



Аграрен университет – Пловдив, Научни трудове, т. LIX, кн. 2, 2015 г.
Юбилейна научна конференция с международно участие
Традиции и предизвикателства пред аграрното образование, наука и бизнес
Agricultural University – Plovdiv, Scientific Works, vol. LIX, book 2, 2015
Jubilee Scientific Conference with International Participation
Traditions and Challenges of Agricultural Education, Science and Business



НАСЛЕДЯВАНЕ НА ВИСОЧИНАТА НА РАСТЕНИЯТА ПРИ ТВЪРДАТА ПШЕНИЦА INHERITANCE OF PLANT HEIGHT IN DURUM WHEAT

Рангел Драгов*, Дечко Дечев
Rangel Dragov*, Dechko Dechev

Институт по полските култури – гр. Чирпан
Field Crops Institute – Chirpan

*E-mail: dragov1@abv.bg

Abstract

Plant height is an important trait in durum wheat breeding due to its direct connection to the lodging resistance. A diallel cross which includes five current wheat varieties (*Victoria*, *Deni*, *Superdur*, *Progres* and *Predel*) was done in 2013 and 2014 to determine the genetic nature of plant height inheritance. The variance analysis showed a significant difference between genotypes (parents and F1 progeny of the combination). That fact led to carrying out a diallel analysis and determining the genetic parameters and indices (Hayman 1954) and the general and specific combining ability defined by Griffing (1956). The obtained results showed prevalence of the additive genetic effects over the non-additive, which enables effective plant height breeding in the early generations. *Superdur* and *Predel* proved to be the most successful regarding the lower plant height than that of the measured parents. There was a certain rearranging of the genotypes by height in the various years, which showed the occurrence of “predefining of genetic trait formulas”. The occurrence was confirmed by the values of the inheritance ratios in the broad (H^2) and narrow (h^2) sense. Essential conclusions can be made according to the received data regarding durum wheat breeding by plant height. The plant height trait of durum wheat is controlled by a regular additive-dominant genetic system. The ratios of inheritance in the broad and narrow sense are high and they enable the effective selection in comparatively early generations by that trait.

Key words: durum wheat, plant height, diallel analysis, combining ability.

ВЪВЕДЕНИЕ

Височината на растенията при пшеницата има важно значение за повишаване на добива поради високата ѝ връзка с полягането и жътвения индекс. Вкарването на гени за нискостъбленост е главен фактор по времето

на „Зелената революция”, което довежда до драстично нарастване на продуктивността (Khush, 2001; Hedden, 2003).

За височината на растенията при твърдата пшеница Kaltsikes and Lee (1971), Ahmat et al. (1977) намират доказани адитивни и неадитивни генни ефекти, а Jackson et al. (1968) и Widner and Lebsack (1973) – само адитивни.

Някои автори (Mariani and Zitelli, 1973) предполагат, че височината на растенията се определя от малък брой фактори при твърдата пшеница, а други – от един до три главни гена (Kaltsikes and Lee, 1971; Salazar et al., 1975) или полигенна система (Martin and Cubero, 1979).

Изучаването на генетичната система, контролираща даден селекционно важен признак (като височината на растенията), е свързано с прилагането на подходящ метод на изследване. Диалелните кръстоски позволяват установяването на основни генетични параметри, касаещи селекционния признак. Те дават възможност за формулирането на важни препоръки за водене на селекционния процес.

Целта на настоящото изследване е да установим генетичната природа на признака височина на растенията при твърдата пшеница и да дадем препоръки за поколението, от което може да се прилага ефективен отбор.

МАТЕРИАЛИ И МЕТОДИ

Изследването е извършено в опитното поле на Института по полски култури в град Чирпан в периода 2014–2015 реколтни години. В метеорологично отношение и двете реколтни години се характеризират с мека зима (температури, по-високи от нормата). Различията между тях са в разпределението на валежите, които като сума са по-високи от нормата. През 2014 г. многото валежи са в края на вегетацията, а през 2015 г. – в началото на вегетацията през ранната пролет.

В изследването са включени пет генетично различни сорта твърда пшеница: Виктория, Дени, Superdur, Прогрес, Предел. Кръстосани са по диалелна схема, т.е. всички възможни комбинации между тях без реципрочните. Десетте кръстоски F_1 и родителите са засявани в блокова схема с три повторения за реколтните години. Родителите са представени във всяко повторение от парцелка в три реда, а хибридите F_1 – в два. Дължината им е два метра с междуредово разстояние 20 cm и 5 cm разстояние между растенията.

Височината на растенията е измервана от повърхността на почвата до края на класа, без осилите, в сантиметри. Измервана е височината на 20 произволно избрани растения от парцелка, като средната стойност е включена в статистически анализ.

Диалелният анализ е провеждан по метода на Nauman (1954), а графичният диалелен анализ – по метода на Jinks (1954). Анализът за комбинативна способност е проведен по метод II и модел 1 на Griffing (1956). Коефициентите на наследяемост в широк (H^2) и тесен (h^2) смисъл са изчислени по метода на Mather and Jinks (1982).

РЕЗУЛТАТИ И ОБСЪЖДАНЕ

Средните височини на растенията по родители и F₁ хибриди за двете години имат минимална разлика (1 cm) между генералните средни, което е съпроводено с по-малки размествания при родителите и с по-големи при F₁ хибридите при смяната на условията на отглеждане. Анализ на варианса (ANOVA) по височината на растенията (таблица 1) показва високодостоверни различия между участващите генотипи (родители и F₁) и недостоверни различия за повторенията, което, от своя страна, сочи за висока хомогенност на средата на отглеждане.

Таблица 1. Анализ на варианса по височината на растенията за двете години
Table 1. ANOVA on plant height for two years

| Година/ Year | Източници на вариране/ Sources of Variation | Сума на квадратите/ Sum of squares | Средни квадрати/ Mean squares | Доказаност/ Significant (* , ** , ***) |
|-----------------|---|---|--|--|
| 2014 | Генотипи (P и F ₁) Genotypes (P and F ₁) | 2521,7 | 180,1 | *** |
| | Повторения/repс | 89,8 | 44,9 | n. s. |
| | Грешка/error | 552,4 | 19,7 | |
| 2015 | Генотипи (P и F ₁) Genotypes (P and F ₁) | 3165,4 | 226,1 | *** |
| | Повторения/repс | 25,7 | 12,9 | n. s. |
| | Грешка/error | 183,5 | 6,6 | |

* - P ≤ 0.05 ; ** - P ≤ 0.01 ; *** - P ≤ 0,001 ; n.s. – недостоверно (no significant)

Резултатите от проведения анализ на варианса за обща и специфична комбинативна способност са поместени в таблица 2. Те показват достоверност на вариансите както за обща комбинативна способност, така и за специфична комбинативна способност и за двете години, като се различават само по степента на доказаност за годините. Следователно в наследяването на височината при твърдата пшеница доказано влияние оказва както адитивното действие на гените, контролиращи признака (ОКС), така и неадитивното (доминиране и епистаз – СКС).

Отношението между вариансите на ОКС и СКС (σ_g^2/σ_s^2) има стойности, по-големи от единица за двете години, и говори за преобладаване на адитивните генни ефекти над неадитивните. Такива резултати са получени и от редица други автори (Lebsock and Amaya, 1969; Kaltsikes and Lee, 1971; Ahmad et al., 1977; Savitskaia et al., 1979; Boranbaev, 1981).

Таблица 2. Анализ на варианса за обща комбинативна способност (ОКС), специфична комбинативна способност (СКС) и отношение на вариансите на ОКС и СКС (σ_g^2/σ_s^2)

Table 2. Analysis of variance of general combining ability (GCA), specific combining ability (SCA) and relation to variance of GCA and SCA (σ_g^2/σ_s^2)

| Година/ Year | Източници на вариране/ Source of variation | Сума на квадратите/ Sum of squares | Средни квадрати/ Mean squares | Доказаност/ Significant (* , ** , ***) |
|-----------------|---|---|--|--|
| 2014 | Генотипи/ Genotypes | 2470,1 | 176,4 | *** |
| | ОКС/GCA | 1791,9 | 448,0 | *** |
| | СКС/SCA | 678,2 | 67,8 | * |
| | Грешка/error | 549 | 19,6 | |
| | σ_g^2/σ_s^2 | 1,12 | | |
| 2015 | Генотипи/ Genotypes | 3165,8 | 226,1 | *** |
| | ОКС/GCA | 2469,5 | 617,4 | ** |
| | СКС/SCA | 696,3 | 69,6 | ** |
| | Грешка/error | 184,2 | 6,58 | |
| | σ_g^2/σ_s^2 | 1,24 | | |

* - $P \leq 0.05$; ** - $P \leq 0.01$; *** - $P \leq 0,001$; n.s. – недостоверно (no significant)

Интересно за селекцията е сравняването на средните стойности на родителите за средните стойности на хибридите, от които може да се получи представа за стойността на един среден хетерозис. В нашия случай е интересно, че за 2014 г. при стойност на родителите 94,5 cm и средна стойност на хибридите F_1 92,2 може да се определи среден хетерозис от – 2,32 т.е. средно хибридите са по-ниски от родителите. Със смяната на условията през 2015 г., обратно, се наблюдава положителен среден хетерозис от 1,4 cm поради средните стойности на родителите 91,0 cm и средна стойност на хибридите 92,4 cm. Смяната на условията на средата са довели до преобръщане на посоката на хетерозиса. Това вероятно говори за проява на явлението „преопределяне на генетичната формула” на признака (Dragavtsev & Aveyanova, 1983).

След проведеня анализ за комбинативна способност на данните от диалелните кръстоски получените стойности за ОКС на родителите и СКС на F_1 хибридите са поместени в таблица 3. От нея се вижда, че за двете години с най-висока доказана ОКС се явява сортът Виктория, който е действал в посока увеличаване на височината на неговите хибриди. От друга страна, сортът Superdur е с най-голяма отрицателна стойност на неговата ОКС и за двете години. За отбелязване са и доказаните отрицателни стойности на ОКС

за сорта Предел. Тези два сорта действат за намаляване на височината на растенията при F₁ хибридите, които участват. Това е ценно за водене на селекция за нискостъбленост при твърдата пшеница. Останалите сортове от диалелната кръстоска заемат междинно положение по отношение на тяхната комбинативна способност по височина на растенията.

По отношение на специфичната комбинативна способност интерес за селекцията представлява комбинацията Superdur по Предел, която показва най-високи отрицателни стойности и за двете години. Хибридът F₁ на комбинацията Superdur по Предел има най-ниски стойности за височина на растенията и през двете години.

Таблица 3. Стойности за общата комбинативна способност (ОКС) на родителите и специфичната комбинативна способност (СКС) на кръстоските

Table 3. Values for general combining ability (GCA) of parents and specific combining ability (SCA) of the crosses

| Код/Code | 2014 | 2015 |
|-------------------|-------------|-------------|
| Родители/Parents | | |
| 11 | 7,51 ** | 7,74 ** |
| 22 | -0,10 n.s. | -0,99 ** |
| 33 | -4,47 ** | -5,85 ** |
| 44 | 0,06 n.s. | 2,87 ** |
| 55 | -3,00 ** | -3,77 ** |
| Кръстоски/Crosses | | |
| 12 | -4,66 ** | 3,51 ** |
| 13 | 6,24 ** | 4,13 ** |
| 14 | -1,96 n. s. | 1,65 n. s. |
| 15 | -1,27 n. s. | 3,82 ** |
| 23 | 4,31 ** | 6,87 *** |
| 24 | -3,92 * | -1,75 n. s. |
| 25 | -0,63 n. s. | -3,98 ** |
| 34 | 3,38 * | -0,90 n. s. |
| 35 | -4,70 ** | -5,55 *** |
| 45 | -4,55 ** | 3,17 ** |

* - P ≤ 0.05; ** - P ≤ 0.01; *** - P ≤ 0,001; n.s. – не достоверно (no significant)

Резултатите от провеждането на диалелния анализ по Науман (1954) са представени в таблица 4. Изменчивостта, обусловена от адитивното действие на гените (D), високодостоверна и за двете години, отразява голямото значение на адитивния вариант в определянето на височината на растенията в твърдата пшеница. Подобни резултати са получени и от редица други автори (Kaltsikes and Lee, 1971; Martin and Cubero, 1979; Dragavtsev et

al., 1984; Dechev, 1985; Chowdhary et al., 2007; Peng et al., 2011; Zanke et al., 2014 и др.

Таблица 4. Генетични параметри и показатели за височината на растенията от диалелната кръстоска
Table 4. Genetic parameters and indicators of plant height of diallel cross

| Параметри и показатели/ Parameters and indicators | 2014 | 2015 |
|--|---------------|----------------|
| D | 102,6 ± 4,89 | 87,65 ± 8,07 |
| F | 37,82 ± 12,22 | -15,48 ± 20,16 |
| H ₁ | 71,95 ± 13,21 | 101,64 ± 21,80 |
| H ₂ | 50,85 ± 11,98 | 67,00 ± 19,77 |
| h ₂ | 13,16 ± 1,99 | 3,54 ± 3,29 |
| E | 7,70 ± 9,24 | 2,16 ± 15,25 |
| (H ₁ /D) ^{1/2} | 0,84 | 1,07 |
| H ₂ /4H ₁ | 0,18 | 0,16 |
| Kd/Kr | 1,56 | 0,86 |
| h ₂ /H ₂ | 0,26 | 0,05 |
| Г γ _r ; (Wr+Vr) | -0,78 | -0,64 |
| Коефициент на наследяемост Heritability coefficient | | |
| H ² (широк смисъл) (broad sense) | 0,88 | 0,97 |
| h ² (тесен смисъл) (narrow sense) | 0,68 | 0,78 |

Голяма роля за определяне на признака има и доминирането. Компонентът H₁, отразяващ варирането, което се дължи на доминантно действие на гените, е достоверен и за двете години (табл. 5). При диалелния анализ цялостно измерване на доминирането се осигурява от (H₁/D)^{1/2}. Този показател показва, че доминирането е непълно за 2014 г. и почти пълно за 2015 г.

Параметърът F, който показва посоката на доминиране, има положителна и доказана стойност за 2015 г. Следователно в условията на тази година доминирането е в посока на по-голяма височина на растенията при твърдата пшеница. Макар че в условията на 2015 г. параметърът променя знака си, стойността му е недоказана и вероятно като цяло доминирането за височина на растенията в нашия набор от родителски сортове преобладава доминиране на по-голямата височина.

През двете години H₁ е по-голям от компонента H₂. Това предполага, че положителните и отрицателните алели по локусите, показващи доминиране в родителите, не са в равни пропорции. Още повече, че H₁ и H₂

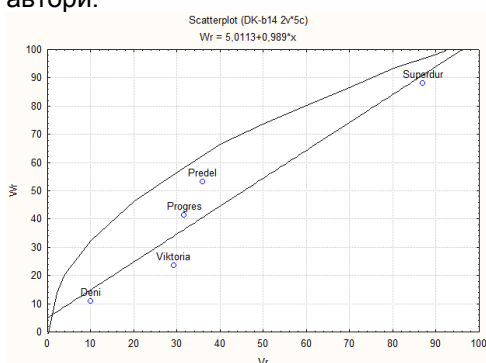
се различават достоверно и са доказани величини. Това се потвърждава и от стойностите по отношение на $H_2/4H_1$, които осигуряват оценка на средната чистота на отрицателните алели в локусите, показващи доминиране. И за двете години стойностите са значително по-малки от 0,25, т.е. има асиметричност в разпределението на положителните локуси в родителите (табл. 5). Това явление е в съгласие и със стойностите на показателя Kd/Kr , който показва отношението на доминантни към рецесивни гени. Интересно в случая е, че стойностите силно се различават, като за 2014 г. преобладава доминирането, а за 2015 г. по-голямо влияние имат рецесивните гени. Тези резултати потвърждават още веднъж явлението „Преопределяне на генетичната формула на признака“, особено в случаите на количествени признаци, които се контролират от голям брой малки полигени, които значително се влияят от условията на средата. Отношението h_2/H_2 дава броя на групите гени, които контролират признака и същевременно показват някакво доминиране.

В нашия случай и за двете години това отношение е значително по-малко от единица (табл. 4). Подобен резултат получават и Kaltsikes and Lee (1971) и в много от случаите Dragavtsev et al. (1984). Според Nauman (1954) това отношение ще бъде вярно, когато доминирането на гените е в една посока. Тази стойност не дава никаква информация за групите гени, не проявяващи доминиране. Следователно може да се приеме, че височината на растенията при твърдата пшеница в нашия набор от родители се определя от една група гени, показващи доминиране, действаща в зависимост от условията на средата. Най-пълна представа за проявлението на доминантните и рецесивните ефекти дават графиките на регресиите W_r по V_r (фиг. 1 и фиг. 2). Линията на регресия за 2014 г. (фиг. 1) показва наклон, който се различава достоверно от нула и не се различава съществено от единица. Този резултат удовлетворява предварителните условия на Nauman (1954) за провеждане на диалелен анализ. Следователно в контролирането на височината на растенията при твърдата пшеница за 2014 г. участва обикновена, адитивно-доминантна генетична система. Линията на регресията за 2015 г. (фиг. 2) показва наклон, който се различава достоверно от единица и достоверно от нула. Неговата стойност ($b = + 0,66$) говори за известна проява на комплементарен епистаз: намаляване на наклона на линията на регресия от положение 45 градуса надолу към абсцисната ос. Комплементарният епистаз е епистаз на рецесивни гени. Следователно под влияние на условията на средата за 2015 г. е усложнена генетичната система, контролираща признака височина в нашия набор от родителски сортове. Това явление поставя под известно съмнение получените данни за генетичните параметри на Nauman (1954) за 2015 г., но това не оказва съществено влияние върху резултатите от графичния анализ (Dragavtsev et al., 1984).

Линията на регресия пресича ординатата на координатната система над началната точка и за двете години. Това показва непълно доминиране в контрола на признака височина на растенията при твърдата пшеница за

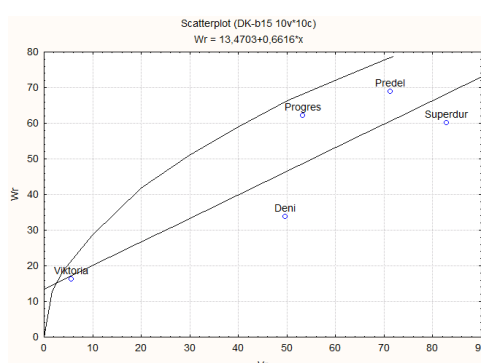
двете години (фиг. 1 и фиг. 2). В първата година на изследването (фиг. 1) родителите Дени, Виктория, Прогрес и Предел показват едно преобладаване на доминантните над рецесивните гени, защото са разпределени по регресията по-близо до началната точка. Изключение прави сортът Superdur, който заема положение много далече от началната точка и показва по този начин, че неговата нискостъбленост се определя от действието на рецесивни генетични фактори.

За отбелязване е, че българските сортове, които показват средна по стойност височина на растенията, са сравнително близко разположени, а Superdur е значително отдалечен от тях. Имайки предвид, че получените резултати от анализа по Науман (1954) говорят за влиянието на един ген. Предполагаме, че вероятно сортът Superdur е носител на рецесивен ген за нискостъбленост Rht-B1, разположен в генома на твърдата пшеница. Рецесивността на този ген за редуциране на височината на растенията при пшеницата е отбелязан от Peng et al. (2011), Zanke et al. (2014) и други автори.



Фиг. 1. *Wr/Vr* регресия за височина на растенията 2014 г.

Fig. 1. *Wr/Vr* regression to plant height for 2014



Фиг. 2. *Wr/Vr* регресия за височина на растенията 2015 г.

Fig. 2. *Wr/Vr* regression to plant height for 2015

При наблюдаваната конфигурация на фигурата трябва да отбележим голямата селекционна ценност на сорта Superdur, с който се получават нискостъблени растения още в F_2 , които повече няма да разпаднат в следващите поколения. Интересни са резултатите от графичния диалелен анализ по Jinks (1954) за 2015 г. (фиг. 2). Поради вече отбелязаната от нас генетична система на контрол на височината при твърдата пшеница (сортовете от нашия набор) с наличието на комплементарен епистаз, местоположението на точките на родителските сортове показва значително изменение спрямо предната година. Единствено сортът Виктория запазва своето местоположение на графиката в зоната на преобладаващите доминантни гени. Останалите български сортове – Дени, Прогрес и Предел, са се придвижили към сорта Superdur, т.е., като са показали повече рецесивност. Това е още едно потвърждение за вероятното влияние на

комплементарен епистаз от сорта Superdur към тях. Интересно е да се проследи взаимовръзката между стойността на признака при отделните родители (Yr) и тяхната сума ($Wr + Vr$), която характеризира натрупването на доминантни гени. Както се вижда от таблица 5, корелационните коефициенти са средни по стойност и с отрицателен знак. Макар и недоказани, те говорят за ясно изразена тенденция доминирането да е свързано с увеличаване на височината на растенията при твърдата пшеница. Коефициентите на наследяемост в широк (H^2) и тесен смисъл (h^2) са отразени в таблица 4. Много високите коефициенти на наследяемост в широк смисъл посочват възможността за водене на ефективен отбор на генотип по фенотип относно височината на растенията. Високите коефициенти на наследяемост в тесен смисъл, които са достатъчно високи, дават възможност за водене на ефективен отбор по признака в ранните разпадни генерации (F_2, F_3).

ИЗВОДИ

1. Признакът *височина на растенията* при твърдата пшеница се контролира от адитивно-доминантна генетична система с евентуални прояви на комплементарен епистаз.

2. Сортът Superdur се представя като носител на рецесивен ген за нискостъбленост и се явява особено ценен за селекцията по височина на растенията при твърдата пшеница.

3. Поради високите стойности на коефициентите на наследяемост в широк и тесен смисъл има възможност за водене на ефективен отбор в ранните разпадни генерации по височина на растенията при твърдата пшеница.

REFERENCES

Ahmad, Z., R. P. Katiyar, L. Ram, A. N. Khanna, 1977. Gene action and selection parameters in macaroni wheat. – *Indian J. agric. Sci.*, 47: 417–421.

Boranbaev, S., 1981. Izuchenie selektsionnoy cennosti sorto-obroztsov otveruyh pshenic metodom dialelnyh skreshtivaniy. Eksperim. Roboty po genetike rasteniy v Kazahstane. – *Alma-Ata.*, 97–101.

Chowdhary, M. A., M. Sajad and M. Ashraf, 2007. Analysis on combining ability of metric trait in bread wheat (*Triticum aestivum*). – *Journal of Agriculture Research*, 45: 11–17.

Dechev, D., 1985. Nasledyavane na visochinata na rasteniyata pri tvardata pshenica. – *Rastenievadni nauki*, 12: 15–20.

Dragavtsev, V. A., A. F. Averyanova, 1983. Mehanizmy vzaimodeystviya genotip – sreda I gomeostaz kolichestvennyh priznakov rasteniy. – *Genetika*, 19: 1806–1810.

Dragavtsev, V.A., R. A. Cilyke, B. G. Reyter, 1984. Genetika proznakov produktivnosti yarovykh pshenic v Zapadnoy Sibiri, Novosibirsk, – *Nauka*, 23–128.

Griffing, B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. – *Austr. J. Biol. Sci.*, 9: 463–493.

- Hayman, B. I.*, 1954. The theory and analysis of diallel crosses. – *Genetics*, 39: 789–809.
- Hedden, P.*, 2003. The genes of the Green Revolution. – *Trends Genet*, 19: 5–9.
- Jackson, B. R., V. A. Dirks and L. A. Snyder*, 1968. Quantitative inheritance in crosses among four tetraploid wheats. – *Canad J. Genet. Cytol.*, 10: 33–43.
- Jinks, J. L.*, 1954. The analysis of continuous variation in diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. – *Genetics*, 39: 767–788.
- Kaltsikes, P. J., J. Lee*, 1971. Quantitative inheritance in durum wheat. – *Canad. J. Genet. Cytol.*, 13: 210–218.
- Khush, G. S.*, 2001. Green revolution: the way forward. – *Nat Rev Genetics*, 2: 815–822.
- Lebsock, K. L., A. Amaya*, 1969. Variation and covariation of agronomic traits in durum wheat. – *Crop. Sci.*, 9: 372–375.
- Mariani, B. M., G. Zitelli*, 1973. Correlazioni genotipiche ed ereditabilità di alcuni caratteri nel frumento duro (*Triticum durum* Desf.). – *Genet. Agr.*, 27: 19–34.
- Martin, L. M., J. I. Cubero*, 1979. Genetics of height and its components in durum wheat. – *Genet. Agr.*, 33: 281–290.
- Mather, K., J. L. Jinks*, 1982. Biometrical genetics, study of continuous variation, third ed., Chapman and Hall, London, New York, pp. 396–403.
- Peng, Z. S., X. Li, Z. J. Yang and M. L. Liao*, 2011. A new reduced height gene found in the tetraploid semi-dwarf wheat landrace Aiganfanmai. – *Genetics and Molecular research*, 10: 2349–2357.
- Salazar, M. G., V. A. Rodríguez M. and M. A. Quiñones*, 1975. Herencia de altura de planta en trigos duros (*Triticum durum* Desf.). – *Agrociencia*, 21: 133–143.
- Savitskaya V. A., N. A. Kalashnik, G. M. Letova*, 1979. Nasledovanie kolichesvenykh priznakov tverdogo pshenicy v usloviyah zapadnoy Sibiri. – *Genetika*, 15: 306–313.
- Widner, J. N., K. L. Lebsock*, 1973. Combining ability in durum wheat: Agronomic characteristics. – *Crop. Sci.*, 13: 164–167.
- Zanke, C. D., J. Ling, J. Plieske and al.*, 2014. Whole Genome Association Mapping of Plant Height in Winter Wheat (*Triticum Aestivum* L.). – *PLOS ONE*, 11: 1–16.