

УДК 634.8:631.52:575

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ АДДИТИВНЫХ И ДОМИНАНТНЫХ ГЕНОВ И ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СО СРЕДОЙ НА КОМБИНАЦИЯХ СКРЕЩИВАНИЯ СЕМЕННЫХ И БЕССЕМЯННЫХ СОРТОВ ВИНОГРАДА

**Ройчев В.,** *д-р с.-х. наук*  
*Аграрный университет (Пловдив, Болгария)*  
roytchev@yahoo.com

**Реферат.** Проводился анализ аддитивных и доминантных генов и их взаимодействия со средой на комбинациях скрещивания семенных и бессемянных сортов винограда. Были выявлены комбинации скрещивания, обладающие максимальной селекционной ценностью признаков, коррелирующей с фенологией, действительной плодородностью растений винограда и ботаническими особенностями грозди и ягод. Высокая и сравнительно высокая устойчивость доминантных генов, сочетаемая с низкой вариабельностью обнаружена лишь на отдельных скрещиваниях. Генетический потенциал аддитивных генов отличается большой селекционной ценностью и малой вариабельностью. Почти по всем признакам и скрещиваниям в генотипо-средовом взаимодействии установлено сравнительно более сильное проявление аддитивных эффектов генов.

**Ключевые слова:** генотип-среда, количественные признаки, варьирование, поколение  $F_1$ , комбинации скрещивания, семенные и бессемянные сорта винограда.

**Summary.** A genetic analysis of the additive and dominant genes and their interaction with the environment in hybrid combinations between seeded and seedless vine cultivars has been carried out. The hybrid combinations with the highest selection value of the traits related to the phenology, the actual vine fertility and the botanical characteristics of cluster and berry, have been determined. High and good stability of dominant genes, combined with low variability, has been reported only in a few hybrid combinations. The genetic potential of additive genes has great selection value and slight variability. The additive gene effects are manifested comparatively stronger in the genotype-environment interactions in almost all traits and crosses.

**Key words:** genotype-environment, quantitative traits, variability,  $F_1$  progeny, hybrid combinations, seeded and seedless vine cultivars.

**Введение.** Эффективность селекционного процесса и выведение новых десертных бессемянных и семенных сортов винограда тесно связаны с характеристикой наследственных и ненаследственных компонентов у качественных и количественных признаков. Особенно важными в такого рода исследованиях являются генетические и генотипо-средовые эффекты аддитивных и доминантных генов. В селекционной работе соответствие доминантной модели является благоприятным условием, так как оно по существу позволяет ведение отбора генотипов по фенотипу (Федин и др., 1980). У количественных признаков эффекты доминантных генов классифицируются в качестве не вполне доминантных, сверхдоминантных, обладающих положительным и отрицательным гетерозисом.

В целях оценки доминантной модели следует комбинировать данные о родительских сортах и  $F_1$  (Mather, Jinks 1971). Методика проведения генетического анализа учетных признаков и математические модели обработки данных дают возможность объективного определения аддитивных и доминантных эффектов генов и их взаимодействия со средой, связанных с повышением результатов селекционного процесса (Рокицкий 1967, 1978, Огнянова 1973, Генчев и др., 1975, Jinks 1983, Савченко 1984, Лидански 1988, Лакин 1990).

Целью настоящего исследования является выявление научно-обоснованной и комплексной характеристики важнейших генетических параметров, связанных с экспрессивностью аддитивных и доминантных генов и их взаимодействием со средой, по разным признакам и комбинациям скрещивания семенных и бессемянных сортов винограда.

**Объекты и методы исследований.** Исследования проводились на выборке из семи комбинаций скрещивания семенных и бессемянных сортов винограда из  $F_1$  – Супер ран Болгар х Русалка, Супер ран Болгар х Русалка 1, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау, Супер ран Болгар х Руби сидлес, Армира х Русалка 1, Хибрид 28-13 х Русалка, Болгар х Русалка 1. В течение двухлетнего периода велся гибридологический учет по 21 количественному признаку, которые распределялись в четыре группы:

- I – фенологические признаки (сутки) – распускание почек, цветение, массовое цветение, созревание ягод и периоды: распускание почек – цветение-созревание ягод – техническая спелость винограда;
- II – действительная плодоносность – коэффициент плодоношения на побег, коэффициент плодоношения на главный побег, коэффициент плодоношения на плодородный побег, коэффициент плодоношения на сучок замещения;
- III – ботаническое описание грозди – длина грозди (см), ширина грозди (см), индекс формы грозди, масса грозди (g), IV – ботаническое описание ягод – длина ягод (mm), ширина ягод (mm), индекс формы ягоды, вес 100 ягод (g), горошение ягод (%) (Ройчев 2012).

Экспрессивность аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, подвергалась анализу с помощью определения аддитивных (d) и доминантных (h) эффектов, выраженных коэффициентами  $K_1=gd/d$  % и  $K_2=gh/h$  % (gd и gh - аддитивные и доминантные эффекты генов, взаимодействующих со средой). При  $K_1=0$ ,  $K_2=0$  гены характеризуются как устойчивые, а при  $K_1>0$  и  $K_2>0$  – как неустойчивые, причем степень их устойчивости обуславливается процентным соотношением вышеуказанных коэффициентов. Применение этих показателей дает возможность оценки каждой комбинации скрещивания и составления сравнительной характеристики. В целях выявления степени устойчивости аддитивных и доминантных генов были использованы степени значений  $K_1$  и  $K_2$ : высокая – до 10 %, сравнительно высокая - до 30 %, средняя - до 50 %, неустойчивая - до 70 % и очень неустойчивая – свыше 70 %. Оценка аддитивных и доминантных эффектов выражалась с помощью коэффициента  $K=d/m$  % (m - среднее фенотипическое значение признака по всем средам), отражающего селекционную ценность. Варьирование признаков по скрещиваниям вычислялось по среднему квадратному уравнению -  $\sigma_k$ .

**Обсуждение результатов.** Экспериментальные данные в табл. 1 показывают относительные эффекты генов по двум группам признаков и их средние значения по комбинациям скрещивания. Это дает возможность лучше разграничить комплексный эффект их селекционной ценности от эффектов аддитивных и доминантных генов, выражаемых и сравниваемых только со значениями K,  $K_1$  и  $K_2$ . Самыми высокими значениями селекционной ценности из I группы – фенологических признаков отличились скрещивания Супер ран Болгар х Руби сидлес - 12,41 % и средним квадратным отклонением  $\sigma_k=11,83$ , за ним следуют Болгар х Русалка 1 - 10,32 % и 8,33, Супер ран Болгар х Русалка 1 – 9,01 % и 6,04. У остальных скрещиваний эти значения относительно более низкие. Среднее квадратное отклонение по всем комбинациям скрещивания находится в пределах 1,29 до 11,83, что показывает относительно низкую вариабельность по признакам генетического потенциала этого показателя.

Величина коэффициента  $K_1$ , выражающего относительную устойчивость аддитивных генов, показывает некоторое разнообразие, причем у Супер ран Болгар х Русалка, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау, Хибрид 28-13 х Русалка и Армира х Русалка 1 они являются неустойчивыми, у Супер ран Болгар х Русалка 1 и Болгар х Русалка 1 – среднеустойчивыми, а у Супер ран Болгар х Руби сидлес - сравнительно высоко устойчивыми.

Таблица 1 – относительные средние значения коэффициентов  $K(d/m\%)$ ,  $K_1(gd/d\%)$ ,  $K_2(gh/h\%)$  и  $\sigma_K$  В I и II группе признаков

Комбинации скрещиваний	K	$\sigma_K$	$K_1$	$\sigma_{K_1}$	$K_2$	$\sigma_{K_2}$
	<i>I группа – фенологические признаки</i>					
Супер ран Болгар х Русалка	3,19	1,29	56,08	40,02	17,15	13,93
Супер ран Болгар х Русалка 1	9,01	6,04	33,00	43,10	25,37	25,06
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	4,81	2,86	55,83	39,73	33,02	27,41
Супер ран Болгар х Руби сидлес	12,41	11,83	31,09	43,95	18,14	21,65
Армира х Русалка 1	5,58	3,27	38,17	39,66	62,98	44,62
Хибрид 28-13 х Русалка	3,13	1,77	77,44	49,64	25,77	22,64
Болгар х Русалка 1	10,32	8,33	18,53	34,76	21,02	28,64
<i>II группа – действительная плодоносность</i>						
Супер ран Болгар х Русалка	3,66	4,03	13,40	13,04	6,27	4,89
Супер ран Болгар х Русалка 1	46,14	37,35	10,68	4,38	10,12	6,23
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	33,65	44,25	12,38	2,28	11,48	9,50
Супер ран Болгар х Руби сидлес	21,38	22,56	59,67	34,06	25,36	25,21
Армира х Русалка 1	13,22	16,35	52,90	49,50	16,60	24,69
Хибрид 28-13 х Русалка	30,02	46,70	18,59	11,43	15,54	12,89
Болгар х Русалка 1	33,41	44,54	8,62	7,17	5,48	8,18

Доминантные эффекты генов  $K_2$  отличились сравнительно высокой устойчивостью у большинства скрещиваний, за исключением Армира х Русалка 1 - неустойчивого, и Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау - среднеустойчивого. Сравнительный анализ показателей  $K_1$  и  $K_2$  показал, что только у скрещиваний Армира х Русалка 1 и Болгар х Русалка 1 значения доминантных эффектов генов выше значений аддитивных. Это значит, что по фенологическим признакам аддитивные гены обладают более высокой чувствительностью по отношению к условиям среды, чем доминантные.

Во II группе признаков, связанных с действительной плодоносностью винограда, относительно высокими средними значениями  $K$  и  $\sigma_K$  отличились скрещивания Супер ран Болгар х Русалка 1 с 46,14 % и 37,35, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау с 33,65 % и 44,25, Болгар х Русалка 1 с 33,41 % и 44,54, Хибрид 28-13 х Русалка - 30,02 % и 46,70, а самыми низкими - Супер ран Болгар х Русалка с 3,66 % и 4,03. Селекционная ценность значительно повысилась, но и вариабельность достаточно высока, что свидетельствует о наличии различий между отдельными признаками. Значения коэффициента  $K_1$ , показывают, что аддитивные эффекты генов являются наиболее неустойчивыми у Супер ран Болгар х Руби сидлес - 59,67 % и Армира х Русалка 1 – 52,90 %. Устойчивость доминантных генов, взаимодействующих со средой, выражаемая коэффициентом  $K_2$ , высокая и средняя и характеризуется относительно низкой вариабельностью по признакам. В этой группе взаимодействие генотип-среда лучше проявлялось у аддитивных генов.

В III группе признаков, отражающих ботанические особенности грозди, самыми низкими значениями  $K$  отмечались Супер ран Болгар х Русалка 1 - 2,73 % и  $\sigma_K=1,42$  и

Армира х Русалка 1 - 6,08 % и  $\sigma_K=4,08$ . У остальных скрещиваний эти значения варьируют от 11,82 % до 19,65 % и от 1,42 до 16,88 (табл. 2). Низкая вариабельность показывает сравнительно высокий генетический потенциал селекционной ценности признаков. Значения коэффициента  $K_1$  выявляют высокую устойчивость аддитивных генов у скрещиваний Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау с 8,92 % и 5,14 и Болгар х Русалка 1 – 5,68 % и 4,65, а остальные характеризуются средней и сравнительно высокой степенью относительно сильного варьирования по признакам. Сравнительно низкие значения коэффициента  $K_2$  обуславливают высокую и сравнительно высокую устойчивость доминантных генов, коррелирующую с низкой вариабельностью в отдельных скрещиваниях.

Таблица 2 – Относительные средние значения коэффициентов  $K(d/m\%)$ ,  $K_1(gd/d\%)$ ,  $K_2(gh/h\%)$  и  $\sigma_K$  в III и IV группе признаков

Комбинации и скрещиваний	K	$\sigma_K$	$K_1$	$\sigma_{K_1}$	$K_2$	$\sigma_{K_2}$
<i>III группа - ботаническое описание грозди</i>						
Супер ран Болгар х Русалка	19,65	11,29	44,34	40,02	6,27	5,85
Супер ран Болгар х Русалка 1	2,73	1,42	36,92	27,74	6,71	3,37
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	19,55	12,41	8,92	5,14	5,65	4,10
Супер ран Болгар х Руби сидлес	14,27	16,88	53,61	37,34	6,21	3,16
Армира х Русалка 1	6,08	4,08	47,22	66,44	19,21	17,85
Хибрид 28-13 х Русалка	11,82	10,61	20,11	25,06	12,97	19,36
Болгар х Русалка 1	12,65	7,88	5,68	4,65	6,26	4,67
<i>IV группа – ботаническое описание ягод</i>						
Супер ран Болгар х Русалка	15,85	4,93	6,26	4,14	2,47	1,83
Супер ран Болгар х Русалка 1	18,43	25,92	11,36	14,55	7,16	10,53
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	23,94	29,57	5,98	8,91	3,82	2,79
Супер ран Болгар х Руби сидлес	28,96	27,04	7,69	4,52	2,11	0,78
Армира х Русалка 1	33,65	25,13	4,35	5,27	31,68	27,81
Хибрид 28-13 х Русалка	12,43	10,73	5,67	3,20	7,00	6,59
Болгар х Русалка 1	18,86	23,82	2,76	1,13	4,63	3,84

В IV группе – ботаническое описание ягод – коэффициент K находится в пределах от 12,43 % до 33,65 % и  $\sigma_K=4,93-29,57$ . На всех скрещиваниях отмечена сравнительно высокая селекционная ценность учетных признаков, характеризующихся к тому же относительно невысокой вариабельностью. Более высокими значениями K отличились скрещивания Армира х Русалка 1 с 33,65 % и  $\sigma_K=25,13$ , Супер ран Болгар х Руби сидлес – 28,96 % и 27,04, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау - 23,94 % и 29,57. Почти у всех скрещиваний, устойчивость аддитивных генов, взаимодействующих со средой,  $K_1$ , высокая, варьирующая в диапазоне от 2,76 % до 11,36 % и  $\sigma_{K_1}=1,13-14,55$ . Устойчивость доминантных генов по отношению к условиям среды  $K_2$  также высока - от 2,11 % до 7,16 % и

$\sigma_{K_2}=0,78-10,53$ , за исключением скрещивания Армира х Русалка 1 со значениями 31,68 % и  $\sigma_K=27,81$

Средние относительные значения этих показателей по всем признакам у отдельных скрещиваний, выраженные коэффициентом К, находятся в пределах от 10,40 % до 17,45% с  $\sigma_K=9,08-23,50$  (табл. 3). Генетический потенциал аддитивных генов по учетным количественным признакам характеризуется высокими значениями, обуславливающими высокую селекционную ценность подопытных комбинаций скрещивания у подобранных родительских пар семенных и бессемянных сортов винограда. Их вариабельность по признакам слабая, предполагающая устойчивость используемых генетических параметров. Устойчивость аддитивных генов  $K_1$  сравнительно высокая и средняя с небольшим диапазоном изменчивости от 10,15 % и  $\sigma_{K_1}=20,67$  (Болгар х Русалка 1) до 36,14 % -  $\sigma_{K_1}=44,06$  (Хибрид 28-13 х Русалка). Значения коэффициента  $K_2$  показывают, что доминантные гены обладают сравнительно высокой устойчивостью, варьирующей в пределах 10,24-15,27 % и  $\sigma_{K_2}=17,17-20,81$ , за исключением скрещивания Армира х Русалка 1 с 35,86 % и  $\sigma_{K_2}=35,86$ . Почти по всем учетным признакам и скрещиваниям в генотипо-средовом взаимодействии сравнительно сильнее проявились аддитивные эффекты генов, за исключением Армира х Русалка 1 и Болгар х Русалка 1.

Таблица 3 – Относительные средние значения коэффициентов  $K(d/m\%)$ ,  $K_1(gd/d\%)$ ,  $K_2(gh/h\%)$  и  $\sigma_K$  по всем учетным группам признаков

Комбинации скрещиваний	К	$\sigma_K$	$K_1$	$\sigma_{K_1}$	$K_2$	$\sigma_{K_2}$
Супер ран Болгар х Русалка	10,40	9,08	35,31	44,06	11,98	18,62
Супер ран Болгар х Русалка 1	17,45	22,82	22,93	29,45	13,37	17,17
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	16,80	23,50	25,84	32,22	15,27	20,81
Супер ран Болгар х Руби сидлес	15,76	17,82	35,34	36,83	12,68	17,62
Армира х Русалка 1	13,51	17,26	31,75	41,65	35,86	35,86
Хибрид 28-13 х Русалка	11,52	20,36	36,14	42,27	14,96	17,71
Болгар х Русалка 1	16,07	21,64	10,15	20,67	10,24	18,08

**Выводы.** 1. Наиболее высокой селекционной ценностью по фенологическим признакам отличились скрещивания Супер ран Болгар х Руби сидлес, Болгар х Русалка 1 и Супер ран Болгар х Русалка 1. Их вариабельность относительно слабая у всех скрещиваний, а аддитивные гены отличаются более высокой чувствительностью к условиям среды, чем доминантные. Селекционная ценность, коррелирующая с действительной плодоносностью винограда, значительно повышена у скрещиваний Супер ран Болгар х Русалка 1, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау, Болгар х Русалка 1 и Хибрид 28-13 х Русалка, однако вариабельность тоже намного выше. В этой группе признаков генотипо-средовое взаимодействие лучше проявилось у аддитивных генов.

2. Большинство подопытных скрещиваний характеризуются сравнительно высокой селекционной ценностью признаков, отражающих ботанические особенности грозди. Вы-

сокая и сравнительно высокая устойчивость доминантных генов коррелирует с низкой вариабельностью у отдельных скрещиваний. У всех скрещиваний наблюдается сравнительно высокая селекционная ценность и относительно слабая вариабельность по учетным признакам, связанным с ботаническим описанием ягод. Устойчивость аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, преимущественно высокая.

3. Генетический потенциал аддитивных генов по учетным количественным признакам и скрещиваниям семенных и бессемянных сортов винограда отличается высокой селекционной ценностью и слабой вариабельностью. Почти по всем признакам и скрещиваниям во взаимодействии генотип-среда сравнительно в более сильной степени проявились аддитивные эффекты генов.

#### Литература

1. Генчев Г., Е. Маринков, В. Йовчева, А. Огнянова, 1975. Биометрични методи в растениевъдството, генетиката и селекцията.– София: Земиздат, 322 с.
2. Лакин, Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
3. Лидански Т. Статистически методи в биологията и в селското стопанство.– София: Земиздат, 1988.– 375 с.
4. Огнянова А., Анализ на количествени признаци. I. Средна стойност, вариант, стандартно отклонение, вариационен коэффициент. Компоненти на фенотипния вариант, коэффициент на наследяемост, ефект от отбора. Генетика и селекция.– София, 1973.– С. 253-262.
5. Ройчев В. Амπεлография. Академично издателство на Аграрен Университет-Пловдив, 2012.– 574 с.
6. Рокицкий, П.Ф., Биологическая статистика. Минск, Вышэйшая школа, 1967.– 326 с.
7. Рокицкий, П.Ф. Введение в статистическую генетику. 2-е изд.– Минск: Вышэйшая школа, 1978. 448 с.
8. Савченко, В.К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях /В.К. Савченко // Минск. – Наука и техника, 1984. 223 с.
9. Федин М.А., Д.Я. Силис, А.В. Смирязев. Статистические методы генетического анализа / М.А. Федин, Д.Я. Силис, А.В. Смирязев.– Москва: Колос, 1980.– 207 с.
10. Jinks J., 1983. Biometrical genetics of heterosis. In Heterosis – Reappraisal of theory and practice, Francel, R. (ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heiderlberg, New York, Tokyo, pp. 1-46.
11. Mather K., J. Jinks, 1971. Biometrical Genetics: The study of continuous variations.-New York: Cornell University Press, 382 p.