

РЕЗУЛЬТАТЫ МАТЕМАТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ТАБАКА

Баранова Е.Г., канд. биол. наук

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт табака,
махорки и табачных изделий», г. Краснодар

Аннотация. Проведен статистический и дисперсионный анализ для установления структуры изменчивости и характера наследования пяти хозяйственно-ценных признаков, определяющих урожайность, у сортов и гибридов табака. Определены потенциальные сорта-доноры и предполагаемые типы взаимодействия генных систем, детерминирующих проявление этих признаков в потомстве гибридов.

Ключевые слова: табак, сорта-доноры, гибриды, изменчивость, диаллельный анализ, хозяйственно-полезные признаки, генотип.

Изучение характера наследования морфо-биологических признаков табака является необходимым условием в селекции для корректной оценки исходного материала и новых поколений гибридов.

Для исследования структуры изменчивости хозяйственно-ценных количественных признаков сортов табака и их гибридов F_1 (высота растения, количество листьев, длина, ширина и площадь листа среднего яруса, количество дней от посадки до зацветания 50% растений) использовали модели одно- и двухфакторного дисперсионного анализа [2], который проводили отдельно для сортов и поколений гибридов. Для установления тенденций в характере взаимодействия генных систем, контролирующих признаки, применяли диаллельный анализ. Проверку соответствия эмпирического расщепления признаков теоретическим моделям осуществляли методом «хи-квадрат».

Учеты и измерения признаков проводили согласно «Методикам селекционно-семеноводческих работ по табаку и махорке» [1] у восьми сортов табака, характеризующихся альтернативными градациями количественных и качественных признаков: Юбилейный, Крупнолистный, Лехия, Оха Парада, Дюбек Х, Берлей 21, Самсун, Иммунный 580 мутант и совокупности их прямых и обратных гибридов. Оценено 30 гибридных семей F_{1-2} , 15 гибридных семей F_{4-6} и 40 линий перспективных сортов, имеющих в родословной гены диких видов Никоциана.

Однофакторный дисперсионный анализ данных по каждому признаку (высота растений, количество листьев, длина и ширина листа среднего яруса) у сортов показал, что основная доля дисперсии от общей определялась межсортной изменчивостью (87-92%). Между повторностями различия были незначительными. Наименьшая существенная разность ($НСР_{0,01}$) для выборок данных четырёх признаков составила 2,39-11,35.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа данных гибридов F_1 показали существенность различий между гибридами (табл.1). Преимуще-

ственное влияние на варьирование любого признака оказывал генотип отцовского сорта-опылителя. Доля дисперсии от общей для отцовского родителя составила 46-70%, материнского 24-37%.

Таблица 1

Двухфакторный иерархический анализ морфо-биологических признаков
у гибридов табака
Высота растения

Изменчивость	SS	df	mS	F _{факт.}	Fst		σ^2 _б	P ^m
					0,05	0,01		
Общая	46880,8	223	-	-	-	-	-	-
Материнский сорт	6706,6	7	958,0	1,52	2,25	3,12	-	-
Отцовский сорт	30138,9	48	627,8	10,51	1,55	1,86	142,0	0,704
Случайная	100356,3	168	59,7	-	-	-	59,7	0,296

НСР_{0,01}=14,0

Количество листьев

Изменчивость	SS	df	mS	F _{факт.}	Fst		σ^2 _б	P ^m
					0,05	0,01		
Общая	3676,4	223	-	-	-	-	-	-
Материнский сорт	1557,9	7	222,5	5,67	2,25	3,12	6,54	0,376
Отцовский сорт	1882,7	48	39,2	28,01	1,55	1,86	9,45	0,543
Случайная	235,8	168	1,4	-	-	-	1,40	0,080

НСР_{0,01}=2,1

Длина листа

Изменчивость	SS	df	mS	F _{факт.}	Fst		σ^2 _б	P ^m
					0,05	0,01		
Общая	5540,2	223	-	-	-	-	-	-
Материнский сорт	2188,7	7	312,6	5,90	2,25	3,12	9,27	0,350
Отцовский сорт	2542,3	48	52,9	10,99	1,55	1,86	12,0	0,460
Случайная	809,1	168	4,8	-	-	-	4,8	0,180

НСР_{0,01}=4,0

Ширина листа

Изменчивость	SS	df	mS	F _{факт.}	Fst		σ^2 _б	P ^m
					0,05	0,01		
Общее	1720,7	223	-	-	-	-	-	-
Материнский сорт	512,8	7	73,2	4,14	2,25	3,12	1,98	0,240
Отцовский сорт	849,2	48	17,6	8,30	1,55	1,86	3,89	0,480
Случайное	358,5	168	2,1	-	-	-	2,13	0,260

НСР_{0,01}=2,6

Для признака «высота растения» влияние материнского генотипа на изменчивость гибридов не обнаружено.

В таблице 2 представлены обобщенные данные по структуре изменчивости изученных признаков, показывающие незначительное влияние случайных факторов и определяющую роль генотипа.

Таблица 2

Структура изменчивости морфо-биологических признаков у сортов и гибридов табака

Признаки	Доля дисперсии, % от общей				
	у сортов		у гибридов		
	межсортовой	остаточной	материнского родителя	отцовского родителя	остаточной
Высота растения	92,0	7,9	0,0	70,4	29,6
Количество листьев	91,0	7,0	37,6	54,3	8,0
Длина листа	87,0	12,0	35,0	46,0	18,0
Ширина листа	92,4	7,6	24,0	48,0	26,0

Проведённый диаллельный анализ данных хозяйственно-полезных количественных признаков сортов табака и их реципрокных гибридов позволил определить потенциальные сорта-доноры для селекции на улучшение параметров хозяйственно-полезных признаков и установить предполагаемые типы взаимодействия генных систем, определяющих проявление этих признаков в потомстве гибридов.

В детерминации признака «высота растения» выявлены гены с доминантными эффектами и сверхдоминирование без неаллельных взаимодействий. Наибольшее количество доминантных аллелей, более 75%, имели сорта Лехия, Иммунный 580 м; наименьшее, но более 50%, - Берлей 21. Меньшее значение признака определялось рецессивными аллелями. Значения, превосходящие родительские, имели гибриды 40 прямых и 21 обратной комбинаций скрещивания, промежуточные – 16 и 6, соответственно, меньше родительских – гибриды одной обратной комбинации. Донорами на увеличение признака явились сорта Иммунный 580м и Крупнолистный.

В генетическом контроле признака «количество листьев» определяющим было неполное доминирование. Неаллельных взаимодействий не отмечено. Наибольшее количество рецессивных аллелей, более 75%, - у сорта Юбилейный; более 50% - у Крупнолистного. Наибольшее число доминантных аллелей, более 75%, имели сорта Самсун и Лехия. Больше значение признака определялось рецессивными аллелями. Значения, превышающие родительские, имели гибриды 5 прямых и 3 обратных комбинаций скрещивания, промежуточные – 38 прямых и 20 обратных, меньшие – 13 прямых и 5 обратных. Явных доноров не выделено.

Проявление признака «длина листа» определялось генными системами, взаимодействующими по типу неполного доминирования с эффектами комплементарного эпистаза. Наибольшее количество доминантных аллелей, около 75%, у сорта Оха Парада. Остальные сорта обладали не менее чем 50% до-

минантных аллелей из определяющих признаков. Доминирование не направленное. Значения, превышающие родительские, были у гибридов 30 прямых и 13 обратных комбинаций скрещивания, промежуточные – 22 и 12, меньшие – 4 и 3, соответственно. Донорами на увеличение признака явились сорта Берлей и Юбилейный.

Главным в генетическом контроле признака «ширина листа» выявлен эффект неполного доминирования. Неаллельные взаимодействия отсутствовали. Наибольшее количество доминантных аллелей, около 75%, встречалось у сортов Самсун, Юбилейный, Оха Парада, Берлей 21, Лехия. У остальных сортов отмечено наименьшее количество доминантных аллелей – около 50%. Установлено ненаправленное доминирование. Значения, превышающие родительские, имели гибриды 27 прямых и 6 обратных комбинаций скрещивания, промежуточные – 27 прямых и 22 обратных, меньшие - двух комбинаций. Все гибриды с сортами Иммуный 580 и Крупнолистный имели промежуточные, по сравнению с родительскими, значения признака. Донором на увеличение признака явился сорт Юбилейный.

В детерминации признака «площадь листа» участвовали генные системы с доминантными и аддитивными эффектами. Неаллельных взаимодействий не выявлено. Отмечена средняя степень доминирования, неполная по всем локусам. Все сорта содержали более 50% доминантных аллелей. Установлено ненаправленное доминирование. Значения, превосходящие родительские, были у гибридов 10 прямых и 10 обратных комбинаций скрещивания, промежуточные – 18 и 17 соответственно. Донорами на увеличение признака явились сорта Берлей 21 и Юбилейный. Гибриды сортов Иммуный 580 и Крупнолистный имели промежуточные, по сравнению с родительскими, значения признака.

Генные системы, определяющие длину вегетационного периода, (количество дней от посадки до цветения 50% растений) взаимодействовали по типу доминирования. Различия между коэффициентами регрессии были незначительными. Сорта Дюбек X и Оха Парада содержали более 75% доминантных аллелей. Большее значение признака определялось рецессивными генами. Более 50% рецессивных аллелей определено у сортов Крупнолистный, Берлей 21 и Лехия. Значения, превышающие родительские, отмечены у гибридов 11 прямых и 10 обратных комбинаций скрещивания, промежуточные – у 25 и 11 семей, меньшие – у 22 и 7 семей соответственно. Донором на увеличение вегетационного периода явился сорт Юбилейный, на уменьшение - Крупнолистный.

В таблице 3 представлена картина наследования в гибридных семьях F_1 по шести изученным признакам.

Таблица 3

Наследование хозяйственно-ценных признаков у гибридов F₁

Признаки	Гибриды	Количество гибридных семей F ₁ со средним значением признака			Математическая модель	Chi-квадрат	После суммирования данных прямых и обратных гибридов	
		Больше родительских	Промежуточными	Меньше родительских			Математическая модель/эмпирическое расщепление	Chi-квадрат
Высота растения	Прямые Обратные	40	16	-	3 : 1	0,38** 0,00**	3 : 1 / 61 : 22	0,10**
		21	17	-	3 : 1			
Количество листьев	Прямые Обратные	5	38	13	3 : 1	0,09** 0,76*	3 : 1 / 66 : 18	0,57*
		3	20	5	3 : 1			
Длина листа	Прямые Обратные	30	22	4	9 : 6 : 1	0,19** 1,58*	9 : 6 : 1 / 43 : 34 : 7	1,16** (X ² _{0,50} = 1,39) 0,62**
		13	12	3	9 : 6 : 1			
Ширина листа	Прямые Обратные	27	29	-	1 : 1	0,07** -	- -	- -
		6	22	-	-			
Площадь листа	Прямые Обратные	10	18	-	1 : 1 / 27 : 37	2,28* / 0,48* 1,28* / 0,09*	1 : 1 / 21 : 35 27 : 37 / 21 : 35	3,5 (X ² _{0,50} = 3,84) 0,50*
		11	17	-	1 : 1 / 27 : 37			
Вегетационный период	Прямые Обратные	11	25	22	9 : 7	0,79* 0,00*	9 : 7 / 57 : 29 3 : 1 / 57 : 29	3,51 3,48
		10	11	7	3 : 1			
	Прямые Обратные	10	28	18	3 : 1 / 9 : 7	1,52* / 3,06* 1,71* / 0,73*	3 : 1 / 56 : 28 9 : 7 / 56 : 28	3,11 3,70
		8	10	10	3 : 1 / 9 : 7			

Примечание: * - значимо на 10%-ном уровне; X²_{0,1} = 2,71; df = 1.** - значимо на 50%-ном уровне; X²_{0,5} = 0,45; df = 1.

Разбивка на классы учитывала три градации: больше максимального родительского значения, меньше минимального родительского значения, промежуточное значение. Хи-квадрат вычисляли отдельно по группам прямых и обратных гибридов, а также по объединенным эмпирическим данным.

Для признаков «высота растения», «количество листьев», «ширина листа» эмпирическое расщепление соответствовало моногенной модели на 10%-ном и 50%-ном уровне значимости. По признаку «длина листа» наблюдалось дигенное расщепление (рецессивный эпистаз). По признаку «площадь листа» наибольшее соответствие эмпирическому расщеплению показала трехгенная модель. Для вегетационного периода оценивали моно- и дигенные модели (комплементарный эпистаз), степень соответствия которым была на уровне $p > 0,05$.

Наиболее вероятным следует считать моногенное расщепление, которое достоверно соответствовало теоретической модели при анализе отдельных групп гибридов.

Результаты оценки нерасщепляющихся выравненных поколений представлены в таблице 4.

Таблица 4

Характеристика лучших линий перспективных сортов и гибридов

Линии и гибриды	Высота растений		Количество листьев		Размеры листьев среднего яруса			
					Длина		Ширина	
	X, см	V, %	X, см	V, %	X, см	V, %	X, см	V, %
Остролист 215 (ст.)	169	3,8	34	5,3	44	3,7	28	7,2
Крупнолистный 9	200	5,5	54	6,1	45	5,1	25	6,3
Юбилейный (ст.)	165	2,9	38	4,1	41	3,3	23	7,4
Крупнолистный 21А	180	3,7	43	4,2	39	3,4	22	6,4
Крупнолистный 23	179	3,2	45	5,7	39	2,1	24	4,5
Крупнолистный 16	207	4,7	39	4,2	40	2,3	24	4,6
Крупнолистный 17	173	3,3	35	6,5	41	6,7	25	7,2
F ₅ (Синта х Венки)	157	3,7	33	4,2	40	7,7	21	8,8
F ₆ (Синта х Венки)	155	4,6	35	4,6	45	9,1	26	11,7
F ₃ (Венки х Крупнолистный 20)	161	4,5	38	6,6	40	4,6	21	4,5
F ₄ (Венки х Крупнолистный 20 б, з)	177	5,2	39	3,5	43	2,9	23	6,4
F ₅ (Венки х Крупнолистный 20 б, з)	178	3,3	42	3,9	42	3,6	20	6,7
F ₄ (Гибрид F ₁ х Вирджиния)	183	5,2	41	6,8	42	3,1	20	4,9
F ₅ (Гибрид F ₁ х Вирджиния)	178	5,1	40	7,1	43	13,5	20	10,6
F ₅ (Гибрид F ₁ х Вирджиния)	180	4,2	44	6,8	45	7,1	24	8,2

Все крупнолистные сорта превышали стандарты (Остролист 215 и Юбилейный) по высоте растений и количеству листьев. Пределы варьирования для

линий сортов и гибридов составили: по высоте растений -173-207 см и 155-183 см, соответственно; по количеству листьев – 35-54 шт. и 33-44 шт., соответственно; по длине листа среднего яруса – 39-45 см и 40- 45 см, соответственно; по ширине листа среднего яруса – 22-25 см и 20-26 см, соответственно.

Вариация признаков внутри линий и гибридных комбинаций была незначительной (не более 13,5%). Определены лучшие по комплексу морфобиологических признаков линии сортов Крупнолистный 9, Крупнолистный 21А, Крупнолистный 23 и гибридные семьи пятого поколения.

Таким образом, для четырех хозяйственно ценных признаков (высота растения, количество листьев, длина и ширина листа) выявлена доля влияния генотипа на их изменчивость у сортов и гибридов F_1 ; установлен характер взаимодействия генных систем, определяющих проявление шести количественных признаков и направление доминирования. Выделены потенциальные сорта доноры для селекции на увеличение высоты растений (Иммунный 580м и Крупнолистный), длины листьев среднего яруса (Берлей 21 и Юбилейный), ширины листьев среднего яруса (Юбилейный), площади листа (Берлей 21 и Юбилейный), на уменьшение количества дней от посадки до цветения 50% растений (Крупнолистный). На уровне градаций, учитывающих величину признака в качественном сравнении с родительской, определён моногенный контроль ($p>0,10$) высоты растений, количества и ширины листьев, дигенный ($p>0,10$) – длины листьев и тригенный ($p>0,05$) – площади листьев.

В результате проведённых исследований было скорректировано проведение индивидуальных отборов и выделены четыре константные гибридные семьи F_5 и 10 лучших линий сортов Крупнолистный 9, Крупнолистный 21А и Крупнолистный 23, обладающих лучшими показателями хозяйственно-полезных признаков, перспективным генетическим потенциалом и комплексной устойчивостью к табачной мозаике, пероноспорозу, мучнистой росе, белой пестрице и бактериальной рябухе.

Литература

1. Методики селекционно-семеноводческих работ по табаку и махорке. Учебно-методическое пособие. - Краснодар, 2016. - 139 с.
2. Рокицкий, П.Ф. Биологическая статистика/П.Ф. Рокицкий. - Минск: Высшая школа, 1973. – С.127-230.