

І.В. ЯШОВСЬКИЙ, О.І. РУДНИК
Інститут землеробства УААН

ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ТА ГЕНЕТИЧНОГО ЗЧЕПЛЕННЯ ОЗНАК ВЕЛИЧИННИ І ЗАБАРВЛЕННЯ ЗЕРНІВКИ ПРОСА, А ТАКОЖ СТІЙКОСТІ ДО ОКРЕМИХ РАС САЖКИ

Шляхом гібридологічного аналізу гібридів F_1 , F_2 та F_3 від штучних схрещувань виявлені нові особливості успадкування і зчеплення між ознаками величини та забарвлення зернівки проса, а також расоспецифічної стійкості до сажки. Детальним аналізом встановлена відстань розміщення локусів стійкості до окремих рас сажки та вищевказаних ознак.

Вступ. Існуючі сорти проса ще не відповідають вимогам виробництва як за рівнем урожайності і його стабільністю, так і за якістю зерна та круп, через конструктивну недосконалість їх геномів за елементами структури продуктивності, за рівнем адаптивності до несприятливих абіотичних факторів середовища, та особливо за недостатньою стійкістю до сажки - найбільш шкодочинного захворювання проса, що викликає значні втрати врожаю зерна та зниження його якості [1].

Не досить ефективна селекція проса на стійкість до сажки, як і селекція інших злакових видів рослин [2, 3], обумовлена расоспецифічністю їх стійкості до цього захворювання, недостатньою вивченістю особливостей її успадкування [4, 5] та фізіологічних механізмів прояву, а також відсутністю в селекційній практиці до теперішнього часу генотипів проса, стійких одночасно до всіх відомих патотипів збудника цього захворювання [*Sporisorium destruens* (Schlecht) Yanky] [6].

Через недостатню вивченість видової генетики проса у

© 2003 І.В. ЯШОВСЬКИЙ, О.І. РУДНИК

спеціальній літературі бракує добре узгоджених наукових уявлень про особливості успадкування ознак зернівок проса та **расоспецифічної** стійкості до сажки (РасССС), зокрема про **генетичні** зв'язки між цими ознаками, які могли б служити **надійною** основою **селекції** нового покоління сортів проса та **експертизи** їх на патентоспроможність.

З огляду на це метою наших досліджень, які здійснювались у 1998-2002 рр. за тематичним планом відділу селекції круп'яних культур Інституту землеробства УААН відповідно до завдання державної НТП "Теоретичні основи селекції та насінництва сільськогосподарських культур" (№ держреєстрації 0196U018404), було вивчення особливостей генетичних зв'язків між ознаками величини і форми зернівок, їх забарвлення та РасССС.

Матеріал і методика. Вивчення особливостей успадкування вказаних ознак здійснювали шляхом генетичного аналізу гібридів F_1 , F_2 та F_3 від штучних схрещувань спеціально відібраних сортів та генетичних джерел, які чітко розрізнялись за ознаками забарвлення, величини і форми зернівок і одночасно за РасССС.

В якості запилювачів використовували гомозиготні генотипи з домінантними алелями генів, які контролюють ці ознаки, що давало можливість у F_1 добирати істинні гібриди. Щоб прискорити дослідження, F_1 вирощували в умовах штучного клімату в зимово-ранньовесняний період, а F_2 - у польових умовах того ж року на полях селекційної сівозміни дослідного господарства "Чабани".

Генетичний аналіз популяцій F_2 за ознаками величини, забарвлення і форми зернівок здійснювали за результатами ідентифікації індивідуальних рослин за цими ознаками з дотриманням принципу випадковості добору.

Гібридо-імунологічний аналіз генотипів F_2 за РасССС проводили за результатами породиної оцінки нащадків рослин у F_3 -

З цією метою нащадків кожної ідентифікованої індивідуальної рослини F_2 (або відповідна репрезентативна їх вибірка) висівали на фоні штучного зараження окремо

збудниками кожної з 6-ти рас сажки, за стійкістю до яких розрізнялись батьківські форми гібридів.

Оцінку РасССС здійснювали за новою селекційною технологією [6], із застосуванням комплексу пристроїв (власна конструкція на рівні ноу-хау), яка забезпечує високу ефективність такої оцінки.

Для створення фонів штучного зараження в якості збудників поширених рас сажки використовували патотипи **сажки**, зібрані та ідентифіковані М.П. Тихоновим [8, 9] та підтримувані нами в генетичній чистоті, і розмножені шляхом по-сорусної ідентифікації їх расової приналежності за способом М.П. Тихонова [10]. Ступінь відповідності фактичного співвідношення фенотипів, які були одержані в результаті розщеплення до теоретично очікуваного, визначали за допомогою критерію χ^2 . Ступінь генетичного зв'язку (зчеплення) між ознаками визначали за методикою R.M. Immera [7].

Результати **досліджень** та їх **обговорення**. Результати гібридологічного аналізу F_2 та їх нащадків у F_3 двох комбінацій схрещування наведені в таблицях 1-4.

У гібридів F_2 від схрещування дрібно-жовтозерного (маса 1000 зерен 6,2 гр.) колекційного зразка М-3 (кат. ВР-9129), що характеризується чітко генетично обумовленою стійкістю (імунністю) одночасно до рас сажки №№3, 6, 7 і 8, із сортом Лілове, який має значно більшу величину зернівки (маса 1000 зерен 7,6 гр.) та стійкість лише до раси сажки №8, спостерігали дигібридне розщеплення за величиною зернівки у співвідношенні 9/16 дрібнозерних і 7/16 великозерних, властивому епістатично-гіпостатичному характеру взаємодії двох різних генів, за аелями яких розрізнялись батьківські форми, а також моногібридне розщеплення за ознаками жовтого та червоного забарвлення зернівок. Це свідчить про те, що вихідні форми гібридів розрізняються за аелями лише **одного** із **двох** уже **відомих** генів Y , що контролюють жовте забарвлення (4), та за аелями двох, не ідентифікованих раніше, комплементарно взаємодіючих генів Sml 1 і Sml 2, домінантні алелі яких одночасно обумовлюють дрібнозерність (Sml).

Поряд із цим спостерігалось, на перший погляд, дивне явище разючої альтернативної зміни поєднання ознак величини і забарвлення зернівки у основних груп рослин популяції гібридів F_2 порівняно з батьківськими формами (рис. 1). Так, якщо у запилювача червоне забарвлення поєднується з великозерністю, а у материнської форми - жовте забарвлення з дрібнозерністю, то у F_2 усі великозерні фенотипи мали лише жовте забарвлення, а всі червонозерні - були дрібнозерними.

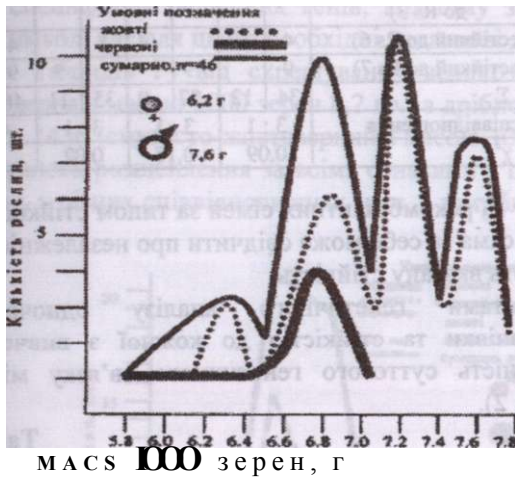


Рис. 1. Розподіл рослин F_2 (МЗ х Лілове) за ознаками величини зернівок та їх забарвленням (д. 1217-99)

Таке явище, опис якого в літературі нам не зустрічався, може бути пов'язане з наявністю генетичного зчеплення у проса між генами Sm] з геном жовтозерності Y.

Досить інформативними виявились і результати генетичного аналізу репрезентативної вибірки (n=46) нащадків рослин F_2 у F_3 за їх расоспецифічною стійкістю до сажки (табл. 1).

Оскільки батьківські форми цих гібридів розрізнялись за стійкістю до рас №№3, 6, 7, то у F_2 відбувалось розщеплення саме за стійкістю до цих рас у моногенних співвідношеннях 3 : 1 (див. табл. 1).

Таблиця 1

Розподіл фенотипів сімей проса F₃ (М-3 x Лілове) за РасССС, 2000 р.

№ п/п	Типи родин за РасССС	Кількість родин з доміантними (+) і рецесивними (-) алелями генів на фонах рас сажки								I
		3		6		7		8		
		+	-	+	-	+	-	+	-	
1	Материнський (S) 3,6,7,8	21		21		21		21		21
2	Запилувач (с?)		2		2		2		2	2
3	Рекомбінантний (нестійкий до Rs 3)		10	7	3	10		10		10
4	" - (нестійкий до Rs 6)	4			4	4		4		4
5	" - (нестійкий до Rs 7)	9		9			9	9		9
I		34	12	37	9	35	11	46		46
Теоретичне співвідношення		3:1		3:1		3:1		4:0		
		0,09		0,17		0,02				

Поява у F₃ рекомбінантних сімей за типом стійкості до рас №№3, 6, 7 уже сама за себе може свідчити про незалежність генів, що обумовлюють вказану стійкість.

Результатами генетичного аналізу одночасно за величиною зернівки та стійкістю до кожної з вивчених рас виявлено наявність суттєвого генетичного зв'язку між цими ознаками (табл. 2).

Таблиця 2.

Розподіл фенотипів гібридів F₂ (М-3 x Лілове) за величиною зернівок і стійкістю до рас сажки, 1999-2000 р.

На фонах штучного зараження расами	Фенотипи, шт.				χ ²
	дрібнозерні		середньозерні		
	стійкі	уражені	стійкі	уражені	
Rs 3	16	9	18	3	28,0
Rs 6	19	6	16	5	22,3
Rs 7	21	4	14	7	17,3
Теоретично очікуване для незалежного 3-генного співвідношення 27: 21 : 9 : 7	20	15	6	5	

Детальнішим статистичним аналізом даних підтверджена різнолокусність генів стійкості проса до рас сажки №№3, 6,

генетично зчеплених на суттєво різних відстанях з локусом одного з комплементарних інгібіторних генів дрібнозерності - Sml ($P=O_5O1 \pm 0,0015$ та $0,49 + 0,007$ одиниць кросинговера - о.к. відповідно).

Наведеними даними спростовується існуюче в літературі припущення про аельність генів стійкості проса до рас сажки №№3 і 6, а також уявлення про те, що стійкість до цих рас контролюється геном Sph (Sp) 3 [11]. Можна погодитись хіба що з тим, що стійкість проса до вказаних рас контролюється одночасно блоком специфічно зчеплених генів, кожному з них необхідно надати символ, але для цього необхідні додаткові дослідження.

У гібридів F_2 від схрещування великозерної лінії 843 (червонозерна з масою 1000 зерен 8,2 гр.) з дрібнозерним зразком кат. ВІР - 1456 (смугасто-жовтозерний з масою 1000 зерен 6,0 гр.) спостерігалось розщеплення за всіма ознаками з появою нових їх сполучень у різних співвідношеннях (рис. 2 та табл. 3).

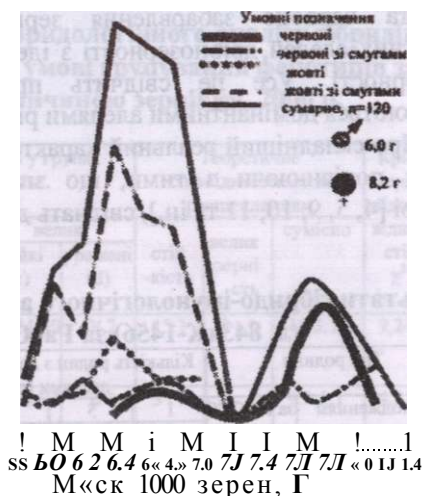


Рис. 2. Розподіл рослин F_2 (л. 843 x К-1456) за ознаками величини зернівок та їх забарвленням

Розподіл генотипів F_2 за величиною зернівок характеризувався чіткою двовершинною кривою зі статистичною нормальністю у моногібридному співвідношенні 3 : 1. Особливої уваги заслуговує той факт, що на відміну від попередньої

комбінації схрещування, у даній комбінації великозерні генотипи представлені лише червонозерними формами, а дрібнозерні - смугасто-жовтими, чисто жовтими та червоними і смугасто-червоними.

Вказана різниця обумовлена суттєвою відмінністю генотипів батьківських форм за цими ознаками.

Детальнішим аналізом виявлена наявність дуже тісного генетичного зчеплення доміnantних алелей одного з генів дрібнозерності (Sml) з геном жовтозерності (Y) присутніх одночасно у жовто-смугастозерного компонента схрещування ($P=0,025\pm 0,015$ о.к.), менш тісне зчеплення того ж локусу дрібнозерності з локусом смугастості - Str ($P=0,125\pm 0,022$ о.к.), та ще менш тісне зчеплення гена жовтозерності з геном смугастості ($P=0,27\pm 0,047$ о.к.), за алелями яких розрізнялись батьківські форми.

Наведені дані переконливо доводять епістатично-гіпостатичний характер взаємодії різних генів, які контролюють жовте та червоне забарвлення зернівок проса, а також доміnantних алелей дрібнозерності з ідентичними алелями генів великозерності. Усе це свідчить про те, що ці ознаки контролюються доміnantними алелями різних генів.

Про складніший реальний характер успадкування РасССС у проса, порівнюючи з тими, що згадуються у спеціальній літературі [4, 5, 9, 10, 11 та ін.], свідчать дані таблиці 3.

Таблиця 3.
Результати гібридо-імунологічного аналізу родин проса F₃

№ п/п	Тип родини		Кількість родин з доміnantними (+) і рецесивними (-) алелями генів на фонах рас сажки								E		
	За походженням	за РасССС (+до рас)	1		5		4		6			2	
			+	-	+	-	+	-	+	-		+	-
1	(9)	+1,5,4,6	39		39		39		39		39		39
2	(<P)	+1,2	11		11		11		11		11		11
3	Рекомбінантний I	+1,5,4,6,2	36		36		36		36		36		36
4	II	-1		5	2	3	1	4	2	3	3	2	5
5	III	-5	13			13	7	6	9	4	8	5	13
6	IV	A	6		6		1	5	3	3	3	3	6
7	V	-6	9		9		9		9		9	6	9
L			114	5	92	27	93	26	89	30	67	52	
Теоретичне співвідношення			15 : 1		3 : 1		3 : 1		3 : 1		9 : 7		119
*			0,09		0,30		0,30		0,30		0,13		

За цими уявленнями стійкість материнської форми гібридів одночасно до рас №№1, 5, 4, 6, що розглядаються, контролюється домінантними алелями одного гена Sph 1 (Sp 1), а запилювача - до рас №1 та №2 - домінантними алелями іншого гена Sph 4 (Sp 4), які успадковуються начебто моногенно. Результати ж аналізу, приведені в табл. 3, свідчать про те, що РасССС у проса контролюється блоками генів з різним типом дії їх алелей залежно від генотипів батьківських форм.

З наведених даних видно, що стійкість до раси №1 контролюється домінантними алелями двох незалежних дуплікатних генів, які поки що не мають своєї символіки, стійкість до раси №2 - домінантними алелями двох інших незалежних генів з комплементарним характером взаємодії, які також не мають символіки, і один з яких зчеплено з одним із генів стійкості до раси №1, а стійкість до рас №№4, 5, 6 успадковується моногенно.

Таблиця 4.

Результати гібридологічного аналізу гібридів F₂
(л. 843 х к-1456) при умові групування фенотипів за РасССС
та величиною зернівки, 2000 р.

п-119

На фоні штучного зараження расами сажки	Фактично рослин у групах фенотипів, шт.				Теоретичне співвідношення за розщепленням			Критерій відповідності, χ^2	Характер розщеплення
	дрібні		великі		стій-кість	велик озерні сть	сумісно		
	стійкі (а)	уражені (б)	стійкі (с)	уражені (d)					
Rs 1	90*/83**	5/5	24/39	0/2	15:1	3 : 1	45:3:15 :1	9,24	тригенне помітно залежне
Rs 5	73/6*7	22/21	22/21	2/1	3 : 1	3 : 1	9:3:3:1	4,21	дигенне незалежне
Rs 4	74/67	21/21	20/21	4/7	3 : 1	3 : 1	9:3:3:1	2,07	
Rs 6	68/67	27/21	22/21	2/7	3 : 1	3 : 1	9:3:3:1	5,34	
Rs 2	57/5С	38/39	10/17	14/13	9 : 7	3 : 1	27:21:9 :7	3,97	тригенне не залежне
	475		120						

Примітка. * - фактична чисельність; ** - теоретично очікувана

Поява, в результаті розщеплення, значної частки генотипів, які відрізняються від батьківських типів за РасССС, свідчить про можливість рекомбінації генів, які контролюють стійкість до сажки.

Детальнішим гібридологічним аналізом гібридів F₂ цієї комбінації схрещування за умови групування фенотипів за РасССС, величиною зернівки та іншими ознаками (табл. 4) **виявлено наявність генетичного** зчеплення одного з дуплікатних генів стійкості до раси №1 з геном дрібнозерності та незалежність генів стійкості до рас №№ 5, 4, 6 і 2 з тим же геном дрібнозерності.

В результаті аналогічного аналізу при умові групування фенотипів за РасССС та іншими ознаками встановлена помітна залежність між геном стійкості до раси сажки №5 з геном смугастості, а також з геном стійкості до раси сажки №2 з одним із інших генів жовтозерності.

Висновки. Усі наведені вище результати наших досліджень свідчать про досить складний механізм успадкування та чіткий генетичний контроль прояву вивчаємих ознак, які обумовлюють їх стабільність і надійність як маркерів при експертизі сортів на патентоспроможність, та можливості їх рекомбінування в процесі конструювання нових генотипів селекційним шляхом

Залишаються майже зовсім не вивчені особливості ієрархії взаємодії генів, які контролюють расоспецифічну стійкість проса до рас сажки №№1, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11 та 12. З метою вивчення цих особливостей необхідні подальші дослідження.

БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК

1. Яшовський І.В. Генетико-імунологічні та технологічні аспекти селекції проса. //Вісник с.-г. науки. - 2000. -№12. -С. 6-7.
2. Борьба с болезнями растений: устойчивость и восприимчивость: Пер. с англ., под ред. и с пред. Ю.Т. Дьякова -М., Колос, 1984. -294 с.
3. Холтон Ч.С. Головные болезни //Пшеница и ее улучшение. - М.: Колос, 1970. -С. 367-383.
4. Яшовский И.В. Селекция и семеноводство проса. - М.: Агропромиздат, 1987. -256с.

5. Тихонов Н.П., Золотухин Е.Н. Генетико-иммунологические и методологические аспекты селекции и использования новых сортов проса, устойчивых к болезням. //Сборник статей научно-методического координ. совещ. -Орел: март 1996 г. «Научные основы создания моделей агроэкотипов сортов и зональных технологий возделывания зернобобовых и крупяных культур для различных регионов России». Орел. - Издат.- 1997. -С. 211-219.
6. Яшовский И.В, Овдиенко-Озадовская А.П., Рудник О.И., Проданик А.М. Генетико-иммунологические и методические аспекты повышения эффективности изучения и селекционного использования генофонда проса (*Panicum miliaceum* L.). В кн. "Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших с.-х. культур для решения приоритетных задач селекции». /Тезисы докладов Международной научно-практической конференции. Санкт-Петербург, 13-16 ноября 2001 г. -СПб.:ВИР, 2001.-С. 491-492.
7. Immer F.R. Formulae and Tables for calculating linkage Intensities. //Genetics. -1930,-vol 15, №1. -Р. 81-98.
8. Тихонов Н.П. Исходный материал в селекции проса на устойчивость к головне в Поволжье: Автореф. дис... канд. с.-х. наук: 06.01:05/Моск.с/х акад. им.К.А.Тимирязева.-М.,1995. -16 с.
9. Тихонов Н.П., Тихонова Т.В. Патогенные свойства, конкурентоспособность и география распространения рас головки проса //Защита растений от вредителей и болезней на Юго-Востоке России: Сб. научных работ. - Саратов: Гос. с.-х. Академия. - 1994.-С. 147-153.
- Ю.А.С. №1655357 СССР, МКИ 5А01G7/00,С12 Q1/00, С12 N1/14/НП Способ расовой дифференциации споро-образцов головки проса. Тихонов Н.П. (СССР).-N4683161/13; Заявлено 25.04.89; Опубл. 15.06.91, Бюл. №22.-С. 9.
11. Жук Г.П. Селекционные особенности создания ценных генотипов проса с расоспецифической устойчивостью к головне. //Автореф. дис... канд. с.-х. наук: 06.01.05. /Брянская государ.с/х академия.- Брянск, 2001. -27 с.

Аннотация

УДК 633.171:631.52

Особенности наследования и генетического сцепления признаков величины и окраски зерновок проса, а также устойчивости к отдельным расам головни

И.В. Яшовский, О.И. Рудник

Путем гибридологического анализа гибридов F_1 , F_2 и F_3 от искусственных скрещиваний выявлены новые особенности наследования и сцепления между признаками величины и окраски зерновок проса, а также расоспецифической устойчивости к головне. Детальным анализом установлены расстояния размещения локусов устойчивости к отдельным расам головни и выше перечисленных признаков зерновок проса.

В результате исследований выявлен генетический контроль проявления изученных признаков, которые будут использованы при экспертизе сортов проса на патентоспособность.

Annotation

UDC 633.171:631.52

Features of inheriting and genetic coupling of characters of size and colouring of grains of millet and resistance to separate smut races

I.V. Yashovsky, O.I. Rudnyk

By means of hybridological analysis of the hybrids F_1 , F_2 and F_3 from artificial crossings, new features of inheriting and coupling between indications of size and colouring of grains of millet, and also race specific resistance to smut were revealed. The detailed analysis established distances of loci of resistance to separate smut races and above -mentioned characters of grains of millet.

The presented results of researches reveal the genetic control of expression of the investigated characters, which will be used at testing varieties of millet for their patentability.