

ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВАРИАЦИИ И КОВАРИАЦИИ ПОЛИГЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА.

А.Б.Дьяков

Отдел генетики и физиологии, Всесоюзный научно-исследовательский институт масличных культур им. В.С.Пустовойта, Филатова 17, 350038 Краснодар, СССР.

РЕЗЮМЕ

Новый подход к анализу признаков продуктивности обеспечивает более детальное расчленение их дисперсий. Показано, что при селекции может быть использована лишь небольшая доля даже генотипической изменчивости. Выявленная ортогональность регрессий одних и тех же пар признаков под действием разных причин их ковариации позволяет не только получать нетрадиционную информацию о совокупностях генотипов, но и судить о ценности отдельных генотипов по соотношениям признаков их фенотипов.

SUMMARY

New approach to the analysis of productivity characters ensures more detailed dismemberment of their dispersions. It is shown that only a small part of even genotypic variability can be used in breeding process. Revealed regression orthogonality of one and the same pairs of characters under the influence of different causes of their covariation permits not only to obtain nontraditional information about genotype totality but also to judge of value of individual genotypes according to the character relationship of their phenotypes.

ВВЕДЕНИЕ

Ранее нами было установлено, что физиологической основой повышения урожая масла при селекции подсолнечника является усиленное деление запасящих жир клеток семян до начала налива их за счет повышенной аттрагирующей способности соцветий. Такие изменения не были связаны с генотипическими различиями по накоплению жира на одну клетку семядолей и по урожаю белка с гектара обычных по густоте полевых посевов. Эти и некоторые другие ограничения обуславливают строго определенный характер ковариации признаков продуктивности и качества семян. Однако для иных причин ковариации тех же признаков (таких как различия генотипов по продолжительности вегетации, по конкурентоспособности и так далее) свойственны другие ограничения. Поэтому были изучены особенности ковариаций признаков продуктивности и качества семян подсолнечника, обусловленные разными причинами вариации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований служили растения различных гетерозиготных сортов-популяций подсолнечника: высоко- и низкомасличных, а также различающихся по продолжительности вегетационного периода. С целью изучения внутривидовой вариации признаков в вегетационных сосудах на 6,5 кг почвы выращивали в равных условиях питания и водоснабжения по одному растению в сосуде, при этом исключалось и фенотипическое проявление различий по конкурентоспособности. Средовые различия по плодородию почвы или конкурен-

тоспособности имитировали внесением разных доз азотного удобрения или изменением количества почвы на сосуд. При необходимости элиминации всех типов внутрипопуляционной изменчивости усредняли показатели, замеренные на 12 и более растениях. В полевых опытах для исключения проявлений генотипических и средовых различий по конкурентоспособности, а также внутрипопуляционной вариации усредняли показатели большого числа растений, выращенных на полевых деланках с защитными рядами. Средовые различия по конкурентоспособности создавали путем разного срока посева семян в соседние гнезда, кроме того силу конкурентного стресса изменяли выращиванием растений при густотах посевов 2 и 4 растения на 1 кв.м. Сравнительными испытаниями генотипов на фоне таких же густот выявляли их различия по реакции на увеличенную площадь в посевах. Проявление генотипических различий по конкурентоспособности изучали путем сравнения результатов испытания сортов в чистых и смешанных посевах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основе анализа результатов большого числа полевых и вегетационных опытов разработана система формул, описывающих законы ковариации основных хозяйственных признаков подсолнечника. К числу этих формул относятся следующие:

$$Y = \frac{100cdz}{x} \quad (1), \quad U = \frac{A(x-cdz)}{x} \quad (3), \quad W = \frac{100W}{KW+cdz} \quad (4),$$

$$W = a(x-cdz) \quad (2),$$

- где Y - содержание сырого белка в сухих семенах, %;
 U - содержание масла в сухих семенах, %;
 W - содержание масла в семенах в г на растение или в ц/га;
 x - урожай сухих семян в г растение или в ц/га;
 z - количество доступного азота в почве, г на растение или ц/га;
 d - доля поступающего в семена азота от количества доступного азота в почве;
 c - коэффициент пересчета азота в сырой белок (с=6,25);
 A - содержание масла в безазотистой фракции семян, %;
 $a = \frac{A}{100}$; $K = \frac{100}{A}$.

Для значений параметров d, c, A, a и K этих формул характерны лишь очень малые средовые и генотипические вариации, которыми при решении проблем селекции подсолнечника можно пренебречь (хотя желательны поиски генотипов с повышенным значением параметра d). Поэтому приведенные формулы описывают фенотипическую ковариацию перчисленных признаков в таких ситуациях, когда переменными величинами являются как x, так и z. При этом причиной доступности азота может быть не только неодинаковое его содержание в почве, но и различия генотипов по конкурентоспособности в сомкнутых посевах или по способности к освоению свободной площади в несомкнутых посевах. При этом обычно с повышением доступности азота (z) в той или иной мере увеличивается урожай семян (x), что определяет характер средовых или конкурентных ковариаций показателей урожайности и состава семян. В таких случаях типичны отрицательные ковариации масляности семян с урожаями семян и масла и положительная связь процента белка в семенах с урожаем семян. При полевых испытаниях сортов и гибридов или при изучении генотипов в вегетационных опытах исключается фенотипическое проявление различий по конкурентоспособности и реакции на свободную площадь, обеспечиваются равные условия азотного питания, поэтому в правой части приведенных формул остается лишь одна переменная величина x.

Такое наложение ограничений на вариацию z приводит к смене знаков ковариаций. Из формул (1), (3) и (4) следует, что генотипические различия по урожайности, не связанные с изменением доступности азота (различия генотипов по аттрагирующей способности соцветий, по продолжительности вегетационного периода и другим особенностям), обуславливают положительную ковариацию масличности с урожаем семян и масла, но отрицательную — между процентным содержанием белка и урожаем семян за счет эффекта "разбавления" азота. В качестве примера такой ортогональности средовой и генотипической ковариаций представлены результаты вегетационного опыта (рис.1). На графике генотипическая регрессия процента белка на урожай семян построена по показателям выращенных в равных условиях по одному в сосуде отдельных растений четырех гетерозиготных сортов-популяций подсолнечника, контрастных по этим признакам. Соответствующие точки разбросаны вдоль гиперболы, описывае-

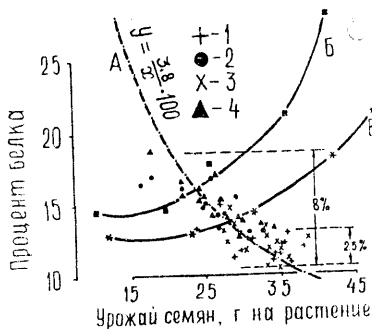


Рис.1. Генотипическая (А) и обусловленные изменением дозы азота (Б и В) регрессии относительного содержания белка в семенах на урожай семян высокомасличных (А1 и В — ВНИИМК 8931, А3 — Передовик) и низкомасличных (А2 и Б — Круглик А-41, 4 — Фуксинка 62) сортов подсолнечника (данные вегетационного опыта).

мой формулой (1) при условии практически равного в среднем для высоко- и низкобелковых генотипов урожая белка семян $b = cdz \approx \text{const} \approx 3,8$ г/растение, из чего следует также, что $z \approx \text{const}$ (рис.1, А). Совершенно иной вид имеют регрессии тех же признаков, если они обусловлены различиями по доступности азота для растений (рис.1, Б и В, каждая точка — среднее из 12 повторностей опыта, в котором растения двух сортов выращивали при пяти уровнях азотного питания). Общий размах изменчивости процентного содержания белка в представленной на графике (рис.1, 2, 3, и 4) популяции, составленной из растений четырех сортов, равен 8% (от 10,5 до 18,5%). Однако отбор на высокий процент белка нет смысла вести среди самых высокобелковых генотипов, так как в равных условиях они не имеют преимущества по урожаю белка перед растениями низкобелковых, но высокоурожайных сортов. Если же вначале отобрать самые высокоурожайные растения, то разброс белковости у них составит лишь 2,5% (от 10,5 до 13,0%), а эта величина близка к сумме ошибок опыта, отбора проб и анализ. Принципиально же важным является то, что как минимум 5,5% (то есть 8,0 - 2,5) размаха вариации признака составляет селекционно бесполезную, хотя и генетически обусловленную часть изменчивости, так как именно в этой области рассеяны точки высокобелковых генотипов. Еще более усложняется ситуация при таком отборе среди растений полевого посева, где селекционно бесполезная положительная генотипическая ковариация этих признаков за счет разной конкурентоспособности и других подобных причин изменчивости порождает иллюзию возможности рекомбинации высоких уровней урожайности и белковости семян. В полевом опыте обнаруживается также положительная ковариация между крупностью семян и их числом в среднем на одну корзину в том

случае, если причиной изменчивости являются фенотипические различия по конкурентоспособности за счет неодновременности появления всходов соседних растений и разных расстояний между растениями (рис.2, В). Уникальной особенностью подсолнечника является то, что крупность его семян чувствительна к конкурентному стрессу почти в такой же мере, как и их число на растение. Такая конкурентная ковариация этих признаков в широких пределах аппроксимируется прямолинейной регрессией, причем отклонения точек невелики при

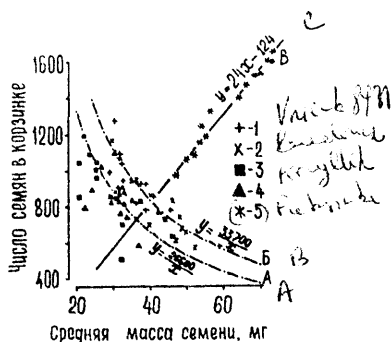


Рис.2. Обусловленные разными причинами ковариации числа и крупности семян подсолнечника:
 А и Б - компенсационная изменчивость, проявляющаяся при выращивании в равных условиях по одному в сосуде растений гетерозиготных сортовых популяций (Б - высокомасличные сорта: 1 - ВНИИМК 8931, 2 - Передовик; А - низкомасличные сорта: 3 - Круглик А-41, 4 - Фуксинка 62);
 В, 5 - конкурентная изменчивость усредненных показателей групп растений ($n > 60$) вследствие разной густоты полевых посевов и стартовых различий конкурентов по времени появления всходов (сорт Передовик).

усреднении выборок по 60 и более растений каждого варианта. Принципиально иной характер ковариаций между теми же признаками наблюдается в том случае, если исключить фенотипическое проявление различий по конкурентоспособности путем выращивания по одному растению в вегетационных сосудах при равных условиях питания и водоснабжения (рис.2, А и Б). При равной доступности внешних ресурсов выявляется компенсационная ковариация величин крупности и числа семян, которая описывается гиперболой - линиями равного урожая. Эта ковариация частично обусловлена генотипическими различиями растений изученных гетерозиготных популяций, однако даже при свободном переопылении растений не наблюдается выщепления генотипов с максимальной экспрессией и числа, и крупности семян одновременно, что объясняется ограниченностью внутренних ресурсов растений. В то же время компенсационные регрессии числа семян на их крупность, построенные по точкам растений низкомасличных (рис.2, А) и высокомасличных (рис.2, Б) сортов, не совпадают. Разница между их уровнями определяется генотипическими различиями старых и современных сортов, отражает результаты многолетней работы академика В.С.Пустовойта. Специальными исследованиями мы показали, что такая селекционно полезная изменчивость признаков продуктивности подсолнечника обусловлена разнообразием генотипов по аттрагирующей способности соцветий. На графике (рис.2, А и Б) видно, что обусловленные этой причиной сдвиги числа и крупности семян подсолнечника значительно меньше селекционно бесполезных компонент вариации этих же признаков вследствие их компенсационной или конкурентной изменчивости.

Наиболее хорошо наследуется та часть дисперсии урожайности растений подсолнечника, которая обусловлена генотипическими различиями по продолжительности вегетационного периода. Однако эта доля генотипической дисперсии признаков продуктивности тоже селекционно бесполезна, так как в процессе селекции необходимо повышать урожайность без удлинения вегетации. При выращивании на полевых участках с защитными рядами разных сортов подсолнечника их различия

ям по длине вегетации в I день соответствует усредненная разница по урожаю семян от 0,8 до 2,7 г на растение (рис.3,А, I и 3,Б,6).

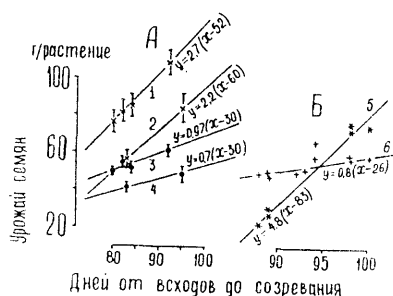


Рис.3. Регрессии урожаев семян растений разных сортов подсолнечника на число дней от всходов до созревания:

А - высокомасличные (I и 3) и низкомасличные (2 и 4) сорта выращены при густотах полевых посевов 2 (I и 2) и 4 (3 и 4) растений на I кв.м;

Б - разные по длине вегетации сорта выращены в чистых (6) и в смешанных (5) полевых посевах.

При испытании таких же генотипов в условиях редких посевов (рис.3,А, I) или смешанных посевов (рис.3,Б, 5) значения коэффициентов регрессии резко возрастают за счет фенотипического проявления обусловленных длиной вегетации генотипических различий по реакции растений на увеличенную площадь в посевах или по конкурентоспособности соответственно. Вклады этих двух причин вариации в генотипическую дисперсию урожайности растений селекционно бесполезны вследствие того, что они не оказывают влияния на уровень урожайности оптимально загущенных достаточно больших по площади полевых посевов. И в этой системе координат уровни урожайности старых низкомасличных сортов подсолнечника (рис.3,А, 2 и 4) расположены достоверно ниже соответствующих линий регрессии, построенных по результатам испытаний современных сортов (рис.3,А, I и 3). Из этого следует, что в процессе селекции отбор на высокую аттрагирующую способность соцветий привел к повышению урожайности без удлинения вегетации. Это свидетельствует о независимости и аддитивности вкладов этих двух компонент изменчивости в суммарную генотипическую дисперсию урожайности.

Селекционно полезные генотипические сдвиги урожайности, обусловленные различиями по аттрагирующей способности соцветий, можно выявить и в других системах признаковых координат. Например, вследствие усиленной аттракции резервных веществ из листьев, стеблей, цветоложа корзинок их сухая масса к концу налива семян существенно снижена у растений современных высокомасличных сортов по сравнению со старыми популяциями. По этой причине, а также вследствие уменьшенной сухой массы плодовых оболочек семян, увеличение урожая семян в процессе селекции подсолнечника сопровождалось повышением значений уборочного индекса. Поэтому, в частности, при выращивании в равных условиях по одному в сосуде растений высоко- и низкомасличных гетерозиготных популяций, близких по длине вегетации, обнаруживается отрицательная, обусловленная различиями генотипов по аттрагирующей способности соцветий ковариация урожая семян и массы сухого стебля (рис.4, 4 и 5). Если же внутрипопуляционная генотипическая изменчивость элиминируется путем усреднения данных (при $n = 12$), а средняя вариация создается путем изменения количества почвы в сосудах (рис.4, I) или доз азотного удобрения (рис.4, 2), то повышение урожая семян сопровождается увеличением массы стебля, то есть наблюдается положительная ковариация между теми же признаками. Под влиянием этих двух причин изменчивости, имитирующих соответственно эффекты разной конкурентоспособности растений и нестроты плодородия почвы, точки на графике сдвигаются вдоль одной общей экологической линии регрессии урожая семян и массы стебля. Такая ортогональность экологической и се-

A. correlation
 effect of previous vegetation
 a. attractive ability of seeds

лекционно полезной генотипической компонент фенотипической ковариации этих признаков позволяет значительно повысить надежность идентификации желательных генотипов по фенотипическим показателям растений гетерозиготных популяций. Однако прямой отбор по величине отношения "семена:стебель" неэффективен по следующим причинам. Во-первых, вследствие непрямолинейности экологической регрессии (рис.4, 1 и 2) в качестве критерия отбора лучше использо-

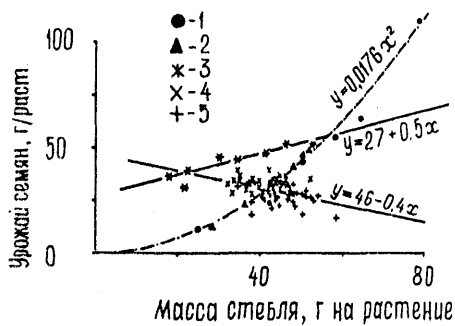


Рис.4. Регрессии урожая семян на массу сухого стебля растений подсолнечника, обусловленные изменением количества почвы от 2 до 20 кг/сосуд (1, сорт ВНИИМК 8931), доз азота от 77 до 1077 мг на 6,5 кг почвы в сосуде (2, сорт ВНИИМК 8931), различиями сортов по длине вегетации (3) и разнообразием генотипов по аттрагирующей способности семян (особи гетерозиготных популяций: 4 - ВНИИМК 8931; 5 - Круглик А-41. Вегетационный опыт, каждая точка - показатель одного растения (4 и 5) или среднее из 12 повторностей (1, 2 и 3).

вать величины отклонений от этой регрессии. Во-вторых, генотипическая, но селекционно бесполезная регрессия урожая семян на массу стебля, обусловленная разнообразием генотипов по продолжительности вегетационного периода, проходит выше начала координат, то есть чем скороспелее генотип, тем выше его уборочный индекс, хотя урожай с гектара при этом снижается (рис.4, 3). Поэтому перед отбором по соотношению масс семян и стебля популяцию надо расчленить на группы одинаковых по темпам развития растений. В-третьих, при таком отборе нельзя также сравнивать растения разных фенотипических классов по длине стебля, если популяция полиморфна по большому гену, контролирующим этот признак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование нового подхода к изучению количественной изменчивости признаков продуктивности растений и качества их семян позволяет получать информацию, которую не дают традиционные методы биометрической генетики. В частности, принципиально важным является понимание того, что некоторые компоненты генотипической вариации являются бесполезными для селекции даже в том случае, если они хорошо наследуются потомками. Полуколичественные оценки свидетельствуют о большом суммарном вкладе селекционно бесполезных компонент вариации как в фенотипическую, так и в генотипическую дисперсию хозяйственных количественных признаков подсолнечника. Это ставит под сомнение надежность прогнозов в селекции, основанных на использовании коэффициентов наследуемости, вычисленных традиционными методами. Развиваемый подход на основе явления ортогональности ковариаций признаков позволяет не только вычленять и оценивать вклады разных причин в вариацию признаков в популяциях, но обеспечивает также повышение надежности идентификации желательных генотипов по показателям их фенотипов. Такой подход соответствует принципам изучения полигенных признаков, сформулированным академиком Н.И. Вавиловым.