

Т.В. ЕГОРОВА, Т.К. ТЕРНОВСКАЯ  
Институт агроэкологии и биотехнологии УААН, Киев

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОВСА ПОСЕВНОГО (*Avena sativa* L.) С ПОМОЩЬЮ ТЕСТА СОВМЕСТНОГО ШКАЛИРОВАНИЯ



*Сравнение результатов генетического анализа сортов овса посевного, выполненного методами диаллельного анализа гибридов  $F_1$  и теста совместного шкалирования, выявило сферу оптимального применения для каждого из них. Количественная оценка генетических параметров, формирующих фенотипические средние, в тесте шкалирования создает необходимую основу для привлечения генов-маркеров по качественным признакам для поиска *QTLs*, контролирующих признаки с непрерывной изменчивостью. Указаны комбинации скрещивания, наиболее подходящие для последующих исследований с целью идентификации и локализации главных генов мерных признаков.*

© Т.В. ЕГОРОВА, Т.К. ТЕРНОВСКАЯ, 2003

**Введение.** Для генетического анализа растений по признакам с непрерывной изменчивостью (количественные признаки) используют ряд методов биометрической генетики. Они позволяют вычлнить из общей дисперсии признака ту ее часть, которая возникает за счет отличий между компонентами скрещивания по генам, принимающим участие в контроле признака, наследование которого изучается. Для самоопыляющихся растений, к которым относится и овес посевной, используют диаллельный анализ с привлечением родительских форм и гибридов разных поколений и тесты шкалирования с обязательным изучением расщепляющихся гибридных популяций [1]. Каждый из этих методов имеет свои сильные и слабые стороны и свою область рационального использования. На примере сортов овса посевного нами было показано [2], что метод диаллельного анализа с использованием родительских популяций и гибридов  $F_1$  с успехом может использоваться для выявления общей характеристики совокупности сортов, участвующих в скрещиваниях друг с другом, относительно генетической структуры по генам, участвующим в контроле рассматриваемых признаков. Этим методом обнаруживаются сорта с максимальным количеством генов доминантного или рецессивного типа действия. Нами было показано, что используя совсем простой прием в обработке базы данных, можно выявить сорта — носители генов, участвующих в эпистатических взаимодействиях с генами партнеров по скрещиванию. Для дальнейшей детализации информации о генетической структуре изучаемых сортов овса выполнили генетический анализ для отдельных пар сортов, используя более трудоемкий при получении и оценке растительного материала объединенный тест Кавалли, который по своей сути является тестом совместного шкалирования [1]. В настоящей работе представлены результаты генетического анализа восьми сортов овса посевного по ряду количественных признаков с использованием этого биометрического метода генетического анализа.

**Материал и методика.** Изучали сорта овса (*A. sativa*): Черниговский 27, Черниговский 28, Скакун, Сомешан, Радужный, Альф, Деснянский, Абель, Карпатский кормовой, Львовский 6 и гибриды между ними,  $F_1$ ,  $F_2$ , ВС, к каждому из родителей (рисунок, табл. 1 и 2). В нерасщепляющихся популяциях количество оцененных растений варьировало от 50 до 150 для родительских форм и от 20 до 30 растений для  $F_1$ . Расщепляю-

щиеся популяции включали от 80 до 110 растений в беккроссных поколениях и от 100 до 220 растений в F<sub>2</sub>. Растительный материал, выращенный в полевых условиях с площадью питания 4 × 30 см в двух повторностях рендомизированными блоками, оценивали в течение одного и того же вегетационного периода (лето 2001 г.) по признакам: длина стебля растения от почвы до основания метелки (см), продуктивная кустистость (шт.), длина метелки (см), количество веточек, цветков, зерен на метелке (шт.), плотность метелки, масса зерна с растения и метелки, масса 100 зерен (г). Измерения проводили на главном стебле растения.

Статистическую обработку данных выполняли согласно пособию Рокицкого [3]. Объединенный тест Кавалли воспроизведен по описанию, данному в книге К. Мазера и Дж. Джинкса [1].

**Результаты исследований и обсуждение.** На рисунке видно, что большинство комбинаций скрещивания выполнено как реципроки. Оценка всего растительного материала по всем изученным признакам показала, что различия между средними значениями признаков во всех гибридных популяциях от реципрокных скрещиваний отсутствовали, а числовые значения генетических параметров, полученных на материале реципрокных скрещиваний, друг от друга не отличались. Поэтому в табл. 1–4 приведены результаты оценки только одного скрещивания из пары реципроков.

**Высота стебля и продуктивная кустистость.** Как нами было показано при диаллельном анализе [2], сорта Скакун и Альф являются именно теми компонентами скрещивания, которые проявляют эпистаз с другими сортами, что подтвердил тест Кавалли. Во всех случаях, когда не подходила аддитивно-доминантная (АД) модель действия генов, в качестве одного компонента скрещивания выступал один из этих сортов или оба (табл. 3). По данным теста Кавалли, среди таких сортов оказался и Радужный. Полученные в этом тесте данные совпадают с той частью выводов диаллельного анализа, которая касается типа действия генов. В обоих случаях установлено, что в контроле признака длина стебля принимают участие гены с аддитивным типом действия (то, что в литературе называют промежуточным наследованием, или полудоминированием [4–8]) и гены с эффектом доминирования. Однако имеется одно противоречие между результатами, полученными в диаллельном анализе и в тесте шка-



Схема получения гибридного материала

лирования. В первом случае доминантные гены всегда действовали в сторону увеличения выражения признака. При тесте же Кавалли параметр [h] иногда имел отрицательный знак, т.е. доминируют гены, действующие в направлении уменьшения выражения признака. Поскольку такая несогласованность в выводах имела место для всех изученных признаков, кроме признака длина метелки, существует какая-то общая причина для ее возникновения. По-видимому, это можно объяснить тем, что вывод относительно направления действия генов в диаллельном анализе вытекает из оценки дисперсии числовых значений признака, а не средних значений, как в тесте Кавалли. Другой причиной могут быть различия в сравниваемых объектах. Если при тесте Кавалли это два генотипа, то при диаллельном анализе — одновременно несколько. Результаты, получаемые в тесте совместного шкалирования на основе оценки большего числа генераций, в том числе и расщепляющихся, и относимые к одной паре сортов, имеют, на наш взгляд, более конкретный смысл. Поэтому выводы, которые вытекают из результатов теста совместного шкалирования, являются более объективными и могут уточнять и детализировать выводы диаллельного анализа, который дает характеристику генетической структуры всего набора изученных сортов в целом. В тех случаях для шести популяций (табл. 4), когда АД-модель оказывалась неадекватной, межгенное взаимодействие выявлялось как дубликатный эпистаз для комбинаций Деснянский × Абель и Скакун × Абель, поскольку величины [h] и [I] имеют противоположные знаки [1]. По результатам теста наиболее перспективными комбинациями скрещивания для их дальнейшего использования в генетическом анализе с целью идентификации и локализации QTL, принимающих участие в контроле

Таблица 1  
Среднее значение изученных признаков по четырем поколениям

Генерации	Высота растений	Продуктивная кустистость	Длина метелки	Количество веточек	Плотность метелки	Количество с метелки		Масса зерна		
						цветков	зерен	с растения	с метелки	100 зерен
Черниговский 27 × Черниговский 28										
P <sub>1</sub>	157,00 ± 2,03	4,90 ± 0,40	26,27 ± 0,50	14,18 ± 0,52	2,65 ± 0,15	69,64 ± 4,11	68,64 ± 4,10	11,45 ± 1,48	2,26 ± 0,15	2,48 ± 0,08
P <sub>2</sub>	170,70 ± 2,73	4,00 ± 0,35	25,82 ± 0,61	13,09 ± 0,54	2,98 ± 0,16	78,18 ± 5,55	77,09 ± 5,75	11,68 ± 1,44	2,76 ± 0,22	2,97 ± 0,07
F <sub>1</sub>	172,55 ± 1,75	3,55 ± 0,31	26,60 ± 0,76	12,80 ± 0,56	2,59 ± 0,10	68,85 ± 3,22	68,60 ± 3,22	9,78 ± 0,95	2,83 ± 0,16	2,61 ± 0,06
F <sub>2</sub>	166,19 ± 1,26	3,75 ± 0,17	26,28 ± 0,36	13,53 ± 0,28	2,78 ± 0,07	73,67 ± 2,43	72,78 ± 2,42	9,11 ± 0,55	2,45 ± 0,11	2,58 ± 0,05
Черниговский 27 × Скакун										
P <sub>1</sub>	157,00 ± 2,03	4,90 ± 0,40	26,27 ± 0,50	14,18 ± 0,52	2,65 ± 0,15	69,64 ± 4,11	68,64 ± 4,10	11,45 ± 1,48	2,26 ± 0,15	2,48 ± 0,08
P <sub>2</sub>	145,70 ± 1,46	3,47 ± 0,30	22,89 ± 0,41	11,89 ± 0,41	3,53 ± 0,11	81,00 ± 3,17	80,37 ± 3,15	9,78 ± 1,08	2,78 ± 0,19	2,49 ± 0,07
F <sub>1</sub>	158,80 ± 2,48	4,40 ± 0,64	26,20 ± 0,95	14,00 ± 0,58	2,60 ± 0,10	68,30 ± 4,13	67,50 ± 4,06	8,42 ± 1,19	1,99 ± 0,16	2,26 ± 0,09
F <sub>2</sub>	157,00 ± 0,78	4,02 ± 0,17	26,64 ± 0,34	13,71 ± 0,22	2,74 ± 0,06	74,73 ± 2,06	73,46 ± 2,02	9,42 ± 0,52	2,40 ± 0,09	2,36 ± 0,04
Черниговский 27 × Альф										
P <sub>1</sub>	157,00 ± 2,03	4,90 ± 0,40	26,27 ± 0,50	14,18 ± 0,52	2,65 ± 0,15	69,64 ± 4,11	68,64 ± 4,10	11,45 ± 1,48	2,26 ± 0,15	2,48 ± 0,08
P <sub>2</sub>	144,62 ± 3,10	4,62 ± 0,51	22,15 ± 0,42	13,23 ± 0,53	3,49 ± 0,12	77,46 ± 3,34	74,54 ± 3,35	13,55 ± 1,99	2,88 ± 0,20	2,55 ± 0,09
F <sub>1</sub>	153,92 ± 2,99	3,33 ± 0,41	22,42 ± 0,62	11,68 ± 0,65	2,67 ± 0,14	59,58 ± 2,95	59,00 ± 2,97	9,21 ± 1,43	2,72 ± 0,18	2,86 ± 0,08
F <sub>2</sub>	146,03 ± 1,08	3,59 ± 0,13	23,84 ± 0,28	11,90 ± 0,19	2,46 ± 0,05	70,98 ± 1,61	59,31 ± 1,57	7,53 ± 0,37	2,13 ± 0,09	2,58 ± 0,04
Радужный × Черниговский 27										
P <sub>1</sub>	144,67 ± 2,00	4,00 ± 0,38	24,47 ± 0,88	11,53 ± 0,36	2,68 ± 0,11	64,87 ± 2,91	63,93 ± 2,86	11,25 ± 0,98	2,89 ± 0,16	3,01 ± 0,07
P <sub>2</sub>	157,00 ± 2,03	4,90 ± 0,40	26,27 ± 0,50	14,18 ± 0,52	2,65 ± 0,15	69,64 ± 4,11	68,64 ± 4,10	11,45 ± 1,48	2,26 ± 0,15	2,48 ± 0,08
F <sub>1</sub>	151,15 ± 2,20	4,23 ± 0,54	22,15 ± 0,65	11,45 ± 0,44	2,43 ± 0,12	55,85 ± 3,64	56,46 ± 3,64	10,83 ± 1,34	1,96 ± 0,11	2,52 ± 0,07
F <sub>2</sub>	154,18 ± 1,10	3,93 ± 0,21	24,59 ± 0,29	13,32 ± 0,26	2,67 ± 0,07	70,79 ± 1,91	66,91 ± 1,88	8,95 ± 0,59	2,28 ± 0,07	2,37 ± 0,05

	Скакун × Радужный									
P <sub>1</sub>	145,70 ± 1,46	3,47 ± 0,30	22,89 ± 0,41	11,89 ± 0,41	3,53 ± 0,11	81,00 ± 3,17	80,37 ± 3,15	9,78 ± 1,08	2,78 ± 0,19	2,49 ± 0,07
P <sub>2</sub>	144,67 ± 2,00	4,00 ± 0,38	24,47 ± 0,88	11,53 ± 0,36	2,68 ± 0,11	64,87 ± 2,91	63,93 ± 2,86	11,25 ± 0,98	2,89 ± 0,16	3,01 ± 0,07
F <sub>1</sub>	144,94 ± 2,53	3,00 ± 0,22	23,25 ± 0,40	11,50 ± 0,41	2,69 ± 0,11	62,50 ± 2,84	62,25 ± 2,89	8,78 ± 0,84	2,93 ± 0,22	2,98 ± 0,09
F <sub>2</sub>	160,02 ± 1,35	3,38 ± 0,14	24,50 ± 0,42	11,71 ± 0,27	2,84 ± 0,06	70,09 ± 2,21	69,48 ± 2,18	8,77 ± 0,61	2,56 ± 0,13	2,70 ± 0,05
	Скакун × Альф									
P <sub>1</sub>	145,70 ± 1,46	3,47 ± 0,30	22,89 ± 0,41	11,89 ± 0,41	3,53 ± 0,11	81,00 ± 3,17	80,37 ± 3,15	9,78 ± 1,08	2,78 ± 0,19	2,49 ± 0,07
P <sub>2</sub>	144,62 ± 3,10	4,62 ± 0,51	22,15 ± 0,42	13,23 ± 0,53	3,49 ± 0,12	77,46 ± 3,34	74,54 ± 3,35	13,55 ± 1,99	2,88 ± 0,20	2,55 ± 0,09
F <sub>1</sub>	132,00 ± 1,98	3,40 ± 0,29	22,10 ± 0,48	11,10 ± 0,42	2,80 ± 0,11	62,40 ± 3,42	61,10 ± 3,46	7,76 ± 0,97	2,19 ± 0,13	2,44 ± 0,05
F <sub>2</sub>	131,70 ± 1,41	3,65 ± 0,14	22,86 ± 0,30	12,13 ± 0,22	3,01 ± 0,06	68,88 ± 1,78	67,63 ± 1,72	10,22 ± 0,62	2,72 ± 0,10	2,68 ± 0,05
	Сомешан × Черниговский 27									
P <sub>1</sub>	168,40 ± 2,93	3,12 ± 0,43	26,76 ± 0,64	14,24 ± 0,56	3,16 ± 0,16	85,12 ± 5,20	84,29 ± 5,36	11,40 ± 1,79	3,65 ± 0,22	3,20 ± 0,11
P <sub>2</sub>	157,00 ± 2,03	4,90 ± 0,40	26,27 ± 0,50	14,18 ± 0,52	2,65 ± 0,15	69,64 ± 4,11	68,64 ± 4,10	11,45 ± 1,48	2,26 ± 0,15	2,48 ± 0,08
F <sub>1</sub>	167,86 ± 2,10	3,43 ± 0,57	27,00 ± 0,55	13,86 ± 0,35	2,94 ± 0,12	79,29 ± 3,63	78,93 ± 3,71	8,68 ± 1,45	2,56 ± 0,14	2,29 ± 0,08
F <sub>2</sub>	162,63 ± 1,68	3,26 ± 0,24	25,72 ± 0,53	13,61 ± 0,42	3,20 ± 0,11	83,78 ± 4,01	82,24 ± 4,08	9,68 ± 0,97	2,90 ± 0,18	2,67 ± 0,06
	Сомешан × Радужный									
P <sub>1</sub>	168,40 ± 2,93	3,12 ± 0,43	26,76 ± 0,64	14,24 ± 0,56	3,16 ± 0,16	85,12 ± 5,20	84,29 ± 5,36	11,40 ± 1,79	3,65 ± 0,22	3,20 ± 0,11
P <sub>2</sub>	144,67 ± 2,00	4,00 ± 0,38	24,47 ± 0,88	11,53 ± 0,36	2,68 ± 0,11	64,87 ± 2,91	63,93 ± 2,86	11,25 ± 0,98	2,89 ± 0,16	3,01 ± 0,07
F <sub>1</sub>	163,00 ± 2,91	3,07 ± 0,41	25,00 ± 0,82	12,14 ± 0,60	2,70 ± 0,14	67,71 ± 4,22	67,21 ± 4,13	8,01 ± 1,18	2,72 ± 0,25	2,62 ± 0,10
F <sub>2</sub>	160,34 ± 1,66	3,04 ± 0,21	24,74 ± 0,43	11,98 ± 0,32	2,99 ± 0,08	74,79 ± 2,79	74,11 ± 2,74	8,62 ± 0,71	2,87 ± 0,16	2,69 ± 0,07
	Черниговский 28 × Альф									
P <sub>1</sub>	170,70 ± 2,73	4,00 ± 0,35	25,82 ± 0,61	13,09 ± 0,54	2,98 ± 0,16	78,18 ± 5,55	77,09 ± 5,75	11,68 ± 1,44	2,76 ± 0,22	2,97 ± 0,07
P <sub>2</sub>	144,62 ± 3,10	4,62 ± 0,51	22,15 ± 0,42	13,23 ± 0,53	3,49 ± 0,12	77,46 ± 3,34	74,54 ± 3,35	13,55 ± 1,99	2,88 ± 0,20	2,55 ± 0,09
F <sub>1</sub>	154,92 ± 2,74	3,50 ± 0,40	25,00 ± 0,65	14,73 ± 0,58	3,15 ± 0,14	79,25 ± 4,74	77,92 ± 4,75	9,57 ± 1,22	2,76 ± 0,20	2,56 ± 0,08
F <sub>2</sub>	163,07 ± 1,46	3,72 ± 0,19	28,74 ± 0,43	14,75 ± 0,31	3,38 ± 0,09	100,91 ± 3,51	98,86 ± 3,50	11,81 ± 0,84	3,23 ± 0,16	2,70 ± 0,06

Среднее значение изученных признаков по шести поколениям

Генерации	Высота растений	Продуктивная кустистость	Длина метелки	Количество веточек	Плотность метелки	Количество с метелки		Масса зерна		
						цветков	зерен	с растенья	с метелки	100 зерен
Черниговский 27 × Абель										
P <sub>1</sub>	157,00 ± 2,03	4,90 ± 0,40	26,27 ± 0,50	14,18 ± 0,52	2,65 ± 0,15	69,64 ± 4,11	68,64 ± 4,10	11,45 ± 1,48	2,26 ± 0,15	2,48 ± 0,08
P <sub>2</sub>	137,93 ± 1,49	3,45 ± 0,20	22,11 ± 0,25	11,54 ± 0,28	2,96 ± 0,07	65,96 ± 2,02	63,39 ± 1,95	5,73 ± 0,41	1,69 ± 0,08	2,33 ± 0,04
F <sub>1</sub>	135,29 ± 1,05	5,57 ± 0,21	24,14 ± 0,34	11,00 ± 0,24	2,21 ± 0,05	72,86 ± 1,73	72,57 ± 1,73	7,90 ± 0,62	2,06 ± 0,08	2,33 ± 0,04
В <sub>ГМФ</sub>	149,09 ± 2,67	4,55 ± 0,39	26,36 ± 0,73	13,36 ± 0,77	2,59 ± 0,16	53,71 ± 5,71	52,14 ± 5,80	12,51 ± 1,80	2,29 ± 0,22	1,90 ± 0,07
В <sub>дФ</sub>	143,14 ± 4,42	3,71 ± 0,42	24,14 ± 1,05	13,14 ± 0,86	3,00 ± 0,12	69,00 ± 6,30	68,64 ± 6,24	10,37 ± 2,25	2,12 ± 0,41	2,25 ± 0,10
F <sub>2</sub>	146,66 ± 3,91	4,26 ± 0,78	24,54 ± 0,63	12,12 ± 0,62	2,47 ± 0,19	61,13 ± 3,67	60,59 ± 3,62	8,60 ± 1,97	1,97 ± 0,27	2,35 ± 0,01
Деснянский × Абель										
P <sub>1</sub>	149,30 ± 1,97	4,42 ± 0,46	0,52 ± 23,92	0,42 ± 11,83	0,19 ± 3,13	75,75 ± 5,68	74,58 ± 5,54	11,18 ± 1,24	2,59 ± 0,24	2,47 ± 0,08
P <sub>2</sub>	137,93 ± 1,49	3,45 ± 0,20	0,25 ± 22,11	0,28 ± 11,54	0,07 ± 2,96	65,96 ± 2,02	63,39 ± 1,95	5,73 ± 0,41	1,69 ± 0,08	2,33 ± 0,04
F <sub>1</sub>	125,67 ± 2,97	5,33 ± 1,67	1,77 ± 24,33	1,33 ± 11,33	0,21 ± 2,73	67,00 ± 9,66	65,00 ± 10,16	8,03 ± 0,39	2,20 ± 1,10	1,60 ± 0,25
В <sub>ГМФ</sub>	147,40 ± 2,33	4,20 ± 0,28	0,32 ± 24,60	0,42 ± 13,07	0,17 ± 3,09	75,80 ± 4,03	74,80 ± 4,12	11,33 ± 0,83	2,76 ± 0,21	2,65 ± 0,12
В <sub>дФ</sub>	139,22 ± 2,60	3,22 ± 0,57	0,63 ± 21,89	0,93 ± 11,56	0,26 ± 2,54	56,11 ± 6,62	55,78 ± 6,72	4,58 ± 0,96	1,70 ± 0,49	2,19 ± 0,17
F <sub>2</sub>	147,63 ± 1,64	3,73 ± 0,32	0,42 ± 23,37	0,45 ± 12,80	0,11 ± 3,00	70,20 ± 3,05	68,97 ± 3,03	7,35 ± 0,67	2,10 ± 0,15	2,44 ± 0,07
Скалун × Абель										
P <sub>1</sub>	145,70 ± 1,46	3,47 ± 0,30	22,89 ± 0,41	11,89 ± 0,41	3,53 ± 0,11	81,00 ± 3,17	80,37 ± 3,15	9,78 ± 1,08	2,78 ± 0,19	2,49 ± 0,07
P <sub>2</sub>	137,93 ± 1,49	3,45 ± 0,20	22,11 ± 0,25	11,54 ± 0,28	2,96 ± 0,07	65,96 ± 2,02	63,39 ± 1,95	5,73 ± 0,41	1,69 ± 0,08	2,33 ± 0,04
F <sub>1</sub>	130,57 ± 3,57	6,29 ± 0,52	23,43 ± 0,75	10,14 ± 0,26	3,04 ± 0,22	72,14 ± 7,75	71,14 ± 6,79	11,81 ± 3,21	3,38 ± 0,48	2,57 ± 0,29
В <sub>ГМФ</sub> <sup>a</sup>	148,50 ± 3,33	3,60 ± 0,27	25,40 ± 0,85	11,50 ± 0,83	2,68 ± 0,15	72,20 ± 8,59	71,20 ± 8,81	9,69 ± 0,95	2,19 ± 0,21	2,23 ± 0,08
F <sub>2</sub>	147,00 ± 2,42	3,56 ± 0,73	23,67 ± 0,42	10,89 ± 0,40	2,67 ± 0,16	63,11 ± 3,90	62,56 ± 3,92	7,18 ± 1,05	2,20 ± 0,22	2,43 ± 0,14
Карпатский кормовой × Львовский 6										
P <sub>1</sub>	171,02 ± 1,12	2,92 ± 0,17	26,56 ± 0,44	13,82 ± 0,38	3,57 ± 0,11	96,34 ± 4,04	90,97 ± 4,14	5,72 ± 0,43	2,02 ± 0,13	1,86 ± 0,04
P <sub>2</sub>	178,00 ± 2,08	3,70 ± 0,28	29,70 ± 0,63	14,40 ± 0,70	3,42 ± 0,23	103,60 ± 9,33	101,90 ± 9,26	9,76 ± 0,94	2,58 ± 0,29	2,05 ± 0,08

$F_1$	157,22 ± 3,96	5,11 ± 0,46	30,00 ± 1,37	12,56 ± 0,65	3,34 ± 0,19	101,56 ± 9,74	100,00 ± 9,24	17,12 ± 3,35	3,19 ± 0,48	1,90 ± 0,10
$B_{\text{ЧБР}}$	173,53 ± 2,90	3,33 ± 0,47	28,04 ± 1,56	13,71 ± 1,16	3,18 ± 0,31	90,31 ± 11,98	88,24 ± 11,52	7,35 ± 1,62	2,24 ± 0,24	2,07 ± 0,14
$B_{\text{РАР}}$	179,92 ± 2,36	3,23 ± 0,28	27,92 ± 0,93	13,23 ± 0,73	3,29 ± 0,46	90,08 ± 10,52	88,77 ± 10,51	7,85 ± 1,26	2,37 ± 0,31	1,89 ± 0,14
$F_2$	160,93 ± 1,33	3,27 ± 0,16	32,00 ± 0,34	15,87 ± 0,29	3,50 ± 0,10	113,87 ± 3,47	111,33 ± 3,41	10,45 ± 0,46	3,30 ± 0,10	2,12 ± 0,04
Черниговский 28 × Скакун										
$P_1$	170,70 ± 2,73	4,00 ± 0,35	25,82 ± 0,61	13,09 ± 0,54	2,98 ± 0,16	78,18 ± 5,55	77,09 ± 5,75	11,68 ± 1,44	2,76 ± 0,22	2,97 ± 0,07
$P_2$	155,33 ± 1,46	3,74 ± 0,30	24,93 ± 0,41	13,37 ± 0,41	2,92 ± 0,11	73,59 ± 3,17	72,37 ± 3,15	10,35 ± 1,08	2,73 ± 0,19	2,66 ± 0,07
$F_1$	162,29 ± 2,80	3,86 ± 0,33	27,36 ± 0,64	12,86 ± 0,61	3,06 ± 0,23	83,57 ± 6,53	81,21 ± 6,44	10,63 ± 1,35	2,81 ± 0,31	2,61 ± 0,09
$B_{\text{ЧБР}}$	154,77 ± 1,92	3,78 ± 0,35	24,87 ± 0,56	11,83 ± 0,60	2,76 ± 0,12	69,12 ± 3,66	68,42 ± 3,77	9,00 ± 1,32	2,38 ± 0,18	2,75 ± 0,09
$B_{\text{РАР}}$	153,77 ± 2,60	4,27 ± 0,44	25,04 ± 0,58	13,31 ± 0,46	2,91 ± 0,11	73,31 ± 3,60	72,85 ± 3,58	9,18 ± 1,09	2,17 ± 0,15	2,40 ± 0,06
$F_2$	145,70 ± 1,54	3,47 ± 0,21	22,89 ± 0,39	11,89 ± 0,24	3,53 ± 0,07	81,00 ± 2,41	80,37 ± 2,35	9,78 ± 0,63	2,78 ± 0,10	2,49 ± 0,05

<sup>a</sup> Данные по другому беккросу отсутствуют.

признака высота стебля, являются комбинации от скрещивания сорта Черниговский 27 с сортами Черниговский 28, Радужный и Сомешан. В этих комбинациях родители отличаются контрастным выражением признаков, а генетические различия между ними определяются в основном аддитивными генами.

*Продуктивная кустистость.* Изучение растительного материала по признаку продуктивная кустистость выявило несколько иной тип наследования. Хотя генотипы сортов Скакун и Альф, как и в предыдущем случае, явились источником проявления эпистатических межгенных взаимодействий, во многих случаях АД является подходящей для описания генетических различий между компонентами скрещивания. Полученные в тесте Кавалли результаты не объясняют, почему эта модель оказалась неадекватной при диаллельном анализе с использованием гибридов только первого поколения. На наш взгляд, такое несовпадение объясняется значительным средовым компонентом изменчивости признака продуктивная кустистость. Это вытекает как из результатов нашего исследования, так и из данных других экспериментов [8–10]. Данный признак, видимо, нужно рассматривать как мало-пригодный для установления его наследственной основы без создания специального генетического материала.

*Длина метелки.* АД-моделью могут быть описаны генетические различия между компонентами скрещивания по большинству изученных комбинаций (табл. 3 и 4). Полученный результат подтверждает выводы, сделанные нами при диаллельном анализе генотипов овса. Там было показано, что удаление из пула компонентов скрещивания сортов Скакун и Альф или их комбинации приводит к адекватности АД-модели для описания генетических различий между оставшимися сортами. При участии же сорта Скакун в качестве одного из компонентов скрещивания две комбинации из четырех оказались непригодными для описания АД-моделью, а сорта Альф — две комбинации из трех. Комбинациями, интересными для продолжения работы с ними для генетического анализа генотипов по признаку длина метелки, являются комбинации от скрещивания сорта Радужный с сортами Скакун и Сомешан, а также Черниговский 27 в комбинациях с сортами Скакун и Радужный. Последняя комбинация

Результаты генетического анализа сортов овса по ряду количественных признаков по данным оценки четырех генераций

Параметры	Высота растений	Продуктивная кустистость	Длина метелки	Количество веточек	Плотность метелки	Количество с метелки		Масса зерна		
						цветков	зерен	с растения	с метелки	100 зерен
Черниговский 27 × Черниговский 28										
m	162,9***	4,32***	6)							2,69***
[d]	6,58***	—а)								0,25***
[h]	8,64***	—0,95*								—
$\chi^2$	1,31	0,91								1,71
Черниговский 27 × Скакун										
m		4,13***		13,10***	3,03***	76,28***	75,34***			2,58***
[d]		0,70**		1,16***	0,46***	5,43***	5,65*			0,27*
[h]		—		—	—0,50***	—	—			—
$\chi^2$		0,51		0,23	1,38	0,83	0,61			1,13
Черниговский 27 × Альф										
m		4,48***	24,35***	13,39***						2,47***
[d]		—	2,08***	—						0,31**
[h]		—1,60	—1,43*	—2,66**						—
$\chi^2$		2,4	1,36	1,63						2,67
Радужный × Черниговский 27										
m	151,94***	4,33***	25,78***							2,58***
[d]	6,18***	—	—							0,32**
[h]	—	—	—2,95***							—0,61
$\chi^2$	3,45	1,25	2,68							0,01
Скакун × Радужный										
m			24,12***		3,09***	73,62***	72,80***			
[d]			1,07*		0,43***	8,12***	8,28***			
[h]			—		—0,44***	—9,93***	—9,35**			
$\chi^2$			3,85		0,38	0,69	0,65			
Скакун × Альф										
m				12,70***	3,45***	78,54***	76,86***			
[d]				0,70*						
[h]				—1,39	—0,76***	—17,67***	—17,12***			
$\chi^2$				0,72	2,60	0,50	0,37			
Сомешан × Черниговский 27										
m	161,81***	3,89***				78,73***	77,59***		2,98***	2,88***
[d]	5,39**	0,90*				—8,05*	—8,12*		0,71***	0,37***
[h]	—	—				—	—		—0,39*	—0,52***
$\chi^2$	1,49	1,30				1,34	0,89		0,48	1,84

Параметры	Высота растений	Продуктивная кустистость	Длина метелки	Количество веточек	Плотность метелки	Количество с метелки		Масса зерна		
						цветков	зерен	с растения	с метелки	100 зерен
Сомешан × Радужный										
m			25,42***	12,75***	2,98***	76,05***	75,24***	10,41***	3,24***	
[d]			-1,20*	1,30***	0,26**	10,68***	10,81***	—	0,37**	
[h]			—	—	—	—	—	-3,48*	-0,60	
$\chi^2$			0,74	1,29	2,33	0,81	0,84	0,98	0,35	
Черниговский 28 × Альф										
m					3,33***					2,77***
[d]					0,23*					0,21**
[h]					—					-0,19
$\chi^2$					2,30					0,31

Примечание. а) Показаны только параметры, значимые по t-критерию. б) Блок из четырех ненаполненных ячеек таблицы означает, что для данной комбинации скрещивания генетические различия между компонентами скрещивания в отношении генов, контролирующих соответствующий признак, не могут быть описаны АД-моделью. в)  $\chi^2_{0,05}$  для числа степеней свободы 1 составляет 3,84.

уже отмечалась как перспективная для продолжения анализа по признаку длина стебля.

**Количество веточек в метелке.** Сопоставление результатов теста шкалирования и диаллельного анализа выявляет отсутствие полного соответствия между ними. Адекватность АД-модели в диаллельном анализе обеспечивалась удалением из пула скрещиваемых сортов только сорта Сомешан, а по данным теста шкалирования (табл. 3 и 4), сортами, проявляющими эпистатические взаимодействия с некоторыми партнерами по скрещиванию, оказались также сорта Черниговский 27, Радужный и Скакун, однако это не было выявлено при изучении только гибридов F<sub>1</sub>.

Предварительное трехлетнее изучение компонентов скрещивания показало, что средние значения признака колебались незначительно. Существенно отличались друг от друга сорта Черниговский 27 и Скакун, Сомешан и Радужный [3]. Генетические различия между ними описываются генами с аддитивным эффектом. Поэтому для дальнейшего изучения можно рекомендовать любую из этих комбинаций. Обе комбинации выбраны для анализа уже по двум признакам.

**Плотность метелки.** Сопоставление результатов генетического анализа сортов овса по признаку плотность метелки, полученных при ис-

пользовании разных типов популяций, приводят к тому же выводу, который был сделан для признака количество веточек в метелке. Можно предположить, что в генетическом контроле обоих признаков принимают участие одни и те же гены, тем более, что признак плотность метелки является производным двух показателей — длины метелки и количества в ней веточек.

Принимая во внимание наличие существенных различий между средними значениями по признаку между изученными сортами и стабильность средних по годам, комбинации Черниговский 27 × Скакун и Сомешан × Радужный нужно признать наиболее интересными для дальнейших генетических исследований. Обе комбинации уже были отмечены в этом качестве при анализе генотипов по признакам длина метелки и количество веточек в ней.

**Количество цветков и зерен в метелке.** На протяжении трех лет изучения средние значения сортов по признакам количество цветков в метелке и количество зерен в метелке друг от друга не отличались. Видимо, поскольку каждый цветок завязывает зерновку, эти два признака можно рассматривать как один при генетическом анализе овса. Результаты, полученные в диаллельном анализе и тесте совместного шкалирования, сов-



Результаты генетического анализа сортов овса по ряду количественных признаков по данным оценки шести генераций

Параметры	Высота растений	Продуктивная кустистость	Длина метелки	Количество веточек	Плотность метелки	Количество с метелки		Масса зерна		
						цветков	зерен	с растения	с метелки	100 зерен
Черниговский 27 × Абель										
m	148,20***	3,99***	24,33***	12,99***	2,84***	68,8***	67,30***	8,25***	1,95***	2,36***
[d]	9,76***	0,63***	2,19***	1,35***	-0,15*	—	—	2,56***	0,27**	—
[h]	-12,40***	1,41***	—	-1,88***	-0,61***	-14,43***	-14,27***	4,06***	0,32**	—
[l]	a) —	—	—	—	—	—	—	—	—	-0,61
$\chi^2$ <sup>в)</sup>	4,54	5,57	3,09	5,42	5,25	5,45	7,06	1,70	0,72	1,38
Деснянский × Абель										
m	143,70***	3,94***	23,18***	11,79***	б)	72,28***	70,33***	7,98***	2,19***	2,40***
[d]	6,01***	0,53*	1,18***	—	—	6,73*	7,25**	2,34***	0,51***	—
[h]	24,65***	—	—	1,54*	—	—	—	—	—	0,93*
[i]	—	—	—	—	—	—	—	8,80**	—	—
[l]	-42,96***	—	—	—	—	—	—	—	—	-1,73**
$\chi^2$	1,65	1,56	6,00	1,49	—	3,25	2,62	1,44	2,93	2,41
Скакун × Абель										
m	141,81***	3,46***	22,62***	11,73***	3,24***	72,94***	71,32***	7,72***	2,22***	—
[d]	3,87***	—	0,50*	—	0,28***	7,3***	8,23***	2,02***	0,53***	—
[h]	31,39***	—	1,74**	-1,58***	-2,36***	—	—	—	-1,82*	—
[l]	-42,63***	5,14***	—	—	2,16***	—	—	—	2,98*	—
$\chi^2$	0,01	0,00	5,88	0,33	0,34	3,03	2,83	1,08	0,83	—
Карпатский кормовой × Львовский 6										
m	144,23***	1,67***	29,23***	14,74***	—	—	—	7,94***	1,29**	2,02***
[d]	5,04***	—	-2,69***	-0,83*	—	—	—	-2,14***	-0,52***	-0,15***
[h]	104,19***	3,19**	—	-2,17**	—	—	—	-10,45**	1,91*	—
[i]	21,75*	1,35*	—	—	—	—	—	—	1,29**	—
[j]	—	—	10,15**	—	—	—	—	—	—	—
[l]	—	—	—	—	—	—	—	19,83**	—	—
$\chi^2$	3,15	3,05	0,71	2,59	—	—	—	4,55	4,10	2,14
Черниговский 28 × Скакун										
m	146,93***	—	22,29***	—	2,49***	—	—	—	2,67***	3,60***
[d]	12,24***	—	1,18***	—	-0,20*	—	—	—	—	0,24***
[h]	13,85*	—	4,89***	—	0,78**	—	—	—	—	-2,43**
[i]	10,81*	—	1,90***	—	—	—	—	—	—	-0,87**
[j]	-23,73***	—	—	—	—	—	—	—	1,20**	—
$\chi^2$	3,36	—	3,75	—	2,55	—	—	—	1,14	0,03

Примечание. а) Показаны только параметры, значимые по t-критерию. б) Если не заполнены все ячейки блока, значит для данной комбинации скрещивания генетические различия между компонентами скрещивания в отношении генов, контролируемых соответствующий признак, не могут быть описаны ни АД-моделью, ни моделью с учетом взаимодействия двух несцепленных генов. в) Стандартные значения  $\chi^2$  для числа степеней свободы 1, 2 и 3 составляют 3,84; 5,99 и 7,81 соответственно; число степеней свободы определяется как количество оцененных популяций (б) минус количество включенных в модель параметров.

падают в оценке сорта Черниговский 27 как источника эпистатических генов. Для дальнейшей работы лучшими являются комбинации от скрещивания сортов Черниговский 27 и Радужный с сортами Сомешан и Скакун.

**Признаки массы зерна.** Для всех трех признаков, которыми характеризуется в нашем исследовании масса зерна (масса зерна с метелки, с растения и масса 100 зерен), наблюдалось определенное соответствие результатов диаллельного анализа и теста шкалирования. Подтверждено, что гены именно сорта Черниговский 27 проявляют эпистаз с генами партнеров по скрещиванию, когда оцениваются показатели массы зерна с растения. Однако комбинаций скрещивания, генетические различия в которых могут быть описаны АД-моделью, значительно меньше, чем для других признаков (табл. 3 и 4). Для признаков масса зерна с метелки и масса 100 зерен источниками генов, которые проявляют эпистатические эффекты, оказались сорта Скакун, Альф и Радужный, что в целом совпадает с результатами диаллельного генетического анализа.

Признак масса зерна с растения — сложный, поэтому анализировать сорта по этому признаку вряд ли целесообразно. Подходящей комбинацией для ее изучения с целью идентификации QTL является Черниговский 27  $\times$  Сомешан. По признаку масса 100 зерен сорта почти не отличаются друг от друга по фенотипу. Однако генетические различия описываются АД-моделью, и значения параметров [d] и [h] в сравнении со средним значением велики. Эта же комбинация была указана как перспективная для идентификации QTL по признаку количества цветков (зерен). Возможно, что будет идентифицирован один и тот же QTL, ответственный за формирование фенотипической средней по признакам количество зерен и масса зерен с метелки.

Основным результатом нашего исследования является установление того факта, что генетический анализ сортов овса, выполненный методом диаллельных скрещиваний с оценкой родителей и гибридов  $F_1$  и тестом совместного шкалирования, приводит практически к одинаковым результатам в плане выявления ситуаций, когда в генетическом контроле признака принимают участие гены, взаимодействующие неаддитивно. Опираясь на результаты, полученные в диаллельном анализе, можно выбрать комбинации скре-

щивания, которые целесообразно использовать для генетического анализа с помощью теста совместного шкалирования. Будучи более длительным и трудоемким, этот тест тем не менее дает количественные оценки генетических параметров, характеризующих действие и взаимодействие генов. А знание числовых значений этих параметров совершенно необходимо для прогнозирования теоретических средних значений в группах растений, выбранных по принципу обладания одним и тем же маркером, что нужно для идентификации и локализации QTL [11].

Из числа оцененных нами признаков только признаки длина стебля, длина метелки, количество веточек в метелке, количество цветков (зерен), масса зерна с метелки и масса 100 зерен оказались подходящими для дальнейшего изучения с целью идентификации и локализации QTLs. Полученные нами результаты показывают, что наиболее пригодными для исследований, связанных с поиском QTLs, являются комбинации скрещивания Черниговский 27  $\times$  Радужный (по признакам длина стебля, длина метелки, количество цветков), Черниговский 27  $\times$  Скакун (по признакам длина метелки, количество веточек и цветков на метелке, плотность метелки) и Радужный  $\times$  Сомешан (по признакам длина метелки, количество веточек, плотность метелки, количество цветков).

**SUMMARY.** Comparing the results of genetic analysis of oat varieties with the method of diallel analysis of  $F_1$  hybrids and with the joint scaling test the spheres of optimal application of both methods were determined. Quantitative estimation of genetic parameters forming the phenotypic averages in scaling test develops the necessary base for involvement of marker genes for qualitative characters in search of QTLs controlling the traits with continuous variation. The crosses being the most suitable for further investigation with the aim to identify and to allocate the main genes of quantitative traits are indicated.

**РЕЗЮМЕ.** Порівняння результатів генетичного аналізу сортів вівса посівного, що його виконано методами діаллельного аналізу гібридів  $F_1$  та тесту сумісного шкалювання, визначило сферу оптимального застосування кожного з них. Кількісна оцінка генетичних параметрів, які формують фенотипові середні значення, у тесті сумісного шкалювання створює необхідні підстави для залучення генів-маркерів за якісними ознаками для пошуку QTLs, що контролюють ознаки з неперервною мінливістю. Зазначено комбінації схрещування, які є найбільш придатними для наступних досліджень з метою ідентифікації та локалізації головних генів мірних ознак.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Mather K, Jinks J.L.* Biometrical genetics. The study of continuous variation. — London, 1971. — 382 p.
2. *Егорова Т.В., Скорих В.В., Терновская Т.К.* Выявление межсортовой генетической гетерогенности овса по результатам диаллельного анализа  $F_1$  // Цитология и генетика. — 2002. — 36, № 4. — С. 8—16.
3. *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. — Минск : Вышэйш. шк., 1973.
4. *Козленке Л.В.* Основные направления в селекции овса // Сельское хозяйство за рубежом. — 1976. — № 1. - С. 17-22.
5. *Балавин А.А.* Изменчивость некоторых количественных признаков овса // Тр. УралНИИСХ. — 1977. — 9. - С.46-50.
6. *Петров Т.Л.* Исходный материал для селекции овса на полегание // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. - 1990. - 201. - С. 65-67.
7. *Балавин А.А.* Оценка сортов овса на устойчивость к полеганию по морфологическим признакам стебля // Вопросы генетики и селекции на Урале и в Зауралье. — Свердловск, 1979. - С. 74-80.
8. *Brown C.M., Forsberg R.A.* Oat // Principles of Cultivar Development / Ed. W.R. Fehr. — New York; London, 1987. - 2. - P. 295-345.
9. *Хориков О.С., Оковитая Р.Н.* Наследование количественных признаков овса при внутривидовых скрещиваниях // Теоретические основы селекции сельскохозяйственных культур в Северном Казахстане : Сб. тр. — Целиноград, 1989. — С. 64—74.
10. *Солдатов Г.А., Баталова Г.А.* Наследование количественных признаков гибридами  $F_1$  овса в диаллельных скрещиваниях// Науч.-техн. бюл. ВИР. — 1990. — 201. - С. 49-53.
11. *Терновская Т.К.* Хромосомная локализация главных генов количественных признаков (QTL) пшеницы с использованием генов-маркеров D хромосом // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 2. — С. 16—24.

Поступила 20.05.03