

В.В. Чернуський,

кандидат сільськогосподарських наук

Інститут сільського господарства
Полісся НААН

УДК 631.52.4

Ідентифікація зразків генофонду пелюшки за компонентними ознаками в зв'язку з селекцією сортів різних напрямів господарського використання

Висунуто припущення, що ідентифікація цінних генотипів можлива в певних точках стабільності фазово-параметричних систем, тобто за надання явищу динамічності градієнтно-дискретної анізотропної структури шляхом переведення фенотипової мінливості в темпорально-параметрично-ознакову векторно-рознесену систему. Запропоновано інструменти (електронний планшет спектрального прояву ознак, 3D-конфігурації варіаційного ряду ознаки) відображення місцезнаходження параметричного пулу зразка у загальному статистичному полі кількісних ознак. Виявлено ознаку (кількість насінин у бобі), яка несе елементи псевдоякісності та олігогенності. За результатами проведених досліджень ідентифіковано зразки, що відповідають різним напрямам господарського використання.

Ключові слова:

ідентифікація зразків, зразки генофонду пелюшки, напрям господарського використання, електронний планшет, 3D-конфігурації варіаційного ряду ознаки.

Проблема ідентифікації зразків генофонду рослин є однією з найактуальніших в галузі біологічної науки. Зокрема на сучасному етапі переважна кількість ідентифікаційних аналізів проводиться з використанням ДНК-технологій (полімеразно-ланцюгових реакцій).

Актуальними залишаються біохімічні методи ідентифікації, зокрема з використанням біохімічних маркерів генної активності – ізоферментів.

Але класична система розпізнавання фенотипового прояву генотипу або ідентифікації генотипу через фенотип у селекційних програмах залишається надзвичайно важливою.

Найрозповсюдженішим способом виявлення долі генотипового компонента (і відповідно такого, що успадковується

і відповідає за ідентифікацію ознак) за компонентами адитивної, алельної, епістатичної взаємодії генів є система діалельних схрещувань (наприклад система ДІАС). В даній системі зразки ідентифікуються в єдиному полі фенотипової мінливості в просторі і часі через специфічну комбінаційну здатність та через оцінку вірогідності переваги фенотипового значення ознаки у одного генотипу над іншим.

В селекції також узгоджена ціла система ідентифікації генотипу по фенотипу на популяційно-екологічному рівні шляхом статистичного аналізу методами головних компонент, Шрікганді тощо.

Методично та методологічно досконало відпрацьовано систему ідентифікації ново-

створених сортів за методикою Українського інституту експертизи сортів рослин [1]. Дана методика проходження випробування сорту на ВОС-тести (відмітність, однорідність, стабільність) є досить жорстко регламентованою. Для кожної культури розроблені тестові таблиці ідентифікаційних якісних та кількісних ознак, що налічують до 60–70 пунктів, з визначенням сортів-еталонів по кожній ознаці. Сукупність балів, що визначають параметри розвитку ознаки та специфічність їхнього розподілу за спеціальною шкалою, створюють унікальний ознаковий портрет сорту, в тому числі з визначенням господарського напрямку його використання.

Таким чином, система ідентифікації має відповідати, в

Ідентифікація зразків генофонду пелюшки за компонентними ознаками в зв'язку з селекцією сортів різних напрямів господарського використання

першу чергу, системі генетичного контролю ознак: олігогенний (якісні) – полімерний (кількісні); алельний – неалельний (домінантний – рецесивний, кодомінантний, епістатичний, плейотропний тощо), а також на рівні підсистеми гомозигот – гетерозигот.

Складний механізм генетичної організації кількісних ознак розкриває зі співавторами П.П. Літун. Він виділяє три класи кількісних ознак різних за характером виразності інтегрованості і прояву генетичних механізмів цілісності індивідуального розвитку в їхньому формоутворенні [2]. Прості кількісні ознаки, віднесені до першого класу, пояснюються характером генетичної організації процесів, які вони відображають. Вони представляють множинну реалізацію однієї і тієї ж елементарної генетичної програми, тобто у фізичному вираженні мають одномірні структурні компоненти. Для цих ознак можна ідентифікувати дискретний сукупний прояв множинності генів.

Для ознак із середньою вираженістю інтегрованості процесів їхнього формоутворення характерно явище перевизначення генетичної організації макропроцесу. Для цих ознак не застосовується класичний гібридологічний аналіз та оцінка селекційної цінності і донорських властивостей. У даному випадку доречними будуть методи популяційного аналізу на градієнті екологічних факторів.

Особливий клас ознак за характером генетичного контролю представляють макроознаки популяційного рівня. Для них вирішальне значення має характер генетичної організації відображуваного ними макропроцесу і рельєфно виражений

системний стохатизм (багатоваріантність реалізації). Для їхнього вивчення необхідні системні і багатомірний генетичні аналізи.

У попередніх дослідженнях [3, 4] ми встановили генетичні принципи ідентифікації нових форм з фенотипового ряду в цілому (місцева популяція). Нами сформовано принципи та встановлено ієрархічність ознак за долею компонентного вкладу у макроознаку для ідентифікації зразків за напрямками господарського використання.

Основна ідея наших досліджень зводиться до того, що ідентифікація можлива лише в певних точках стабільності положення генотипу (на рівні домінанта – рецесив алельного типу генного контролю або позитивно-трансгресивних локально-дискретних адитивних станів), тобто сучасною мовою аналізу фазово-параметричних систем – виявлення атракторів, басейнів тяжіння. Таким чином необхідно дослідити явища динамічності з метою переведення фенотипової мінливості в траєкторію параметрично-ознакової стабілізованої системи типу вузла, сідла тощо.

Мета досліджень – виявлення маркерних ознак, за якими ідентифікуються родовідні лінії сортів різних напрямів господарського використання. При цьому виконувались наступні завдання:

- підбір адекватних методів, за якими ідентифікуються зразки з різним ступенем проробки у різних селекційних розсадниках;

- пошук кількісних ознак, які більшою мірою за певних умов адитивного сплеску на векторно-градієнтних фонах паратипових впливів характеризуються не переважно по-

лігенним, а майже олігогенним типом генного контролю (псевдоякісністю), характер контролю в яких кодомінантний (тобто гетерозиготу легко відрізнити від домінантної гомозиготи);

- встановлення ідентифікаційних елементів компонентної системи цінних господарських ознак для сортозразків різних напрямів використання шляхом побудови функціонального простору взаємовідносин компонентних ознак між собою та з інтегральною з використанням статистичних гіперкомплексних матриць колекційного та селекційного розсадників і конкурсного сортовипробування.

Суть методу ідентифікації зразків за напрямом господарського використання пов'язана з характером і частотою прояву окремих маркерних компонентних ознак і виконується шляхом співставлення графічного параметричного прояву ознаки у системі 3D-конфігурацій інших ознак.

Метод побудований на системі класичних уявлень:

- за Є.Х. Гінзбургом та М.Г. Романовським за певних умов деякі кількісні полімерні ознаки розглядаються як олігогенні якісні;

- генотипова диференціація і зміна генотипового складу популяції відбуваються завдяки зміні частоти зустрічі гена у ній;

- А.С. Серебровський диференціацію, у тому числі ідентифікацію популяцій (зокрема також відповідно до господарського напрямку використання породи курей за однією маркерною ознакою «розмір і форма яйця») проводив переважно графічним методом. В основі методу лежить векторний аналіз частоти зустрічі фе-

Ідентифікація зразків генофонду пелюшки за компонентними ознаками в зв'язку з селекцією сортів різних напрямів господарського використання

нотипових проявів генів у популяції. Неповторний малюнок поєднань векторів ознак створював індивідуальну графічну картину, притаманну кожній популяції [5].

Суть нашої модифікації методу А.С. Серебровського полягає у розширенні двовимірної графіки у тривимірну шляхом побудови нелінійних поверхонь на базі гіперкомплексних матриць, у тому числі з часовими рядами. Відмінність методу також зводиться до аналізу не тільки якісних ознак, які легко ідентифікуються, а й кількісних із елементами псевдоякісності. Крім того, встановлюється різниця у графічному вираженні стилів поєднання компонентних ознак в єдиному полігенному комплексі за багатоцифрової багатовимірної системи аналізу. Зокрема проаналізовано декілька десятків графіків для різних розсадників на міжпопуляційному, популяційному, лінійному рівнях за господарсько-цінними ознаками, що відповідають укiсному або зернофуражному напрямам використання. Також вводилось темпоральне генеалогічне розгортання сімей у вигляді четвертого виміру.

Принцип і схема методу.

1. Побудова на реальних параметричних полях поверхонь розвитку компонентних і комплексної ознак зразків і ліній селекційних розсадників.

2. Порівняння побудованих поверхонь із відомими абстракціями, які описуються відповідними канонічними рівняннями.

3. Встановлення конгруентності поверхонь із метою використання квадратичних та кубічних рівнянь у системі прогнозу розвитку комплексної ознаки, залежно від змін пара-

метрів компонентних ознак.

Система ідентифікації.

Застосування електронного планшета у режимі «он-лайн» надає можливість паралельного візуального огляду параметричного пула ознак в цілому по розсаднику, тобто на міжпопуляційному рівні, а також деталізації окремих точок популяційної або лінійної мінливості через алгебраїчний аналіз у системі регресивних рівнянь. Ареал параметрично-лімітованої області поєднання компонентних ознак, яка відокремлена від інших областей на відстань не менше 3 сігми мінливості популяційного рівня, відповідає показникам того чи іншого напрямку господарського використання.

Матеріал і методика досліджень. Дослідження в Інституті сільського господарства Полісся НААН проводились у рамках селекційної програми зі створення високопродуктивних адаптованих до умов Полісся сортів пелюшки. Предметом досліджень був спектр зразків різних напрямів використання, що вивчались у колекційному розсаднику в кількості 93 зразків, отриманих з Національного центру генетичних ресурсів рослин України, диференційованих за принципом еколого-географічного походження та в селекційному і в конкурсному сортовипробуванні (зразки і номери представлені у вигляді сімей-ліній з відомою генеалогією та морфотиповою ізомерністю). В якості стандартів використовували скоростиглий укiсний сорт Поліська-1 та середньостиглий універсальний Зв'ягельська (селекції ІСГП), внесені до Реєстру сортів рослин України. Одним із зразків, що вивчались, був внесений до

Реєстру на 2008 рік сорт зернового напрямку Древлянська (також селекції ІСГП). З вихідного матеріалу місцевих популяцій, а також колекційних зразків, шляхом індивідуально-групових доборів сформовано зразки універсального, зернофуражного, укiсного та сидерального напрямів використання, що характеризуються комплексом цінних господарських ознак.

Компонентні та комплексні ознаки продуктивності проаналізовано за методикою Українського інституту експертизи сортів рослин у системі ВОС-тестів [1].

Використовувалися спектральні планшети (форма польового журналу), в яких застосовано не систему послідовних усереднень (параметри середніх за рік, потім середнє по роках) з метою виділення зразків кращих по окремих ознаках, потім в цілому за комплексом цінних господарських ознак, а проаналізовано повний комплекс (у нашому випадку сотні тисяч цифр) параметрів (без усереднення) в єдиному дисперсійному (по роках) генеалогічному (сім'ї) міжпопуляційному (всі зразки колекції) полі. Розгортання варіаційного ряду кількісної ознаки в тривимірний графік відбувається шляхом представлення компонентних ознак на різних вісях з метою виявлення їх взаємозв'язків та взаємовпливів у формі абстрактної поверхні. Отримана реальна поверхня параметричного поля порівнюється з відомими геометричними виразами певних та подвійних і потрійних криволінійних інтегралів. Багатовимірні інтеграли, що залежать від параметрів, групуються у певні групи і мають певні ха-

Таблиця 1

Характер генного контролю та фенотипові прояви ознаки «озерненість бобу» та її компонентів «форма насінини» та «щільність бобу» в мінімально-максимальних параметричних класах відповідно до напрямів господарського використання сортів пелюшки

Напрямок господарського використання сорту	Генотипи*	Фенотиповий прояв генотипу комплексної ознаки «озерненість бобу»	Компонентні ознаки		Маса 1000 насінин, г
			Градації ознаки «щільність бобу», бал	Форма насінини	
укісний	Miv Pla Com Miv Pla Com	3–6	максимально розріджене розміщення сім'яножок, 1	кругла	90–110
зернофуражний	Miv pla com Miv pla com	5–7	максимально щільне розміщення сім'яножок, 9	кубічна	130–160

*Загальна схема генотипового розподілу в системі трьохгенного контролю налічує 64 зиготи. Лише крайні гомозиготні стани забезпечують максимально-мінімальні параметри прояву ознаки. Саме алейна взаємодія генів проявляється переривчастістю (дизруптивністю за П.Ф. Рокицьким, олігогенністю за Е.Х. Гінзбургом) фенотипового прояву ознак. У нашому випадку форма насінини, озерненість бобу можуть бути маркерними ознаками для ідентифікації зразків за напрямками господарського використання.

рактики, які описуються канонічними рівняннями. У нашому випадку за аналізу реальних популяцій найчастіше ми зустрічалися з лінійними або багаторівневими поверхнями, зокрема гіперболічним параболоїдом, характеристичним конусом тощо. Канонічні рівняння, що описують поверхні (лінійні або багаторівневі, параболоїдальні) характеризують різні форми взаємовідносин компонентних ознак та дають змогу встановлювати редуційні мультиплікативні прогнози розвитку комплексної ознаки за зміни параметричних показників її складових.

Результати досліджень. Генетичні принципи ідентифікації нових форм за інбридингу з фенотипового ряду в цілому побудовані на явищі елімінації гетерозигот (як носіїв основної частки проміжних параметрів фенотипів) з можливістю прояву завдяки цьому (збільшення частки) гомозигот з мінімально-максимальними параметричними проявами фенотипів (табл. 1).

На думку Е.Х. Гінзбурга, розподіл варіаційного ряду практично всіх кількісних ознак

підпорядковується закону полімерного контролю генів плюс модифікаційного впливу середовища, що створює безперервний поліноміальний ряд. Разом з тим, окремі кількісні ознаки можуть контролюватися не полімерно, а олігогенно та розподілятися за принципом менделівського розщеплення. Якщо фенотипові реалізації окремих генотипів не трансгредують або бути виді-

леними (наприклад, по якісним маркерам), то менделівська природа кількісних ознак не викликає сумнівів. Для нас суттєвим є факт, що ієрархічність генних ефектів дає змогу описувати успадкування кількісних ознак олігогенно, вважаючи вплив генів нижніх рівнів ієрархії неістотним в кожному конкретному випадку [6].

Модель генетичної системи, що пояснює різний характер

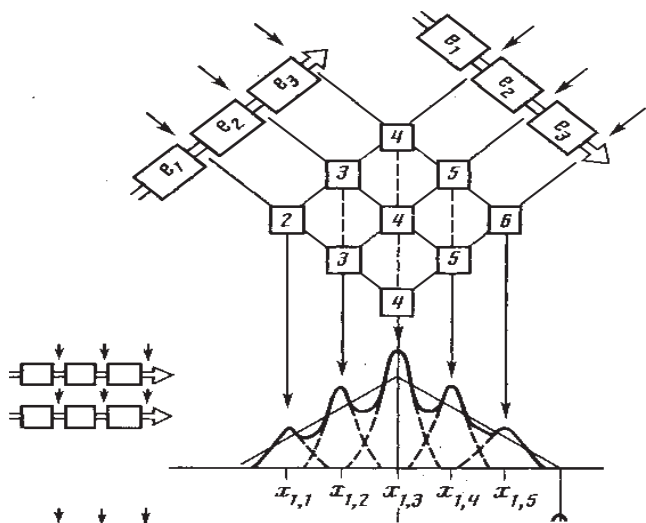


Рис. 1. Модель генетичної системи, що продукує дискретний характер мінливості ознак (за М.Г. Романовським)

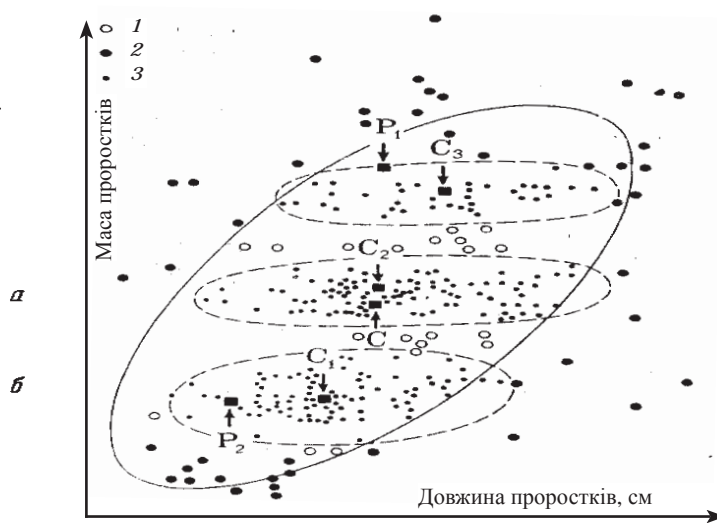


Рис. 2. Метод виявлення нетипових рекомбінантів шляхом аналізу кластерної структури популяції (за А.А. Жученко, А.Б. Король, 1985)

Ідентифікація зразків генофонду пелюшки за компонентними ознаками в зв'язку з селекцією сортів різних напрямів господарського використання

мінливості у ознак за молекулярними принципами, запропонував М.Г. Романовський [7]. За його схемою (рис. 1) ознаку, наприклад, контролюють генні блоки з трьох елементів (доменів) e1-3, що повторюються. Їхнє послідовне прочитування може уриватися в крапках, вказаних стрілками. Всі три зупинки рівноімовірні. Величина ознаки визначається числом елементів (від 2 до 6), що працюють у двох гомологічних блоках. Математико-статистичний метод дискретизації популяції шляхом кластерного об'єднання компонентних ознак в єдиному градієнтно-анізотропному полі (рис. 2) запропонували А.А. Жученко, А.Б. Король (1985).

Кількісні ознаки по принципам і формі генетичної організації неоднорідні [2].

Система ідентифікації зразків побудована на принципах поступового наближення до більш тонких і точних диференціюючих методів. Перше

наближення до диференціації та ідентифікації зразків колекції відбувається в системі „міжпопуляційної – популяційної мінливості” кількісних господарських ознак. Робоча гіпотеза – на принципі переважання популяційного пула ознак зразка над загальним фоном міжпопуляційної мінливості, зокрема це відбувається за рахунок переваги гомозиготних доміантних (або рецесивних, залежно від ознаки) алелей полігенного комплексу зразка над ідентичними по дії алелями інших зразків. У планшеті колекційного розсадника на фоні спектральної мінливості ознак по зразках та роках виділено популяційні синергетично пов'язані варіаційні ряди зразків, що характеризуються комплексом цінних господарських ознак, те ж стосується диференціації ліній в розрізі компонентних ознак зразків зернофуражного, універсального та укісного напрямів ви-

користання в системі плюс-мінус добору (рис. 3, 4).

Друге наближення, яке ми використовуємо для ідентифікації зразків конкурсного випробування за напрямками господарського використання, є система 3D-конфігурацій. Робоча гіпотеза зводиться до того, що введення третього виміру розкриває суть темпорально-епігенетичної побудови ознаки [за 2] через систему просторової багатовимірної графіки.

Детальний аналіз варіаційного ряду за цією ознакою в системі 3D-конфігурацій у зразків різних напрямів господарського використання виявив принципові відмінності між зразками за характером розподілу. Залежно від кількості компонентних ознак, які складають безпосередньо (в даній системі ієрархії ознак) комплексну – КНБ, крива розподілу має або явну сплайнову полімерну форму (рис. 5),

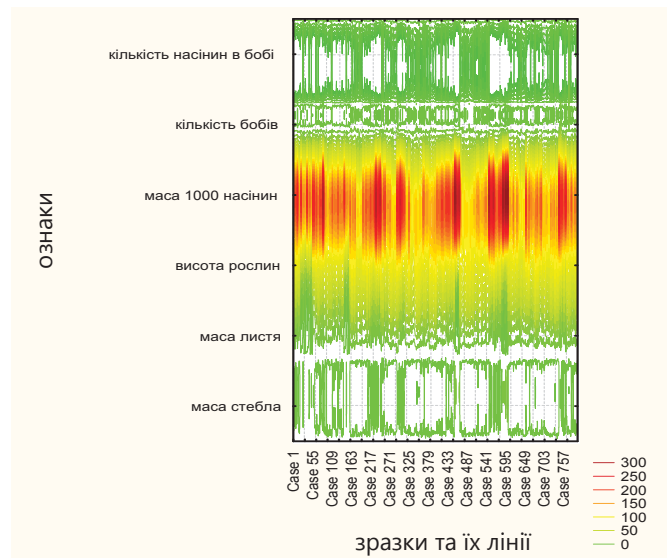


Рис. 3. Популяційна та лінійна мінливість зразків колекції за компонентними ознаками на фоні міжпопуляційної, 2006–2007 рр.

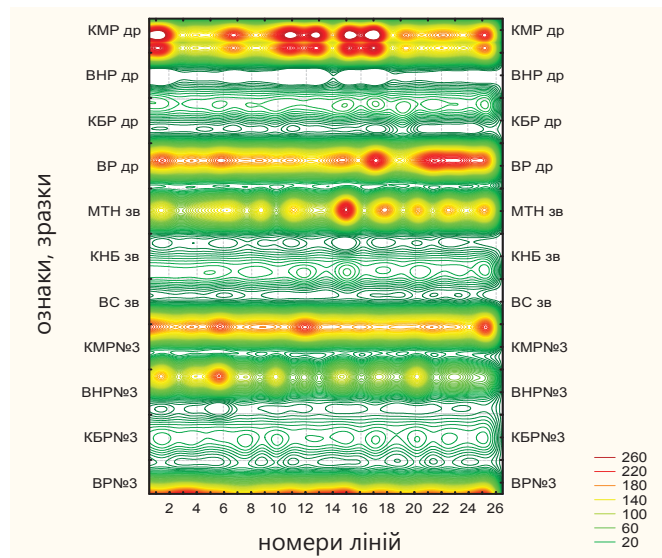


Рис. 4. Диференціація ліній у розрізі компонентних ознак зразків зернофуражного, універсального та укісного напрямів використання у системі плюс-мінус добору за ознаками, що відповідають за напрям господарського призначення сорту. КМР – кількість генеративних міжвузлів на рослині, ВНР – маса насіння з рослини, КБР – кількість бобів на рослині, ВР – довжина стебла, ВС – маса стебла, МТН – маса 1000 насінин; др – зразок Древлянська (зернофуражний), зв – Зв'ягельська (універсальний), № 3 – Добір № 3 (укісний), 2009 р.

Ідентифікація зразків генофонду пелюшки за компонентними ознаками в зв'язку з селекцією сортів різних напрямів господарського використання

або псевдоякісну, дискретизовану (рис. 6). Це пояснюється тим, що у першого зразка мінливість вибудовується в одномірний ланцюг за відсутністю впливів компонентів другого рівня. У другого зразка тривимірний графік розкриває систему взаємовпливів опосередкованої компонентної ознаки „кількість бобів в китиці” (у

другому бобі завжди менше насінин, а якщо він один, то насінин завжди більше ніж у бобі №1 двобобової китиці) та власне ознаки КНБ, яка значно залежить від порядкового номеру бобу на рослині. Коефіцієнт кореляції між ознаками КНБ і номером бобу у зразка зернового напрямку може сягати $0,45^* - 0,55^*$ (*достовірно на

рівні 0,95), в той час як у зразка укісного напрямку використання зв'язок недостовірний. Отже, однаковість середньозважених показників певної ознаки у різних зразків може маскувати абсолютно різну принципову картину характеру розподілу варіаційного ряду. За Р.Х. Макашевою облік середньої виповненості бобу на

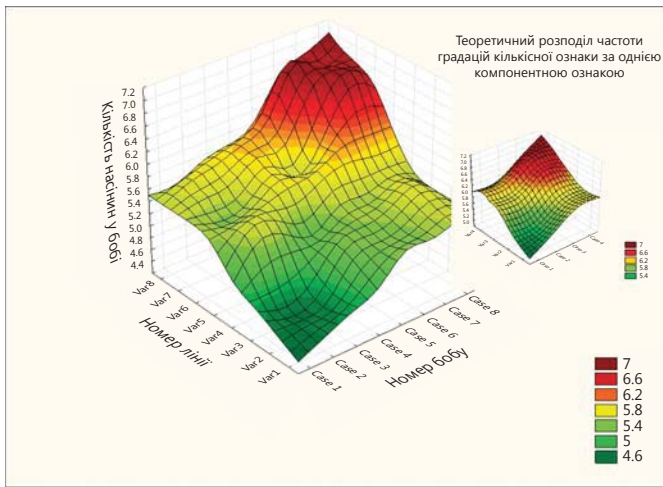


Рис. 5. Розподіл за фенотиповими цінностями проявів компонентної ознаки КНБ у зразка універсального напрямку, 2008 р.

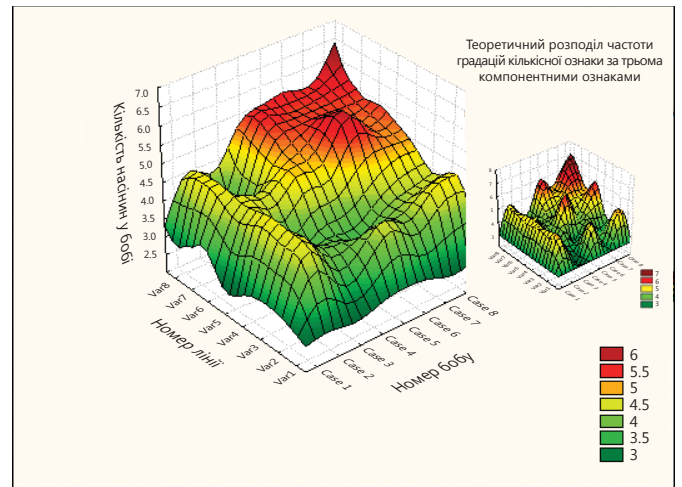


Рис. 6. Розподіл за фенотиповими цінностями проявів компонентної ознаки КНБ у зразка зернового напрямку, 2008 р.

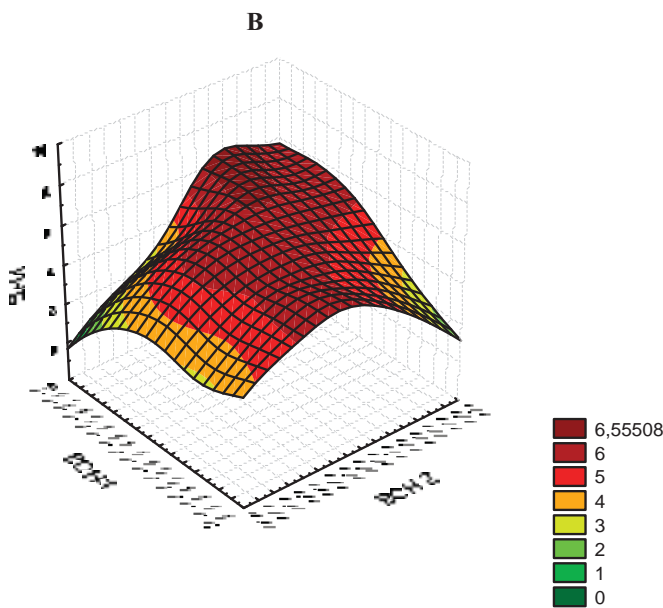


Рис. 7. Поверхня множини, побудована в системі єдиного параметричного поля зразків укісного і зернового напрямів використання у співвідношенні ваги однієї насінини та кількості насінин в бобі, 2010–2012 рр.

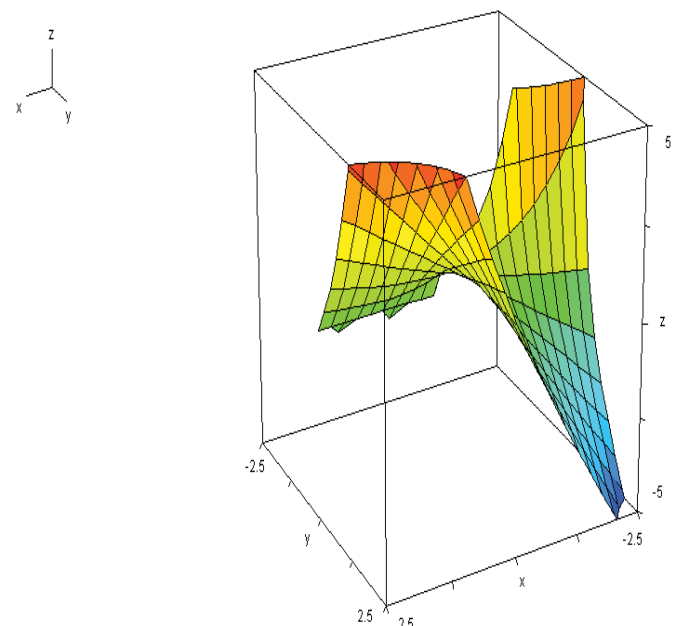


Рис. 8. Абстрактна поверхня, побудована на базі адитивної, мультиплікативної та епістатичної дії і взаємодії окремих аналогічних елементів генотипу, і отримана на базі повного поліноміального квадратичного рівняння з елементами управління. $z = x^2 + x^2 + y^2 + x + y + xy$

рослину може істотно знівелювати різницю за цією ознакою між сортами, тому важливо враховувати ліміти цієї ознаки, зокрема максимальну кількість насінин у бобі. Сортіві відмінності за цією ознакою присутні. Ця ознака спадково зумовлена і залежна від числа зав'язі сім'ябруньок [8].

Крім того тривимірний графік через індивідуальний зоровий образ графічно відображає багаторівневий характер фенотипового ряду архітектонічного позиціонування показників ознаки «кількість насінин у бобі» на рослині у зразків різних напрямів господарського використання. Зокрема реальні графіки фенотипових проявів у зразків різних напрямів господарського використання співпадають із теоретичними у системі «алельно-епістатично» пов'язаних генів. На базі поверхні множини, побудованої в системі єдиного параметричного поля зразків укісного і зернового напрямів використання у співвідношенні маси однієї насінини та кількості насінин в бобі встановлено, що характер взаємозв'язків

єдиного параметричного поля нелінійний (рис. 7). Можливе виділення та дискретизація окремого кластера енергетичного піку максимального поєднання ознак КНБ і лімітів ВОН. Для аналізу даної системи побудована множина об'єднаної адитивної, мультиплікативної та епістатичної дії і взаємодії у математичному сенсі, що моделює систему взаємодії окремих відповідних елементів генотипу (рис. 8). Абстрактна поверхня отримана на базі повного поліноміального квадратичного рівняння з елементами управління, $z = x^y + x^2 + y^2 + x + y + x \cdot y$.

В системі кросингових блукань на даній поверхні виявлено екстремуми кластеризації та показники **x**, **y**, за яких показник **z** максимальний. Тобто встановлено ліміти ознаки ВОН, які визначають максимум ознаки КНБ.

Висновки. Головним завданням добору у колекційних та селекційних розсадниках є виділення популяцій за комплексом цінних господарських ознак або за окремими ознаками. Експрес-метод спектрального аналізу параметрич-

ного популяційного прояву ознак дає змогу виділити кращі за характером ізопараметричного об'єднання у вигляді кольорових спектрів на фоні загального цифрового пула міжпопуляційної мінливості.

Графіки у вигляді 3D-конфігурацій візуально відображають характер взаємозв'язків компонентних ознак за формування комплексної. Зокрема на прикладі зразків колекції та номерів конкурсного сорто-випробування та їх ліній виявлено різницю у способі розгортання поверхонь ознаки «кількість насінин у бобі» у зразків ідентифікованих за комплексом цінних господарських ознак відповідно до напрямів спеціалізації господарського використання.

Канонічні рівняння, що описують поверхні (лінійні або нелінійні багаторівневі, параболоїдальні) характеризують різні форми взаємовідносин компонентних ознак та дають змогу встановлювати редуційні мультиплікативні прогнози розвитку комплексної ознаки при зміні параметричних показників її складових.

ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Методика проведення експертизи сортів на відмінність, однорідність та стабільність (ВОС). Технічні та зернобобові культури. Горох. Під загальною редакцією голови Державної комісії України по випробуванню та охороні сортів рослин В.В. Вовкодава. – К., 2000. – С. 93–123.
2. Літун П.П. Теорія і практика селекції на макрознаки. Методологічні проблеми / П.П. Літун, В.В. Кириченко, В.П. Петренкова, В.П. Коломацька. – Харків, 2004. – 130 с.
3. Чернуський В.В. Морфотипова диференційованість колекції пелюшки та перспективи її маркерного використання в системі ідентифікації зразків різних господарських напрямів / В.В. Чернуський // Корми і кормовиробництво. – 2008. – Вип. 61. – С. 20–26.
4. Чернуський В.В. Метод визначення напрямів господарського використання сортів пелюшки в системі їх випробування на ВОС-тест / В.В. Чернуський // Корми і кормовиробництво. – 2008. – Вип. 63. – С. 40–44.
5. Серебровский А.С. Избранные труды по генетике и селекции кур / А.С. Серебровский. – М.: «Наука», 1976. – 403 с.
6. Гинзбург Э.Х. Генетическое описание наследования количественных признаков Сообщение II. Полигенная или олигогенная модели? / Э.Х. Гинзбург, З.С. Никоро // Генетика. – № 8, 1982. – С. 1343–1351.
7. Романовский М.Г. Изменчивость линейных количественных признаков у древесных растений / М.Г. Романовский // Генетика. – № 6, 1988. – С. 1048–1055.
8. Макашева Р.Х. Горох / Р.Х. Макашева. – М: «Колос», 1973. – С. 219–305.

Надійшла 12.02.14