

УДК: 575:633.11

Вплив генів короткостебловості на варіацію ознак ліній м'якої озимої пшениці

Г.О.Чеботар¹, І.І.Моцний¹, М.П.Кульбіда², С.В.Чеботар^{1,3}

¹Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення (Одеса, Україна)

²ДУ «Інститут очних хвороб і тканинної терапії імені В.П.Філатова АМН України» (Одеса, Україна)

³Одеський національний університет імені І.І.Мечникова (Одеса, Україна)

gchebotar@rambler.ru

Вивчали зв'язок між алельним станом генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* й одного з мажорних генів, що відповідає за реакцію рослин на фотоперіод – *Ppd-D1*, та взаємно корельованими кількісними ознаками ліній-аналогів, сортів та рекурентних форм озимої пшениці за допомогою методів дисперсійного та дискримінантного аналізу. Відмінності за результатами, отриманими цими двома методами, пояснюються врахуванням кореляції між ознаками при використанні дискримінантного аналізу. Показано, що найбільш інформативними ознаками для розрізнення ліній були: довжина головного колосу, кількість зерен з колосу, дата цвітіння і дата колосіння. Можливість диференціації усіх генотипів, що були відмінними за алелями генів короткостебловості, за комплексом агрономічних ознак не залежала від генетичного фону.

Ключові слова: *гени короткостебловості, озима пшениця, дискримінантний та дисперсійний аналіз.*

Влияние генов короткостебельности на вариацию признаков линий мягкой озимой пшеницы

Г.А.Чеботарь, И.И.Моцный, М.П.Кульбида, С.В.Чеботарь

Изучали связь между аллельным состоянием генов короткостебельности *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* и одного из мажорных генов, отвечающих за реакцию растений на фотопериод – *Ppd-D1*, и взаимно коррелированными количественными признаками линий-аналогов, сортов и рекуррентных форм озимой пшеницы при помощи методов дискриминантного и дисперсионного анализа. Отличия по результатам, полученным с помощью этих двух методов, объясняются учетом корреляций между признаками при использовании дискриминантного анализа. Показано, что наиболее информативными признаками для дифференциации линий были: длина главного колоса, количество зерен с колоса, дата цветения и дата колошения. Возможность дифференциации всех генотипов, которые различались аллелями генов короткостебельности, по комплексу агрономических признаков не зависела от генетического фона.

Ключевые слова: *гены короткостебельности, озимая пшеница, дискриминантный и дисперсионный анализ.*

Effects of dwarfing genes on the variation of traits of winter bread wheat lines

G.O.Chebotar, I.I.Motsnyy, M.P.Kulbida, S.V.Chebotar

We studied the impact of alleles of dwarfing genes *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* and one of the major genes of plant photoperiod response – *Ppd-D1*, and mutually correlated quantitative traits of analogue lines, varieties and recurrent forms of winter wheat with the variance and discriminant analyse. Differences in results obtained by these two methods could be explained by the correlations between the traits in discriminant analysis. It has been shown that the most informative traits for distinguishing lines are: length of main spike, number of kernels per ear, dates of flowering and heading. Ability to distinguish all genotypes, that differed by alleles of the dwarfing genes, for the complex of agronomic traits was not dependent on genetic background.

Key words: *dwarfing genes, winter wheat, discriminant and variance analysis.*

Вступ

Окрім прямого впливу на висоту рослин, гени короткостебловості (*Rht*) відповідають за низку плейотропних ефектів (Rebetzke, Richards, 2000; Addisu et al., 2009; Wojciechowski et al., 2009; Landjeva et al., 2011; Rebetzke et al., 2012 a,b; Чеботарь и др., 2012). Показано, що гени *Rht* впливають на структуру співвідношень між елементами продуктивності та іншими кількісними ознаками, між

якими можуть бути небажані кореляції (Абакуменко, 1987). Зв'язки між ознаками можуть проявлятися по-різному в залежності від умов навколишнього середовища. Урахування цього є необхідним для подальшого використання вказаних генів у селекції на врожайність *Triticum aestivum* L.

Вивчали зв'язок між окремими поєднаннями генів короткостебловості *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* та одного з мажорних генів, що відповідає за реакцію рослин на фотоперіод – *Ppd-D1*, та взаємно корельованими кількісними ознаками короткостеблових аналогів, сортів та рекурентних форм озимої пшениці, оцінювали інформативність комплексу кількісних ознак для класифікації рослин згідно з алельним станом генів короткостебловості та визначали змінні, які найкращим чином розділяють ці генотипи між собою.

Матеріали та методи

Матеріалом слугували лінії-аналоги відомих сортів Кооператорка, Одеська 3, Одеська 51, Степняк із генами короткостебловості, які створено В.В.Хангільдіним на початку 1990-х років у СГП – НЦНС (Хангільдин, 1993). Алелі генів короткостебловості і мажорного гену фотоперіодичної реакції (*Ppd-D1*) ідентифіковано за допомогою молекулярно-генетичного аналізу (Чеботарь і др., 2009, 2010). На генетичному фоні сорту Кооператорка (*Rht8a Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b – aaab*) створено аналоги Кооператорка К-90 (*Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a – caaa*) та Кооператорка К-70 (*Rht8c Rht-B1e Rht-D1a Ppd-D1a – ceaa*); на фоні Одеської 3 (*Rht8a Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b – aaab*) – Одеська 3 К-75 (*Rht8c Rht-B1b Rht-D1a Ppd-D1a – cbaa*); Одеської 51 (*Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a – caaa*) – Одеська 51 К-73 (*Rht8c Rht-B1e Rht-D1a Ppd-D1a – ceaa*); Степняка (*Rht8a Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b – aaab*) – Степняк 2 (*Rht8x Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a – xaaa*), Степняк 3 (*Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a – caaa*), Степняк 2К (*Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a – caba*), також досліджено лінію Одеська 16 (*Rht8x Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b – xaab*) – аналог ліній на генетичному фоні сорту Степняк.

Сорт Краснодарський карлик 1 (*Rht8c Rht-B1b Rht-D1a Ppd-D1a – cbaa*) отримано шляхом штучного мутагенезу з сорту Безоста 1 (*Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a – caaa*), тому ці сорти вважали аналогами. Рослини без генів короткостебловості – із генотипом *Rht8a Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b (aaab)* вважали рослинами дикого типу.

Протягом 3-річного польового експерименту (2009–2011 рр.) в широкорядному посіві (при типовій для півдня України агротехніці) визначали такі ознаки: «дата колосіння» (ДК), «дата цвітіння» (ДЦ), «кількість продуктивних пагонів» з першого (ПК₁), другого (ПК₂) та третього (ПК₃) ярусів, «довжина стебла» (ДС), «довжина головного колоса» (ДГК), «кількість колосків у колосі» (ККК), «кількість фертильних колосків» (КФК), «кількість зерен у колосі» (ЗК), «маса зерна з колосу» (МЗК), «кількість зерен з підгонів» (ЗП), «маса зерен з підгонів» (МЗП).

Дисперсійний та дискримінантний аналіз проводили на стандартизованих залишках від факторів «Рік» та «Генетичний фон» окремо на кожному з п'яти генетичних фонів. Інформативною одиницею слугувало середнє значення ознаки у повторності (по три для кожної з ліній). Застосовували лінійний дискримінантний аналіз із покроковим включенням (Фукунага, 1979). Приймали до уваги: часткову λ Уїлкса – як оцінку внеску ознаки у дискримінацію ліній (чим λ менша – тим внесок ознаки більший); F-критерій Фішера – як оцінку інформативності ознаки для розрізнення ліній; R^2 – коефіцієнт детермінації (частка дисперсії ознаки, що пояснена сукупною варіацією інших ознак). Критичні рівні статистичної значущості найменшої істотної різниці (НІР) у таблицях позначено: $P < 0,05$ – однією (*), $P < 0,01$ – двома (**), $P < 0,001$ – трьома зірочками (***)

Результати

До дискримінантних моделей варіювання селекційно-цінних ознак озимої пшениці недоцільно включати: похідні ознаки, що обчислюються із інших як математичні лінійні форми, а також і такі, що сильно корельовані між собою. Такими були визнані: для ліній на основі сорту Одеська 51 – ДЦ, на генетичному фоні сорту Безоста 1 – ЗП, а для Степняка – ДК і ДС. Позаяк ці ознаки обумовлюють різницю між аналогами та рекурентними формами у вказаних випадках, це спотворює оцінку інформативності інших ознак, і враховувати їх в аналізі даних є недоцільним.

За виключенням ДС найбільш інформативною для розрізнення означених ліній у всіх моделях була ознака ДГК (табл. 1). Це узгоджується із нашими попередніми даними (Моцний та ін., 2013) – ДГК є однією із найбільш інформативних ознак для розрізнення ліній при варіюванні кількості бекросів – всі високорослі лінії характеризувались довшим колосом, ніж їхні короткостеблові аналоги (табл. 2).

Високо інформативними виявилися ознаки ДК та ДЦ, що пов'язано з наявністю різних алелів *Ppd-D1* гену в генотипах досліджуваних аналогів. У ліній на генетичному фоні сорту Одеська 51, які не розрізнялися за алелями гену *Ppd-D1*, ДК, хоча і увійшла до моделі, проте її внесок був слабко значущим, а на фоні сорту Безоста 1 ці ознаки навіть не увійшли до моделі (табл. 1). Загалом, лінії носії *Ppd-D1a* алелю зацвітали на 3–4 дні раніше ліній з *Ppd-D1b* алелем (Чеботарь и др., 2012). Середні значення ознак, які увійшли в дискримінаційні моделі, наведено в табл. 2.

Таблиця 1.

Результати оцінки ролі ознак в дискримінації різних за генами короткостебловості генотипів на різних генетичних фонах

Генетичний фон	Ознака	Часткова λ Уїлкса	F	R ²	Корені дискримінантної функції	
					Корінь 1	Корінь 2
Кооператорка	ДЦ	0,57	6,75**	0,76	-0,21	-0,31
	ДГК	0,17	43,36***	0,74	-0,29	-0,02
	ККК	0,87	1,31	0,85	0,06	-0,40
	КФК	0,99	0,14	0,91	0,10	-0,29
	ЗК	0,48	9,96***	0,86	0,13	-0,04
	МЗК	0,70	3,91*	0,58	0,11	0,43
	ПК ₃	0,78	2,51	0,39	-0,08	-0,37
Одеська 3	ДК	0,34	25,28***	0,35	0,46	-
	ДГК	0,32	27,31***	0,76	0,20	-
	ЗК	0,46	15,19**	0,78	-0,10	-
	ПК ₂	0,80	3,18	0,45	0,02	-
Одеська 51	ДК	0,84	2,10	0,53	-0,01	-
	ДГК	0,30	25,96***	0,82	-0,06	-
	ККК	0,04	255,38***	0,89	-0,39	-
	ЗП	0,74	3,90	0,83	-0,11	-
	ПК ₁	0,85	1,99	0,48	-0,01	-
	ПК ₃	0,68	5,09*	0,66	-0,06	-
Безоста 1	ДГК	0,74	3,83	0,56	0,15	-
	ККК	0,83	2,32	0,69	0,15	-
	ЗК	0,24	35,13***	0,70	-0,24	-
	МЗК	0,60	7,25*	0,67	0,12	-
	МЗП	0,62	6,65*	0,52	0,05	-
	ПК ₂	0,37	18,86**	0,71	-0,14	-
Степняк	ДЦ	0,28	18,13***	0,36	-0,60	0,44
	ДГК	0,23	24,04***	0,57	0,06	0,44
	КФК	0,26	20,06***	0,73	-0,20	-0,13
	ЗК	0,56	5,43**	0,86	0,24	-0,07
	МЗК	0,80	1,78	0,87	0,20	-0,13
	ПК ₂	0,84	1,30	0,36	0,02	0,07
	ПК ₃	0,79	1,91	0,20	0,07	0,07

На генетичному фоні сорту Кооператорка три генотипи чітко розрізнялися ($F(14;36)=29,8$; $p<0,001$; λ Уїлкса: 0,006). Для розрізнення генотипів використовували всі ознаки, проте з семи врахованих у моделі ознак тільки чотири виявилися достовірними: ДГК, МЗК, ДЦ, ЗК (табл. 2).

Розрізнення генотипів, що порівнюються, є статистично високо значущим (табл. 1, 3). Діаграма розсіяння у просторі двох дискримінантних функцій (рис. 1 А) демонструє чіткий розділ ліній за трьома згущеннями, що відповідають різним генотипам за генами короткостебловості. Як можна бачити (рис. 1 А), якість моделі є високою – перекривання немає, і всі три множини генотипів розрізняються статистично достовірно. Найбільші відмінності мають реплікації дикої типу (*aaab*) у порівнянні з двогенними карликами (*seaa*) – 216,7 ум. од. проти 125,1 і 27,3 ум. од., що отримані при порівнянні

високорослих генотипів (*aaab*) і носіїв одного гену короткостебловості (*saaa*) та одно- і двох-генними карликами відповідно.

Таблиця 2.

Середні значення ознак для різних генотипів за три роки досліджень

Алелі <i>Rht8</i> , <i>Rht-B1</i> , <i>Rht-D1</i> , <i>Ppd-D1</i> генів	ДК*	ДЦ	ДГК, см	ККК, шт.	КФК, шт.	ЗК, шт.	МЗК, г	ЗП, шт.	МЗП, шт.	ПК ₂ , шт.	ПК ₃ , шт.
Кооператорка											
<i>aaab</i>	19	24	10,3	21,0	20,0	50,4	1,7	291,0	8,2	4,4	3,5
<i>saaa</i>	17	21	8,9	20,8	20,3	55,3	2,1	251,3	8,2	3,8	2,9
<i>seaa</i>	16	21	8,5	21,7	21,2	57,7	1,9	317,6	8,4	3,0	2,1
НІР _{0,05}	1	1	0,4	0,5	0,6	3,7	0,2	-	-	1,0	0,8
Одеська 3											
<i>aaab</i>	22	26	9,5	22,6	21,3	53,5	2,1	266,4	8,5	4,1	2,7
<i>cbaa</i>	17	21	8,3	21,6	21,3	60,2	2,2	281,1	8,0	3,8	2,3
НІР _{0,05}	1	1	0,7	-	-	-	-	-	-	-	-
Степняк											
<i>aaab</i>	19	23	10,1	21,6	19,6	54,8	2,3	356,1	12,9	5,7	3,5
<i>хааб</i>	21	25	10,1	21,4	21,3	49,2	1,9	210,8	7,4	3,5	2,1
<i>хааа</i>	16	20	10,1	20,1	19,6	60,7	2,5	431,4	15,7	4,8	3,2
<i>сааа</i>	18	21	9,3	20,8	19,5	53,9	2,3	289,7	10,6	4,1	2,5
<i>сaba</i>	18	23	8,8	20,0	20,7	57,1	2,2	239,4	7,4	3,3	2,1
НІР _{0,05}	1	1	0,3	0,4	0,5	3,6	0,2	58,6	2,5	0,9	0,8
Одеська 51											
<i>saaa</i>	18	21	8,5	21,2	20,7	56,8	2,4	252,5	8,3	3,4	2,7
<i>seaa</i>	18	22	8,2	19,5	19,2	51,1	1,7	197,3	5,3	3,0	2,1
НІР _{0,05}	-	-	-	0,3	0,4	-	0,4	39,0	1,3	-	-
Безоста 1											
<i>saaa</i>	19	22	9,7	20,7	20,6	54,4	2,2	231,3	7,6	3,0	2,3
<i>cbaa</i>	17	21	9,1	20,1	20,0	61,0	2,0	270,1	6,9	3,6	2,5
НІР _{0,05}	2,0	-	0,4	0,4	0,5	3,3	0,2	-	-	0,6	-

Примітка: * – ДК та ДЦ вимірюються в днях з початку травня.

Таблиця 3.

Відстань між класами генотипів, які різняться алелями генів короткостебловості та *Ppd-D1* на різних генетичних фонах

Генетичний фон	Пара класів, які характеризуються алелями за генами <i>Rht8</i> , <i>Rht-B1</i> , <i>Rht-D1</i> , <i>Ppd-D1</i>	D ² Махаланобіса
Кооператорка	<i>aaab</i> - <i>seaa</i>	216,7***
	<i>saaa</i> - <i>seaa</i>	27,3***
	<i>aaab</i> - <i>saaa</i>	125,1***
Одеська 3	<i>aaab</i> - <i>cbaa</i>	85,6***
Одеська 51	<i>saaa</i> - <i>seaa</i>	152,9***
Безоста 1	<i>saaa</i> - <i>cbaa</i>	75,8***
Степняк	<i>aaab</i> - <i>saaa</i>	15,8***
	<i>aaab</i> - <i>хааб</i>	24,6***
	<i>aaab</i> - <i>хааа</i>	47,6***
	<i>aaab</i> - <i>сaba</i>	27,6***
	<i>хааб</i> - <i>хааа</i>	68,5***
	<i>хааб</i> - <i>сааа</i>	58,1***
	<i>хааб</i> - <i>сaba</i>	43,4***
	<i>хааа</i> - <i>сааа</i>	43,2***
	<i>хааа</i> - <i>сaba</i>	36,7***
	<i>сааа</i> - <i>сaba</i>	15,1***

Висота рослини є комплексною кількісною ознакою під полігенним контролем, а наявність двох генів карликовості в комбінації з *Ppd-D1a* алелем призводить до суттєвих змін фенотипу рослин у порівнянні з рослинами дикого типу.

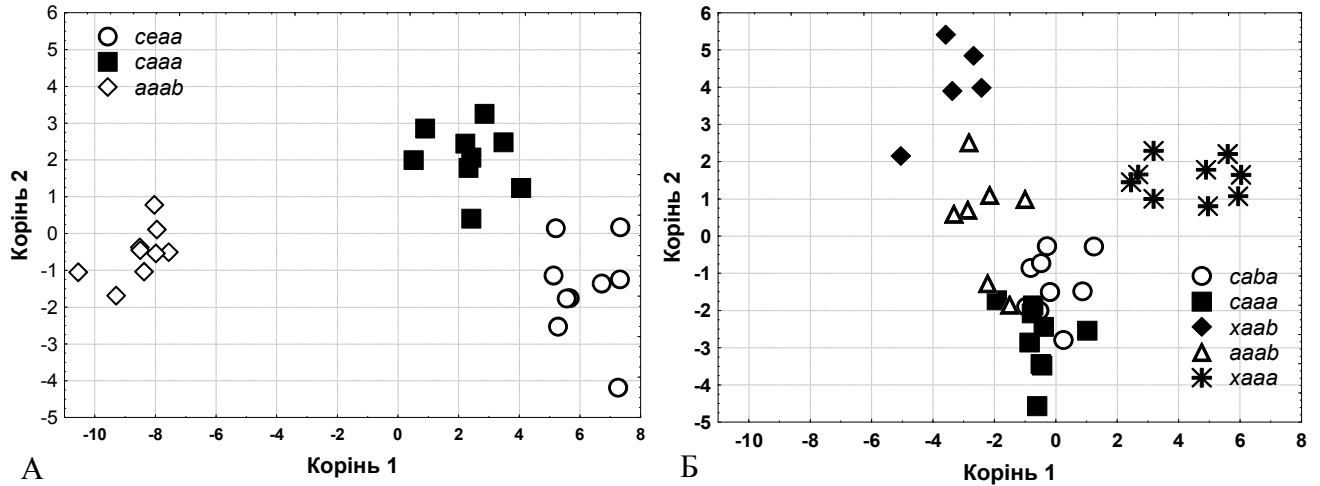


Рис. 1. Діаграма розсіяння в осях перших 2-х дискримінантних функцій (реплікації генотипів на генетичному фоні сорту Кооператорка (А) за алелями генів короткостебловості та *Ppd-D1*: *seaa* – *Rht8c*, *Rht-B1e*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*; *saaa* – *Rht8c*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*; *aaab* – *Rht8a*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1b*; на генетичному фоні сорту Степняк (Б): за алелями *caba* – *Rht8c*, *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Ppd-D1a*; *saaa* – *Rht8c*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*; *xaab* – *Rht8x*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1b*; *aaab* – *Rht8a*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1b*; *xaab* – *Rht8x*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a*)

Найбільший вклад в першу дискримінантну функцію вносять ДГК, ДЦ та ЗК, а в другу – МЗК, ДЦ та інші менш інформативні ознаки (табл. 1). Перша дискримінантна функція дозволяє чітко відрізнити множину рослин дикого типу з алелями *Rht8a*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1b* (рис. 1, табл. 1). Також в даному просторі ознак за другою дискримінантною функцією вдається розділити генотипи із одним (*saaa*) та двома (*seaa*) генами короткостебловості в генотипі разом з геном *Ppd-D1a*.

Загалом, реплікації високорослих рослин суттєво відрізняються від рослин з одним або двома генами короткостебловості, за ознаками, що мають найбільші внески до першої дискримінантної функції. При введенні генів короткостебловості та *Ppd-D1a* фенотипові зміни більшою мірою охоплюють ознаки ДГК, ДЦ та ЗК. Так, за наявності генів короткостебловості спостерігається зменшення розмірів колосу, але збільшується кількість зерен (табл. 2). А наявність *Ppd-D1a* в генотипі пов'язана із більш раннім цвітінням та колосінням рослин. Хоча фенотипові відмінності між одно- та дво-генними карликами на генетичному фоні сорту Кооператорка обумовлені наявністю лише одного гену *Rht-B1e*. Наявність цього алелю впливає на ознаки МЗК та ПК₃, зменшуючи їх відносно рослин *saaa*, проте відбувається збільшення ККК та КФК, як це можна бачити за другою дискримінантною функцією.

У моделюванні на генетичному фоні сорту Одеська 3 чітко розрізнялися два генотипи ($F=78,0$; $p<0,001$; λ Уїлкса: 0,04), проте до моделі увійшли лише три сильно взаємно корельовані ознаки – ДГК, ДК, ЗК (табл. 1), що сформували лише одну дискримінантну функцію. Квадрат відстані Махаланобіса між центроїдами груп – генотипів *aaab* та *cbaa* ($d^2 = 85,6$) – є дуже значимим (рис. 2 А). Рослини дикого типу характеризувалися більшим розміром колосу, пізнішими строками цвітіння та колосіння, а також дещо меншою кількістю ЗК (табл. 2).

На генетичному фоні сорту Одеська 51 чітко розрізнялися два генотипи (λ Уїлкса: 0,023; $F(6;11)=78,8$; $p<0,001$). З усіх досліджених ознак до моделі увійшли шість, найбільший (статистично значущий) внесок мали: ККК, ДГК, ПК₃ (табл. 1). Квадрат відстані Махаланобіса між центроїдами плеяд *saaa* та *seaa* склав 152,9 (рис. 2 Б). Таким чином, наявність *Rht-B1e* алеля в генотипі мала вплив на зменшення ККК і ДГК, а також дещо зменшувала ПК₃ (табл. 2). Це частково узгоджується із характером розрізнення генотипів на генетичному фоні сорту Кооператорка. При порівнянні одно та

двох-генних карликів там також спостерігалось зменшення ДГК та ПК₃, проте ККК була дещо більшою у носіїв двох генів карликовості.

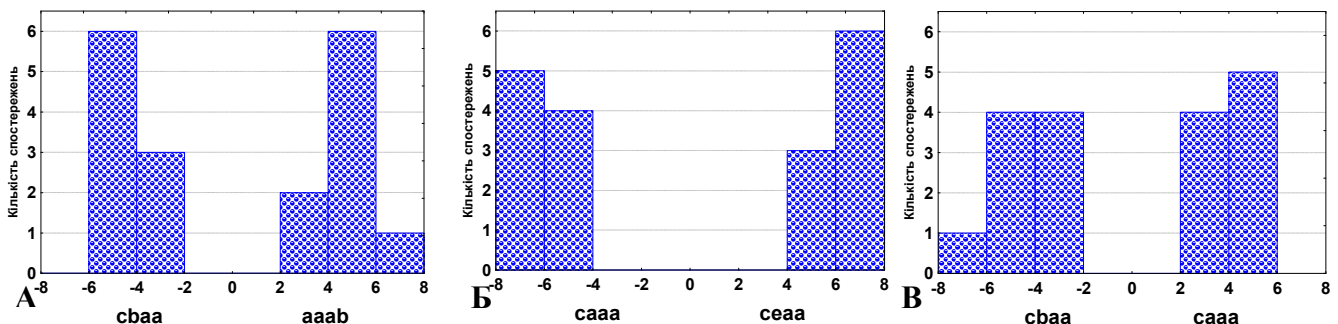


Рис. 2. Діаграма розподілу за першою дискримінантною функцією рослин із різними алелями генів короткостебловості та *Ppd-D1*. **А** – на генетичному фоні Одеської 3 *Rht8c*, *Rht-B1b*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a* (*cbaa*) та *Rht8a*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1b* (*aaab*); **Б** – на генетичному фоні Одеської 51 *Rht8c*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a* (*сааа*) та *Rht8c*, *Rht-B1e*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a* (*сеаа*); **В** – на генетичному фоні Безостої 1 *Rht8c*, *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a* (*сааа*) та *Rht8c*, *Rht-B1b*, *Rht-D1a*, *Ppd-D1a* (*cbaa*)

На генетичному фоні сорту Безоста 1 у просторі ДГК, МЗП, ПК₂ (рис. 2 В) чітко розрізнялися два генотипи (λ Уїлкса: 0,045; $F(6;11)=39,1$; $p<0,001$). Квадрат відстані Махаланобіса між класами генотипів *сааа cbaa* складав 75,8 (табл. 2). Наявність алеля *Rht-B1b* також зменшувала ДГК, збільшувала ПК₂ та спричиняла тенденцію до зменшення МЗП (табл. 2).

На генетичному фоні сорту Степняк розрізнялися п'ять генотипів (λ Уїлкса: 0,003; $F(28;102)=13,9$; $p<0,001$). До моделі увійшли сім ознак, значущий внесок мали: ДЦ, ДГК, КФК, ЗК (табл. 1). До першої дискримінантної функції увійшли ДЦ, КФК, ЗК, МЗК, до другої – ДЦ, ДГК, КФК. Найбільша відстань між центроїдами плеяд спостерігалась для генотипів *хааб - сааа* та *хааб - хааа* (58,1 та 68,5), а найменша – між *аааб - сааа* (15,8) та *сааа - cbaa* (15,1) (табл. 3).

Добре розрізняються рослини з генотипом *хааб*, та в окрему групу виділяється *хааа* (рис. 1 Б). Ці дані свідчать про те, що наявність *Rht8x* алеля в генотипі призводить до суттєвих змін за агрономічними ознаками. Такі зміни фенотипу є більш суттєвими, ніж відмінності між рослинами, що обумовлені наявністю одного гену короткостебловості у порівнянні з рослинами дикого типу, або відмінності між одно- та двох-генними карликами. Як можна бачити, у просторі ознак «хмари» розсіяння рослин дикого типу та двох-генних карликів не перетинаються (рис. 1 Б).

Для підтвердження висновків багатомірного лінійного дискримінантного аналізу ми використали дисперсійний аналіз. Хоча різниці між генотипами на генетичному фоні сорту Кооператорка були достовірними для ознак ДК, ДЦ, ПК₂, ПК₃, ДГК, ККК, КФК, ЗК та МЗК (табл. 4), до дискримінантної моделі увійшли лише ДЦ, ДГК, ККК, КФК, ЗК, МЗК та ПК₃ (табл. 1). Цікаво, що із інформативних ознак дискримінантної моделі достовірними виявилися ДЦ, ДГК, ЗК, МЗК (табл. 1). На генетичному фоні сорту Одеська 3 методом дискримінантного аналізу, окрім ДК та ДГК, достовірно впливовою виявилася ознака ЗК (табл. 1), проте дисперсійний аналіз не показав достовірних відмінностей за цією ознакою між генотипами (табл. 4). На генетичному фоні сорту Одеська 51 з усіх ознак, що були достовірними за методом дисперсійного аналізу, до дискримінантної моделі увійшла лише ККК (табл. 1). Хоча за даними дисперсійного аналізу на генетичному фоні сорту Степняк детектовано відмінності за всіма ознаками (табл. 4), в дискримінантній моделі при розділенні генотипів за комплексом ознак значущими виявилися лише ДЦ, ДГК, КФК, ЗК (табл. 1). Відмінності між методами розрізнення (дискримінантна і дисперсійна моделі) спостерігали і на генетичному фоні сорту Безоста 1. Достовірними ознаками у дискримінантній моделі виявилися ЗК, МЗК, ПК₂, та МЗП (з яких МЗП не значуща у дисперсійній моделі) (табл. 1, 4). В свою чергу ознаки ДК, ДГК, ККК, КФК – достовірні лише в дисперсійній моделі.

Відмінності двох моделей пояснюються тим, що дискримінантний аналіз враховує кореляції між ознаками, на відміну від дисперсійного, оцінки якого є більш грубими.

Таблиця 4.
Результати дисперсійного аналізу варіації ознак в залежності від генотипу за генами короткостебловості на різних генетичних фонах

Ознаки	Генотипова варіація, MS				
	Кооператорка	Одеська 3	Одеська 51	Степняк	Безоста 1
ДК	7,79***	31,83***	0,01	8,21***	5,92*
ДЦ	9,29***	34,35***	0,18	8,65***	0,79
ПК1	1,11	0,47	0,05	4,77**	0,49
ПК2	2,72*	0,26	0,71	4,84*	1,22*
ПК3	4,54**	0,90	1,38	2,98**	0,19
ДГК	16,1***	14,29**	0,89	6,07***	3,68*
ККК	2,97**	5,75	17,91***	5,95***	1,77*
КФК	4,51**	0,01	12,70***	6,63***	1,75*
ЗК	3,58**	5,77	4,29	4,44**	5,72***
МЗК	3,97***	0,48	18,02**	4,21**	2,58*
ЗП	1,5	0,15	2,06*	9,31***	1,02
МЗП	0,005	0,11	4,37***	12,08***	0,25

Висновки

Для оцінювання плейотропних ефектів щодо сильно взаємно корельованих полігенно детермінованих кількісних ознак із значною середовищною дисперсією при слабкій експресії генів доцільно застосовувати дисперсійний та дискримінантний аналіз. Відмінності висновків дисперсійного і дискримінантного аналізів свідчать на користь останнього.

Усі досліджені алельні комбінації за генами короткостебловості впевнено розрізнялися за комплексом агрономічних ознак. На усіх генетичних фонах (окрім Безостої 1) для всіх генотипів інформативно є ДГК, на чотирьох фонах (Одеська 3, Степняк, Безоста 1, Кооператорка) – ЗК. Також важливими є ознаки: строки колосіння та цвітіння (окрім ліній на генетичному фоні сорту Безоста 1), МЗК, і у меншій мірі – ККК, ПК₃, ПК₂.

Список літератури

- Абакуменко А.В. Коррелятивные связи элементов структуры урожая у низкорослых озимых пшениц // Научн.-техн. бюл. ВСГИ. – Одесса, 1987. – Вып.1 (63). – С. 64–71. /Abakumenko A.V. Korrelyativnyye svyazi elementov struktury urozhaya u nizkoroslykh ozimyykh pshenits // Nauchn.-tekhn. byul. VSGI. – Odessa, 1987. – Vyp.1 (63). – S. 64–71./
- Моцний І.І., Чеботар Г.О., Чеботар С.В., Кульбіда М.П. Дискримінація за кількісними ознаками короткостеблових аналогів м'якої пшениці в залежності від ступеня відновлення генофону рекурентного сорту // Вісник Одеського національного університету імені І.І.Мечникова. – 2013. – Т.18, Вип.1 (30). – С. 37–45. /Motsnyy I.I., Chebotar G.O., Chebotar S.V., Kul'bida M.P. Diskriminatsiya za kil'kisnymi oznakamy korotkosteblovykh analogiv m'yakoi pshenytsi v zalezhnosti vid stupenya vidnovlennya genofonu rekurentnogo sortu // Visnyk Odes'kogo natsional'nogo universytetu imeni I.I.Mechnikova. – 2013. – T.18, Vyp.1 (30). – P. 37–45./
- Фукунага К. Введение в статистическую теорию распознавания образов. – М.: Наука. Главная редакция физико-математической литературы, 1979. – 368с. /Fukunaga K. Vvedeniye v statisticheskuyu teoriyu raspoznavaniya obrazov. – M.: Nauka. Glavnaya redaktsiya fiziko-matematicheskoy literatury, 1979. – 368s./
- Хангильдин В.В. Создание аналогов старых селекционных сортов как метод консервации генов адаптивности для использования в селекции // Мат. II совещания «Изогенные линии и генетические коллекции». – Новосибирск: ИЦИГ СО РАН, 1993. – 194с. /Khangil'din V.V. Sozdaniye analogov starykh selektsionnykh sortov kak metod konservatsii genov adaptivnosti dlya ispol'zovaniya v selektsii // Mat. II soveshchaniya «Izogenyye linii i geneticheskiye kolleksii». – Novosibirsk: ICiG SO RAN, 1993. – 194s./
- Чеботар Г.О., Моцний І.І., Чеботар С.В., Сиволап Ю.М. Вплив алелів генів короткостебловості та гена *Rpd-D1* на агрономічні ознаки м'якої пшениці // Збірник СГІ-НЦНС. – 2010. – Вип.16 (56). – С. 148–160. /Chebotar G.O., Motsnyy I.I., Chebotar S.V., Sivolap Yu.M. Vplyv aleliv geniv korotkosteblovosti ta gena Rpd-D1 na agronomichni oznaki m'yakoi pshenytsi // Zbirnyk SGI-NCNS. – 2010. – Vyp.16 (56). – S. 148–160./
- Чеботарь Г.А., Моцный И.И., Чеботарь С.В., Сиволап Ю.М. Прямые эффекты генов короткостебельности на генетическом фоне известных сортов пшеницы юга Украины // Цитология и генетика. – 2012. – Т.46, №6. – С. 44–52. /Chebotar' G.A., Motsnyy I.I., Chebotar' S.V., Sivolap Yu.M. Pryamyye efekty genov korotkostebel'nosti na geneticheskom fone izvestnykh sortov pshenitsy yuga Ukrainy // Tsitologiya i genetika. – 2012. – T.46, №6. – S. 44–52./

Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В., Мощный И.И. и др. Молекулярно-генетический анализ линий-аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вісник Одеського національного університету. – 2009. – Т.14, Вип.8. – С. 61–71. /Chebotar' G.A., Chebotar' S.V., Motsnyy I.I. i dr. Molekulyarno-geneticheskiy analiz liniy-analogov myagkoy pshenitsy, razlichayushchikhsya po vysote rasteniy // Visnyk Odes'kogo natsional'nogo universytetu. – 2009. – T.14, Vyp.8. – S. 61–71./

Addisu M., Snape J.W., Simmonds J.R., Gooding M.J. Reduced height (*Rht*) and photoperiod insensitivity (*Ppd*) allele associations with establishment and early growth of wheat in contrasting production systems // Euphytica. – 2009. – Vol.166. – P. 249–267.

Landjeva S., Karceva T., Korzun V., Ganeva G. Seedling growth under osmotic stress and agronomic traits in Bulgarian semi-dwarf wheat: comparison of genotypes with *Rht8* and/or *Rht-B1* genes // Crop & Pasture Science. – 2011. – Vol.62. – P. 1017–1025.

Rebetzke G.J., Bonnett D.G., Ellis M.H. Combining gibberellic acid-sensitive and insensitive dwarfing genes in breeding of higher-yielding, sesqui-dwarf wheats // Field Crops Res. – 2012b. – Vol. 127. – P. 17–25.

Rebetzke G.J., Ellis M.H., Bonnett D.G. et al. Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Field Crops Res. – 2012a. – Vol. 126. – P. 87–96.

Rebetzke G.J., Richards R.A. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat // Australian Journal of Agricultural Research. – 2000. – Vol.51, №2. – P. 235–245.

Wojciechowski T., Gooding M.J., Ramsay L., Gregory P.J. The effects of dwarfing genes on seedling root growth of wheat // Journal of Experimental Botany. – 2009. – Vol.60. – P. 2565–2573.

Представлено: О.Ю.Леонов / Presented by: O.Yu.Leonov

Рецензент: О.Ю.Герман / Reviewer: O.Yu.German

Подано до редакції / Received: 05.04.2013