

УДК 575.167: 634.8.093

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
АДДИТИВНЫХ И ДОМИНАНТНЫХ
ГЕНОВ И ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ
СО СРЕДОЙ У КОМБИНАЦИЙ
СКРЕЩИВАНИЯ СЕМЕННЫХ
И БЕССЕМЯННЫХ СОРТОВ
ВИНОГРАДА**

Венелин Ройчев Ройчев
д-р с.-х. наук, профессор

*Аграрный университет,
Пловдив, Болгария*

Целью настоящего исследования является выявление научно-обоснованной и комплексной характеристики важнейших генетических параметров, связанных с экспрессивностью аддитивных и доминантных генов и их взаимодействием со средой, по разным признакам и комбинациям скрещивания семенных и бессемянных сортов винограда. Проводился анализ аддитивных и доминантных генов и их взаимодействия со средой. Методика проведения генетического анализа учитываемых признаков и математические модели обработки данных дают возможность объективного проведения этого анализа. В течение двухлетнего периода велся гибридологический учет по 21 количественному признаку, которые распределились в четыре группы. В целях выявления степени устойчивости аддитивных и доминантных генов были использованы степени значений K_1 и K_2 : высокая – до 10 %, сравнительно высокая – до 30 %, средняя – до 50 %, неустойчивая – до 70 % и очень неустойчивая – свыше 70 %. Были выявлены комбинации, обладающие максимальной селекционной ценностью признаков, коррелирующих с фенологией, действительной плодоносностью растений винограда и ботаническими особенностями грозди и ягод. Высокая и сравнительно высокая устойчивость доминантных генов,

UDC 575.167: 634.8.093

**GENETIC ANALYSIS
OF ADDITIVE AND DOMINANT
GENES AND THEIR
INTERACTION WITH
ENVIRONMENT OF CROSSE
COMBINATIONS BETWEEN
SEEDED AND SEEDLESS VINE
CULTIVARS**

Venelin Roychev
Dr. Sci. Agr., Professor

*Agricultural University,
Plovdiv, Bulgaria*

The purpose of this research is detection of the scientifically based and complex characteristic of the major genetic parameters correlated with expressivity of additive and dominant genes and their interaction with environment on different signs and crossing combinations of seed and seedless grapes varieties. The analysis of additive and dominant genes and their interaction with environment was carried out. The technique of genetic analysis of registered traits and mathematical models of data processing give the chance on objectivity of this research. During two-year period the hybridological study was kept on 21 quantitative traits which were distributed in four groups. For identification of stability degree of additive and dominant genes the degrees of K_1 and K_2 values were used: the high degree – to 10%, rather high – to 30%, average – to 50%, unstable – to 70% and very unstable – over 70%. The combinations with maximal breeding value of traits correlated with phenology, actual vine fertility of grapes plants and botanical features of bunches and berries have been determined. The high and rather high stability of dominant genes combined with low variability

сочетаемая с низкой вариабельностью, обнаружена лишь на отдельных скрещиваниях. У всех скрещиваний наблюдается сравнительно высокая селекционная ценность и относительно слабая вариабельность признаков, связанных с ботаническим описанием ягод. Устойчивость аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, преимущественно высокая. Генетический потенциал аддитивных генов отличается большой селекционной ценностью и малой вариабельностью. Почти по всем признакам и скрещиваниям в генотип-средовом взаимодействии установлено сравнительно более сильное проявление аддитивных эффектов генов.

Ключевые слова: ГЕНОТИП-СРЕДА, КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ, ВАРЬИРОВАНИЕ, ПОКОЛЕНИЕ F₁, КОМБИНАЦИИ СКРЕЩИВАНИЯ, СЕМЕННЫЕ И БЕССЕМЯННЫЕ СОРТА ВИНОГРАДА

have been found only in a few combinations of crossings. All crossings have a rather high breeding value and rather weak variability of the traits correlated with the botanical description of berries. Stability of the additive and dominant genes interacted with environment is, mainly high. Genetic potential of additive genes is distinguished by the great breeding value and slight variability. The additive gene effects are manifested comparatively stronger in the genotype-environment interactions in almost all traits and crosses.

Key words: GENOTYPE-ENVIRONMENT, QUANTITATIVE TRAITS, VARIABILITY, F₁ PROGENY, CROSSE COMBINATIONS, SEEDED AND SEEDLESS VINE CULTIVARS

Введение. Эффективность селекционного процесса и выведение новых столовых бессемянных и семенных сортов винограда тесно связана с характеристикой наследственных и не наследственных компонентов у качественных и количественных признаков. Особенно важными, в такого рода исследованиях являются генетические и генотип-средовые эффекты аддитивных и доминантных генов. В селекционной работе соответствие доминантной модели является благоприятным условием, так как оно по существу позволяет проводить отбор генотипов по фенотипу [1].

У количественных признаков эффекты доминантных генов классифицируются в качестве не вполне доминантных, сверхдоминантных, обладающих положительным и отрицательным гетерозисом. В целях оценки доминантной модели следует комбинировать данные о родительских сортах и F₁ [2]. Методика проведения генетического анализа учетных признаков и математические модели обработки данных дают возможность объек-

тивного определения аддитивных и доминантных эффектов генов и их взаимодействия со средой, связанных с повышением результатов селекционного процесса [3-10].

Целью настоящего исследования является выявление научно-обоснованной и комплексной характеристики важнейших генетических параметров, связанных с экспрессивностью аддитивных и доминантных генов и их взаимодействием со средой, по разным признакам и комбинациям скрещивания семенных и бессемянных сортов винограда.

Объекты и методы исследований. Исследования проводились на выборке из семи комбинаций скрещивания семенных и бессемянных сортов винограда из F_1 – Супер ран Болгар х Русалка, Супер ран Болгар х Русалка 1, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау, Супер ран Болгар х Руби сидлес, Армира х Русалка 1, Хибрид 28-13 х Русалка, Болгар х Русалка 1.

В течение двухлетнего периода велся гибридологический учет по 21 количественному признаку, которые распределялись в четыре группы: I – фенологические признаки (сутки) – распускание почек, цветение, массовое цветение, созревание ягод и периоды: распускание почек-цветение-созревание ягод-техническая спелость винограда; II – действительная плодоносность: коэффициент плодоношения на побег, коэффициент плодоношения на главный побег, коэффициент плодоношения на плодоносный побег, коэффициент плодоношения на сучок замещения; III – ботаническое описание грозди: длина грозди (см), ширина грозди (см), индекс формы грозди, масса грозди (g), IV – ботаническое описание ягод: длина ягод (mm), ширина ягод (mm), индекс формы ягоды, вес 100 ягод (g), горошение ягод (%) [11]. Экспрессивность аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, подвергалась анализу с помощью определения аддитивных (**d**) и доминантных (**h**) эффектов, выраженных коэффициентами $K_1=gd/d \%$ и $K_2=gh/h \%$ (**gd** и **gh** - аддитивные и доминантные эффекты генов, взаимодействующих со средой).

При $K_1=0$, $K_2=0$ гены характеризуются как устойчивые, а при $K_1>0$ и $K_2>0$ - как неустойчивые, причем степень их устойчивости обуславливается процентным соотношением вышеуказанных коэффициентов. Применение этих показателей дает возможность оценки каждой комбинации скрещивания и составления сравнительной характеристики.

В целях выявления степени устойчивости аддитивных и доминантных генов были использованы степени значений K_1 и K_2 : высокая – до 10 %, сравнительно высокая – до 30 %, средняя – до 50 %, неустойчивая – до 70 % и очень неустойчивая – свыше 70 %. Оценка аддитивных и доминантных эффектов выражалась с помощью коэффициента $K=d/m$ % (m – среднее фенотипическое значение признака по всем средам), отражающего селекционную ценность. Варьирование признаков по скрещиваниям вычислялось по среднему квадратному уравнению – σ_k .

Обсуждение результатов. Экспериментальные данные табл. 1 показывают относительные эффекты генов по двум группам признаков и их средние значения по комбинациям скрещивания. Это дает возможность лучше разграничить комплексный эффект их селекционной ценности от эффектов аддитивных и доминантных генов, выражаемых и сравниваемых только со значениями K , K_1 и K_2 . Самыми высокими значениями селекционной ценности из **I группы** фенологических признаков отличились скрещивания Супер ран Болгар х Руби сидлес – 12,41 % и средним квадратным отклонением $\sigma_k=11,83$, за ним следуют Болгар х Русалка 1 – 10,32 % и 8,33, Супер ран Болгар х Русалка 1 – 9,01 % и 6,04. У остальных скрещиваний эти значения относительно более низкие.

Среднее квадратичное отклонение по всем комбинациям скрещивания – от 1,29 до 11,83, что показывает относительно низкую вариабельность по признакам генетического потенциала этого показателя. Величина коэффициента K_1 , выражающего относительную устойчивость аддитивных

генов, показывает некоторое разнообразие, причем у Супер ран Болгар х Русалка, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау, Хибрид 28-13 х Русалка и Армира х Русалка 1 они являются неустойчивыми, у Супер ран Болгар х Русалка 1 и Болгар х Русалка 1 – среднеустойчивыми, а у Супер ран Болгар х Руби сидлес – сравнительно высокоустойчивыми.

Таблица 1 – Относительные средние значения коэффициентов $K(d/m\%)$, $K_1(gd/d\%)$, $K_2(gh/h\%)$ и σ_K в I и II группе признаков

Комбинации скрещивания	K	σ_K	K_1	σ_{K_1}	K_2	σ_{K_2}
	I группа – фенологические признаки					
Супер ран Болгар х Русалка	3,19	1,29	56,08	40,02	17,15	13,93
Супер ран Болгар х Русалка 1	9,01	6,04	33,00	43,10	25,37	25,06
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	4,81	2,86	55,83	39,73	33,02	27,41
Супер ран Болгар х Руби сидлес	12,41	11,83	31,09	43,95	18,14	21,65
Армира х Русалка 1	5,58	3,27	38,17	39,66	62,98	44,62
Хибрид 28-13 х Русалка	3,13	1,77	77,44	49,64	25,77	22,64
Болгар х Русалка 1	10,32	8,33	18,53	34,76	21,02	28,64
II группа – действительная плодоносность						
Супер ран Болгар х Русалка	3,66	4,03	13,40	13,04	6,27	4,89
Супер ран Болгар х Русалка 1	46,14	37,35	10,68	4,38	10,12	6,23
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	33,65	44,25	12,38	2,28	11,48	9,50
Супер ран Болгар х Руби сидлес	21,38	22,56	59,67	34,06	25,36	25,21
Армира х Русалка 1	13,22	16,35	52,90	49,50	16,60	24,69
Хибрид 28-13 х Русалка	30,02	46,70	18,59	11,43	15,54	12,89
Болгар х Русалка 1	33,41	44,54	8,62	7,17	5,48	8,18

Доминантные эффекты генов K_2 отличились сравнительно высокой устойчивостью у большинства скрещиваний, за исключением Армира х Русалка 1 - неустойчивого, и Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау - среднеустойчивого. Сравнительный анализ показателей K_1 и K_2 показал, что только у скрещиваний Армира х Русалка 1 и Болгар х Русалка 1 значения доминантных эффектов генов выше значений аддитивных. Это значит, что по фенологическим признакам аддитивные гены обладают более высокой чувствительностью по отношению к условиям среды, чем доминантные.

Во **II группе** признаков, связанных с действительной плодородностью винограда, относительно высокими средними значениями K и σ_k отличились скрещивания Супер ран Болгар х Русалка 1 с 46,14 % и 37,35; Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау с 33,65 % и 44,25; Болгар х Русалка 1 с 33,41 % и 44,54; Гибрид 28-13 х Русалка – 30,02 % и 46,70, а самыми низкими – Супер ран Болгар х Русалка с 3,66 % и 4,03. Селекционная ценность значительно повысилась, но и вариабельность достаточно высока, что свидетельствует о наличии различий между отдельными признаками. Значения коэффициента K_1 показывают, что аддитивные эффекты генов являются наиболее неустойчивыми у Супер ран Болгар х Руби сидлес – 59,67 % и Армира х Русалка 1 – 52,90 %. Устойчивость доминантных генов, взаимодействующих со средой, выражаемая коэффициентом K_2 , высокая и средняя и характеризуется относительно низкой вариабельностью по признакам. В этой группе взаимодействие генотип-среда лучше проявлялось у аддитивных генов.

В **III группе** признаков, отражающих ботанические особенности грозди, самыми низкими значениями K отмечались Супер ран Болгар х Русалка 1 – 2,73 % и $\sigma_k=1,42$ и Армира х Русалка 1 – 6,08 % и $\sigma_k=4,08$. У остальных скрещиваний эти значения варьируют от 11,82 % до 19,65 % и от 1,42 до 16,88 (табл. 2).

Низкая вариабельность показывает сравнительно высокий генетический потенциал селекционной ценности признаков. Значения коэффициента K_1 выявляют высокую устойчивость аддитивных генов у скрещиваний Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау с 8,92 % и 5,14 и Болгар х Русалка 1 – 5,68 % и 4,65, а остальные характеризуются средней и сравнительно высокой степенью относительно сильного варьирования по признакам. Сравнительно низкие значения коэффициента K_2 обуславливают высокую и сравнительно высокую устойчивость доминантных генов, коррелирующую с низкой вариабельностью в отдельных скрещиваниях.

Таблица 2 – Относительные средние значения коэффициентов $K(d/m\%)$, $K_1(gd/d\%)$, $K_2(gh/h\%)$ и σ_K в III и IV группе признаков

Комбинации скрещивания	K	σ_K	K_1	σ_{K_1}	K_2	σ_{K_2}
	III группа – ботаническое описание грозди					
Супер ран Болгар х Русалка	19,65	11,29	44,34	40,02	6,27	5,85
Супер ран Болгар х Русалка 1	2,73	1,42	36,92	27,74	6,71	3,37
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	19,55	12,41	8,92	5,14	5,65	4,10
Супер ран Болгар х Руби сидлес	14,27	16,88	53,61	37,34	6,21	3,16
Армира х Русалка 1	6,08	4,08	47,22	66,44	19,21	17,85
Хибрид 28-13 х Русалка	11,82	10,61	20,11	25,06	12,97	19,36
Болгар х Русалка 1	12,65	7,88	5,68	4,65	6,26	4,67
	IV группа – ботаническое описание ягод					
Супер ран Болгар х Русалка	15,85	4,93	6,26	4,14	2,47	1,83
Супер ран Болгар х Русалка 1	18,43	25,92	11,36	14,55	7,16	10,53
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	23,94	29,57	5,98	8,91	3,82	2,79
Супер ран Болгар х Руби сидлес	28,96	27,04	7,69	4,52	2,11	0,78
Армира х Русалка 1	33,65	25,13	4,35	5,27	31,68	27,81
Хибрид 28-13 х Русалка	12,43	10,73	5,67	3,20	7,00	6,59
Болгар х Русалка 1	18,86	23,82	2,76	1,13	4,63	3,84

В IV группе – ботаническое описание ягод – коэффициент **K** находится в пределах от 12,43 % до 33,65 % и $\sigma_K=4,93-29,57$. На всех скрещиваниях отмечена сравнительно высокая селекционная ценность учетных признаков, характеризующихся к тому же относительно невысокой вариабельностью. Более высокими значениями **K** отличились скрещивания Армира х Русалка 1 с 33,65 % и $\sigma_K=25,13$, Супер ран Болгар х Руби сидлес – 28,96 % и 27,04, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау – 23,94 % и 29,57.

Почти у всех скрещиваний, устойчивость аддитивных генов, взаимодействующих со средой, **K₁**, высокая, варьирующая в диапазоне от 2,76 % до 11,36 % и $\sigma_{K_1}=1,13-14,55$. Устойчивость доминантных генов по отношению к условиям среды **K₂** также высока – от 2,11 % до 7,16 % и $\sigma_{K_2}=0,78-10,53$, за исключением скрещивания Армира х Русалка 1 со значениями 31,68 % и $\sigma_{K_2}=27,81$.

Средние относительные значения этих показателей по всем признакам у отдельных скрещиваний, выраженные коэффициентом **K**, находятся в пределах от 10,40 % до 17,45% с $\sigma_K=9,08-23,50$ (табл. 3).

Таблица 3 – Относительные средние значения коэффициентов $K(d/m\%)$, $K_1(gd/d\%)$, $K_2(gh/h\%)$ и σ_K по всем учетным группам признаков

Комбинации скрещивания	K	σ_K	K₁	σ_{K_1}	K₂	σ_{K_2}
Супер ран Болгар х Русалка	10,40	9,08	35,31	44,06	11,98	18,62
Супер ран Болгар х Русалка 1	17,45	22,82	22,93	29,45	13,37	17,17
Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау	16,80	23,50	25,84	32,22	15,27	20,81
Супер ран Болгар х Руби сидлес	15,76	17,82	35,34	36,83	12,68	17,62
Армира х Русалка 1	13,51	17,26	31,75	41,65	35,86	35,86
Хибрид 28-13 х Русалка	11,52	20,36	36,14	42,27	14,96	17,71
Болгар х Русалка 1	16,07	21,64	10,15	20,67	10,24	18,08

Генетический потенциал аддитивных генов по учетным количественным признакам характеризуется высокими значениями, обуславливающими высокую селекционную ценность подопытных комбинаций скрещивания у подобранных родительских пар семенных и бессемянных сортов винограда. Их вариабельность по признакам слабая, предполагающая устойчивость используемых генетических параметров.

Устойчивость аддитивных генов **K₁** сравнительно высокая и средняя с небольшим диапазоном изменчивости от 10,15 % и $\sigma_{K_1}=20,67$ (Болгар х Русалка 1) до 36,14 % - $\sigma_{K_1}=44,06$ (Хибрид 28-13 х Русалка).

Значения коэффициента **K₂** показывают, что доминантные гены обладают сравнительно высокой устойчивостью, варьирующей в пределах 10,24-15,27 % и $\sigma_{K_2}=17,17-20,81$, за исключением скрещивания Армира х Русалка 1 с 35,86 % и $\sigma_{K_2}=35,86$. Почти по всем учетным признакам и скрещиваниям в генотип-средовом взаимодействии сравнительно сильнее проявились аддитивные эффекты генов, за исключением Армира х Русалка 1 и Болгар х Русалка 1.

Выводы. Наиболее высокой селекционной ценностью по фенологическим признакам отличились скрещивания Супер ран Болгар х Руби сидлес, Болгар х Русалка 1 и Супер ран Болгар х Русалка 1. Их вариабельность относительно слабая у всех скрещиваний, а аддитивные гены отличаются более высокой чувствительностью к условиям среды, чем доминантные.

Селекционная ценность, коррелирующая с действительной плодоспособностью винограда, значительно повышена у скрещиваний Супер ран Болгар х Русалка 1, Супер ран Болгар х Кишмиш Хишрау, Болгар х Русалка 1 и Хибрид 28-13 х Русалка, однако вариабельность тоже намного выше. В этой группе признаков генотип-средовое взаимодействие лучше проявилось у аддитивных генов.

Большинство опытных скрещиваний характеризуются сравнительно высокой селекционной ценностью признаков, отражающих ботанические особенности грозди. Высокая и сравнительно высокая устойчивость доминантных генов коррелирует с низкой вариабельностью у отдельных скрещиваний.

У всех скрещиваний наблюдается сравнительно высокая селекционная ценность и относительно слабая вариабельность по учетным признакам, связанным с ботаническим описанием ягод. Устойчивость аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, преимущественно высокая.

Генетический потенциал аддитивных генов по учетным количественным признакам и скрещиваниям семенных и бессемянных сортов винограда отличается высокой селекционной ценностью и слабой вариабельностью. Почти по всем признакам и скрещиваниям во взаимодействии генотип-среда сравнительно в более сильной степени проявились аддитивные эффекты генов.

Литература

1. Федин, М.А., Статистические методы генетического анализа / М.А. Федин, Д.Я. Силис, А.В. Смиряев.– Москва: Колос, 1980.– 207 с.
2. Mather K., J. Jinks, 1971. Biometrical Genetics: The study of continuous variations.-New York: Cornell University Press, 382 p.
3. Рокицкий П.Ф., 1967. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий.– Минск: Высшая школа, 1967.– 326 с.
4. Рокицкий, П.Ф. Введение в статистическую генетику / П.Ф. Рокицкий.– 2-е изд.– Минск: Высшая школа.– 448 с.
5. Огнянова А., Анализ на количествени признаци. I. Средна стойност, варианс, стандартно отклонение, вариационен коэффициент. Компоненти на фенотипния варианс, коэффициент на наследуемост, ефект от отбора. Генетика и селекция, София.– 1973.– 6, 3.– С. 253-262.
6. Генчев Г., Е. Маринков, В. Йовчева, А. Огнянова, 1975. Биометрични методи в растениеводството, генетиката и селекцията.– Земиздат, София.– 322 с.
7. Jinks J., 1983. Biometrical genetics of heterosis. In Heterosis – Reappraisal of theory and practice, Francel, R. (ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heiderlberg, New York, Tokyo, pp. 1-46.
8. Савченко, В.К., Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях / В.К. Савченко // Наука и техника.– Минск, 1984.– 223 с.
9. Лидански Т., Статистически методи в биологията и в селското стопанство.– София: Земиздат, 1988.– 375 с.
10. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – Москва: Высшая школа, 1990.– 352 с.
11. Ройчев В., 2012. Амπελοграфия. Академично издателство на Аграрен Университет-Пловдив.– 574 с.

References

1. Fedin, M.A., Statisticheskie metody geneticheskogo analiza / M.A. Fedin, D.Ja. Silis, A.V. Smirjaev.– Moskva: Kolos, 1980.– 207 s.
2. Mather K., J. Jinks, 1971. Biometrical Genetics: The study of continuous variations.-New York: Cornell University Press, 382 p.
3. Rokickij P.F., 1967. Biologicheskaja statistika / P.F. Rokickij.– Minsk: Vyshhejschaja shkola, 1967.– 326 s.
4. Rokickij, P.F. Vvedenie v statisticheskiju genetiku / P.F. Rokickij.– 2-e izd.– Minsk: Vyshhejschaja shkola.– 448 s.
5. Ognjanova A., Analiz na kolichestveni priznaci. I. Sredna stojnost, varians, standartno otklonenie, variacionen koeficient. Komponenti na fenotipnija varians, koeficient na nasledjaemost, efekt ot otbora. Genetika i selekcija, Sofija.– 1973.– 6, 3.– S. 253-262.
6. Genchev G., E. Marinkov, V. Jovcheva, A. Ognjanova, 1975. Biometrichni metodi v rastenievodstvoto, genetikata i selekcijata.– Zemizdat, Sofija.– 322 s.
7. Jinks J., 1983. Biometrical genetics of heterosis. In Heterosis – Reappraisal of theory and practice, Francel, R. (ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heiderlberg, New York, Tokyo, pp. 1-46.
8. Savchenko, V.K., Geneticheskij analiz v setevyh probnyh skreshhivaniyah / V.K. Savchenko // Nauka i tehnik.– Minsk, 1984.– 223 s.
9. Lidanski T., Statisticheski metodi v biologijata i v selskoto stopanstvo.– Sofija: Zemizdat, 1988.– 375 s.
10. Lakin, G.F. Biometrija / G.F. Lakin. – Moskva: Vysshaja shkola, 1990.– 352 s.
11. Rojchev V., 2012. Ampelografija. Akademichno izdatelstvo na Agraren Universitet-Plovdiv.– 574 s.