

УДК 582.926.2:575.22

В.Н. Кавцевич, кандидат биологических наук,
доцент кафедры ботаники и основ сельского хозяйства БГПУ;
Л.А. Тарутина, кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный
сотрудник ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»;
М.Н. Шаптуренко, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»;
Л.А. Мишин, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией
пасленовых культур РУП «Институт овощеводства»;
Л.В. Хотылева, доктор биологических наук, профессор, академик, главный
научный сотрудник ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»

ЭФФЕКТЫ ГЕНОТИПА И ЕГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ СО СРЕДОЙ У НОВЫХ ЛИНИЙ ТОМАТА *LYCOPERSICON ESCULENTUM* M.

Введение. Изучение относительной величины и типов действия генов и взаимодействия их со средой важно не только для понимания основных проблем генетического контроля развития признаков, но также для решения вопросов, связанных с построением эффективных программ селекции [1–2]. Сравнение генотипов, выращенных в разные годы или в разных местностях, показывает, что часто генотипические эффекты не являются постоянными, а варьируют в зависимости от условий выращивания. Выводы относительно генетической природы наследования признаков делаются на основе данных о фенотипе. Поэтому правильность их будет зависеть от того, насколько точно мы знаем состав фенотипической вариации [3]. Новые линии томата, полученные нами от генетически различных сортов, изучались в течение нескольких лет. Было установлено, что одна и та же линия проявляет себя неоднозначно в различных условиях среды. С другой стороны, различные линии дифференцированно реагируют на одну и ту же среду. Все это будет сказываться на общей фенотипической вариации линий. Та доля фенотипической вариации, которая возникает из-за несоответствия генетических и негенетических эффектов, и будет составлять генотипически-средовое взаимодействие, то есть тот случай, когда одна линия будет лучше другой в одной среде и хуже в другой [4]. В результате такого изменения относительной ранжировки линий уменьшается корреляция между генотипом и фенотипом и, следовательно, снижается достоверность выводов относительно природы наследования изучаемых признаков. Этот наиболее важный и очевидный эффект генотипически-

средового взаимодействия, который должен учитываться как при изучении механизмов наследственности, так и в селекции растений.

Цель работы – оценка и анализ роли среды и генотипа в общей изменчивости новых линий томата по ряду хозяйственно-ценных признаков, характеризующих продуктивность и скороспелость.

Объекты и методы исследований. В качестве исходного материала использовались 7 линий томата защищенного грунта Ф1/6-3, Ф2/6-1, Ф3/6-3, Ф4/6-2, Ф5/6-1, Ф6/6-2 и Ф7/6-1, полученные из сортов зарубежной селекции Moperou 161, Motelle, Morporum, IVT 1149, Purdu, Vetamold и Sterling Castle соответственно. Контролем служила среднеранняя линия Л-8, полученная из широко распространенного местного сорта Вежа. Выращивались линии в остекленных необогреваемых теплицах ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси» в четырехкратных полностью рендомизированных повторностях в течение 3-х лет (2007–2009 гг.). Анализировали основные компоненты продуктивности: массу, количество плодов с растения, среднюю массу плода за 12 сборов.

Для выявления и оценки относительной роли среды, генотипа и взаимодействия генотип-среды в общей изменчивости линий использовалась модель двухфакторного дисперсионного анализа со случайными факторами [5–6].

Результаты и их обсуждение. Дисперсионный анализ трех компонентов продуктивности в общем сборе восьми линий представлен в таблице 1. Поскольку повторности опыта

в данном случае не составляют фактора, то суммарное варьирование по повторностям в каждом году и взаимодействия повторностей с линиями использовались в качестве случайных отклонений, или ошибки выборочности, отнесенной к индивидуальному наблюдению в опыте σ_e^2 . Средние квадраты, обусловленные различиями между линиями, оказались высокосignификантными ($P < 0,01$) для всех представленных в таблице 2 признаков. Это указывает на то, что некоторые линии отличаются от остальных в среднем по трем годам и поэтому должны нести аллели с различными аддитивными эффектами (при условии, что неаллельные взаимодействия отсутствуют). Взаимодействие «линии x годы» также значимо, следовательно, аддитивные эффекты генов нестабильны в разные годы.

Фактор «годы» оказался несущественным для средней массы плода. Это говорит о том, что данный признак оказывается относительно стабильным при испытании линий в различных климатических условиях.

В нашем опыте были получены вполне убедительные свидетельства в пользу того, что между линиями (а также реакцией каждой линии на изменяющиеся условия среды) существуют определенные различия, доказанные с помощью F -критерия. Но критерий F сам по себе не указывает, каково количество таких различий. Будут ли средние величины признаков у каждой линии, представленные в таблице 2, отличаться от остальных средних, или же некоторые из них будут различаться несущественно? В нашем случае по каждому признаку между линиями имеется $(8 \times 7)/2 = 28$ разностей. Для оценки существенности разности между средними мы использовали метод, предложенный Дж. Снедекором [6]. Оценка различий между средними величинами производится путем определения разности D , которая существенна на 5 процентном уровне. Далее с ней сравниваются все 28 выборочных разностей, полученных в экспери-

менте. Величина D получается путем умножения ошибки средней s_x на множитель Q , который берется из соответствующей статистической таблицы. Он связан с числом градаций анализируемого фактора и числом степеней свободы случайных отклонений.

В нашем случае, например, для сравнения линий по массе плодов с растения, усредненной по 4 повторностям и 3 годам (последний столбец таблицы 1) $s_x = \sqrt{0,09/12} = 0,086$. При 8 сравниваемых линиях 8 и 72 степенях свободы случайных отклонений (таблица 1) величина $Q \approx 4,4$. Тогда

$$D = Q s_x = 4,4 \times 0,086 = 0,38.$$

Таким образом, если одна линия отличается от другой по массе плодов с растения на 0,38 кг, то различия между ними существенны на 5 процентном уровне значимости. Аналогично были получены существенные разности между линиями для сравнения по годам и по взаимодействиям «линия x год». Однако в этом случае количество сравниваемых линий = 24 и величина $Q \approx 5,3$. Кроме того, $s_x = \sqrt{0,09/4} = 0,148$. Следовательно, $D = Q s_x = 5,3 \times 0,148 = 0,78$ (таблица 1).

Как видно из таблицы 2, анализируемые линии различались по всем признакам, как в отдельные годы испытания, так и в среднем по трем годам. Линия Л – 8 белорусской селекции, послужившая родительской формой ряда высокогетерозисных гибридов, была принята в качестве контроля, с которым сравнивались остальные линии. По массе плодов с растения ни одна из новых линий не превзошла контроль. По признаку «количество плодов с растения» лучшими линиями оказались Ф2/06-1 и Ф4/06-2, которые в среднем за три года достоверно превосходили Л – 8. Однако взаимодействие «линия x год» было высоко значимым у этих линий. Так, Ф2/06-1 в 2007 г. достоверно превосходила контроль, а в 2008 и 2009 гг. была на уровне контроля. А линия Ф4/06-2, наоборот, была более урожайной в 2009 г.

Таблица 1 – Дисперсионный анализ компонентов продуктивности 8 линий томата, испытанных в течение трех лет

| Причина изменчивости | Степени свободы | Средние квадраты | | | Ожидаемые средние квадраты (модель случайных факторов) |
|----------------------|-----------------|-------------------------|------------------------------|---------------------|---|
| | | масса плодов с растения | количество плодов с растения | средняя масса плода | |
| Общая | 95 | | | | |
| Линии | 7 | 3,58** | 1649,0** | 3197,0** | $\sigma_e^2 + 4\sigma_{\text{линии} \times \text{годы}}^2 + 24 \sigma_{\text{линии}}^2$ |
| Годы | 2 | 3,17** | 840,4** | 50,2 | $\sigma_e^2 + 4\sigma_{\text{линии} \times \text{годы}}^2 + 32 \sigma_{\text{годы}}^2$ |
| Линии x годы | 14 | 0,44** | 139,8** | 161,9** | $\sigma_e^2 + 4\sigma_{\text{линии} \times \text{годы}}^2$ |
| Случайные отклонения | 72 | 0,09 | 22,4 | 48,5 | σ_e^2 |

Таблица 2 – Компоненты продуктивности 8 линий томата в общем сборе плодов, усредненные по 4-м повторностям

| Линия | Год | | | |
|--------------------------------------|------|------|------|---------|
| | 2007 | 2008 | 2009 | Средняя |
| Масса плодов с растения | | | | |
| Ф1/6-3 | 2,31 | 1,48 | 1,51 | 1,77 |
| Ф2/6-1 | 3,06 | 2,06 | 1,60 | 2,24 |
| Ф3/6-3 | 1,54 | 1,33 | 0,97 | 1,28 |
| Ф4/6-2 | 2,61 | 2,12 | 3,16 | 2,63 |
| Ф5/6-1 | 2,29 | 1,97 | 1,76 | 2,01 |
| Ф6/6-2 | 2,42 | 1,58 | 1,54 | 1,85 |
| Ф7/6-1 | 1,58 | 1,11 | 1,41 | 1,36 |
| Л-8 (контроль) | 3,03 | 2,57 | 2,76 | 2,79 |
| Существенная разность между средними | 0,78 | 0,78 | 0,78 | 0,38 |
| Количество плодов с растения | | | | |
| Ф1/6-3 | 49,8 | 33,0 | 30,5 | 37,8 |
| Ф2/6-1 | 63,8 | 48,7 | 34,7 | 49,1 |
| Ф3/6-3 | 21,0 | 16,3 | 16,5 | 17,9 |
| Ф4/6-2 | 48,9 | 44,7 | 54,0 | 49,2 |
| Ф5/6-1 | 23,0 | 21,7 | 20,3 | 21,7 |
| Ф6/6-2 | 38,3 | 27,0 | 28,3 | 31,2 |
| Ф7/6-1 | 33,8 | 22,7 | 31,0 | 29,2 |
| Л-8 (контроль) | 46,0 | 42,7 | 34,8 | 41,2 |
| Существенная разность между средними | 12,5 | 12,5 | 12,5 | 6,0 |
| Средняя масса плода | | | | |
| Ф1/6-3 | 47,0 | 44,9 | 49,4 | 47,1 |
| Ф2/6-1 | 48,5 | 42,6 | 46,2 | 45,8 |
| Ф3/6-3 | 74,5 | 82,1 | 60,5 | 72,4 |
| Ф4/6-2 | 53,7 | 47,3 | 58,2 | 53,1 |
| Ф5/6-1 | 98,9 | 90,3 | 87,6 | 92,3 |
| Ф6/6-2 | 59,5 | 58,2 | 54,6 | 57,4 |
| Ф7/6-1 | 46,2 | 48,6 | 45,6 | 46,8 |
| Л-8 (контроль) | 66,3 | 61,0 | 79,1 | 68,8 |
| Существенная разность между средними | 18,4 | 18,4 | 18,4 | 8,8 |

Самой крупноплодной линией была Ф5/6-1 (таблица 2): средняя масса плода у нее во все годы испытания была около 100 г. По этому признаку взаимодействие «линия x год» было отмечено только у Ф3/6-3.

В последнем столбце таблицы 1 приведены ожидаемые средние квадраты, или дисперсии, обусловленные различными факторами, влияние которых на фенотипическую изменчивость признака изучается в дисперсионном анализе. В нашем случае это генотипические различия между линиями ($\sigma^2_{\text{линии}}$), влияние года выращивания ($\sigma^2_{\text{годы}}$) и взаимодействие «линия x год» ($\sigma^2_{\text{линии} \times \text{годы}}$). Приравняв ожидаемые средние квадраты к средним квадратам, полученным в эксперименте, например, для признака «масса плодов с

растения» мы рассчитываем эти варианты следующим образом:

$$\sigma^2_{\text{линии}} = (3,58 - 0,44)/24 = 0,13;$$

$$\sigma^2_{\text{годы}} = (3,17 - 0,44)/32 = 0,085;$$

$$\sigma^2_{\text{линии} \times \text{годы}} = (0,44 - 0,09)/4 = 0,088;$$

$$\sigma_e^2 = 0,09.$$

В зависимости от относительной величины вариантов главных факторов и вариантов взаимодействия должны изменяться и схемы проведения испытания линий на различных этапах селекционного процесса. Знание различных компонентов вариантов позволяет рационально распределить возможности при выборе оптимального количества повторностей, лет и местностей (если таковые имеются).

Как показано в работе [7], фенотипическую вариансу среднего значения признака у линии можно представить так:

$$\begin{aligned} \text{Var } x &= \sigma_{\text{линии}}^2 + \sigma_{\text{линии} \times \text{годы}}^2 / m + \sigma_e^2 / cm = \\ &= 0,085 + 0,088/3 + 0,09/12 = \\ &= 0,085 + 0,029 + 0,007 = 0,12. \end{aligned}$$

В этой формуле объединены оценки всех компонентов дисперсии с коэффициентами, зависящими от числа повторностей и лет испытания. Поэтому, зная оценки этих компонентов, можно так распределить s и m , чтобы фенотипическая дисперсия линий $\text{Var } x$ была наименьшей. Аналогично можно подсчитать оптимальное число растений в повторности, характеризующих генотипы линий, чтобы получить желаемый уровень стандартной ошибки. При этом необходимо учитывать, что изменения числа растений, а также s и m будут оказывать влияние и на стандартную ошибку. В нашем случае, как видно из формулы, увеличение количества повторностей каждой линии будет относительно малоэффективным способом снижения фенотипической дисперсии. В то же время при наличии существенных генотипически-средовых взаимодействий увеличение количества лет, в течение которых предполагается испытывать линии, может дать значительный эффект. Но, к сожалению, это сделать гораздо сложнее, чем увеличить число повторностей. Следовательно, необходимо остановиться на какой-то оптимальной схеме испытания. В качестве таковой для наших линий, возможно, лучшей оказалась бы схема из трех повторностей и шести лет. При такой схеме фенотипическая дисперсия линий была бы максимально приближена к генотипической.

Выводы. Данные, полученные с использованием модели двухфакторного дисперсионного анализа со случайными факторами, показали наличие достоверных различий по

основным компонентам продуктивности не только между линиями томата, полученными от разных сортов, но также и по реакции каждой линии на изменяющиеся условия среды. Предложена наиболее оптимальная схема планирования эксперимента, при которой фенотипическая дисперсия линий может быть максимально приближена к генотипической дисперсии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кильчевский, Л.В. Генотип и среда в селекции растений / А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева. – Минск: Наука и техника, 1989. – 191 с.
2. Heterosis for grain yield and other agronomic traits in foxtail millet / M.M. Siles, W.K. Russell, D.D. Baltensperger // Crop Science. – 2004. – Vol. 44. – P. 1960–1965.
3. Lamkey, K.L. Quantitative Genetics of Heterosis / K.L. Lamkey, J.W. Edwards perger (ets) // Genetics and exploitation of heterosis in crops. – Madison (Wisconsin, USA), 1999. – P. 31–48.
4. Хотылева, Л.В. Взаимодействие генотипа и среды (методы оценки) / Л.В. Хотылева, Л.А. Тарутина. – Минск: Наука и техника, 1982. – 109 с.
5. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 351 с.
6. Снедекор, Дж. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии / Дж. Снедекор. – М., 1961. – С. 240–242.
7. Rasmusson, D.C., Lambert J.W. Variety x environment interaction in barley variety tests / D.C. Rasmusson, J.W. Lambert // Crop Sci. – 1961. – Vol. 1. – P. 261–262.

SUMMARY

Model of variance analysis with random factors used to study genotypic differences in 8 lines of tomato grown in 3 years. In order to approximate the phenotypic variance to the genotypic variance, it is necessary to plan an experiment with 3 replications and 6 years of cultivation.

Поступила в редакцию 28.03.2011.