

УДК 635.649:[631.524+631.524.84]:575.113.2

АНАЛИЗ СХЕМЫ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У *CAPSICUM ANNUUM* VAR. *ANNUUM* L.

© 2012 г. О.О. Тимина

Приднестровский государственный университет, Тирасполь,
Приднестровская Молдавская Республика, e-mail: otimina@mail.ru

Поступила в редакцию 10 января 2012 г. Принята к публикации 29 февраля 2012 г.

Представлены данные по выявленным координированным цепочкам хозяйственно ценных признаков (ХЦП) и кодирующим их доминантным аллелям, и показана структура их взаимосвязей в кластерах ХЦП по результатам эколого-генетической идентификации 16 ХЦП у *C. annuum* var. *annuum*. Методами многомерной статистики уточнен состав комплекса информативных аллельных эффектов, связанных с проявлением гетерозиса по товарному урожаю в изучаемых условиях.

Ключевые слова: *Capsicum annuum*, хозяйственно ценные признаки, регрессионно-кластерный анализ, эколого-генетическая теория полигенов, генные сети.

Селекционеру при создании новых сортов и гибридов для получения конкретных результатов нужно четко представлять при подборе пары для скрещивания насколько различаются родительские исходные формы и различаются ли вообще по составу аллелей хозяйственно ценных признаков (ХЦП). Поэтому актуальны методы, дифференцирующие комплекс ключевых аллелей растений, определяющих основные параметры ХЦП: продуктивности, качества плодов, продолжительности вегетационного периода, адаптивности к биотическим и абиотическим стрессорам и ряду других параметров. Интересные результаты в изучении генетических ресурсов в естественных и экспериментальных условиях получены в результате эвристических приемов сравнения матриц корреляции по структуре и силе связей – корреляционных плеяд (Терентьев, 1959; Ростова, 2009; Стасюк и др., 2011). Однако, уравнивая фенотипическое сходство с генетическим, метод корреляционных плеяд учитывает только значимые парные корреляции, а малые значения, также вносящие вклад в структуру связей, фактически не принимаются во внимание, хотя при изменении условий вклад их может существенно увеличиваться. Изучались и раз-

личные подходы по изучению генотипических корреляций количественных ХЦП, включая генотипические корреляции в одномерном (Жученко, Нестеров, 1976; Сизиков, 1983; Жученко, 2001) и в многомерном (Efimov *et al.*, 2005) пространствах, на основе имеющихся моделей. В то же время с помощью предложенных моделей выявить отличия аллельных эффектов ХЦП у растений, использующихся для скрещивания, затруднительно. С помощью регрессионно-кластерного анализа были дифференцированы генотипы, признаки и аллели по доминантным эффектам (Timina *et al.*, 2004). Цель данного исследования – изучение в кластерах ХЦП структуры взаимосвязей доминантных аллелей и уточнение состава комплекса информативных аллельных эффектов, связанных с проявлением гетерозиса в изучаемых условиях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На основе 5 генотипов перца (сорта Добрыня Никитич, Колобок Прометей, линии Л 48, Л 49) выполняли диаллельные скрещивания по схеме $[1/2p(p+1)]$ (необогреваемые пленочные теплицы, центральная часть Приднестровского региона, 2004 г.). В следующем сезоне

выращивали растения родительских форм и гибридов F_1 согласно общепринятым рекомендациям для культуры. В соответствии со схемой рендомизированных блоков 50-суточную рассаду высаживали (в двух повторностях по 10 растений в каждом варианте) в открытый грунт и необогреваемую пленочную теплицу. Проводили регрессионный анализ и определяли генетическую составляющую признака, используя показатели вариации и ковариации по параметру $W_r + V_r$. Кластеризация группировала идентичные показатели с остаточным доминированием, сопоставляя их у одного и того же набора гибридов F_1 и их родительских форм в различных средах. Регрессионно-кластерный анализ, оценку степени идентичности эффектов доминирования соответствующих аллелей ХЦП и коррелированности ее с эффектом гетерозиса у 16 ХЦП для каждой среды проводили, как описано ранее (Тимина, Рябова, 2010, 2011). Для большей наглядности предварительно нормализованные данные представили в корреляционной матрице и визуализировали их многомерным шкалированием, сопоставляя с кластеризацией. Все этапы обработки данных проводились согласно пакету Statistica 6,0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ схемы взаимосвязей доминантных аллелей ХЦП у *C. annuum* var. *annuum*

Проанализированные корреляции между аллелями, проявляющими доминантные эффекты и кодирующими соответствующие ХЦП в кластерах у овощного перца, показали варьирование структуры взаимосвязей в меняющихся условиях среды (табл. 1). Для 8 признаков, которые являются составляющими элементами продуктивности: высота куста, количество плодов с растения, товарный урожай, а также масса, длина, диаметр, индекс и толщина стенки плода, — в изменчивости знака показателей коэффициента корреляции обнаружилась определенная закономерность. Для подавляющего большинства изучаемых признаков изменчивость характеризовалась переопределением знака корреляции и величины параметра корреляции в заданном пределе, которые количественно совпадали (табл. 2). Например, выраженность

признака «высота куста» в условиях пленочной теплицы определялась 6 межаллельными и межкластерными коэффициентами корреляции с отрицательным знаком и 2 — с положительным. В условиях открытого грунта этот же признак контролировался полигенами ХЦП, взаимодействия которых характеризовались только одной отрицательной межаллельной межкластерной корреляцией, т. е. суммарное количество такого типа корреляций уменьшилось на 5 единиц. Одновременно количество корреляций в этих же кластерах с положительными коэффициентами увеличилось также на 5 единиц. Если отобразить данную взаимосвязь графически, то она определяется как функциональная ($r = -1$, при $p = 0,05$) (рис. 1). Таким образом, формирование признака обуславливалось балансом между взаимодействиями разнонаправленных межаллельных, межкластерных корреляций и их параметрами, а лимитирующие факторы среды могли служить триггерными сигналами к переопределению.

При этом сравнение лимитирующих факторов необогреваемой пленочной теплицы и открытого грунта, в которых выращивались растения, выявило только частичное их перекрывание. В условиях пленочной необогреваемой теплицы основными лимитирующими факторами для продуктивности являлись высокие температуры в период цветения—плодообразования, а также гнили плодов в период 3-й фазы в условиях повышенной влажности и постепенного понижения температуры; в открытом грунте — высокие температуры с частичным дефицитом влаги в начале вегетации, задерживающие начало 1-й фазы, перепады влажности и температур, жара в период цветения, а также болезни: вертициллезное и столбурное увядание, гниль плодов, которые отмечались в период 3-й фазы. Таким образом, условия выращивания характеризовались как общими лимитирующими факторами (жара, болезни), так и специфичными (дефицит влаги, перепады температур и их сочетание), что, возможно, обуславливает и успешность селекции по комплексу факторов при удачном выборе ключевых признаков.

Зафиксирована также дифференцированная изменчивость суммарного показателя коэффициента корреляции для каждого признака адекватно среде по знаку и величине показателя: в

Таблица 1

Варьирование структурных связей в кластерах ХЦП
у аллелей с доминантными эффектами в зависимости от условий выращивания

Признак	Условия выращивания	Параметры корреляционных взаимосвязей доминантных аллелей у исследованных кластеров ХЦП
Высота куста	Пленочная теплица	→ (0,57) Длина – индекс плода → (–0,07) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,2) диаметр плода → (–0,14) высота куста → (0,22) гниль плода → (0,19) средняя и товарная масса плода → (–0,01) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,48) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,3) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,06) Длина – индекс плода → (0,75)* урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,44) диаметр плода → (–0,42) высота куста → (0,29) гниль плода → (0,02) средняя и товарная масса плода → (0,44) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,34) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,23) камерность – длина 1-й фенофазы
Количество плодов	Пленочная теплица	→ (0,67)* Длина – индекс плода → (–0,22) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,37) диаметр плода → (0,04) высота куста → (–0,1) гниль плода → (0,29) средняя и товарная масса плода → (0,13) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,58) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,14) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,42) Длина – индекс плода → (–0,15) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,14) диаметр плода → (0,65)* высота куста → (–0,06) гниль плода → (0,08) средняя и товарная масса плода → (–0,43) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,01) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,03) камерность – длина 1-й фенофазы
Товарный урожай	Пленочная теплица	→ (0,28) Длина – индекс плода → (0,05) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,17) диаметр плода → (0,18) высота куста → (0,23) гниль плода → (0,34) средняя и товарная масса плода → (–0,09) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,45) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,47) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,68)* Длина – индекс плода → (–0,25) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,1) диаметр плода → (–0,26) высота куста → (0,34) гниль плода → (–0,74)* средняя и товарная масса плода → (–0,49) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,28) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,21) камерность – длина 1-й фенофазы
Масса плода	Пленочная теплица	→ (–0,42) Длина – индекс плода → (0,41) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,03) диаметр плода → (0,53) высота куста → (0,61) гниль плода → (0,22) средняя и товарная масса плода → (–0,38) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,14) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,42) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (–0,08) Длина – индекс плода → (–0,30) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,01) диаметр плода → (–0,16) высота куста → (–0,83)* гниль плода → (–0,03) средняя и товарная масса плода → (–0,05) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,19) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,11) камерность – длина 1-й фенофазы
Длина плода	Пленочная теплица	→ (0,41) Длина – индекс плода → (–0,15) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,35) диаметр плода → (–0,53) высота куста → (0,22) гниль плода → (–0,4) средняя и товарная масса плода → (0,18) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,0) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,67) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,5) Длина – индекс плода → (0,1) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,02) диаметр плода → (–0,57) высота куста → (0,15) гниль плода → (–0,67)* средняя и товарная масса плода → (–0,34) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,09) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,01) камерность – длина 1-й фенофазы

Окончание таблицы 1

Признак	Условия выращивания	Параметры корреляционных взаимосвязей доминантных аллелей у исследованных кластеров ХЦП
Диаметр плода	Пленочная теплица	→ (–0,48) Длина – индекс плода → (0,37) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,20) диаметр плода → (0,44) высота куста → (0,67)* гниль плода → (0,47) средняя и товарная масса плода → (–0,34) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,24) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,27) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (–0,22) Длина – индекс плода → (–0,51) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,07) диаметр плода → (–0,07) высота куста → (–0,35) гниль плода → (–0,25) средняя и товарная масса плода → (0,09) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,79) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,23) камерность – длина 1-й фенофазы
Индекс плода	Пленочная теплица	→ (0,56) Длина – индекс плода → (–0,36) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,31) диаметр плода → (–0,6) высота куста → (–0,20) гниль плода → (–0,46) средняя и товарная масса плода → (0,37) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,08) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,3) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (0,52) Длина – индекс плода → (0,28) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,03) диаметр плода → (–0,42) высота куста → (0,28) гниль плода → (–0,47) средняя и товарная масса плода → (–0,35) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,39) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (0,08) камерность – длина 1-й фенофазы
Толщина стенки плода	Пленочная теплица	→ (–0,18) Длина – индекс плода → (0,45) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (0,06) диаметр плода → (0,38) высота куста → (0,42) гниль плода → (0,38) средняя и товарная масса плода → (–0,22) длина 2-й и 3-й фенофаз → (–0,11) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,54) камерность – длина 1-й фенофазы
	Поле	→ (–0,19) Длина – индекс плода → (–0,25) урожай товарный – общий – количество плодов на растении → (–0,42) диаметр плода → (–0,31) высота куста → (–0,19) гниль плода → (–0,03) средняя и товарная масса плода → (0,16) длина 2-й и 3-й фенофаз → (0,04) толщина стенки плода – увядание вертициллезное → (–0,33) камерность – длина 1-й фенофазы

условиях теплицы отрицательные взаимосвязи преобладали; хотя признак «товарный урожай» и варьировал по величине показателя корреляции, но знак ее не изменялся в обеих средах; у признака «длина плода» регуляторная связь практически не варьировала по величине и знаку при смене лимитирующих факторов. Суммарные показатели корреляции в обеих средах практически совпали по знаку и величине (табл. 2).

Анализ взаимосвязи эффектов доминантных аллелей в кластерах ХЦП с эффектом гетерозиса в зависимости от условий выращивания

Структура взаимосвязи между степенью идентичности доминантных аллелей ХЦП и

эффектом гетерозиса по этим признакам представлена на рис. 2 по нормализованным данным табл. 3. Согласно выполненной кластеризации для условий теплицы (рис. 2, I) получено 3 группы сгущений, где отдельным кластером выступают переменные 1, 5 и 6, среди которых эффект гетерозиса (1) и степень идентичности доминантных аллелей кластеров «высота куста» (5) и «гниль плодов» (6). Остальные переменные оказывают групповое воздействие на выраженность гетерозиса. Устойчивость полученных разбиений подтверждена диаграммой многомерного шкалирования этих же показателей (рис. 2, III). В условиях открытого грунта наблюдалась аналогичная картина: получен один кластер с тремя переменными, куда попадает и параметр гетерозиса, а остальные пере-

Таблица 2

Структура изменчивости корреляционных связей в кластерах ХЦП
в зависимости от условий выращивания (по данным табл. 1)

Признак	Изменчивость знаков и показателей коэффициентов корреляции <i>r</i> в 9 кластерах ХЦП				Количество переопределенных <i>r</i> в кластерах	Суммарный показатель <i>r</i> в среде с учетом знака корреляции	
	открытый грунт (I)		пленочные укрытия (II)			I	II
	П	В	П	В			
Высота куста	1	8	6	3	5	2,15	−0,22
Количество плодов на растении	4	5	5	4	1	0,41	−0,28
Товарный урожай	7	2	4	5	3	−1,31	−0,1
Масса плода	8	1	4	5	4	−1,54	0,44
Длина плода	3	6	3	6	0	−0,71	0,75
Диаметр плода	7	2	5	4	2	0,42	−2,26
Индекс плода	4	5	5	4	1	0,28	−0,6
Толщина стенки плода	7	2	4	5	3	−1,52	0,37
Σ	41	31	36	36	19	−1,82	−1,9

Примечание. П – количество переполюсовок, изменений знака r на противоположный; В – количество r с варьированием величины в пределах $0 \leq r \leq 1$.

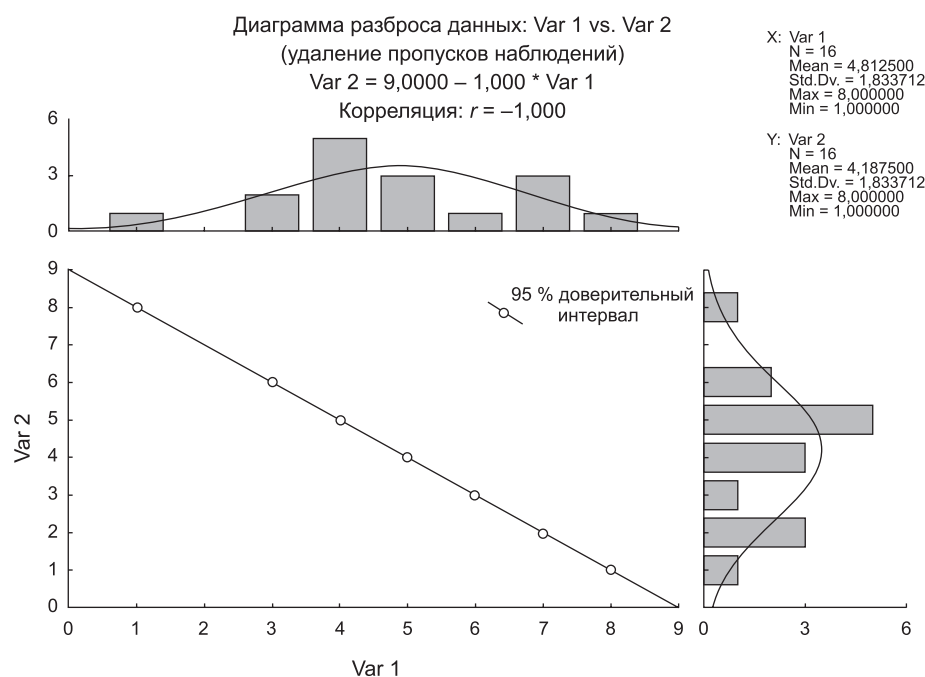


Рис. 1. Диаграмма взаимосвязи, характеризующая изменчивость знака показателей коэффициентов корреляции в кластерах ХЦП (по данным табл. 2).

менные воздействуют групповым эффектом на его выраженность. Многомерное шкалирование переменных также подтверждает результаты кластеризации для условий открытого грунта

(рис. 2, IV). Но состав кластера, куда входит переменная «эффект гетерозиса», в новых условиях обновился: переменная идентичность аллелей кластера «высота куста» сменилась на

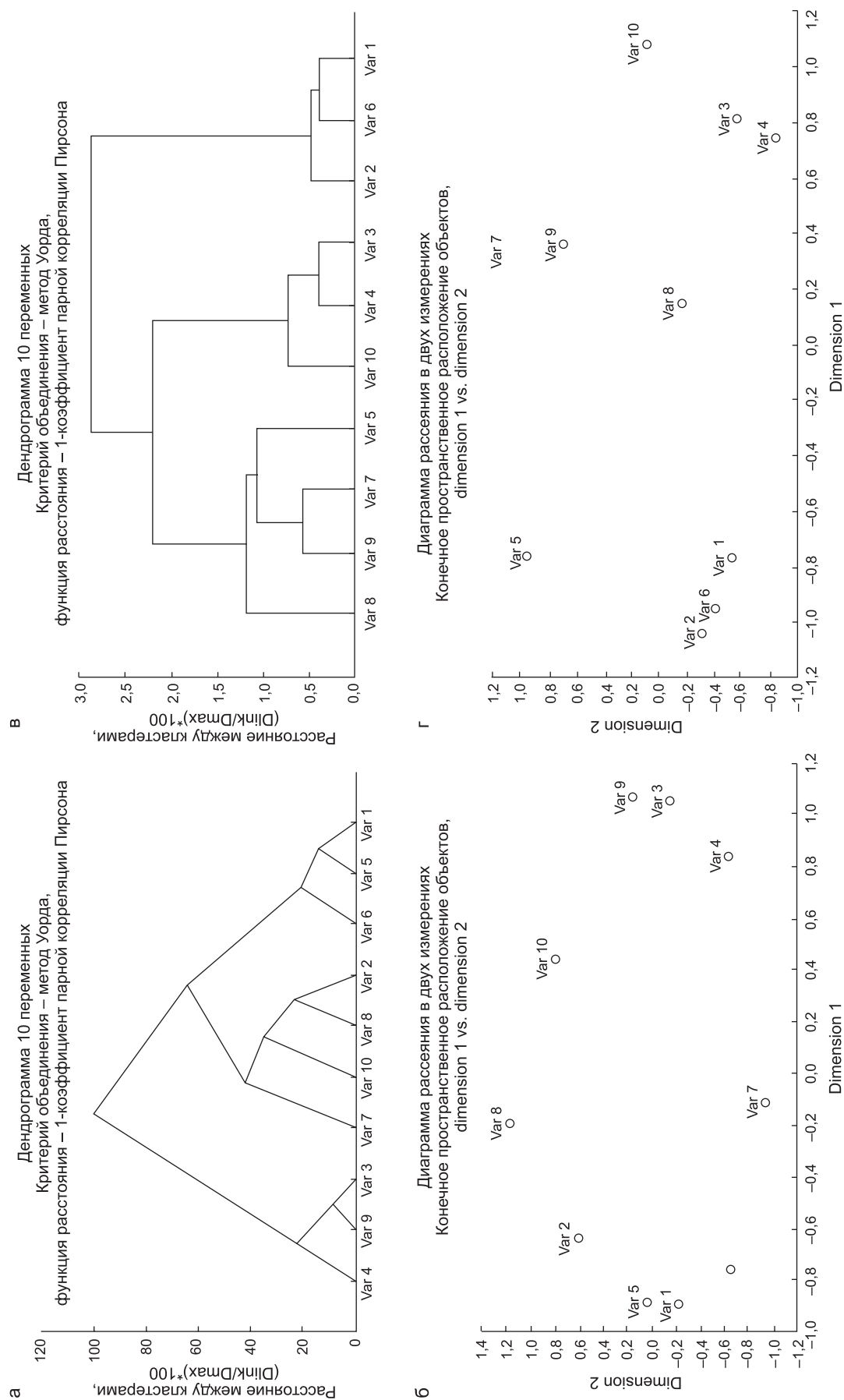


Рис. 2. Сравнительное распределение показателей взаимосвязи эффекта гетерозиса по товарному урожаю и степени идентичности доминантных аллелей ХЦП двумя методами (методом кластеризации (а и в), методом двумерного шкалирования (б и г)) в условиях пленочной теплицы (а и б) и открытого грунта (в и г).

Примечание. Кодировки переменных представлены в табл. 3.

переменную идентичность аллелей кластера «длина плода–индекс плода». В обоих условиях болезни плодов имели место, что обусловило стабильный вклад переменной «степень идентичности доминантных аллелей» из кластера «гниль плодов» для эффекта гетерозиса по товарному урожаю.

Полученные результаты позволяют смоделировать (рис. 3) вклад каждой переменной

для случая селекции на гетерозис по товарному урожаю, если поставлена задача получения универсального гибрида для обоих условий. Представленные результаты с учетом выбранных генотипов свидетельствуют о том, что для успешного создания универсального гибрида, проявляющего эффект гетерозиса по товарному урожаю при развитии болезней плодов, первоочередным объектом отбора должна явиться

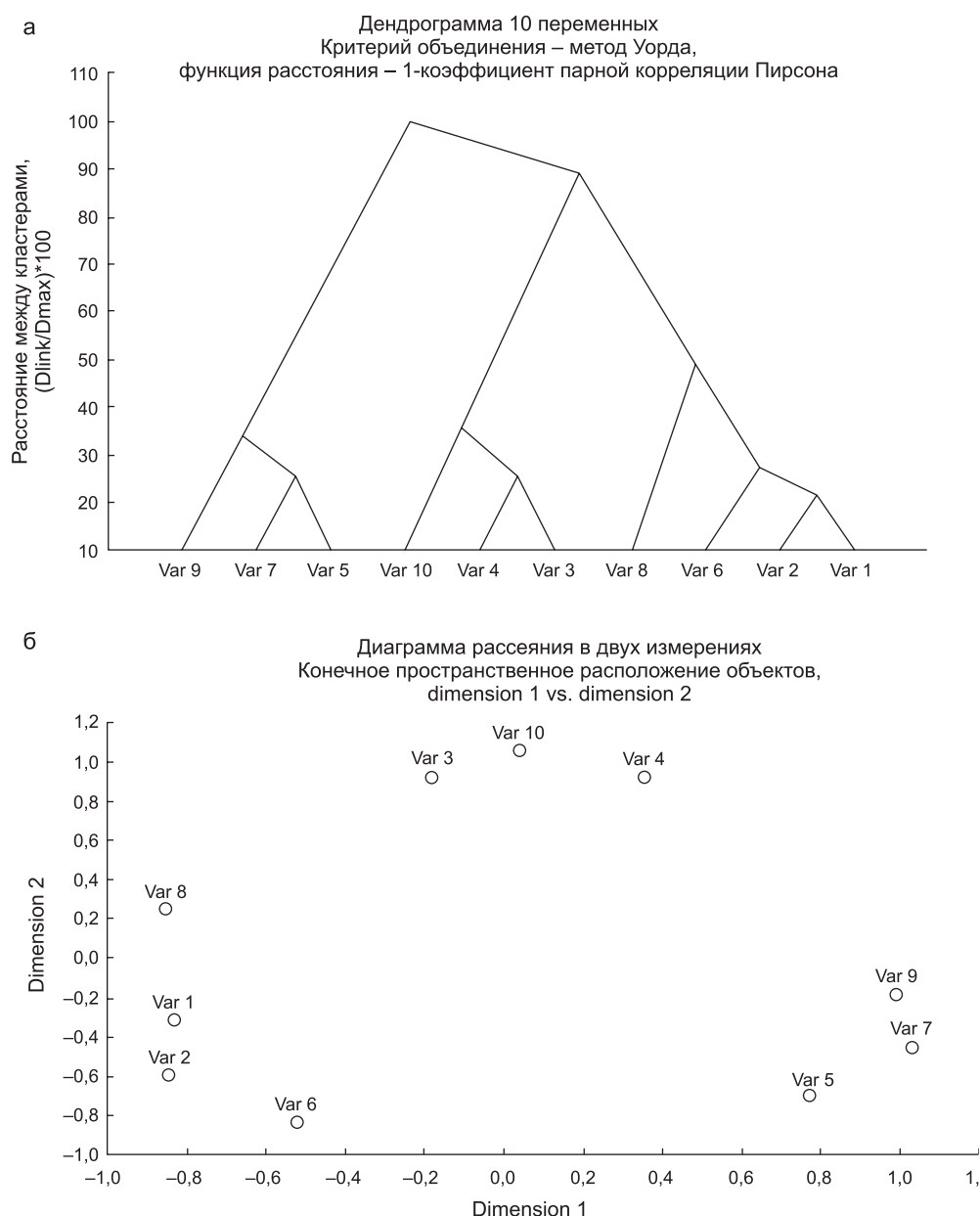


Рис. 3. Моделирование двумя методами (а, б) взаимосвязи эффекта гетерозиса по товарному урожаю и степени идентичности доминантных аллелей ХЦП для универсального гибрида перца, предназначенного для выращивания как в условиях пленочной теплицы, так и открытого грунта.

а – метод кластеризации; б – метод двумерного шкалирования.

степень идентичности доминантных аллелей в кластерах «длина – индекс плода», «продолжительность 2 и 3-й фазы» и «гниль плодов». Но поскольку у переменных функциональная связь между знаками корреляций, следует учесть и групповое воздействие остальных переменных на проявляемый эффект гетерозиса.

Проведенный анализ позволяет обсудить следующие вопросы: разрешающую способность регрессионно-кластерного анализа, возможную структурную организацию полигенов ХЦП и уточнение генетических механизмов проявления гетерозиса.

ОБСУЖДЕНИЕ

В работе использовался генетический параметр $W_r + V_r$, применяемый Хейманом (Hauman, 1954) в регрессионном анализе диаллельных скрещиваний. Этот генетический параметр коррелирует со средними значениями признака при условии определения его аддитивно-доминантной генетической системой и отображает направление доминирования, а значит и наличие самих долей доминантных аллелей, поскольку свойство (направление) не может существовать без объекта (доли доминантных аллелей), им обладающего. Применяя этот параметр при необходимости, у каждого генотипа находят теоретически возможное содержание доминантных аллелей, используемых в скрещиваниях (Федин и др., 1980). Поскольку, как показал предварительный анализ (Тимина, Рябова, 2010), имели место эпистаз и зависимое распределение генов у родительских форм, это означало, что линия регрессии наклонена к параболе W_r/V_r не под углом 45° и отличается от линии единичного наклона. Следовательно, визуализацию взаимосвязей линейно нормированных параметров $W_r + V_r$ в этом случае необходимо проводить только непараметрическим методом, отказавшись от графиков Хеймана. Для этого использованы методы многомерных анализов – кластеризация и многомерное шкалирование, которые объективно группируют и сравнивают близость объектов, согласно их реальным параметрам. Кроме того, сравнение параметров одних и тех же генотипов в разных средах, а не между собой в одной среде (т. е. не в одной плоскости), определяет не абсолютные показатели, а относительные,

но устанавливаемые и характерные для изучаемых условий, что позволяет выявить отличия у генотипов по долям доминантных аллелей. Более того, такой подход позволяет избежать эффекта шкалирования, имеющего место на графиках Хеймана (Драгавцев, Драгавцева, 2011), так как группировка объектов производится по принципу близости расстояний, а не их сравнения на линии регрессии. При этом объектом кластеризации выступали генотипы, признаки и среды, а признаковым пространством – параметр $W_r + V_r$, аллели с доминантными эффектами. Анализ показал, что формирование полигенного признака обусловлено комплексной взаимосвязью с доминантными аллелями в соответствующих кластерах ХЦП и при уточнении структуры взаимосвязей 8 ХЦП: высота куста, количество плодов с растения, товарный урожай, масса плода, длина, диаметр, индекс плода и толщина стенки плода – подтвердил полигенный контроль признаков, зависящий от экологических факторов.

Предлагаемый регрессионно-кластерный анализ уточняет и структуру организации полигенов ХЦП. Об этом свидетельствует наличие функциональных межкластерных и межаллельных связей, действующих по принципу: сколько убудет, столько прибавит. Функциональная связь – показатель наличия группы координированно экспрессирующихся генов с общей функцией – формированием признака, т. е. свидетельствует о структуре организации полигенов ХЦП в виде генной сети (ГС) и соответствует ее определению (Колчанов и др., 2000; Ананько, 2008). При этом выявленные межкластерные и межаллельные связи, в свою очередь, представляют собой общую упрощенную схему регуляторных контуров ГС продуктивности без детальной молекулярной расшифровки, где положительные связи знаменуют переход к новой функции в новых условиях, а отрицательные взаимосвязи выступают регуляторными стабилизаторами. Об этом свидетельствует суммарный коэффициент межкластерной и межаллельной корреляции для условий теплицы и открытого грунта, который определился как отрицательный и почти одинаковый по абсолютной величине, что подтверждает стабильность ГС продуктивности и соответствует определению регуляторной отрицательной связи ГС. Возможно, в состав ГС

продуктивности могут входить кроме мобильных полигенов и более стабильные олигогены. В нашем случае такими генами-кандидатами могут оказаться аллели кластера длина – индекс плода, меняющие знак взаимосвязи, но не ее величину в зависимости от условий.

Эколого-генетическая теория (Драгавцев и др., 1984; Драгавцев, 2003; Чесноков и др., 2008) обосновывает функционирование полигенов ХЦП и переопределение компонентов при смене лимитирующих факторов среды, рассматривая организацию полигенных признаков по модульному принципу. Модуль состоит из трех взаимосвязанных признаков: результирующего и двух компонентных. В свою очередь, модули подразделяются по значимости на более высокие и низкие ранги. Следовательно, если основываться на модели ГС с позиций эколого-генетической организации полигенных признаков растений, то последние будут представлять собой глобальную ГС соответствующих модулей ХЦП и подсетей взаимосвязанных иерархически компонентных признаков. В зависимости от конкретной среды ГС полигенов компонентных признаков одновременно являются регуляторами ГС результирующего признака. Информация о лимитирующих факторах среды, нормы реакции признаков, состава ГС, определяющей признак, и эффекта переопределения доминантных аллелей ХЦП позволяет моделировать конечную функцию – формирование признака в моделируемом пространстве.

Многокомпонентная иерархическая организация ХЦП предполагает детальное изучение функционирования комплекса полигены–ХЦП–среда. Поэтому исследования этого комплекса целесообразно начинать с первичного выявления координированных цепочек ХЦП на основе генетически обусловленных корреляционных взаимосвязей, отображающих общую схему структуры регуляторных контуров ГС полигенов в конкретной среде. Полученные результаты свидетельствуют о том, что эффект гетерозиса – это адекватный ответ глобальной ГС модулей ХЦП на изменение среды. Знание общей структуры взаимосвязей облегчает понимание вклада частных составляющих элементов в проявление эффекта гетерозиса и его возможное моделирование, который, по всей видимости, представляет собой баланс между ближайши-

ми переменными, вносящими основной вклад в эффект гетерозиса и остальными, оказывающими на него групповое разнонаправленное воздействие. С этих позиций явление гетерозиса представляется только частным случаем общей работы ГС полигенов.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананько Е.А. Разработка технологии реконструкции и компьютерного анализа генных сетей и ее применение в биологических исследованиях: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН, 2008. 229 с.
- Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.: ВИР, 2003. С. 1–35.
- Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720–723.
- Драгавцев В.А., Драгавцева Е.В. Механизм сдвигов доминирования количественных признаков яровой пшеницы в разных географических точках // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 691–686.
- Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М.: Изд-во РУДН, 2001. Т. 2. С. 808–823.
- Жученко А.А., Нестеров В.С. и др. Использование генетических параметров в селекционном процессе для культуры томатов // Генетика и селекция количественных признаков. Киев, 1976. С. 120–130.
- Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колпаков Ф.А. и др. Генные сети // Молекуляр. биология. 2000. Т. 34. С. 533–544.
- Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 307 с.
- Сизиков А.П. Изменчивость генотипических корреляций количественных признаков яровой пшеницы и ее роль в селекции: Автореф. ... канд. с.-х. наук. Новосибирск, 1983. С. 1–24.
- Стасюк А.И., Железнова Н.Б., Железнов А.В. Корреляционный анализ некоторых видов амаранта (*Amaranthus* L.) // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 1. С. 173–182.
- Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. Вып. 9. № 2. С. 138–141.
- Тимина О.О. Идентификация доноров раннеспелости овощного перца *Capsicum annuum* L. регрессионно-кластерным анализом // Овочівництво і баштаництво. 2005. Вип. 51. С. 264–281.
- Тимина О.О., Рябова А.С. Об идентификации ключевых аллелей хозяйственно ценных признаков у овощного перца *Capsicum annuum* L. регрессионно-кластерным анализом // С.-х. биология. 2010. № 1. С. 40–50.
- Тимина О.О., Рябова А.С. Закономерности проявления гетерозиса у овощного перца *Capsicum annuum* L. в зависимости от степени идентичности ключевых аллелей хозяйственно ценных признаков // С.-х. биология.

2011. № 1. С. 66–75.
- Федин М.А., Силис Д.Я., Смирнов А.В. Статистические методы генетического анализа. М.: Колос, 1980. С. 85–111.
- Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бернер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Докл. АН. 2008. Т. 418. № 5. С. 693–696.
- Efimov V.M., Kovaleva V.Y., Markel A.L. A new approach in the study of genetic variability of complex characters // Heredity. 2005. 84. P. 101–107.
- Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses // Genetics. 1954. V. 39. No. 3. P. 789–809.
- Timina O.O., Tsykaliuk R.A., Orlov P.A. The identification of genotypes quantitative characters by regressive cluster analysis // Capsicum and Eggplant Newslett. 2004. V. 23. P. 37–40.

RELATIONSHIPS AMONG GENES FOR COMMERCIALY VALUABLE TRAITS IN *C. ANNUUM* VAR. *ANNUUM* L.: PATTERN CONSTRUCTION AND ANALYSIS

O.O. Timina

Shevchenko Transnistrian State University, Tiraspol, Transnistria,
e-mail: otimina@mail.ru

Summary

Summarized data are presented to identify coordinated chains of commercially valuable characters (CVCs) and the corresponding alleles. A conceptual diagram of their relationships based on ecological and genetic identification of 16 CVCs in *C. annuum* var. *annuum* is shown. The structure of the complex of informative allele effects associated with heterosis for the marketable yield character has been refined by multivariate statistics.

Key words: *Capsicum annuum* var. *annuum* L., vegetable pepper, regression-cluster analysis, commercially valuable characters, ecogenetic theory of polygenes, gene network.