

Е.Ю. КАЛИНИНА, В.А. ЛЯХ  
Запорожский национальный университет  
E-mail: genetika@znu.edu.ua

## СИСТЕМЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ ПРИЗНАКОВ ВЕТВЛЕНИЯ СТЕБЛЯ И ВЫСОТЫ РАСТЕНИЯ У ЛЬНА МАСЛИЧНОГО



*Проведен диаллельный анализ по методу Хеймана признаков «высота растения», «количество боковых стеблей» и «количество боковых побегов» у трех самоопыленных линий и одного линейного сорта льна масличного. Показано соответствие наследования изученных признаков аддитивно-доминантной модели и отсутствие неаллельных взаимодействий. Выявлен рецессивный характер наследования признаков высокорослости и большего количества боковых побегов, доминантное наследование признака большего количества боковых стеблей. Установлено количество блоков полимерных генов, отвечающих за разнообразие данных признаков. Линии льна ранжированы по количеству доминантных аллелей.*

© Е.Ю. КАЛИНИНА, В.А. ЛЯХ, 2011

**Введение.** Лен масличный является одной из важнейших сельскохозяйственных культур мира. Несмотря на рост интереса к культуре и увеличение количества научных исследований в данной области в последние десятилетия [1–6], генетический контроль многих признаков льна и в первую очередь количественных признаков габитуса растения до настоящего времени остается недостаточно изученным, а полученные разными авторами результаты часто противоречивы [2–6]. Большинство используемых в сельском хозяйстве Украины сортов льна характеризуются невысоким уровнем ветвления стебля. Знание характера наследования признаков габитуса растения необходимо для использования недавно полученных линий льна масличного, которые являются потенциальными генетическими источниками новых хозяйственно ценных признаков, в качестве исходного материала для селекции.

Целью исследования было определение характера генетического контроля признаков габитуса «высота растения», «количество боковых побегов» и «количество боковых стеблей» у льна масличного.

**Материалы и методы.** Исходным материалом для проведения исследований служили три самоопыленные линии льна масличного (Л-6, Многостебельный и Многопобеговый), линейный сорт Циан, а также гибриды первого поколения, полученные от скрещиваний родительских форм согласно полной диаллельной схеме. Исходные родительские линии, различающиеся по типу и уровню ветвления стебля и высоте растений, были отобраны из признаковой коллекции льна кафедры садово-паркового хозяйства и генетики растений Запорожского национального университета.

В 2005 и 2007 гг. родительские линии вместе с гибридами выращивали в питомнике гибридизации Института масличных культур УААН. Закладку полевого опыта и учет морфометрических параметров растений осуществляли согласно методическим указаниям ВИР [7]. В 2005 г. в скрещивания были включены три родительские компоненты, в 2007 г. — четыре. Генетический анализ проводили по методу Хеймана согласно математической модели 1 [8, 9] с использованием компьютерных программ статистической обработки данных, разработанных в Селекционно-генетическом институте УААН [10].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Результаты генетического анализа по Хейману показали полное соответствие наследования изучаемых признаков габитуса льна масличного аддитивно-доминантной модели. Проверка достоверности отклонения объединенного коэффициента регрессии от единицы по t-критерию Стьюдента выявила, что линия регрессии существенно не отличается от линии единичного наклона ( $t_{(1-b)} < t_{0,05}$ ), а коэффициент регрессии является достоверным при уровне значимости 0,05 ( $t_{(b)} > t_{0,05}$ ). Таким образом, констатировано отсутствие неаллельных взаимодействий и зависимого распределения генов у родительских форм и доказано выполнение всех условий, которые накладывает модель генетического анализа по методу Хеймана.

В результате анализа диаллельных схем установлено преобладание в контроле признака «высота растения» генов с неаддитивными эффектами взаимодействия (табл. 1). Независимо от условий окружающей среды параметр  $H_1$  превышал  $D$ , а показатель  $H_1/D$  был больше единицы, что свидетельствует о присутствии гетерозиса по высоте в первом поколении гибридов.

Для упомянутого признака стабильным по годам было проявление сверхдоминирования  $\sqrt{H_1/D} > 1$ . Параметр  $F/2\sqrt{D(H_1-H_2)}$  был меньше единицы независимо от условий года, что свидетельствует о неодинаковости в разных локусах средней степени доминирования.

Неравность оценок  $H_1$  и  $H_2$  указывает на неравномерность распределения доминантных и рецессивных аллелей у родительских генотипов. Однако эта неравномерность является невысокой, так как параметр  $H_2/4H_1$  по величине приближается к 0,25. Отрицательный F-параметр свидетельствует о преобладании рецессивных аллелей в большинстве локусов.

Показатель  $h^2/H_2$  оценивает количество групп генов, которые контролируют признак и проявляют доминирование. По результатам проведенного анализа эта величина характеризуется стабильностью по годам и свидетельствует об участии не менее двух блоков полимерных генов в контроле признака «высота растения».

Позитивные показатели корреляции между средними значениями высоты растений и соот-

ветствующими показателями дисперсий и коварианс ( $r((W_r + V_r); x) > 0$ ) показывают, что независимо от года исследований доминирование было направлено в сторону уменьшения уровня признака. В приведенном наборе генотипов высокорослость контролируется рецессивными аллелями. Высокие значения коэффициентов корреляции свидетельствуют о наличии связи между средней высотой растений у линий и присутствием у них рецессивных аллелей.

Полученные в результате анализа диаллельных таблиц показатели дисперсий ( $V_r$ ) и коварианс ( $W_r$ ) по признаку «высота растения» позволили расположить линии льна согласно количеству доминантных аллелей, которые у них имеются (табл. 2).

Значения  $V_r + W_r$  показали, что наибольшее количество доминантных аллелей, контролирующих признак высоты растения, среди исследуемых линий имеет Л-6, затем последовательно располагаются Многостебельный, Циан и Многопобеговый. Последний характеризуется наибольшим количеством рецессивных аллелей и соответственно наибольшим уровнем признака высоты среди родительских форм.

Высокий коэффициент корреляции ( $r((W_r + V_r); x)$ ) позволил рассчитать теоретические значения  $W_{\text{дом}} + V_{\text{дом}}$  и  $W_{\text{рец}} + V_{\text{рец}}$  для линий,

Таблица 1  
Генетические параметры по Хейману признака «высота растения» у льна масличного

| Генетические параметры            | 2005 г. | 2007 г. |
|-----------------------------------|---------|---------|
| $D$                               | 43,43   | 3,05    |
| $H_1$                             | 214,4   | 74,8    |
| $H_2$                             | 164,8   | 59,9    |
| $H_1/D$                           | 4,94    | 24,54   |
| $\sqrt{H_1/D}$                    | 2,22    | 4,95    |
| $F/2\sqrt{D(H_1-H_2)}$            | -0,75   | -0,36   |
| $h^2/H_2$                         | 1,76    | 1,78    |
| $F$                               | -69,3   | -4,9    |
| $H_2/4H_1$                        | 0,19    | 0,2     |
| $r((W_r + V_r); x)$               | 0,99    | 0,91    |
| $B$                               | 0,66    | 0,64    |
| $t_{(1-b)}$                       | 6,84    | 3,09    |
| $t_{(b)}$                         | 13,2    | 5,3     |
| $t_{0,05}$                        | 11,27   | 4,3     |
| $W_{\text{дом}} + V_{\text{дом}}$ | -9,06   | -27,65  |
| $W_{\text{рец}} + V_{\text{рец}}$ | 226,34  | 239,74  |

Таблица 2  
Компоненты вариации признака «высота растения» у льна масличного

| Линии           | Параметры |       |             |         |       |             |
|-----------------|-----------|-------|-------------|---------|-------|-------------|
|                 | 2005 г.   |       |             | 2007 г. |       |             |
|                 | $V_r$     | $W_r$ | $V_r + W_r$ | $V_r$   | $W_r$ | $V_r + W_r$ |
| Л-6             | —         | —     | —           | 11,48   | 1,30  | 12,78       |
| Многостебельный | 19,49     | -2,9  | 16,59       | 15,66   | 3,07  | 18,74       |
| Циан            | 106,2     | 56,32 | 162,52      | 22,91   | 3,17  | 26,08       |
| Многопобеговый  | 122,57    | 65,18 | 187,75      | 38,71   | 5,89  | 44,5        |

Таблица 3  
Генетические параметры по Хейману признака «количество боковых стеблей» у льна масличного

| Генетические параметры   | 2005 г. | 2007 г. |
|--------------------------|---------|---------|
| $D$                      | 0,81    | 0,49    |
| $H_1$                    | 6,39    | 11,2    |
| $H_2$                    | 5,39    | 10,6    |
| $H_1/D$                  | 7,9     | 22,79   |
| $\sqrt{H_1/D}$           | 2,81    | 4,77    |
| $F/2\sqrt{D(H_1 - H_2)}$ | 0,86    | -0,97   |
| $h^2/H_2$                | 0,95    | 2,96    |
| $F$                      | 1,53    | -1,05   |
| $H_2/4H_1$               | 0,21    | 0,24    |
| $r((W_r + V_r);x)$       | -0,83   | -0,52   |
| $B$                      | 0,59    | 0,59    |
| $t_{(1-b)}$              | 8,54    | 3,62    |
| $t_{(b)}$                | 12,28   | 5,23    |
| $t_{0,05}$               | 11,27   | 4,3     |
| $W_{дом} + V_{дом}$      | -0,22   | -0,14   |
| $W_{рец} + V_{рец}$      | 20,22   | 12,14   |

которые имели бы все доминантные или все рецессивные аллели, характерные для данного набора родительских генотипов (табл. 1). Эти показатели особенно важны для целей селекции на основе генов, имеющих эффекты доминирования.

Гипотетическая линия, которая имела бы все доминантные аллели исследуемых в 2005 г. родительских форм, характеризовалась бы показателем  $W_{дом} + V_{дом} = -9,06$ , а линия со всеми рецессивными аллелями – оценкой  $W_{рец} + V_{рец} =$

$= 226,34$ . Наиболее низкорослая среди использованных для генетического анализа в 2005 г. линия Многостебельный имеет показатель 16,59 и, таким образом, обладает не всеми доминантными аллелями, присутствующими в данной родительской группе. Наиболее высокорослая линия Многопобеговый характеризуется  $V_r + W_r = 187,75$ . Этот показатель превышает теоретический  $W_{рец} + V_{рец}$  и свидетельствует о том, что линия обладает не всеми рецессивными аллелями. Таким образом, возможности отбора более высокорослых форм из данного набора в последующих поколениях гибридов не исчерпаны. Отличия линий по показателям  $V_r + W_r$  указывают на то, что в исследуемом наборе присутствуют разные доминантные аллели, которые можно аккумулировать. Оценки вариации и ковариации, полученные по данным 2007 г. (табл. 1), подтвердили эти выводы.

Аналогичный анализ по методу Хеймана был проведен для признаков ветвления стебля: количества боковых стеблей и количества боковых побегов. Результаты указывают на преобладание в контроле признака «количество боковых стеблей» (табл. 3) у льна масличного генов с доминантными эффектами межаллельного взаимодействия ( $H_1 > D$ ,  $H_1/D > 1$ ). Наблюдалось сверхдоминирование признака в первом поколении гибридов  $\sqrt{H_1/D} > 1$ .

Параметр  $F/2\sqrt{D(H_1 - H_2)}$  приближался к единице, что свидетельствует об одинаковой степени доминирования в разных локусах. Оценки  $H_1$  и  $H_2$  существенно не отличались, а значения  $H_2/4H_1$  приближались к 0,25, указывая на равномерность распределения доминантных и рецессивных аллелей у родительских генотипов.

Величина  $h^2/H_2$  варьировала по годам исследования и свидетельствует о контроле признака «количество боковых стеблей» 1–3 блоками генов. Так как в 2007 г. в схему скрещиваний был включен дополнительный материал, можно предположить, что в контроле упомянутого признака в исследуемой группе из четырех родительских генотипов принимают участие около трех блоков генов.

Негативные высокие показатели корреляции между средними значениями признака «количество боковых стеблей» и соответствующими

показателями  $W_r + V_r$  указывают на независимую от года исследования направленность доминирования в сторону увеличения уровня признака. Высокие значения коэффициентов корреляции свидетельствуют о наличии сильной связи между средним количеством боковых стеблей у изученных линий и присутствием у них доминантных аллелей.

Полученные в результате анализа диаллельных таблиц показатели  $V_r$  и  $W_r$  (табл. 4) позволили расположить линии льна в порядке уменьшения числа доминантных аллелей – Многостебельный, Многопобеговый, Л-6, Циан.

Значения  $V_r + W_r$  показывают, что наибольшим количеством доминантных аллелей по признаку «количество боковых стеблей» среди исследуемых линий обладает линия Многостебельный, наименьшим – Циан.

Гипотетическая линия, имеющая все доминантные аллели исследуемых в 2005 г. родительских форм, характеризовалась бы показателем  $W_{\text{дом}} + V_{\text{дом}} = -0,22$  (табл. 3). Наиболее разветвленная родительская форма Многостебельный имеет  $V_r + W_r = 0,42$  и, таким образом, обладает не всеми доминантными аллелями, присутствующими в наборе. Линия с наименьшим средним количеством боковых стеблей Циан характеризуется показателем 3,24, значительно меньшим полученного теоретического значения  $W_{\text{рец}} + V_{\text{рец}} = 20,22$ . В 2007 г. разница между оценками гипотетической линии и  $V_r + W_r$  анализируемых линий была меньше (табл. 3 и 4), однако она также свидетельствует о возможности проведения отбора более разветвленных форм без включения в схему скрещиваний новых родительских компонентов.

По результатам генетического анализа признака «количество боковых побегов» (табл. 5) коэффициент регрессии, рассчитанный по данным 2005 г., оказался недостоверным, поэтому дальнейший анализ проведен по данным 2007 г.

Параметр  $H_1$  значительно превышал  $D$  (табл. 5), а показатель  $H_1/D$  был большим единицы, что свидетельствует о преобладании в контроле признака генов с доминантными эффектами взаимодействия аллелей. Сверхдоминирование признака зафиксировали в первом поколении гибридов  $\sqrt{H_1/D} > 1$ . Параметр  $F/2\sqrt{D(H_1-H_2)}$  приближался к единице,

Таблица 4  
Компоненты вариации признака «количество боковых стеблей» у льна масличного

| Линии           | Параметры |       |             |         |       |             |
|-----------------|-----------|-------|-------------|---------|-------|-------------|
|                 | 2005 г.   |       |             | 2007 г. |       |             |
|                 | $V_r$     | $W_r$ | $V_r + W_r$ | $V_r$   | $W_r$ | $V_r + W_r$ |
| Многостебельный | 0,19      | 0,23  | 0,42        | 2,51    | -0,88 | 1,63        |
| Многопобеговый  | 1,6       | 0,08  | 1,68        | 1,96    | 0,71  | 2,67        |
| Л-6             | –         | –     | –           | 2,19    | 0,72  | 2,91        |
| Циан            | 3,13      | 0,11  | 3,24        | 6,35    | 1,59  | 7,94        |

Таблица 5  
Генетические параметры по Хейману признака «количество боковых побегов»

| Генетические параметры            | 2005 г. | 2007 г. |
|-----------------------------------|---------|---------|
| $D$                               | –       | 1,53    |
| $H_1$                             | –       | 40,55   |
| $H_2$                             | –       | 33,13   |
| $H_1/D$                           | –       | 26,58   |
| $\sqrt{H_1/D}$                    | –       | 5,16    |
| $F/2\sqrt{D(H_1-H_2)}$            | –       | -0,95   |
| $h^2/H_2$                         | –       | 1,8     |
| $F$                               | –       | -1,38   |
| $H_2/4H_1$                        | –       | 0,2     |
| $r((W_r + V_r);x)$                | –       | 0,34    |
| $B$                               | 0,17    | 0,53    |
| $t_{(1-b)}$                       | 7,85    | 4       |
| $t_{(b)}$                         | 1,57    | 4,47    |
| $t_{0,05}$                        | 11,27   | 4,3     |
| $W_{\text{дом}} + V_{\text{дом}}$ | –       | 7,43    |
| $W_{\text{рец}} + V_{\text{рец}}$ | –       | 146,9   |

что указывает на одинаковую степень доминирования в разных локусах. Невысокая разница между  $H_1$  и  $H_2$  свидетельствует о неравномерности распределения доминантных и рецессивных аллелей у родительских генотипов, которая, однако, является незначительной, так как параметр  $H_2/4H_1$  приближается к 0,25. Отрицательное значение  $F$  указывает на преобладание рецессивных аллелей.

Признак «количество боковых побегов» контролируется по меньшей мере двумя блоками

Таблица 6  
Компоненты вариации признака «количество боковых побегов» у льна масличного, 2007 г.

| Линии           | Параметры |       |             |
|-----------------|-----------|-------|-------------|
|                 | $V_r$     | $W_r$ | $V_r + W_r$ |
| Л-6             | 4,18      | 2,4   | 6,58        |
| Многостебельный | 11,31     | 2,4   | 13,71       |
| Многопобеговый  | 15,03     | 0,57  | 15,6        |
| Циан            | 20,02     | 4,89  | 24,91       |

генов ( $h^2/H_2 = 1,8$ ). Позитивный коэффициент корреляции между средними значениями признака количества боковых побегов и соответствующими показателями  $W_r + V_r$  свидетельствует о направленности доминирования в сторону уменьшения уровня признака.

Полученные в результате анализа диаллельных данных показатели  $V_r$  и  $W_r$  (табл. 6) позволили расположить линии льна в порядке уменьшения числа доминантных аллелей, которыми они обладают – Л-6, Многостебельный, Многопобеговый, Циан.

Гипотетическая линия, имеющая все доминантные аллели исследуемых в 2007 г. родительских форм, характеризовалась бы показателем  $W_{\text{дом}} + V_{\text{дом}} = 7,43$  (табл. 5). Таким образом, линия Л-6 ( $V_r + W_r = 6,58$ ) владеет практически всеми доминантными аллелями, отвечающими за уровень признака «количество боковых побегов». Показатель  $V_{\text{рец}} + W_{\text{рец}} = 146,9$  значительно выше показателей  $V_r + W_r$  Циана и Многопобегового (табл. 6), что свидетельствует о возможности проведения отбора многопобеговых форм из данного набора гибридов без включения в схему скрещиваний нового материала.

**Выводы.** В контроле признаков «высота растения», «количество боковых стеблей» и «количество боковых побегов» у льна масличного преобладают гены с доминантными эффектами межаллельного взаимодействия. Признаки высокорослости и большего количества боковых побегов у льна масличного наследуются как рецессивные и контролируются двумя блоками генов, а признак большего уровня прикорневого ветвления стебля является доминантным и находится под контролем от одного до трех блоков генов. Доминантные и рецессивные аллели,

отвечающие за признак «высота растения», распределены неравномерно среди родительских форм, которые в порядке уменьшения количества доминантных аллелей составляют ряд: Л-6, Многостебельный, Циан, Многопобеговый. Рецессивные аллели преобладают в большинстве локусов. Распределение рецессивных и доминантных аллелей, отвечающих за признаки ветвления стебля, среди родительских линий льна является достаточно равномерным. Ни одна из исследуемых линий не обладает всеми доминантными или рецессивными аллелями, присутствующими в данном наборе родительских генотипов, что позволяет проводить отбор более разветвленных форм льна масличного без включения дополнительных компонентов в схему скрещиваний. В дальнейшем считаем необходимым дать характеристику разветвленным формам льна по комбинационной способности, включение в генетический анализ большего количества линий льна с контрастными признаками ветвления стебля и высоты растения, а также проведение индивидуальных отборов трансгрессивных по признакам габитуса форм из гибридных популяций.

*O. Kalinina, V. Lyakh*

THE SYSTEMS OF GENETIC CONTROL OF THE TRAITS OF BRANCHING AND PLANT HEIGHT IN LINSEED

The genetic control of the traits «plant height», «the number of lateral shoots» and «the number of lateral stems» has been studied in 3 pure lines and 1 variety of linseed according to the model 1 of Hayman method. It has been shown that the traits under investigation are inherited according to the additive-dominant model of genetic control in the absence of any interloci interactions. The higher plant height and numerous lateral shoots are recessive traits controlled by 2 blocks of polymeric genes, whereas the trait of numerous lateral stems is a dominant trait influenced by 1 to 3 blocks of genes. The linseed lines have been ranked according to the number of dominant alleles they have. Suggestions for selection using these parental genotypes have been made.

*О.Ю. Калиніна, В.О. Лях*

СИСТЕМА ГЕНЕТИЧНОГО КОНТРОЛЮ ОЗНАК ГАЛУЖЕННЯ ТА ВИСОТИ РОСЛИНИ У ЛЬОНУ ОЛІЙНОГО

Проведено диалельний аналіз за методом Хеймана ознак «висота рослини», «кількість бічних стебел» і «кількість бічних пагонів» у трьох самоzapилених лі-

ній та одного лінійного сорту льону олійного. Показано відповідність успадкування вивчених ознак адитивно-домінантній моделі та відсутність неалельних взаємодій. Виявлено рецесивний характер успадкування ознак високорослості та більшої кількості бічних пагонів, домінантне успадкування ознаки більшої кількості бічних стебел. Установлено кількість блоків полімерних генів, які відповідають за різноманіття даних ознак. Лінії льону ранжовані за кількістю домінантних алелів.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Brutch N.B., Kutuzova S.N., Porohovinova E.A.* Genetic Collection of Flax in VIR Department of Industrial Crops // Best fibrous plants today and tomorrow. (28–30 Sept., 1998). – St. Petersburg, 1998. – P. 45–49.
2. *Лях В.А., Мищенко Л.Ю., Полякова И.А.* Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. (каталог) / Под ред. В.А. Ляха. – Запорожье, 2003. – 60 с.
3. *Логінов М.І., Чучвага В.І., Муковоз В.Ю., Козуб Л.М.* Національна колекція льону-довгунця і її використання в селекції // Селекція, технологія вирощування і збирання луб'яних культур : Зб. наук. пр. Ін-ту луб'яних культур. – Глухів, 2001. – № 2. – С. 21–24.
4. *Лях В.А., Сорока А.И.* Ботанические и цитогенетические особенности видов рода *Linum* L. и биотехнологические пути работы с ними. – Запорожье, 2008. – 182 с.
5. *Mahto Jay Lal, Singh S.N.* Genetic diversity and stability in linseed // Gujarat Agr. Univ. Res. J. – 1996. – 22, № 1. – P. 14–18.
6. *Singh N., Dikshit N.N.* Hereditability and genetic advance in linseed (*Linum usitatissimum*) // Indian J. Agr. Sci. – 1988. – 58, № 7. – P. 552–553.
7. *Кутузова С.Н., Путько Г.Г.* Изучение коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.): Метод. указания. – Л.: ВИР, 1988. – 30 с.
8. *Hayman B.I.* The theory and analysis of diallel crosses // Genetics. – 1956. – 39, № 39. – P. 789–809.
9. *Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А.* Диалельный анализ в селекции растений. – Минск : Наука и техника, 1974. – 184 с.
10. *Дремлюк Г.К., Герасименко В.Ф.* Приемы анализа комбинационной способности и ЭВМ-программы для нерегулярных скрещиваний. – Одесса : СГИ, 1992. – 144 с.

Поступила 14.10.09