

---

---

**ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІЯ І БІОТЕХНОЛОГІЯ**

---

---

УДК 633.11:575.2.

**ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ВМІСТУ БІЛКА  
У ЗЕРНІ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ**

© 2009 р. Л. Л. Лиса

*Інститут фізіології рослин і генетики  
Національної академії наук України  
(Київ, Україна)*

На основі генетичного аналізу за Хейманом напівдіалельної схеми схрещувань семи сортів озимої пшениці встановлено адитивно-домінантну модель детермінації вмісту білка у зерні озимої пшениці. Показано, що у генетичному контролі білковості зерна провідну роль відіграють адитивні ефекти. Домінування відбувається за проміжним типом. Значимі неалельні ефекти відсутні.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum L.*, вміст білка у зерні, генетичний контроль, варіанса, коваріанса, адитивні та домінантні ефекти, проміжне успадкування

Створення генотипів пшениці, які б характеризувалися високою якістю врожаю, потребує широких знань про спадкову основу формування показників якості зерна, до яких належить і вміст білка. За даними ряду досліджень (Евдокимов, 2006; Никитина, 2007; Созинов и др., 1977; Юдин, Юдин, 2005; Lupton, 2005), в яких вивчалися колекції зразків пшениці різного видового та екологічного походження, показано, що розмах варіації білковості знаходиться в межах від 8 до 30%. Натомість середній вміст білка у зерні культурних видів пшениці становить 12-15%. Така обмеженість мінливості спричинена тривалим селектуванням генетичної плазми пшениці за вектором урожайності, що, завдяки опосередкованим кореляційним зв'язкам, призвело до втрати генів-детермінантів показників якості, в тому числі ознаки "вміст білка у зерні" (Жемела, 2005; Панченко та ін., 2005; Пинчук, 2007; Levy, Feldman, 1987; Nevo et al., 1986).

Одним із шляхів збільшення різноманітності генофонду є рекомбінація генотипів методом гібридизації. При цьому найбільш широ-

ку інформацію про комбінаційну мінливість можна отримати використовуючи систему діалельних схрещувань. Так, на основі діалельного аналізу різних ліній ярої м'якої пшениці сорту Саратовська 29 (Бебякин и др., 1998) встановлено, що вміст білка у зерні контролюється головним чином генами з адитивними ефектами, причому, оскільки домінування неспрямоване, то добір генотипів у пізніх поколіннях можна вести на основі як домінантних, так і рецесивних алелей. В результаті діалельного аналізу 8-ми сортів і форм ярої м'якої пшениці, що відрізнялись за вмістом білка, виявлено складні алельні і неалельні взаємодії генів переважно з адитивними ефектами (Шаяхметов, 1984). Натомість аналіз діалельної схеми схрещування 7-ми сортів м'якої пшениці без реципрокних гібридів показав адитивно-домінантну модель генної дії за проміжного типу домінування в успадкуванні вмісту білка у зерні (Rahman et al., 2003).

Отже, на даний час немає однозначної точки зору щодо генетичного контролю вмісту білка у зерні пшениці. Відомо, що значну роль у прояві цієї ознаки відіграють адитивні ефекти, а решта алельних та неалельних взаємодій зустрічаються (або не зустрічаються) залежно від генотипічних особливостей вихідного матеріалу, який залучено в дослідження. Тому ста-

---

*Адреса для кореспонденції:* Лиса Людмила Леонідівна, Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 31/17;  
e-mail: LLysa@yandex.ru

## ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ВМІСТУ БІЛКА

новить значний інтерес ідентифікація системи генетичного контролю білковості зерна пшениці з метою розробки стратегії створення високобілкових сортів.

### МЕТОДИКА

Дослідження проводилися протягом 2006-2007 рр. у відділі експериментального мутагенезу та в польових умовах дослідного господарства Інституту фізіології рослин і генетики НАН України.

Об'єктом досліджень слугували сорти озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) Альбатрос одеський, Панна, Скарбниця, Київська остиста, Мадер, Palotas і MVM 52-91 та міжсортіві гібриди F<sub>1</sub> (21 гібрид). Відтворення для кожного сорту властивого йому рівня білковості зерна тестовано на стабільність у багаторічних польових випробуваннях відділу експериментального мутагенезу Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. Гібриди були отримані у результаті діалельних схрещувань батьківських форм, які були підібрані за принципом контрастності ознаки "вміст білка у зерні". Гібридні комбінації та батьківські форми висівали в повністю рандомізованих блоках у 2-х повтореннях (Литун, Проскурнин, 1992; Турбин и др., 1974). Кожен варіант був висіяний в рядки довжиною 1,5 м у кожному повторенні.

Вміст білка у зерні визначали за модифікованим мікрометодом Кельдаля (Починок, 1976).

Для ідентифікації системи генетичного контролю вмісту білка у зерні використовували метод 2 моделі I генетичного аналізу Хеймана

(Драгавцев и др., 1984; Литун, Проскурнин, 1992; Турбин и др., 1974; Mather, Jinks, 1982).

### РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

У діалельних схрещуваннях були використані сорти озимої пшениці, які за білковістю зерна умовно можна розділити на дві групи: до першої групи належать Скарбниця, Альбатрос одеський та Мадер, вміст білка у зерні яких коливався в межах 13,0-14,0%; до другої групи належать MVM 52-91, Palotas, Київська остиста та Панна, які характеризувалися вмістом білка у зерні від 17,8 до 18,9% (табл. 1). У результаті гібридизації масив гібридів F<sub>1</sub> має білковість зерна, що описується лімітами від 13,3 до 19,6%. Таким чином, рівень мінливості за даною ознакою у гібридів F<sub>1</sub>, склавши значення коефіцієнта варіації V=11%, можна визначити як середній.

Дані діалельних схрещувань було тестовано за допомогою дисперсійного аналізу та критерію Стьюдента на відповідність умовам, що накладає модель генетичного аналізу за Хейманом (Драгавцев и др., 1984; Литун, Проскурнин, 1992; Турбин и др., 1974), у результаті чого встановлено однорідність різниць між варіансою і коваріансою (F<sub>факт</sub>=3,31; P<sub>факт</sub>>0,05) та відсутність істотного відхилення графіка регресії V<sub>г</sub> на W<sub>г</sub> від лінії одиничного нахилу (t<sub>факт</sub>=0,58; P<sub>факт</sub>>0,50). Це свідчить на користь виконання всіх умов, а отже, за ознакою "вміст білка у зерні" озимої пшениці не спостерігається ефектів неалельних взаємодій та залежного розподілу генів у батьківських форм.

Генетичний аналіз діалельних схрещувань ідентифікував адитивно-домінантну систему детермінації вмісту білка у зерні озимої пшениці, оскільки встановлені значимі адитивні ( $\hat{D}$ ) та

Таблиця 1

Середній вміст білка у зерні (%) батьківських форм та гібридів F<sub>1</sub> озимої пшениці

Батьківська форма	Материнська форма						
	Скарбниця	MVM 52-91	Palotas	Київська остиста	Альбатрос одеський	Панна	Мадер
Скарбниця	13,5	17,6	14,9	14,8	13,8	16,6	14,8
MVM 52-91	—	18,9	18,4	18,0	17,8	18,6	17,0
Palotas	—	—	18,0	17,4	14,3	18,5	15,7
Київська остиста	—	—	—	18,5	14,1	19,6	17,2
Альбатрос одеський	—	—	—	—	14,0	16,6	13,3
Панна	—	—	—	—	—	17,8	16,4
Мадер	—	—	—	—	—	—	13,0

Примітка: по діагоналі таблиці представлені дані батьківських форм.

Генетичні та екологічні компоненти варіації вмісту білка у зерні озимої пшениці, отримані на основі діалельного аналізу схрещувань 7-ми сортів

Параметр	$\hat{A} \pm s_{\hat{A}}$	$P_{\text{факт}}$	Параметр	$\hat{A} \pm s_{\hat{A}}$	$P_{\text{факт}}$
$\hat{V}$	1,705		$\hat{H}_1 / \hat{D}$	0,561	
$\hat{V}_p$	6,850		$\sqrt{\hat{H}_1 / \hat{D}}$	0,749	
$\hat{V}_i$	2,501		$\bar{F}_1 - \bar{P}$	0,204	
$\hat{W}_i$	3,179		$\hat{h}^2 / \hat{H}_2$	0,027	
$\hat{D}$	6,663±0,4288	<0,01	$\hat{H}_2 / 4\hat{H}_1$	0,188	
$\hat{F}$	0,716±1,0287	>0,40	$1/2 \times \hat{F}$	0,144	
$\hat{H}_1$	3,736±1,0323	<0,01	$\sqrt{[\hat{D} \times (\hat{H}_1 - \hat{H}_2)]}$		
$\hat{H}_2$	2,809±0,9096	<0,05	$\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 + \hat{F}}$	1,155	
$\hat{h}^2$	0,075±0,6110	>0,90	$\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 - \hat{F}}$		
$\hat{E}$	0,187±0,1516	>0,20	$r[(W_r + V_r)_i; \bar{x}_i]$	-0,258±0,4321	>0,50

Таблиця 3

Оцінка співвідношення домінантних і рецесивних алелей вихідних форм

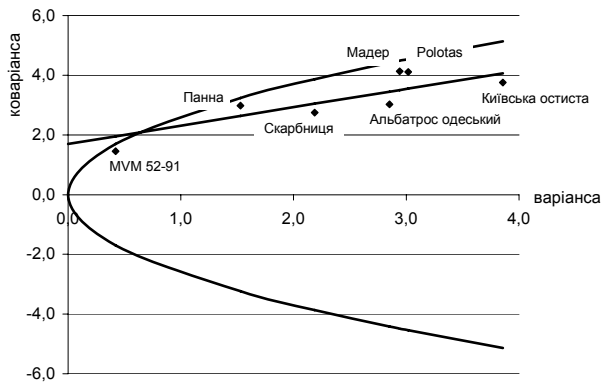
Параметр	$\hat{A} \pm s_{\hat{A}}$	$P_{\text{факт}}$
$\hat{F}$ сукупність сортів	0,716±1,0287	>0,40
$\hat{F}_1$ Скарбниця	1,909±0,8374	<0,05
$\hat{F}_2$ MVM 52-91	8,093±0,8374	<0,01
$\hat{F}_3$ Palotas	-2,458±0,8374	<0,05
$\hat{F}_4$ Київська остиста	-3,358±0,8374	<0,01
$\hat{F}_5$ Альбатрос одеський	0,179±0,8374	>0,80
$\hat{F}_6$ Панна	2,825±0,8374	<0,01
$\hat{F}_7$ Мадер	-2,179±0,8374	<0,05

домінантні ( $\hat{H}_1$  і  $\hat{H}_2$ ) ефекти, причому в цій системі переважають адитивні ефекти, оскільки значення компонента  $\hat{D}$  більше значень компонентів  $\hat{H}_1$  та  $\hat{H}_2$  (табл. 2). Істотність компонента  $\hat{H}_1$  свідчить, що в деяких локусах присутнє домінування. Оскільки значення параметра  $\bar{F}_1 - \bar{P} > 0$ , то середній вектор домінування спрямовано в сторону збільшення ознаки, як наслідок, сорти з високим рівнем білка у зерні будуть мати й більше домінантних алелей. Однак, неістотність параметра  $r[(W_r + V_r)_i; \bar{x}_i]$  означає, що домінування за окремими локусами різноспрямоване. Разом з тим, успадкування відбувається за проміжним типом домінування, оскільки значення параметра  $\hat{H}_1 / \hat{D}$  знаходиться в межах від 0 до 1. Близькість значення параметра  $\frac{1/2 \times \hat{F}}{\sqrt{[\hat{D} \times (\hat{H}_1 - \hat{H}_2)]}}$  до нуля свідчить про

варіювання пропорцій адитивних і домінантних ефектів незалежно за локусами.

У дослідженій сукупності сортів існує асиметрія у пропорціях розподілу домінантних і рецесивних алелей, які виявляють домінування, на що вказує значення параметра  $\hat{H}_2 / 4\hat{H}_1$ , яке менше 0,25. А оскільки значення компонента  $\hat{F} > 0$ , то можна зробити висновок, що у сукупності батьківських форм більша частка домінантних генів, ніж рецесивних. Даний висновок підтверджується й значенням параметра  $\frac{\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 + \hat{F}}}{\sqrt{4\hat{D}\hat{H}_1 - \hat{F}}}$ , яке більше одиниці. У розрізі батьківських форм більшою часткою домінантних алелей відзначаються Скарбниця, MVM 52-91 та Панна, а рецесивні алелі переважають у Palotas, Київської остистої та Мадер (табл. 3). Оскільки значення параметра  $\hat{F}_5$  було

## ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ВМІСТУ БІЛКА



### Залежність $W_r$ від $V_r$ за вмістом білка у зерні сортів озимої пшениці

невірогідним на 5%-му рівні значущості, то воно істотно не відрізняється від нуля, що свідчить про приблизно однакову кількість домінуючих і рецесивних алелей, які визначають білковість зерна у генотипі Альбатроса одеського.

Із графіка залежності  $W_r$  від  $V_r$  (рисунок) видно, що лінія регресії перетинає вісь ординат вище початку відліку координат. Це свідчить про проміжний тип домінування в успадкуванні вмісту білка у зерні озимої пшениці, що було вже відзначено вище на основі оцінки значення параметру  $\hat{H}_1/\hat{D}$ .

Виходячи із розсіювання досліджуваних сортів відносно лінії регресії  $W_r$  на  $V_r$  та початку відліку координат, слід відзначити, що найбільшою кількістю домінуючих генів, які визначають білковість зерна озимої пшениці, відзначається MVM 52-91, а найбільшою рецесивних – Київська остиста. Таким чином, виділений селекційний матеріал може слугувати при створенні високобілкових сортів донорами домінуючих чи рецесивних генів відповідно.

Оцінка успадкованості вмісту білка у зерні пшениці як у широкому, так і вузькому розумінні, показала високий рівень детермінації експресії ознаки від генотипу ( $H^2 = 0,957$  та  $h^2 = 0,794$  відповідно). Причому, ґрунтуючись на значенні коефіцієнта успадкування у вузькому розумінні, слід відзначити, що адитивні ефекти визначають до 80% рівня білковості зерна озимої пшениці, і лише близько 15% припадає на ефекти домінування.

Отже, у системі генетичного контролю вмісту білка у зерні озимої пшениці адекватною є адитивно-домінантна модель, в структурі якої адитивні ефекти значно переважають домінуючі. Домінування відбувається за проміж-

ним типом, неалельні взаємодії відсутні. Білковість зерна добре успадковується гібридами  $F_1$ .

## ЛІТЕРАТУРА

Бебякин В.М., Шабаева Л.А., Сайфуллин Р.Г. Диалельный анализ линий яровой мягкой пшеницы по содержанию белка в зерне // С.-х. биология. – 1998. – № 5. – С. 37-39.

Драгавичев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1984. – 230 с.

Евдокимов М.Г. Селекция яровой твердой пшеницы в условиях юга Западной Сибири: Автореф. дис. ... докт. с.-г. наук. – Омск, 2006. – 36 с.

Жемела Г.П. Проблемы селекции озимой пшеницы на качество зерна // Научные работы Полтавской государственной аграрной академии. С.-г. науки. – 2005. – Т. 4(23). – С. 3-7.

Литун П.П., Проскурнин Н.В. Генетика количественных признаков. Генетические скрещивания и генетический анализ. – Киев: УМК ВО, 1992. – 97 с.

Никитина В.И. Изменчивость хозяйственно-ценных признаков яровой мягкой пшеницы и ячменя в условиях лесостепной зоны Сибири и ее значение для селекции: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. – СПб., 2007. – 46 с.

Панченко І.А., Лучной В.В., Леонов О.Ю. Використання світового генотипу озимої пшениці в селекції на якість зерна // Вісник Полтавської державної аграрної академії. – 2005. – №1. – С.21-22.

Пинчук Л.Г. Продукционный потенциал яровой пшеницы и основные пути его реализации в условиях юго-востока Западной Сибири: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. – М., 2007. – 46 с.

Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. – Киев: Наукова думка, 1976. – 334 с.

Созинов А.А., Хохлов А.Н., Попереля Ф.А. Проблемы увеличения белковости зерна пшеницы // Проблемы повышения качества зерна. – М., 1977. – С. 123-135.

Турбин Н. В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А. Диалельный анализ в селекции растений. – Минск: Наука и техника, 1974. – 184 с.

Шяхметов И.Ф. Комбинационная способность некоторых сортов и форм яровой пшеницы по признакам качества зерна // С.-х. биология. – 1984. – № 1. – С. 17-20.

Юдин А.А., Юдин А.Е. Селекция яровой мягкой пшеницы на качество зерна на Тулунской селекционной станции // 7 Международная научно-практическая конф. «Сельскохозяйственная наука

## ЛИСА

АПК Сибири, Монголии, Казахстана и Кыргызстана», Улан-Батор, 19-23 июля, 2004 // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2005. – № 2. – С. 42-44.

*Levy A. A., Feldman M.* Increase in grain protein percentage in high-yielding common wheat breeding lines by genes from wild tetraploid wheat // *Euphytica*. – 1987. – V. 36. – № 2. – P. 353-359.

*Lupton F.* Advances in work on breeding wheat with improved grain quality in the twentieth century // *J. Agr. Sci.* – 2005. – V. 143. – № 2-3. – С. 113-116.

*Mather K., Jinks J.L.* *Biometrical Genetics*. – London, New-York: Chapman and Hall, 1982. – 463 p.

*Nevo E., Grama F., Biles A., Golenberg E. M.* Resources of high-protein genotypes in wild wheat, *Triticum diococcoides* in Israel: Predictive method by ecologi and alozyme markers // *Genetica*. – 1986. – V. 68. – № 3. – P. 215-227.

*Rahman M.A., Siddquie N.A., Alam M.R. et al.* Genetic analysis of some yield contributing and quality characters in spring wheat (*Triticum aestivum*) // *Asian J. Plant Sci.* – 2003. – V. 2 (3). – P. 277-282.

Надійшла до редакції  
04.11.2008 р.

## GENETIC CONTROLLING OF PROTEIN CONTENT IN WINTER WHEAT GRAIN

L. L. Lysa

*Institute of Plant Physiology and Genetics,  
National Academy of Sciences of Ukraine  
(Kyiv, Ukraine)*

On the basis of genetic analysis of a half diallel table of breeding of 7 varieties of winter wheat according to Hayman the additive model of protein content determination in winter wheat grain has been indicated. It has been observed that the additive effects play an important role in the genetic control of protein content in grain. The dominance is of partial type and significant non allelic effects are absent.

**Key words:** *Triticum aestivum L., protein content in grain, genetic control, variance, covariance, additive and dominance effects, intermediate inheritance*

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ СОДЕРЖАНИЯ БЕЛКА В ЗЕРНЕ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Л. Л. Лыса

*Институт физиологии растений и генетики  
Национальной академии наук Украины  
(Киев Украина)*

На основании генетического анализа по Хейману полудиалельной схемы скрещиваний семи сортов озимой пшеницы установлена аддитивно-доминантная модель детерминации содержания белка в зерне озимой пшеницы. Показано, что в генетическом контроле белковости зерна основное значение имеют аддитивные эффекты. Доминирование проходит по промежуточному типу. Значимые неалельные эффекты отсутствуют.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum L., содержание белка в зерне, генетический контроль, варианта, коварианса, аддитивные и доминантные эффекты, промежуточное наследование*