



ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ СЫРОГО БЕЛКА В ЗЕРНЕ ГИБРИДОВ F₁–F₂ СОРГО ЗЕРНОВОГО

В. В. КОВТУНОВ,

кандидат сельскохозяйственных наук,

П. И. КОСТЫЛЕВ,

доктор сельскохозяйственных наук,

Н. А. КОВТУНОВА,

кандидат сельскохозяйственных наук, Всероссийский научно-исследовательский институт зерновых культур имени И. Г. Калиненко

(347740, г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3; e-mail: kowtunow85@mail.ru)

Ключевые слова: белок, гибрид, наследование, ген, расщепление, асимметрия, доминирование.

Проведен гибридологический анализ гибридов F₁–F₂ сорго зернового, полученных по диаллельной схеме от скрещивания четырех контрастно различающихся родительских форм (Белозерное 100, ЗСК-4, 34045, Отбор 100) по признаку «содержание сырого белка». В результате изучения гибридов первого и второго поколения сорго зернового были установлены различные типы наследования: от гибридной депрессии до сверхдоминирования. Из 12 комбинаций скрещивания у F₁ гибридная депрессия отмечена в трех комбинациях; полное доминирование меньшего значения признака — в одной; частичное доминирование меньшего значения признака — в трех; частичное и полудоминирование большего значения признака — в двух; полное доминирование большего значения признака проявилось в комбинациях 34045 × Отбор 100 и ЗСК-4 × 34045, а сверхдоминирование у гибрида 34045 × ЗСК-4. В результате гибридологического анализа в F₂ было установлено, что конфигурации кривых распределения гибридов различаются в зависимости от комбинации скрещивания, степени различий между родительскими формами, направления и степени доминирования, числа и силы генов. В целом содержание сырого белка у большинства гибридов F₂ в зерне сорго варьировало в пределах изменчивости родительских форм, однако в отдельных случаях проявились положительные и отрицательные трансгрессии. Проведенный генетический анализ наследования содержания сырого белка в зерне сорго показал, что данный признак контролировался 1–4 генами. Наибольшие генотипические различия (4 гена) отмечены между образцами 34045 и Отбор 100. Различия по 1 паре генов наблюдались между родительскими формами Отбор 100 и ЗСК-4, а также ЗСК-4 и Белозерное 100. По 2 парам генов различались Белозерное 100 с родительскими формами Отбор 100 и 34045. Между родительскими формами ЗСК-4 и 34045 различия составили 3 гена. Сила одного гена варьировала от 0,53 до 1 %.

REGULARITIES OF INHERITANCE OF RAW PROTEIN IN F₁–F₂ HYBRIDS OF GRAIN SORGHUM

V. V. KOVTUNOV,

candidate of agricultural sciences,

P. I. KOSTYLEV,

doctor of agricultural sciences,

N. A. KOVTUNOVA,

candidate of agricultural sciences, All-Russian Research Institute of Grain Crops of I. G. Kalinenko

(3 Nauchny Gorodok Str., 347740, Zernograd; e-mail: kowtunow85@mail.ru)

Keywords: protein, hybrid, inheritance, gene, splitting, asymmetry, dominance.

It is carried out a hybridological analysis of F₁–F₂ hybrids of grain sorghum, selected according to diallel scheme, from hybridization of four contrast parent forms (Belozernoe 100, ZSK-4, 34045, Otorbor 100) due to “content of raw protein”. In the result of study of hybrids of the first and the second generation of grain sorghum these are established different types of inheritance: from hybrid depression to overdominance. Among 12 amalgams of F₁ hybridization three combinations possess hybrid depression; one hybrid possesses complete dominance of a smaller value of a feature; three ones possess partial dominance of a smaller value of a feature; two ones possess partial dominance and half dominance of a larger value of a feature; hybrids of 34045 with Otorbor 100 and ZSK-4 with 34045 possess complete dominance of a larger value of a feature; a hybrid of 34045 with ZSK-4 possesses overdominance. In the result of F₂ hybridological analysis it is established the configurations of curves of hybrids distribution differ according to variants of hybridization, differences among parent forms, direction and level of dominance, number and strength of genes. Generally content of raw protein in most F₂ hybrids of grain sorghum vary in the limits of variability of parent forms, though these were some positive and negative transgressions in certain cases. Genetic analysis of inheritance of content of raw protein carried out for grain sorghum shows that the mentioned feature is controlled with 1–4 genes. The largest genotype differences (4 genes) are found between 34045 and Otorbor 100. The differences in 1 gene are found between parent forms Otorbor 100 and ZSK-4, ZSK-4 and Belozernoe 100. The differences in 2 genes are found in Belozernoe 100 with parent forms Otorbor 100 and 34045. The differences in 3 genes are found between parent forms ZSK-4 and 34045. The strength of one gene varies from 0.53 to 1 %.

Положительная рецензия представлена А.С. Ерешко, доктором сельскохозяйственных наук, профессором Азово-Черноморского инженерного института.



В связи с многосторонним использованием зерна сорго и большой экономической важностью немало внимания генетиками уделяется наследованию его биохимического состава [3]. В то же время в литературе имеется сравнительно мало данных по наследованию количественных признаков, определяющих биохимическое качество зерна сорго. По мнению В. Г. Смирнова [9], накопление запасных веществ — белков, углеводов и жиров — в зародышах или эндосперме семян, безусловно, находится под генетическим контролем, поскольку выявляется большая внутривидовая изменчивость по количественному уровню этих биохимических компонентов. Однако выявить систему генов, контролирующую различия по количественному уровню содержания белков, углеводов и жиров, до сих пор не удается.

В исследованиях В. И. Лихопой [6] установлено, что в большинстве полученных гибридных комбинаций F_1 содержание белка было меньше, чем у обеих родительских форм, а некоторые по этому признаку занимали промежуточное положение. В работе А. Г. Ишина [4] также было отмечено, что большинство гибридов F_1 имели промежуточное количество белка в зерне сорго.

Количество белка в зерне имеет определяющее значение в характеристике его кормовых и пищевых достоинств. Поэтому одним из приоритетных направлений селекции сорго зернового является выведение сортов и гибридов с повышенным содержанием белка. Успешная селекция сортов с высоким качеством зерна невозможна без изучения закономерностей наследования.

Знание генетических основ наследования этого признака позволит прогнозировать результаты будущих скрещиваний, подбирать исходный материал, планировать объем скрещиваний и размер гибридных популяций [1, 5].

Материалы и методы исследований.

В качестве объекта исследований использовали родительские формы Белозерное 100, ЗСК-4, 34045, Отбор 100, контрастно различающиеся по содержанию сырого белка, а также гибриды F_1 и F_2 полученные по диаллельной схеме 4×4 .

Содержание сырого белка в зерне определяли на инфракрасном анализаторе зерна SpectraStar 2200, а для контроля — по методу Кьельдаля [2].

В F_1 степень доминирования определяли по формуле [10]:

$$hp = \frac{(F_1 - P_{cp.})}{(P_{луч.} - P_{cp.})}$$

где hp — степень доминирования;
 F_1 — значение признака гибрида;
 $P_{луч.}$ — среднее значение признака лучшей родительской формы;
 $P_{cp.}$ — среднее значение признака родительских форм.

Величину доминирования определяли по следующей схеме: ($hp < -1,0$) — гибридная депрессия; $0 < hp < 0,5$ — частичное доминирование; $hp = 0,5$ — полудоминирование; $0,5 < hp < 1,0$ — неполное доминирование; $hp = 1,0$ — полное доминирование; $hp > 1,0$ — сверхдоминирование.

Гибридологический анализ данных F_2 проводили согласно методике А. Ф. Мережко [7] с использованием компьютерной программы Полиген А [8].

Результаты исследований.

Изучение гибридов F_1 сорго зернового по содержанию сырого белка выявило различные типы наследования: из 12 комбинаций гибридная депрессия ($hp < -1,0$) отмечена в трех комбинациях скрещивания (Белозерное 100×34045 , ЗСК-4 \times Белозерное 100, Белозерное $100 \times$ ЗСК-4); полное доминирование меньшего значения признака ($hp = -1,0$) — у гибрида Отбор $100 \times$ ЗСК-4; частичное доминирование меньшего значения признака ($-0,5 < hp < 0$) — в реципрокных комбинациях Белозерное $100 \times$ Отбор 100 и у гибрида $34045 \times$ Белозерное 100; частичное доминирование большего значения признака ($0 < hp < 0,5$) — в комбинации Отбор 100×34045 ; полудоминирование большего значения признака ($hp = 0,5$) — ЗСК-4 \times Отбор 100; полное доминирование большего значения признака ($hp = 1,0$) проявилось в комбинациях $34045 \times$ Отбор 100 и ЗСК-4 $\times 34045$, а сверхдоминирование ($hp > 1,0$) у гибрида $34045 \times$ ЗСК-4.

В результате гибридологического анализа в F_2 было установлено, что конфигурация кривых распределения гибридов различаются в зависимости от комбинации скрещивания, степени различий между родительскими формами, направления и степени доминирования, числа и силы генов. В целом содержание сырого белка у большинства гибридов F_2 в зерне сорго варьировало в пределах изменчивости родительских форм, однако в отдельных случаях проявились положительные и отрицательные трансгрессии.

В реципрокных комбинациях F_2 от скрещивания родительских образцов Белозерное 100 и ЗСК-4 отмечено моногенное наследование сырого белка с полным доминированием большего значения признака и проявлением трансгрессивных форм. В комбинации Белозерное $100 \times$ ЗСК-4 вершина распределения частот признака находилась в одном классе с родительской формой Белозерное 100, то есть наблюдалось доминирование большего значения признака с проявлением трансгрессивных форм ($hp = 1,21$). На долю рецессивного родителя (ЗСК-4) приходилось примерно 25 % частот кривой распределения частот гибрида, что свидетельствует о распределении фенотипов в соотношении 1 : 3. Подобный тип наследования (1 : 3) отмечен и в обратной комбинации ЗСК-4 \times Белозерное 100 (рис. 1). Здесь также отмечено сверхдоминирование ($hp = 1,23$). Сила гена (d) составила 0,53 %.

По признаку «содержание сырого белка» в F_1 ЗСК-4 \times Отбор 100 среднее значение признака составило 14,0 %, у родительских форм 14,4 и 12,8 % соответственно. У гибрида наблюдалось полудоминирование большего значения признака ($hp = 0,5$). В F_2 кривая распределения частот признака имела левостороннюю асимметрию ($As = -0,179$), а ее вершина находилась в одном классе с вершиной родительской формы с большим значением признака (ЗСК-4), что указывает на доминирование большей родительской формы. На долю исходного родительского образца Отбор 100 приходится $\frac{1}{4}$ часть гибрида, что свидетельствует о расщеплении в соотношении 3 : 1 и различиях родительских форм по одной паре генов. Сила гена составила 0,79 %. При реципрокных скрещиваниях, в обеих гибридных комбинациях ядерный материал от родителей передается гибридам поровну. Однако цитоплазма передается только по материнской линии, и если какие-либо признаки контролируются генетически активной цитоплазмой, то она может существенно

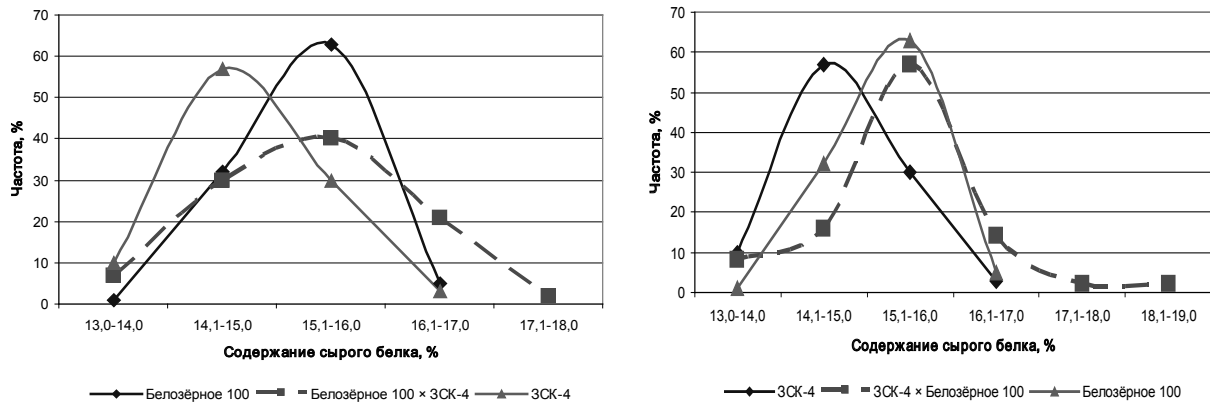


Рисунок 1
Распределение частот значений признака «содержание сырого белка» в зерне сорго у родительских форм и гибридов F₂ Белозёрное 100 × ЗСК-4 и ЗСК-4 × Белозёрное 100

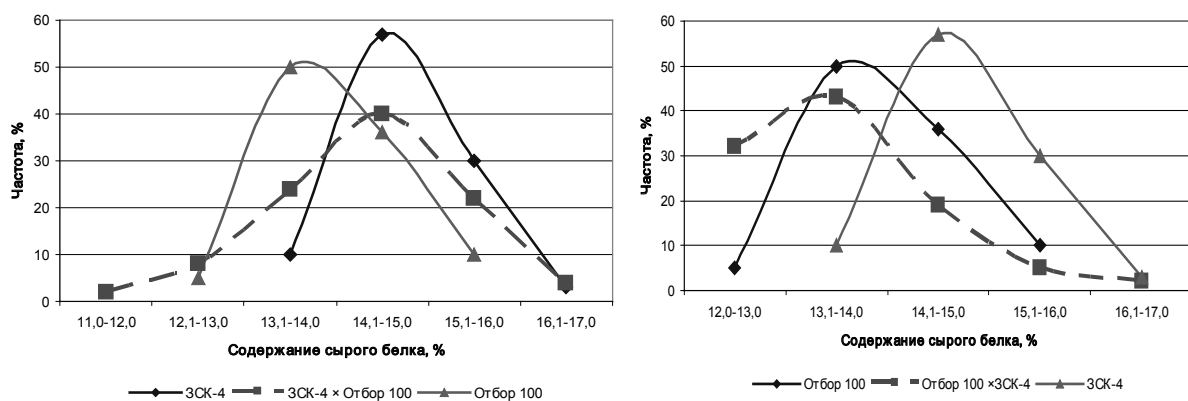


Рисунок 2
Распределение частот значений признака «содержание сырого белка» в зерне сорго у родительских форм и гибридов F₂ ЗСК-4 × Отбор 100 и Отбор 100 × ЗСК-4

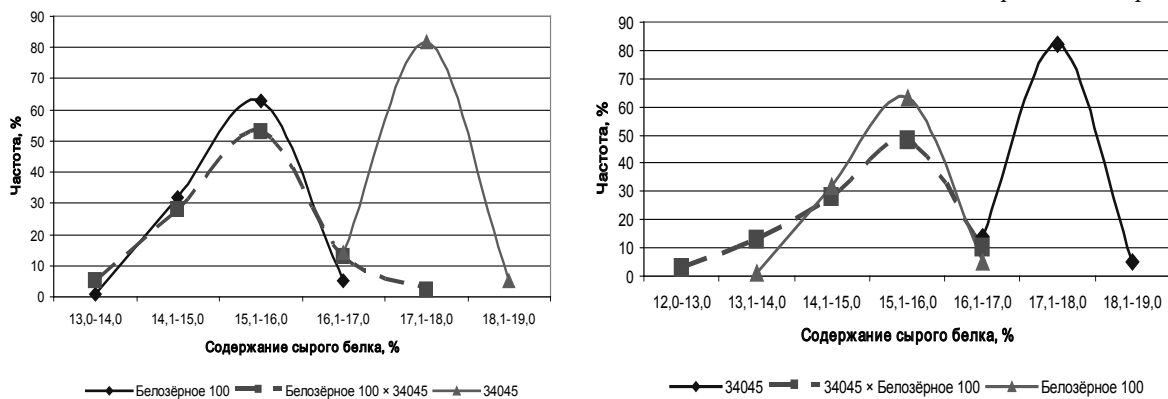


Рисунок 3
Распределение частот значений признака «содержание сырого белка» в зерне сорго у родительских форм и гибридов F₂ Белозёрное 100 × 34045 и 34045 × Белозёрное 100

повлиять на их развитие. В таких случаях между реципрочными гибридами проявляются существенные различия. Подобные различия проявились в обратной комбинации Отбор 100 × ЗСК-4. В F₁ наблюдалось полное доминирование родительской формы (Отбор 100) с меньшим содержанием сырого белка ($h_p = -1,0$). В F₂ проявилась правосторонняя асимметрия ($A_s = 0,481$) со сверхдоминированием меньших значений признака (рис. 2).

В прямой и обратной комбинациях F₁ от скрещивания родительских форм Белозёрное 100 и 34045 установлено сверхдоминирование и частичное доминирование меньшего содержания сырого белка. Так, в комбинации Белозёрное 100 × 34045 степень доминирования составила $-1,4$, а в обратной комбинации 34045

× Белозёрное 100 степень доминирования равнялась $-0,1$. В F₂ Белозёрное 100 × 34045 степень доминирования ($h_p = -1,08$) свидетельствует о доминировании значений меньшего родителя. На долю большего родителя приходится 1/16 часть гибрида, что соответствует дигбридному расщеплению в соотношении 15 : 1. В комбинации 34045 × Белозёрное 100 родительские формы также имели различия по двум парам генов (расщепление 15 : 1). Степень доминирования ($h_p = -1,43$) указывает на гибридную депрессию (рис. 3). Сила гена равнялась 1 %.

В гибридной комбинации первого поколения Отбор 100 × Белозёрное 100 степень доминирования составила $-0,1$, что соответствует частичному доминированию меньшего содержания сырого белка. В F₂

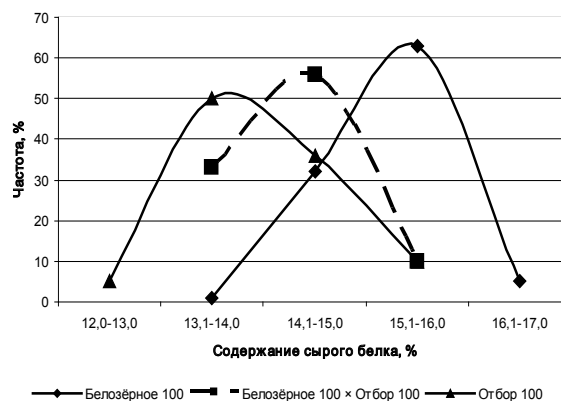


Рисунок 4
Распределение частот значений признака «содержание сырого белка» в зерне сорго у родительских форм и гибридов F₂ Отбор 100 × Белозёрное 100 и Белозёрное 100 × Отбор 100

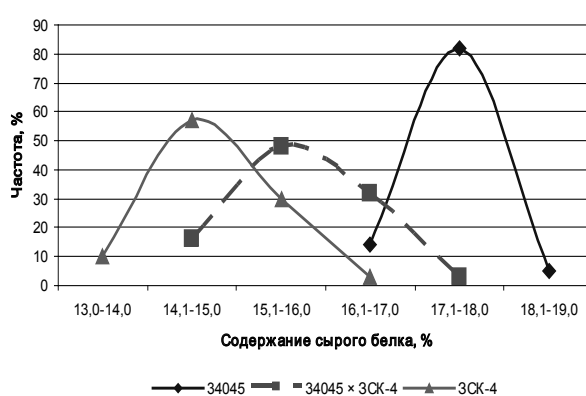
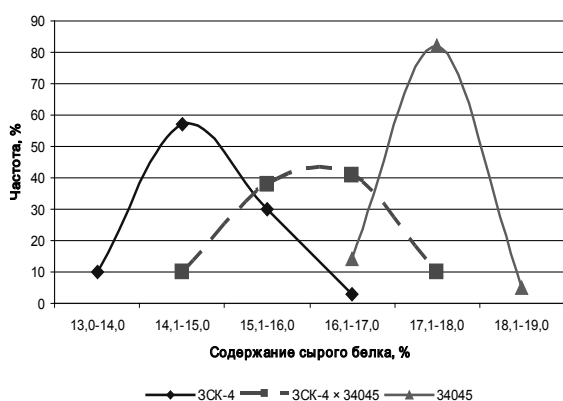


Рисунок 5
Распределение частот значений признака «содержание сырого белка» в зерне сорго у родительских форм и гибридов F₂ ЗСК-4 × 34045 и 34045 × ЗСК-4

проявилась левосторонняя асимметрия ($A_s = -0,27$), а ее вершина находилась между родительскими формами. Отсутствие доминирования ($h_r = -0,05$) и расщепление в соотношении 9 : 6 : 1 указывают на дигенные различия с промежуточным наследованием. В F₁ Белозёрное 100 × Отбор 100 проявилось частичное доминирование меньшего значения признака ($h_r = -0,3$) и отсутствие гетерозиса ($\Gamma_{ист.} = -5,7\%$). В F₂ кривая распределения частот была симметричной ($A_s = 0,012$), а степень доминирования ($h_r = -0,676$) указывает на неполное доминирование меньшей родительской формы (рис. 4). Сила гена составила 0,7 %.

В F₁ в комбинациях 34045 × ЗСК-4 и ЗСК-4 × 34045 наблюдалось сверхдоминирование и истинный гетерозис. Так, в комбинации 34045 × ЗСК-4 степень доминирования составила 2,1, а истинный гетерозис 3,6 %, в обратной комбинации $h_r = 1,1$, $\Gamma_{ист.} = 0,3\%$.

В F₂ кривая распределения частот гибрида ЗСК-4 × 34045 имела незначительную левостороннюю асимметрию ($A_s = -0,286$) и находилась в пределах изменчивости родительских форм, а ее вершина — между вершинами родительских форм ($h_r = 0$), что указывает на аддитивное действие генов, а сопоставление частот родительских форм и крайних частот гибрида подтверждает различие родительских форм по трем парам генов и расщеплению в соотношении 1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1. В комбинации 34045 × ЗСК-4 вершина кривой распределения частот смещена в сторону родительской формы с меньшими значениями признака ($h_r = -0,24$), а расщепление составило 3 : 12 : 19 : 16 : 9 : 4 : 1, что соответствует тригеным различиям (рис. 5). Сила гена равнялась 0,8 %.

У гибрида F₁ Отбор 100 × 34045 степень доминирования составила 0,4, что указывает на частичное доминирование родительской формы с большим значением признака. В F₁ 34045 × Отбор 100 проявилось полное доминирование ($h_r = 1,0$) родительской формы 34045.

Кривая распределения частот гибрида F₂ Отбор 100 × 34045 была симметричной ($A_s = 0,09$) и находилась в пределах изменчивости родительских форм. Степень доминирования $-0,327$ указывает на частичное доминирование меньших значений признака. Распределение частот гибрида, происходило в соотношении 1 : 8 : 28 : 56 : 70 : 56 : 28 : 8 : 1, что соответствует тетрагибридному расщеплению. Различия по четырем парам генов наблюдались в комбинации F₂ 34045 × Отбор 100. Кривая гибрида имела левостороннюю асимметрию ($A_s = -2,14$), а степень доминирования ($h_r = 0,6$) указывает на неполное доминирование (рис. 6). Сила гена равнялась 0,8 %.

Таким образом, по признаку «содержание сырого белка» родительские формы гибридов генетически различались между собой от 1 до 4 генов. Наибольшие генотипические различия (4 гена) отмечены между родительскими формами 34045 и Отбор 100. Различия по 1 паре генов наблюдались между образцами Отбор 100 и ЗСК-4, а также ЗСК-4 и Белозёрное 100. По 2 парам генов различались Белозёрное 100 с родительскими формами Отбор 100 и 34045. Между родительской парой ЗСК-4 и 34045 различия составили 3 гена. Сила одного гена варьировала от 0,53 до 1 % (рис. 7).

Выводы.

1. В F₁ по содержанию сырого белка наблюдались различные типы наследования: гибридная депрессия,

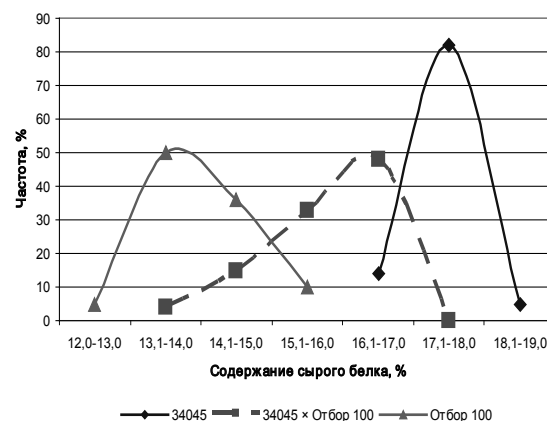
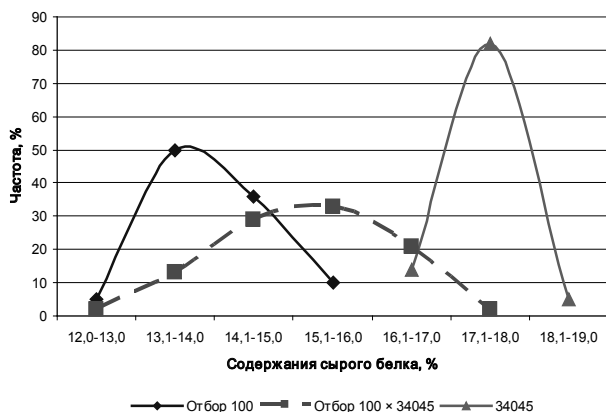


Рисунок 6

Распределение частот значений признака «содержание сырого белка» в зерне сорго у родительских форм и гибридов F₂ Отбор 100 × 34045 и 34045 × Отбор 100

доминирование меньшего значения признака, промежуточное наследование, а также доминирование родительских форм с большим проявлением признака и сверхдоминирование. Наибольшие значения степени доминирования (2,1) и истинного гетерозиса (3,6 %) отмечены в гибридной комбинации 34045 × ЗСК-4.

2. В результате анализа F₂ установлено, что наследование признака «содержание сырого белка» в зерне сорго контролируется 1–4 генами. Сила одного гена варьирует от 0,53 до 1 %.

3. В реципрокных комбинациях F₂ Белозерное 100 × ЗСК-4, ЗСК-4 × 34045 и Отбор 100 × 34045, с целью дальнейшей селекционной работы, выделены формы с содержанием сырого белка 17,0–18,0 %.

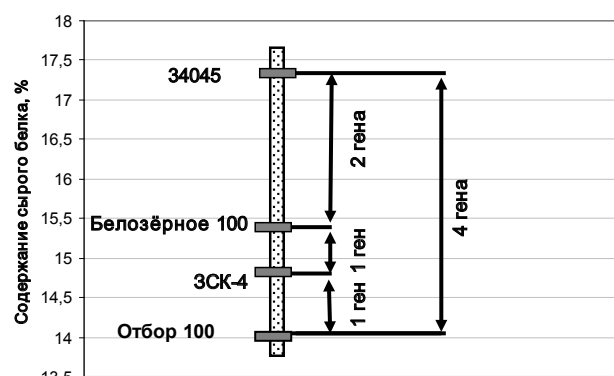


Рисунок 7

Генотипические различия родительских форм по признаку «содержание сырого белка»

Литература

1. Беседа Н. А. Наследование высоты растений у сорго зернового // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2010. № 3 (24). С. 80–82.
2. ГОСТ 10846-91. Зерно и продукты его переработки. Метод определения белка // Зерно. Методы анализа. М. : Изд-во стандартов, 2004. С. 18–23.
3. Ишин А. Г., Эльконин Л. А., Тырнов В. С. Сорго : проблемы генетики и селекции. Саратов : Изд-во Саратовского ун-та, 1987. 105 с.
4. Ишин А. Г., Хуснетдинова Т. Г., Костина Г. И., Морозов Е. В. Селекция сортов зернового сорго на продовольственные цели в условиях Юго-Востока России. Сорго крупяное (*Sorghum Oryzoidum M*) // Научное обеспечение расширения посевов сорговых культур и кукурузы на зерно в засушливых районах Юго-Востока и стран СНГ : материалы Междунар. науч.-практ. конф. 19–20 сентября 2003 г. Саратов, 2004. С. 112–122.
5. Костылев П. И., Беседа Н. А. Генетические основы наследования продолжительности вегетационного периода у сорго зернового // Зерновое хозяйство России. 2010. № 1 (7). С. 22–26.
6. Лихопой В. И., Жадко Г. В., Казакова А. С. Содержание и наследование сырого протеина в зерне сорго // Комплексные исследования по селекции, семеноводству, технологии возделывания сорго : сб. науч. тр. ВНИИ сорго. Зерноград, 1995. С. 35–39.
7. Мережко А. Ф. Система генетического изучения исходного материала для селекции растений. Л., 1984. 68 с.
8. Мережко А. Ф. Использование менделеевских принципов в компьютерном анализе наследования варьирующих признаков // Экологическая генетика культурных растений: Материалы школы молодых ученых. Краснодар, 2005. С. 107–117.
9. Смирнов В. Г. Значение генетических коллекций для фундаментальных исследований и селекционных программ // Идентифицированный генофонд растений и селекция. С-Пб. : ВИР, 2005. С. 783–806.
10. Griffing B. Concepts of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Austral. J. Biol. Sci. 1956. № 9. P. 463–493.

References

1. Beseda N. A. Inheritance of plant height of grain sorghum // Proceedings of Kuban state agrarian university. 2010. № 3 (24). P. 80–82.
2. STST 10846-91. Grain and products of its processing. Method of protein testing // Grain. Methods of analysis. M. : Publishing of standards, 2004. P. 18–23.
3. Ishin A. G., Elkonin L. A., Tyrnov V. S. Sorghum : problems of genetics and selection. Saratov : Publishing of Saratov University, 1987. 105 p.
4. Ishin A. G., Khusnetdinova T. G., Kostina G. I., Morozov E. V. Selection of grain sorghum for food in the conditions of South-East of Russia. Groats sorghum (*Sorghum Oryzoidum M*) // Scientific supply of extension of sorghum crops and maize for grain in dry regions of South-East and CIS countries : materials of International scientific-practical conference of September 19–20, 2003. Saratov, 2004. P. 112–122.
5. Kostylev P. I., Beseda N. A. Genetic basis of inheritance of durability of vegetation period of grain sorghum // Grain Economy of Russia. 2010. № 1 (7). P. 22–26.
6. Likhopoy V. I., Zhadko G. V., Kazakova A. S. Content and inheritance of raw protein in grain sorghum // Complex investigations in selection, seed-growing, methods of sorghum cultivation : collection of scientific works of ARR1 of sorghum. Zernograd, 1995. P. 35–39.
7. Merezko A. F. System of genetic study of initial material for plant selection. L., 1984. 68 p.
8. Merezko A. F. Use of Mendeleev principles in computer analysis of inheritance of varying features // Ecologic genetics of crops : materials of a school of young scientists. Krasnodar, 2005. P. 107–117.
9. Smirnov V. G. Significance of genetic collections for fundamental investigations and selective programs // Identified genofund of plants and selection. Saint-Petersburg : VIR, 2005. P. 783–806.
10. Griffing B. Concepts of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Austral. J. Biol. Sci. 1956. № 9. P. 463–493.