE1 and SCREAM2 specify three cell-state transitional steps leading to Arabidopsis stomatal differentiation // Plant Cell. – 2008. – V. 20. – P. 1775-1785.

## ОЦЕНКА ГЕТЕРОЗИСА И ТИПА НАСЛЕДОВАНИЯ

- Miskin K.E., Rasmusson C., Moss D.N.* Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley // *Crop Sci.* – 1972. – V. 12. – P. 780-783.
- Pooni H.S., Jinks, J.L.* The true nature of non-allelic interactions in *Nicotiana rustica* revealed by association crosses // *Heredity.* – 1981. – V. 47. – P. 253-258.
- Singh M.I., Singh R.K.* A comparison of different methods of half-diallel analysis // *Theor. Appl. Genet.* – 1984. – V. 67, №4. – P. 323-326.
- Wynne J.C., Emery D.A., Rice P.H.* Combiningability estimation in *Arachis hypogaea* L. II Field Performance of F<sub>1</sub> hybrids // *Crop Sci.* – 1970. – V. 10, № 6. – P. 713-715.

Поступила в редакцию  
15.07.2014 г.

## ESTIMATION OF HETEROSIS AND TYPES OF INHERITANCE FOR LEAF STOMATA DENSITY IN WHEAT (*Triticum aestivum* L.) UNDER FIELD CONDITIONS

N. P. Lamari

*Plant Breeding and Genetics Institute –  
National Center of Seed and Cultivar Investigation  
National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine  
(Odesa, Ukraine)  
e-mail: natalamari@rambler.ru*

Genetic diversity and inheritance of leaf stomata density (SD) in winter wheat *Triticum aestivum* L. is investigated. 21 hybrids F<sub>1</sub> was obtained by crossing of 7 parental varieties in a half-diallel mating design. During autumn-winter periods of 2011 and 2013 plant material was grown in the field. These years were characterized different amount of precipitation. Influence of the genetic component on the stomata density variation in the parental varieties and F<sub>1</sub> hybrids was significant. Intermediate type of SD inheritance was detected in most of F<sub>1</sub> hybrids for two research year results. It is suggested that additive gene action predominated in determination of leaf stomata density. The genetic diversity value and the negative heterobeltiosis frequency were 25% and 33% more than in 2013 year. In addition, the maximum values of negative heterosis and both types' heterobeltiosis effects detected in relatively more precipitation falls. The duplicate type of epistasis in control trait "SD" was identified in lower rainfall environments.

**Key words:** *Triticum aestivum* L., stomata density, heterosis, type of inheritance



**ОЦІНКА ГЕТЕРОЗИСУ І ТИПУ УСПАДКУВАННЯ  
ЩІЛЬНОСТІ ПРОДИХІВ ЛИСТКА ПШЕНИЦІ (*Triticum aestivum* L.)  
В ПОЛЬОВИХ УМОВАХ**

Н. П. Ламарі

*Селекційно-генетичний інститут –  
Національний центр насіннезнавства та сортовивчення  
Національної академії аграрних наук України  
(Одеса, Україна)  
e-mail: natalamari@rambler.ru*

Вивчено генетичне варіювання і успадкування щільності розташування продохів (ЩРП) листка озимої пшениці *Triticum aestivum* L. 21 гібрид F<sub>1</sub> був отриманий в результаті схрещувань семи батьківських сортів за напівдіалельною схемою. Рослинний матеріал вирощений в польових умовах осінньо-зимового періоду 2011 і 2013 років, що відрізнялися за кількістю опадів. Встановлено достовірний вплив генетичної складової на варіювання щільності розташування продохів у батьківських сортів і гібридів F<sub>1</sub>. Проміжний тип успадкування ЩРП виявлено у більшості гібридів F<sub>1</sub> в обидва роки досліджень. Даний факт може свідчити про переважання адитивних ефектів в генетичному контролі ЩРП листа. Розширенню генетичного варіювання на 25%, збільшенню кількості гібридів з негативним істинним гетерозисом на 33%, а також формуванню максимальних значень ефектів дійсного і гіпотетичного гетерозису сприяли умови більшого волого забезпечення 2011 року. Відзначено наявність епістазу дуплікатного типу в контролі ознаки ПРУ в умовах меншого вологозабезпечення.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., щільність розташування продохів, гетерозис, тип успадкування