

Наследование признака «многоцветковость» у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F₂

В.С. Арбузова¹✉, О.Б. Добровольская¹, П. Мартинек², Е.В. Чуманова¹, Т.Т. Ефремова¹

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² ООО «Агротест фито». Компания по тестированию, консультированию и исследованиям в области сельского хозяйства, Кромержиж, Чешская Республика

Оценивали параметры продуктивности колоса у растений сортов Новосибирская 67 (N67), Саратовская 29 (С29), Пуза-4 и «многоцветковой» линии Skle 123-09 в разные по условиям вегетации годы. Установлено, что у многоцветковой линии число зерен колоса и озерненность колоска достоверно выше, чем у сортов N67, С29 и Пуза-4, и проявление многоцветковости зависит как от условий вегетации, так и генотипа. Таким образом, «многоцветковость», или многозерность, – генетически обусловленный признак, с которым можно вести селекционную работу. При изучении популяций гибридов F₂ C29 × Skle123-09, N67 × Skle123-09, P-4 × Skle123-09 были выделены растения, обладающие веерообразными колосками и высокой озерненностью, как Skle 123-09, и имеющие наилучшие показатели других признаков колоса, как сорта-реципиенты. Семена этих растений будут использованы для закрепления признака «многоцветковость». С помощью двухфакторного дисперсионного анализа выявлено, что число завязавшихся зерен на колос зависит от условий выращивания, генотипа и их взаимодействия. Изменчивость признака «озерненность колоска» у засухоустойчивых сортов С29 и Пуза-4 в основном зависит от генотипа, в меньшей степени от взаимодействия генотип × среда. У сорта N67, созданного для условий Западной Сибири, – лишь от генотипа. На массу зерна колоса главным образом влияет взаимодействие генотип × среда (почти на 60 %), а влияние факторов А (генотип) и В (условия среды) оказалось в два раза меньше. На изменчивость признака «масса одной зерновки» у гибридов F₂ C29 × Skle123-09 и P-4 × Skle 123-09 влияние оказывают факторы среды, генотип и их взаимодействие. Вклад генотипа составляет более 70 %, а у гибридов F₂ N67 × Skle 123-09 доля изменчивости наибольшая при взаимодействии генотип × среда и составляет 77 %.

Ключевые слова: мягкая пшеница; многоцветковость; дисперсионный анализ; изменчивость.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Арбузова В.С., Добровольская О.Б., Мартинек П., Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т. Наследование признака «многоцветковость» у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F₂. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):355-363. DOI 10.18699/VJ16.125

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Arbuzova V.S., Dobrovolskaya O.B., Martinek P., Chumanova E.V., Efremova T.T. Inheritance of signs of «many-flowered» common wheat and evaluation of productivity of the spike of F₂ hybrids. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):355-363. DOI 10.18699/VJ16.125

УДК 633.111.1:631.52:575.22

Поступила в редакцию 23.03.2015 г.

Принята к публикации 27.04.2015 г.

© АВТОРЫ, 2016

Inheritance of signs of «many-flowered» common wheat and evaluation of productivity of the spike of F₂ hybrids

V.S. Arbuzova¹✉, O.B. Dobrovolskaya¹, P. Martinek², E.V. Chumanova¹, T.T. Efremova¹

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Agrotest Fito, Ltd. Agricultural Testing, Advisory Services and Research, Kroměříž, Czech Republic

Parameters of spike productivity in plants varieties Novosibirskaya 67 (N67), Saratovskaya 29 (S29), Puza-4 and «many-flowered» line Skle 123-09 were assessed in two years with different weather conditions. It was shown that «many-flowered» line Skle 123-09 is significantly higher in the number of grains per spike and number of grains per spikelet than varieties N67, S29 and Puza-4, and that the expression of «many-flowering» depends on the environmental conditions and the genetic background. It was shown that the «many-flowering» is a genetic trait and is therefore workable. A study of hybrids F₂ C29 × Skle123-09, N67 × Skle 123-09, P-4 × Skle 123-09 isolated plants with fan-shaped cones and a high number of grains per spikelet as Skle 123-09 and having the best performance of other features as ear varieties recipients. The seeds of these plants will be used to secure «flowering». Two-factor analysis of variance showed that the number of grains per spike knotted depends on growing conditions, genotype and their interaction. Variability of grains per spikelet in drought-resistant varieties of S29 and Puza-4 is mainly dependent on the genotype and, to a lesser extent, on the «genotype × environment» interaction. In variety N67 created for West Siberia, only genotype is a factor. The weight of a grain per ear primarily is primarily affected by «genotype × environment» (almost 60 %), while the influence of «genotype × environmental» was half as strong. The variability of «masse of one grain» in F₂ hybrids (S29, P-4 × Skle123-09) is influenced by environmental factors, genotype and their interplay. Genotype accounts for the highest impact (> 70 %). F₂ hybrids (N67 × Skle 123-09) share the greatest variability in the «genotype × environment» interaction (77 %).

Key words: *Triticum aestivum* L.; multifloret line; two-way analysis of variance; variability.

Увеличение продуктивности пшеницы представляет собой одну из самых трудных задач селекции, что связано с полиплоидной структурой ее генома и комплексностью этого признака. Растения пшеницы, растущие в полевых условиях, должны обладать комплексной устойчивостью к болезням и вредителям, засухоустойчивостью, жаростойкостью и многими другими адаптивными признаками (Пшеницы мира, 1987). На сложность генетической природы продуктивности, которая обладает значительной вариабельностью, и ее отдельных компонентов указывали многие авторы (Филипченко, 1934; Вавилов, 1935). В классических исследованиях количественных признаков оценивают взаимодействие факторов генотип × среда, при этом учитывают действие генотипа (Драгавцев, 2003), что не позволяет определить число генов, детерминирующих развитие самого признака продуктивности или его компонентов. После создания полной моносомной серии мягкой пшеницы по сорту Chinese Spring стало возможным изучать генетическую природу различных качественных и количественных признаков (Sears, 1954). Было показано, что практически во всех хромосомах генома мягкой пшеницы расположены гены, отвечающие за развитие признаков продуктивности (Morris, 1962–1972; Ауземус др., 1970; Ригин, 1971; Лелли, 1980; Арбузова, Майстренко, 1986; Цильке, 2003). Ряд ученых, изучая различные сорта и линии пшеницы, пытались выяснить, какие этапы развития растений играют основную роль в формировании признаков продуктивности колоса и возможности их улучшения. Другие нашли связь признаков продуктивности с генами *Dw* (*dwarf*) и *Rht* (*reduced height*), ответственными за высоту растений пшеницы (Fischer, 1975, 1985; Fischer et al., 1977; Brooking, Kirby, 1981; Fischer, Stokman, 1986; Youseffian et al., 1992; Abbate et al., 1995, 1997; Bindraban et al., 1998; Slafer et al., 2001; Toyota et al., 2001; Gonzalez et al., 2005).

У многих количественных признаков пшеницы проявляется достоверная изменчивость во взаимодействии генотип × среда, при этом учитывают действие отдельных локусов или локусов количественных признаков (QTL) (Börner et al., 2002). Так, для учета действия отдельных локусов была создана картирующая популяция (ITMI), насыщенная молекулярными маркерами RFLP (около 800) (Marino et al., 1996) и SSR (более 2 тыс. микросателлитных маркеров) (Röder et al., 1998; Ganai, Röder, 2007). Картирующая популяция ITMI была оценена в полевых условиях по ряду морфологических и хозяйственно ценных признаков с целью идентификации и картирования QTL, впервые выявленных в различных эколого-географических регионах России (Чесноков и др., 2012; Chesnokov et al., 2013). В результате работы идентифицировано 186 QTL, часть из которых могут быть зависимыми или независимыми от воздействия окружающей среды, а изученные количественные признаки взаимосвязаны и коррелируют между собой. Некоторые исследователи считают, что использование в скрещиваниях уникальных форм, имеющих большое число колосков, цветков и зерен, может быть одним из путей повышения урожайности пшеницы (Martinek, Bednar 1988, 2001; Hucl, Fowler, 1992; Martinek, 1994; Li, Zhao, 2000; Aliyeva, Aminov, 2011; Sreenivasulu, Schnurbusch, 2012). Примером может

быть пшеница, относящаяся к виду *Triticum turgidum* L., обладающая индивидуальными особенностями, которые отличают ее от всех известных пшениц. Она имеет дополнительные промежуточные чешуи, расположенные между второй колосковой и первой цветковой чешуями, которые представляют собой недоразвитые цветки. Эта пшеница характеризуется повышенной многоцветковостью и, следовательно, многозерностью, что нехарактерно для мягкой пшеницы, и обладает уникальной способностью точек роста функционировать после полного выколашивания, и при некоторых условиях в колоске может сформироваться до 26 фертильных цветков (Острейко, 1959). Поэтому весьма актуальным является изучение новых источников многоцветковости и их генетических характеристик.

Цель работы – сравнить параметры продуктивности колоса у многоцветковой линии Skle 123-09 и сортов яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29), Новосибирская 67 (Н67) и Пуза-4, а также растений гибридных популяций F₂ (С29, Н67, Р-4 × Skle 123-09) и оценить возможность использования линии Skle 123-09 как донора многоцветковости.

Материалы и методы

В исследованиях использовали сорта яровой мягкой пшеницы С29, Н67 и индийский сорт Пуза-4 (Р-4). Сорта С29 и Н67 имеют длинный колос, наибольшую массу одной зерновки, а также характеризуются высокими пластичностью и засухоустойчивостью. Образец «многоцветковой» формы Skle 123-09 получен от доктора П. Мартинька (Общество с ограниченной ответственностью «Агротест фито», Кромержиж, Чешская Республика). Данная линия была получена на основе образца «многоколосковой» мягкой пшеницы из Китая, переданного в ООО «Агротест фито» д-ром Wang Tao без детального описания происхождения.

Линия Skle 123-09 стабильно наследует признак многоцветковости как в полевых условиях, так и условиях гидропонной теплицы (Добровольская и др., 2014). Надо отметить, что в полевых условиях признак более выражен, в колосках развивается большое количество фертильных цветков и зерен – от 4 до 6 (рисунок). На рисунке приведены для сравнения колосья сорта С29 и линии Skle 123-09.

Для изучения наследования признака «многоцветковость» анализировали три комбинации гибридных популяций растений F₂: С29 × Skle 123-09, Н67 × Skle 123-09, Р-4 × Skle 123-09. Ежегодно каждую гибридную популяцию F₂ сеяли в трех повторностях, используя семена одной репродукции. Из каждой гибридной популяции брали случайно по 120 растений, наилучший колос которых использовали для структурного анализа. Из популяций сортов в анализ брали по 25 характерных колосьев. Колосья обмолачивали и учитывали следующие показатели: число зерен колоса (ЧЗК); озерненность колоска $O = \text{ЧЗК} / \text{ЧКК}$, где ЧЗК – число зерен колоса, ЧКК – число колосков колоса. Массу зерна колоса (МЗК) определяли на весах марки Scout™ PRO, 0,600 g. Массу одной зерновки вычисляли по формуле: $M13 = \text{МЗК} / \text{ЧЗК}$ (мг).

Для оценки значимости различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали критерий Стьюдента (Рокицкий, 1974). Данные для признаков ЧЗК, О, МЗК и М13 сортов и гибридных популяций

F₂ подвергали двухфакторному дисперсионному анализу по программе SNEDECOR 5.61 (www.odasoft.narod.ru).

Данные по признакам «длина колоса» (ДК), «плотность колоса» (D), ЧКК и их анализ были опубликованы ранее (Арбузова и др., 2014; Arbuzova et al., 2015). Однако в этой статье приводятся результаты двухфакторного анализа всех показателей, в том числе ДК, ЧКК и D у сортов, линии Skle 123-09 и гибридных популяций F₂ (С29, Н67, Р-4 × Skle 123-09).

В 2010 г. в момент всходов, колошения и начала налива зерна выпало достаточное количество влаги, что положительно повлияло на формирование элементов продуктивности колоса. По количеству осадков 2011 г. оказался более засушливым, и растения на протяжении всей вегетации не получали достаточного количества влаги.

Результаты и обсуждение

Как было отмечено, урожай зерна определяют, главным образом, четыре компонента (Лелли, 1980). Первый зависит от способности к прорастанию, т.е. от числа продуктивных растений на единицу площади (I, II этапы органогенеза). Вторым определяется продуктивной кустистостью, зависящей от стеблеобразующей способности и площади питания (III–VII этапы органогенеза). Третий компонент урожая зависит от длины колоса, числа колосков колоса, плотности колоса, числа зерен колоса и озерненности колоска (V–IX этапы органогенеза). Четвертый компонент зависит от средней массы зерна колоса и массы 1000 зерен (X–XII этапы органогенеза). Для прохождения всех этапов органогенеза требуется устойчивость растений к абио- и биострессорам.

При детальном рассмотрении признаков продуктивности колоса у изучаемых сортов и линий в обе вегетации



Колосья сорта Саратовская 29 (а) и многоцветковой линии Skle 123-09 (б).

четко видно, что многоцветковая линия Skle 123-09 по большинству признаков, за исключением ДК, значимо превосходила сорта С29, Н67 и Р-4. Наиболее ярко это проявилось в условиях вегетации 2010 г. (табл. 1). В засушливом 2011 г. тенденция сохранилась лишь по абсолютной величине признаков. Сорта С29 и Н67 обладают длинными и менее плотными колосьями, чем Skle 123-09,

Таблица 1. Средние значения показателей признаков продуктивности колоса у сортов мягкой пшеницы Новосибирская 67, Саратовская 29, Пуза-4 и линии Skle 123-09. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Признак	Год	Н67	С29	Р-4	Skle 123-09
Длина колоса, см	2010	9,38 ± 0,81*	8,35 ± 0,52	7,43 ± 0,60	7,54 ± 0,66
	2011	8,67 ± 0,57**	6,92 ± 0,64	6,73 ± 0,52	6,79 ± 0,48
Число колосков в колосе, шт.	2010	14,92 ± 1,19	13,80 ± 1,12	11,63 ± 0,92***	15,28 ± 0,99
	2011	14,78 ± 1,35	12,26 ± 0,93	14,35 ± 1,35	13,40 ± 1,17
Плотность колоса (D)	2010	15,93 ± 1,13**	16,54 ± 1,18*	15,69 ± 1,24**	20,23 ± 1,36
	2011	16,88 ± 1,17*	17,80 ± 1,45	21,32 ± 1,19	21,10 ± 1,90
Число зерен колоса, шт.	2010	42,86 ± 6,52**	40,87 ± 3,99***	26,05 ± 2,92***	59,47 ± 4,5
	2011	37,29 ± 4,66	30,56 ± 3,91**	44,53 ± 6,27	43,60 ± 4,57
Озерненность колоска, шт.	2010	2,90 ± 0,36**	2,98 ± 0,25**	2,22 ± 0,22***	3,96 ± 0,39
	2011	2,48 ± 0,31**	2,50 ± 0,37**	3,10 ± 0,39	3,60 ± 0,39
Масса зерна колоса, г	2010	1,45 ± 0,30*	1,63 ± 0,28	1,16 ± 0,15***	2,14 ± 0,26
	2011	1,59 ± 0,29	1,18 ± 0,25	1,45 ± 0,28	1,42 ± 0,22
Масса одного зерна, мг	2010	34,40 ± 4,83	39,65 ± 4,60	44,64 ± 3,23	36,51 ± 3,40
	2011	42,27 ± 4,22*	38,87 ± 4,52	32,49 ± 3,19	32,45 ± 2,95

* 0,1 ≤ p ≤ 0,05; ** 0,05 ≤ p ≤ 0,01; *** 0,01 ≤ p ≤ 0,001.

в колоске которых завязывается 2–3 зерна со средней массой 34,4–42,3 мг соответственно. У линии Skle 123-09 средняя ДК = 7 см, веерообразные колоски расположены на нем очень плотно. Сорты С29, Н67 и Р-4 формировали менее плотные колосья (на 21,3, 18,3 и 23,9 % соответственно), чем линия Skle 123-09 в условиях 2010 г. (табл. 1). В условиях засушливого года у Skle 123-09 индекс плотности был наивысшим (D = 21,1), сорта С29 и Р-4 достоверно не отличались от Skle 123-09, вероятно, из-за того, что они больше подходят к засушливым зонам возделывания. Плотность колоса у сорта Н67 была достоверно меньше (на 19,4 %), чем у многоцветковой линии (Арбузова и др., 2014; Arbuzova et al., 2015). В благоприятных условиях у Skle 123-09 завязалось максимальное число зерен на колос (59,5 шт.), тогда как у сортов показатели были достоверно ниже: у Н67 – 42,9 зерновок, С29 – 40,9 и Р-4 – 26. У Skle 123-09 колоски в среднем характеризовались высокой фертильностью (от 4 до 6 зерновок на колосок), ЧЗК было значительно выше, чем у сортов Н67, С29 и Р-4 (табл. 1).

Двухфакторный дисперсионный анализ по признакам продуктивности колоса исследуемых сортов в сравнении с Skle 123-09 показал, что доля изменчивости признаков ДК, ЧКК, ЧЗК и озерненности колоска в большей степени зависят от генотипа сортов, условий их выращивания и взаимодействия генотип × среда (табл. 2). Необходимо отметить, что у сортов С29 и Р-4 доля изменчивости признака ДК на 74,83 и 91,16 % зависит от условий выращивания. Кроме того, на выраженность признака ДК у сорта С29 на 11,7 % влияет генотип и на 14,83 % – взаимодействие факторов А × В. Напротив, формирование признака ДК у сорта Н67 на 85,19 % зависит от генотипа и только на 14 % от условий выращивания (табл. 2). Формирование ЧКК для каждого сорта контролируется по-разному. Так, у сортов С29 и Н67 формирование этого признака на 51,61 и 42,37 % зависит от условий среды. Кроме того, у Н67 оно на 34,32 % зависит от взаимодействия генотип × среда, у Р-4 на формирование этого признака на 21,91 % влияет генотип и на

Таблица 2. Двухфакторный дисперсионный анализ сортов мягкой пшеницы Саратовская 29, Новосибирская 67 и Пуза-4 в сравнении с многоцветковой линией Skle 123-09 по признакам продуктивности колоса. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Изменчивость	Саратовская 29					
	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Длина колоса						
Общая	3,089	7	0,444	100		
Фактор А (год)	2,311	1	2,311	74,83	68,481	0,00116*
Фактор В (генотип)	0,361	1	0,361	11,70	10,704	0,03074*
Взаимодействие А × В	0,281	1	0,281	14,83	8,333	0,04471*
Случайные факторы	0,135	4	0,034	4,37		
Число колосков колоса						
Общая	11,200	7	1,600	100		
Фактор А (год)	5,780	1	5,780	51,61	11,796	0,02643*
Фактор В (генотип)	3,380	1	3,380	30,18	6,8980	0,05841
Взаимодействие А × В	0,080	1	0,080	0,71	0,1633	0,70684
Случайные факторы	1,960	4	0,490	17,50		
Число зерен колоса						
Общая	79,209	7	11,316	100		
Фактор А (год)	4,061	1	4,061	5,13	19,455	0,01159*
Фактор В (генотип)	57,781	1	57,781	72,95	276,80	0,00008*
Взаимодействие А × В	16,531	1	16,531	20,87	79,192	0,00088*
Случайные факторы	0,835	4	0,209	1,05		
Озерненность колоска						
Общая	3,235	7	0,462	100		
Фактор А (год)	0,405	1	0,405	12,52	2,6129	0,18130
Фактор В (генотип)	2,205	1	2,205	68,16	14,226	0,01958*
Взаимодействие А × В	0,005	1	0,005	0,15	0,0323	0,86619
Случайные факторы	0,620	4	0,155	19,17		
Масса одного зерна						
Общая	122,600	7	17,514	100		
Фактор А (год)	11,520	1	11,520	9,40	0,7695	0,42985
Фактор В (генотип)	46,080	1	46,080	37,59	3,0782	0,15421
Взаимодействие А × В	5,120	1	5,120	4,18	0,3420	0,59007
Случайные факторы	59,880	4	14,970	48,84		

* Достоверно при $p < 0,05$.

66,4 % – взаимодействие обоих факторов. С29 и Р-4 относятся к категории засухоустойчивых сортов и ведут себя аналогично при формировании признака ЧЗК. Показано, что на выраженность ЧЗК этих сортов генотип влияет на 72,95 и 70,9 % соответственно, условия среды – 5,13 и 5,24 %, а взаимодействие факторов А × В – 20,87 и 22,48 % (табл. 2). По нашим данным, у линии Skle 123-09 многоцветковость модифицируется условиями среды, хотя всегда в колоске формируется не менее 4 зерновок (Добровольская и др., 2014). Важно отметить, что озерненность колоска является результирующим признаком, но формирование его зависит в основном от генотипа исследуемых сортов (на 68,16, 69,64 и 62,46 % соответственно) в сравнении с линией Skle 123-09.

Новосибирская 67						Пуза-4					
Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Длина колоса											
8,035	7	1,187	100			1,075	7	0,154	100		
1,125	1	1,125	14,0	75,0	0,00098*	0,980	1	0,980	91,16	78,400	0,00090*
6,845	1	6,845	85,19	456,33	0,00003*	0,045	1	0,045	4,19	3,600	0,13061
0,005	1	0,005	0,06	0,3333	0,59464	0,000	1	0,000	0,000	0,000	1,00000
0,060	4	0,015	0,75			0,050	4	0,013	4,65		
Число колосков колоса											
4,720	7	0,674	100			16,635	7	2,376	100		
2,000	1	2,000	42,37	13,333	0,02174*	0,405	1	0,405	2,43	1,0519	0,36303
0,500	1	0,500	10,59	3,3333	0,14193	3,645	1	3,645	21,91	9,4675	0,03704*
1,620	1	1,620	34,32	10,800	0,03032*	11,046	1	11,045	66,40	28,688	0,00586*
0,600	4	0,150	12,71			1,540	4	1,540	9,26		
Число зерен колоса											
44,840	7	6,406	100			74,815	7	10,688	100		
0,045	1	0,045	0,10	0,1176	0,74887	3,920	1	3,920	5,24	15,223	0,01752*
8,820	1	8,820	19,67	23,059	0,00864*	53,045	1	53,045	70,90	206,00	0,00014*
34,445	1	34,445	76,82	90,052	0,00069*	16,820	1	16,820	22,48	65,320	0,00127*
1,530	4	0,383	3,41			1,030	4	0,258	1,38		
Озерненность колоска											
3,460	7	0,499	100			4,235	7	0,605	100		
0,320	1	0,320	9,25	1,7778	0,25329	0,125	1	0,125	2,95	0,8064	0,41994
2,420	1	2,420	69,64	13,444	0,02145*	2,645	1	2,645	62,46	17,065	0,01448*
0,000	1	0,000	0,000	0,000	1,000	0,845	1	0,845	19,95	5,4516	0,07983
0,72	4	0,180				0,620	4	0,155	14,64		
Масса одного зерна											
160,395	7	22,914	100			248,695	7	35,528	100		
7,605	1	7,605	4,74	0,5812	0,48832	129,605	1	129,605	52,11	9,6937	0,0375*
29,645	1	29,645	18,48	2,2656	0,20673	32,805	1	32,805	13,19	2,4536	0,19232
70,805	1	70,805	44,14	5,4112	0,08059	32,805	1	32,805	13,19	2,4536	0,19232
52,340	4	13,085	32,63			53,480	4	13,370	21,50		

Это значит, что многоцветковую линию Skle 123-09 можно использовать в качестве донора при разработке программ для повышения урожайности сортов мягкой пшеницы. На выраженность признака М13 у сортов С29 и Н67 не обнаружено какого-либо влияния внешних условий (А), генотипа (В) и их взаимодействия. Только у сорта Р-4 на М13 достоверно (на 52,11 %) влияют условия среды (фактор А) (табл. 2).

Следует отметить, что если на развитие вышеперечисленных компонентов колоса в большей степени влияют

условия вегетации на ранних этапах органогенеза, то формирование ЧЗК зависит от того, насколько благоприятен климат при прохождении более поздних этапов органогенеза (IX этап и последующие). Из внешних факторов на количество завязываемых семян в первую очередь влияют температура и влажность воздуха. Согласно данным Кумакова (1980), оптимальная температура в период опыления и оплодотворения должна быть в пределах 15–20 °С, а относительная влажность воздуха – 40–70 %. К тому же на время цветения растений влияют такие факторы, как дли-

Таблица 3. Пределы изменчивости показателей признаков продуктивности колоса гибридных популяций F₂ (С29, Н67, Р-4 × Skle 123-09) в сравнении с родительскими сортами. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Признак	Год	F ₂ (С29×Skle 123-09)	С29	F ₂ (Н67×Skle 123-09)	Н67	F ₂ (Р-4×Skle 123-09)	Р-4	Skle 123-09
Число зерен колоса, шт.	2010	10–70	10–60	20–70	20–50	10–70	10–70	10–60
	2011	20–70	30–60	20–70	30–60	20–70	20–70	30–70
Озерненность колоска, шт.	2010	1–4	1–4	1–4	1–4	1–4	1–4	1–5
	2011	1–4	2–4	1–5	2–4	1–4	2–4	1–5
Масса зерна колоса, г	2010	0,25–2,94	0,6–2,34	0,24–2,34	0,24–2,94	0,24–2,94	0,24–2,94	0,25–2,34
	2011	0,3–3,24	0,85–2,34	0,55–2,64	0,32–2,34	0,3–2,94	0,3–2,94	0,85–2,94
Масса одного зерна, мг	2010	10–64	20–50	20–94	20–54	10–74	10–74	10–60
	2011	20–70	30–50	20–50	20–50	20–60	20–60	20–44

на дня, интенсивность света, температурные условия и другие стрессовые воздействия. Далее на IX этапе органогенеза происходит опыление, которое определяет число завязавшихся зерен. В этот самый короткий период, который состоит из оплодотворения и образования зиготы, особенно проявляется зависимость онтогенеза растения от условий окружающей среды. Именно в период «колошение–цветение» необходимо оптимальное сочетание температуры и влажности, от которых зависит число оплодотворенных цветков в колосе (Куперман, 1953, 1982; Кумаков, 1980; Лутова и др., 2010). В растении происходят важнейшие физиологические процессы – экспрессия и взаимодействие множества генов, контролирующих параметры колоса, в зависимости от факторов окружающей среды. Число зерен может зависеть или от большого числа фертильных цветков в относительно меньшем числе колосков, или от плотности колоса с меньшей фертильностью. Однако следует заметить, что благоприятные условия в период цветения и оплодотворения не являются критерием общей продуктивности – числа зерен на колос, поскольку дальнейшие неблагоприятные условия (в том числе различные болезни) могут способствовать приостановке развития и гибели части, а в некоторых случаях всех оплодотворенных завязей, что нередко становится причиной череззерницы и пустоколосости (Кумаков, 1980).

Таблица 4. Двухфакторный дисперсионный анализ сортов мягкой пшеницы Саратовская 29, Новосибирская 67 и Риза-4 в сравнении с многоцветковой линией Skle 123-09 по признакам продуктивности колоса. Новосибирск, 2010, 2011 гг.

Изменчивость	F ₂ (С29 × Skle 123-09)					
	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Число зерен колоса						
Общая	605,299	7	86,471	100		
Фактор А (год)	114,761	1	114,761	18,96	216,02	0,00012*
Фактор В (генотип)	349,801	1	349,801	57,79	658,45	0,00001*
Взаимодействие А×В	138,611	1	138,611	22,90	260,92	0,00009*
Случайные факторы	2,125	4	0,531	0,35		
Озерненность колоска						
Общая	2,839	7	0,406	100		
Фактор А (год)	0,031	1	0,031	1,10	1,9231	0,23780
Фактор В (генотип)	2,531	1	2,531	89,17	155,77	0,00024*
Взаимодействие А×В	0,211	1	0,211	7,44	13,000	0,02265*
Случайные факторы	0,065	4	0,016	2,29		
Масса зерен колоса						
Общая	0,760	7	0,109	100		
Фактор А (год)	0,130	1	0,130	17,12	9,8151	0,03509*
Фактор В (генотип)	0,162	1	0,162	21,39	12,260	0,02486*
Взаимодействие А×В	0,414	1	0,414	54,51	31,249	0,00502*
Случайные факторы	0,053	4	0,013	6,98		
Масса одного зерна						
Общая	79,209	7	11,316	100		
Фактор А (год)	4,061	1	4,061	5,13	19,455	0,01159*
Фактор В (генотип)	57,781	1	57,781	72,95	276,80	0,00008*
Взаимодействие А×В	16,531	1	16,531	20,87	79,192	0,00088*
Случайные факторы	0,835	4	0,209	1,05		

* Достоверно при p < 0,05.

В наших экспериментах в момент колошения и цветения растений температура воздуха соответствовала среднемноголетней норме, а влажность была немного ниже, особенно это отмечалось в вегетацию 2011 г. Показатели гибридных популяций F₂ по признакам продуктивности колоса в условиях 2011 г. не выходили за пределы изменчивости сортов-реципиентов. В этот период (колошение – цветение) температура не отличалась от многолетней (19,3 °С), а влажность была ниже, чем в 2010 г. Поэтому в условиях 2011 г. показатели ЧЗК у родительских сортов С29, Н67 и Р-4 были ниже, чем у многоцветковой линии Skle 123-09 (табл. 1). В гибридной популяции F₂ (Н67 × Skle 123-09) в 2010 г. были выделены формы с 70 зернами на колос и озерненностью колоска по 5 зерен, а в популяциях F₂ (С29 × Skle 123-09) и F₂ (Р-4 × Skle 123-09) – по 4 зерна. Надо отметить, что такие растения имели веерообразную форму колоска, как у многоцветковой линии Skle 123-09 (табл. 3). При оценке доли изменчивости признаков продуктивности

колоса был отмечен наибольший вклад генотипа засухоустойчивых сортов С29 и Р-4 в проявление признака ЧЗК, который составил 57,79 и 61,07 % соответственно. Доля изменчивости, обусловленная взаимодействием факторов генотип × среда, была в два раза меньше, 22,9 и 27,48 % соответственно. Вклад средовых эффектов в формирование признака был наименьшим: 18,96 и 11,37 % соответственно (табл. 4). В популяции F₂ (Н67 × Skle 123-09) на этот признак большее влияние оказывало взаимодействие обоих факторов – на 47,17 %, генотипа – 39,36 % и среды – 13,18 % (табл. 4). В структуре фенотипической изменчивости количественных признаков особое место занимает взаимодействие генотип × среда. У пшеницы наличие сортовых различий по экологической пластичности предполагает необходимость изучения природы этих различий, но, к сожалению, способность генотипа отвечать на комплекс факторов среды слабо изучена (Вавилов, 1935; Драгавцев и др., 1984; Кильчевский, Хотылева, 1997; Сюков и др., 2010).

F ₂ (Н67 × Skle 123-09)						F ₂ (Р-4 × Skle 123-09)					
Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность
Число зерен колоса											
458,640	7	65,520	100			681,439	7	97,348	100		
60,500	1	60,500	13,18	183,33	0,00017*	77,501	1	77,501	11,37	548,68	0,00002*
180,500	1	180,50	39,36	546,97	0,00002*	416,161	1	416,161	61,07	2946,3	0,00000*
216,320	1	216,32	47,17	655,52	0,00001*	187,211	1	187,211	27,48	1325,4	0,00000*
1,320	4	0,330	0,29			0,565	4	0,141	0,08		
Озерненность колоска											
2,399	7	0,343	100			3,179	7	0,454	100		
0,011	1	0,011	0,47	0,2195	0,66380	0,011	1	0,011	0,35	0,3600	0,58084
1,901	1	1,901	79,26	37,098	0,00367*	2,761	1	2,761	86,87	88,360	0,00071*
0,281	1	0,281	11,72	5,4878	0,07915	0,281	1	0,281	8,85	9,0000	0,03994*
0,205	4	0,051	8,55			0,125	4	0,031	3,93		
Масса зерен колоса											
0,700	7	0,100	100			0,872	7	0,125	100		
0,157	1	0,157	22,41	16,505	0,01532*	0,084	1	0,084	9,64	6,3434	0,06545
0,135	1	0,135	19,32	14,232	0,01956*	0,224	1	0,224	25,75	16,940	0,01466*
0,370	1	0,370	52,84	38,926	0,00336*	0,510	1	0,510	58,53	38,494	0,00343*
0,038	4	0,010	5,43			0,053	4	0,013	6,08		
Масса одного зерна											
44,840	7	6,406	100			74,815	7	10,688	100		
0,045	1	0,045	0,10	0,1176	0,74887	3,920	1	3,920	5,24	15,223	0,01752*
8,820	1	8,820	19,67	23,059	0,00864*	53,045	1	53,045	70,90	206,00	0,00014*
34,445	1	34,445	76,82	90,052	0,00069*	16,820	1	16,820	22,48	65,320	0,00127*
1,530	4	0,383	3,41			1,030	4	0,258	1,38		

Наиболее перспективным признаком, по которому возможно вести селекцию, является озерненность колоска. У гибридных популяций F₂ этот признак зависит только от генотипа: на 89,17 % у C29 × Skle 123-09, 79,26 % у H67 × Skle 123-09 и 86,87 % у P-4 × Skle 123-09. Кроме того, у гибридов с засухоустойчивыми сортами C29 и P-4 выявили небольшой достоверный эффект взаимодействия генотип × среда (на 7,44 и 8,85 % соответственно) (табл. 4). С помощью моносомного генетического анализа и изучения моносомных серий в контрастных условиях среды было показано, что гены, отвечающие за ЧЗК, расположены практически на всех хромосомах мягкой пшеницы (Morgis, 1962–1972; Ауземус и др., 1970; Арбузова, Майстренко, 1986; Цильке, 2003). R. Morgis (1962–1972) в течение 12 лет составляла сводку по локализации генов и выделила 5 хромосом, 5A, 1B, 6B, 7B, 6D, на которых расположены гены, контролирующие число зерен колоса. Современными методами было показано, что QTL, ответственные за формирование признака ЧЗК, расположены на хромосомах 4A, 7A и 2D. Хромосомы 4A и 2D несут наибольшее число QTL, действие которых проявляется в различных экологических регионах и в разные годы (Чесноков и др., 2012).

Гибридные популяции F₂ (C29, P-4 × Skle 123-09) по МЗК за два года вегетаций оказались наиболее перспективными. Так, у отдельных растений в популяции F₂ (C29 × Skle 123-09) МЗК была более 3 г, в то время как в популяции F₂ (P-4 × Skle 123-09) эти показатели не выходили за пределы изменчивости у сорта P-4 и линии Skle 123-09 (табл. 4). Доля изменчивости признака МЗК в основном находится под влиянием взаимодействия генотип × среда с вероятностью 54,51 % (C29 × Skle 123-09), 52,84 % (H67 × Skle 123-09) и 58,53 % (P-4 × Skle 123-09); генотипа – 21,39, 19,32 и 25,75 % соответственно, и среды – 17,12 % (C29 × Skle 123-09) и 22,41 % (P-4 × Skle 123-09) (табл. 4). Наследование признака «масса 1000 зерен» контролируется моно-, ди- или полигенным образом. Гены, влияющие на наследование размера зерна, установлены почти на всех хромосомах мягкой пшеницы, кроме 6A, 2B, 3D, 4D и 6D (Morgis, 1962–1972). При использовании моносомной серии сорта Мильтурум 553 было показано, что вес 1000 зерен контролируется тремя хромосомами, 1B, 5D, 7B, а вес зерна колоса – всеми хромосомами, кроме 2A, 3A, 5A, 6A, 7A, 2B и 5D (Цильке, Рыжова, 1985). Изучение моносомных серий сортов C29 и Диамант I показало, что МЗК и М13 в значительной степени зависят от условий среды и большинство хромосом этих сортов влияют на выраженность признаков «масса зерна колоса» и «масса одной зерновки» (Арбузова, Майстренко, 1987). За формирование признаков МЗК и массы 1000 зерен отвечают QTL хромосом 4A, 7A и 4A, 1B, 3B, 1D и 2D соответственно (Чесноков и др., 2012; Chesnokov et al., 2013). Кроме того, в ряде работ (Драгавцев и др., 1984; Сюков и др., 2010; Syukov et al., 2011) показано, что способность генотипа отвечать на изменения средовых условий обусловлена перераспределением генетических формул, которое основывается на сложности эколого-генетической организации количественных признаков, при которой главную роль играет система регуляторных генов.

При анализе M13 было отмечено, что у гибридов с сортами C29 и P-4 наибольшее влияние на формирование признака оказывал генотип (на 72,95 и 70,9 %), затем взаимодействие генотип × среда (на 20,87 и 22,48 %) и в меньшей степени условия выращивания (5,13 и 5,24 %) (табл. 4). В условиях 2010 г. по массе одного зерна выделилась комбинация F₂ (C29 × Skle 123-09), M13 отдельных растений составляла более 70 мг. В условиях 2011 г. отдельные растения гибридной популяции F₂ (H67 × Skle 123-09) формировали зерна массой более 90 мг. Что касается гибридной популяции с сортом H67, то в ней основная доля приходится на взаимодействие генотип × среда (на 76,82 %) и генотип – 19,67 % (табл. 4). Вероятно, такое поведение гибридов с сортом H67 наблюдается из-за того, что этот сорт был создан для условий Западной Сибири.

Таким образом, полученная информация может быть использована при разработке программ по улучшению сортов мягкой пшеницы с включением признака «многоцветковость».

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту № 0324-2015-0005 и при финансовой поддержке проекта РФФИ 14-04-00448.

Петр Мартинек благодарит за поддержку Министерство сельского хозяйства Чешской Республики (проекты № QJ1310055 и № QJ1510206).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Мартинек П., Чуманова Е.В., Добровольская О. Б. Изменчивость признаков продуктивности колоса у гибридов F₂, полученных от скрещивания сортов мягкой пшеницы Новосибирская 67, Саратовская 29 и Пуза-4 с многоцветковой линией Skle 123-09. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4/1):704-712.
- Арбузова В.С., Майстренко О.И. Изучение серий моносомных линий сортов пшеницы Саратовская 29 и Диамант I в разные годы вегетации по ряду количественных признаков. Сообщение I. Число колосков и зерен главного колоса. Генетика. 1986; XXII(9):2317-2325.
- Арбузова В.С., Майстренко О.И. Изучение моносомных линий сортов яровой пшеницы Саратовская 29 и Диамант I в разных условиях вегетации по количественным признакам. Сообщение II. Масса зерна главного колоса и одной зерновки. Генетика. 1987; XXIII(1):111-122.
- Ауземус Э.Р., Мак-Нил Ф.Х., Шмидт Ю.У. Генетика и наследование. Пшеница и ее улучшение. М: Колос., 1970:237-250.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л., 1935.
- Добровольская О.Б., Мартинек П., Адонина И.Г., Бадаева Е.Д., Орлов Ю.Л., Салина Е.А., Лайкова Л.И. Влияние перестроек хромосом 2-й гомеологической группы на морфологию колоса мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4/1):672-679.
- Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.: ВИР, 2003.
- Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Под ред. Д.К. Беляева. Новосибирск, 1984.

- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Технология, 1997.
- Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980.
- Кулерман Ф.М. Биологические основы культуры пшеницы. Биологические особенности формирования органов плодоношения пшеницы. М.: МГУ, 1953.
- Кулерман Ф.М. Биология развития культурных растений. М.: Высш. шк., 1982.
- Лелли Я. Селекция пшеницы. Теория и практика. М.: Колос, 1980.
- Лутова Л.А., Ежова Т.Е., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений. Под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. Н.-Л., 2010.
- Острейко С.А. Новая форма пшеницы. Вестн. с.-х. науки. 1959;11:133-137.
- Пшеницы мира. Под ред. В.Ф. Дорофеева. Л.: ВО Агропромиздат. 1987.
- Ригин Б.В. Генетический контроль некоторых признаков мягкой пшеницы. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. Под ред. П.М. Жуковского, В.В. Хвостовой. М.: Наука, 1971.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйш. шк., 1974.
- Сюков В.В., Мадьякин Е.В., Кочетков Д.В. Вклад генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у инбредных и аутбредных растений. Информационный вестник ВОГиС. 2010;14(1):141-147.
- Филипченко Ю.А. Генетика мягких пшениц. М.; Л.: Сельхозгиз, 1934.
- Цильке Р.А. Генетика, цитогенетика и селекция растений. Собрание науч. тр. Под ред. С.Г. Икрянникова. 2003.
- Цильке Р.А., Рыжова И.А. Моносомный анализ количественных признаков мягкой яровой пшеницы с использованием новой серии анеуплоидов Мильтурум 553. Докл. ВАСХНИЛ. 1985;7:11-13.
- Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Козленко Л.В., Ситников М.Н., Митрофанова О.П., Сюков В.В., Кочетков Д.В., Ловассер У., Бёрнер А. Картирование QTL, определяющих проявление агрономических и хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (Triticum aestivum L.) в различных экологических регионах России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012; 16(4/2):970-985.
- Abbate P.E., Andrade F.H., Culot J.P. The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. Agric. Sci. Camb. 1995;124:351-360.
- Abbate P.E., Andrade F.H., Culot J.P., Bindraban P.S. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period. Field Crops Res. 1997;54:245-257.
- Aliyeva A.J., Aminov N.K. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli. Genet. Res. Crop Evol. 2011;58:621-628.
- Arbuzova V.S., Efremova T.T., Martinek P., Chumanova E.V., Dobrovolskaya O.B. Variability of spike productivity in F₂ hybrids obtained by crossing common wheat varieties Novosibirskaya 67, Saratovskaya 29, and Puza-4 with the Skle 123-09 multifloret line. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2015;5(3):208-215. DOI 10.1134/S207905971503003X
- Bindraban P.S., Sayre K.D., Solis-Moya E. Identifying factors that determine kernel number in wheat. Field Crops Res. 1998;58:223-234.
- Brooking I.R., Kirby E.J.M. Interrelationships between stem and ear development in winter wheat: effects of Norin-10 dwarfing gene, Gai/Rht2. Agric. Sci. 1981;97:373-381.
- Börner A., Schumann E., Fürste A., Cöster H., Leithold B., Röder M., Weber W. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (Triticum aestivum L.). Theor. Appl. Genet. 2002;105:921-936.
- Chesnokov Y.V., Pochepny N.V., Kozlenko L.V., Sitnikov M.N., Mitrofanova O.P., Syukov V.V., Kochetkov D.V., Lohwasser U., Börner A. Mapping of QTLs determining the expression of agronomi-

- cally and economically valuable features in spring wheat (Triticum aestivum L.) grown in environmentally different Russian regions. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2013;3(3):209-221. DOI 10.1134/S2079059713030039
- Fischer R.A. Yield potential of dwarf spring wheat and the effect of shading. Crop Sci. 1975;15:607-613.
- Fischer R.A. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. Agric. Sci. 1985;105:447-461.
- Fischer R.A., Aguilar I., Laing D.R. Postthesis sink size in high yielding dwarf wheat: yield response to grain number. Aust. J. Agric. Res. 1977;28:165-175.
- Fischer R.A., Stokman Y.M. Increased kernel number in Norin-10 derived dwarf wheat: evaluation of the cause. Aust. J. Plant Physiol. 1986;13:767-784.
- Ganal M.V., Röder M.S. Microsatellite and SNP markers in wheat breeding. Genomics Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops. Eds R.K. Varshney, R. Tuberosa. Springer, 2007; 2:1-24.
- Gonzalez F.G., Slafer G.A., Miralles D.J. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret number and grain number determination similar to that of radiation? Funct. Plant Biol. 2005;32:181-188.
- Hucl P., Fowler J. Comparison of a branched spike wheat with the cultivars Neepawa and HY320 for grain yield and yield components. Can. J. Plant Sci. 1992;2:671-677.
- Li W.P., Zhao W.M. A breeding method for increasing spikelet and studies on creation of new germplasm resource in wheat. Acta Agron. Sin. 2000;26:222-230.
- Marino C.L., Nelson J.C., Lu Y.H., Nelson J.C., Sorrells M.E., Lu Y.H., Leroy P., Lopes C.R. Molecular genetics maps of the group 6 chromosomes of hexaploid wheat (Triticum aestivum L. em. Thell.). Genome. 1996;39:359-366.
- Martinek P. Branchiness of the turgidum type spikes, its heredity and utilization in wheat (Triticum aestivum L.). Genet. Slecht. 1994;30:61-67.
- Martinek P., Bednar J. Gene resources with non-standard spike morphology in wheat. Ed. A. Slinkard. Proc. Int. 9th Wheat Genet. Symp., Saskatoon, Canada. 2–7 Aug. 1988. Univ. Saskatchewan, Saskatoon. 1988.
- Martinek P., Bednar J. Changes of spike morphology (multirow-spike-MRS, long glumes-LG) in wheat (Triticum aestivum L.) and their importance for breeding. Proc. of the Intern. Conf. «Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines». Novosibirsk, Russia, 2001.
- Morris R. Chromosomal locations of gene for wheat characters. Ann. Wheat Newsletter, Kansas, 1962–1972. IX-XIX.
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.-H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. 1998;149:2007-2023.
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat. Res. Bull. Mis. Agric. Exptl. Sta. 1954;572:1-58.
- Slafer G.A., Abeledo L.D., Miralles D.L.J., Gonzalez F.G., Whitechurch E.M. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. Euphytica. 2001;119:191-197.
- Sreenivasulu N., Schnurbusch T. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. Trends Plant Sci. 2012;17(2):91-100.
- Syukov V.V., Madyakin E.V., Kochetkov D.V. The contribution of genotype – environmental effects to the formation of quantitative traits of inbred and outbred plants. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2011; 1(1):33-37. DOI 10.1134/S2079059711010102
- Toyota M., Tsutsui I., Kusutani A., Asanuma K.I. Initiation and development of florets in wheat as influenced by shading and nitrogen supply at the spikelet stage. Plant Prod. Sci. 2001;4:283-290.
- Youseffian S., Kirby E.J.M., Gale M.D. Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. Field Crops Res. 1992;28:191-210.