



Признаки с отрицательными эффектами и их значение для селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)

С.Б. Лепехов

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства», Барнаул, Россия

Наличие у селекционных образцов признаков с отрицательными эффектами для урожайности вынуждает селекционеров браковать эти образцы в поле. В связи с этим возникает риск утраты ценных генотипов. В статье делается предположение, что такой признак может выступать в качестве индикатора высокой адаптивности сорта, если, несмотря на его наличие, данный сорт обладает высокой урожайностью. Цель исследования – оценка возможности применения гипотезы гетерозиса В.А. Струнникова в селекции мягкой пшеницы. Эксперимент проведен в 2010–2012 гг. на опытном поле ФГБНУ Алтайский НИИСХ. Объектом исследования была коллекция, состоящая из 75 сортов и линий яровой мягкой пшеницы различного происхождения и групп спелости. Образцы оценивали по урожайности и 8 признакам, сопряженным с урожайностью. В качестве оценки разных способов подбора пар для скрещивания проведен ретроспективный анализ урожайности гибридных популяций F_2 – F_4 в 2010–2014 гг. Установлено, что скрещивания двух высокоурожайных сортов и высокоурожайных сортов, обладающих признаком с отрицательным эффектом, с донором этого признака ведут к возникновению высокоурожайных гибридных популяций. В последнем случае чаще формируются высокоурожайные популяции, которые селекционер реже забраковывает к 4-му поколению.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница; отрицательный эффект признака; гибридная популяция; селекция; гибридизация; урожайность; засухоустойчивость.

Traits with negative effects and their benefits for soft wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding

S.B. Lepekhov

Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, Russia

The presence of traits with negative effects for yield in breeding samples has forced breeders to reject them in the field. As a result, the risk of loss of valuable genotypes has appeared. In this article, it has been proposed that traits as these can serve as indicators of high adaptiveness of a variety if, in spite of their presence, the cultivar has high yield. The aim of the research was to assess the applicability of V.A. Strunnikov's hybrid vigour hypothesis in soft wheat breeding. The experiment was conducted in 2010–2012 on the experimental field of FSSI Altai RIA. The object of research was a collection of 75 varieties and lines of bread soft wheat of different origin and groups of ripeness. Cultivars were evaluated for yield and eight more traits associated with yield. A retrospective analysis of yield from F_2 – F_4 hybrid populations in 2010–2014 has been conducted for assessment of different methods of selecting parent pairs for crossing. It has been established that crossing two high-yield varieties and high-yield varieties that have a trait with a negative effect to the donor of this trait leads to high-yield hybrid populations. In the latter case, high-yield hybrid populations that are less likely to be rejected by the 4th generation occur at higher rates.

Key words: spring soft wheat; negative effect of a trait; hybrid population; plant breeding; hybridization; yield; drought resistance.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лепехов С.Б. Признаки с отрицательными эффектами и их значение для селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):337-343. DOI 10.18699/VJ16.114

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Lepekhov S.B. Traits with negative effects and their benefits for soft wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):337-343. DOI 10.18699/VJ16.114

УДК 633.111.1:631.559

Поступила в редакцию 07.08.2015 г.

Принята к публикации 14.09.2015 г.

© АВТОР, 2016



e-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

В современной селекции растений значительное внимание уделяется положительным характеристикам сорта, таким как устойчивость к болезням и полеганию, жаро- и засухоустойчивость, высокие значения количественных признаков урожайности и качества зерна. Наш поиск в коллекции исходного материала сортов и линий яровой мягкой пшеницы направлен на выявление доноров и источников для улучшения различных признаков, в конечном счете – урожайности. На наш взгляд, высокоурожайные сорта с признаками, обладающими отрицательным эффектом, т. е. с признаками, ведущими к снижению урожайности в конкретных условиях среды, заслуживают большего внимания со стороны селекционеров, так как они могут обладать генами высокой адаптивности.

В.А. Струнников (1983) выдвинул гипотезу гетерозиса, согласно которой при наличии рецессивной полуплетальной мутации в гомозиготном состоянии могут выживать лишь те организмы, которые обладают компенсационным комплексом генов, погашающим ее летальное действие. Если выживших особей скрестить с особями, не несущими полуплетальную мутацию, то полуплетальность перейдет в гетерозиготное состояние и перестанет оказывать вредное влияние, а избыточное количество благоприятных генов, теперь не уравновешенных полуплетальностью, приведет к гетерозису. Существует достаточное количество работ по селекции пшеницы, в которых исследователи, возможно, сталкивались с наличием компенсационного комплекса генов.

В.А. Зыкин с сотрудниками обнаружили генотипы растений, которые в начале развития заболевания бурой ржавчиной были поражены на 40–50 %, а в фазе молочной спелости – полностью, но по урожайности они либо были на уровне соответствующих групп спелости, либо превышали средние значения (Зыкин и др., 2004).

В исследовании Ю.Б. Коновалова с коллегами было замечено, что в условиях резко выраженной почвенно-воздушной засухи некоторые сорта интенсивного типа сформировали больший урожай зерна по сравнению с засухоустойчивыми. Этот факт авторы попытались объяснить лучшим обеспечением питания репродуктивных органов вследствие более мощной корневой системы и ее повышенной активностью (Коновалов и др., 1986). В опыте с засушливом отмечено, что в ряде случаев у заведомо неустойчивых к засухе местных сортов урожай зерна выше, чем у засухоустойчивых (Моткалюк, 1973).

В.И. Кандауров и В.К. Мовчан удаляли листья после завязывания зерновок. В варианте только с одним функционировавшим верхним листом не у всех сортов происходило уменьшение продуктивности колосьев. Было сделано предположение, что у отдельных сортов работу удаленных листьев компенсирует верхний стеблевой лист (Кандауров, Мовчан, 1970).

В опыте В.И. Зинченко, Л.В. Семеновой не все сорта, выделенные по признакам продуктивности, показали высокую водоудерживающую способность листьев. Исследователи допустили, что у этих сортов устойчивости к засухе обеспечивается за счет других признаков и свойств (Зинченко, Семенова, 1988).

П.Н. Мальчиков, анализируя родословную сорта Безенчукская 182, отмечает, что одна родительская фор-

ма (Харьковская 46) характеризовалась значительной долей боковых побегов с момента начала их роста и до колошения, что не является оптимальным для Среднего Поволжья. Тем не менее сорт Харьковская 46, имея тип ростовых процессов, влияющих негативно на продуктивность главных побегов, не уступает по величине этого показателя второму родителю, сорту Безенчукская 105. Это можно объяснить, предположив наличие у сорта Харьковская 46 компенсирующего комплекса генов (Мальчиков, 2009).

Как видно из приведенных примеров, существуют высокоурожайные сорта с признаками, понижающими их адаптивные свойства. Поиск таких образцов представляется практически важной задачей, потому что они обладают генами, способными компенсировать падение урожайности из-за недостаточной устойчивости к абиотическим факторам. Исправление недостатков возможно посредством селекции. Например, АС 13, устойчивый к полеганию аналог Саратовской 29, в исключительно благоприятном по увлажнению году превзошел по урожайности этот сорт, а при орошении занял первое место по урожаю зерна (Крупнов, 1981).

Селекция пшеницы на высокую урожайность иногда закрепляла в генотипах признаки, оказывающие отрицательный эффект на зерновую продуктивность в отдельных условиях среды. При этом формы, неспособные компенсировать снижение урожайности из-за наличия таких признаков, выбраковывали. Мы предполагаем, что в некоторых случаях признаки с отрицательным эффектом способны ускорить адаптивную селекцию.

Во всех засушливых регионах России в ходе длительного искусственного отбора сформировались высокостебельные биотипы пшеницы, а у современных сортов высота растений остается такой же, как у стародавних местных сортообразцов (Вьюшков, 2004; Крупнов, 2011; Ведров, Халипский, 2012). Сорта, несущие *Rht*-гены, в благоприятные по увлажнению и азотному питанию годы способны сформировать более высокий урожай и оказываются более устойчивыми к полеганию. Однако в засушливых условиях они не могут конкурировать с высокорослыми сортами, которые лучше адаптированы к неблагоприятным климатическим условиям (Laing, Fischer, 1977; Fischer, Maurer, 1978; Nizam Uddin, Marshall, 1989; Mathews et al., 2006). Имеются исследования, в которых показано, что в засушливых условиях отрицательная корреляция высоты растений и урожайности уже не является столь жесткой. Например, при ГТК = 0,23, 0,41 и 1,3 ед., урожайность мягкой и твердой пшеницы возрастала по мере уменьшения высоты стебля (Тимошенкова, Самуилов, 2011). В другом опыте некоторые высокоурожайные образцы были более низкорослыми, чем Саратовская 29 (Ведров, Халипский, 2012).

В.А. Крупнов (2011) считает, что высокий потенциал продуктивности, снижение высоты растений, толерантность к засухе и жаре возможно сочетать в одном генотипе пшеницы для Поволжья.

При создании сорта твердой пшеницы Памяти Чеховича (Самарский НИИСХ) проведено целенаправленное снижение высоты растений (Мальчиков, 2009). В моделях сортов яровой мягкой пшеницы для засушливых регионов

предложено уменьшить высоту растений на 10–25 см (Кумаков, 1985; Кандауров, Распопова, 1986), в том числе за счет гена редукции высоты растений *Rht Anh* (Мальчиков и др., 2012).

Приведем пример, иллюстрирующий возрастание площади листьев у сортов в ходе селекции на урожайность в засушливых условиях. Изменение площади листовой поверхности в соответствии с условиями произрастания имеет важное приспособительное значение, позволяя сохранять контроль над использованием влаги (Blum, 1996). Поэтому генотипы, адаптированные к засушливым условиям, характеризуются мелкими листьями (Ricciardi et al., 1990; Cedola et al., 1994). Тем не менее ни саратовские (Кумаков и др., 1980), ни казахстанские селекционеры (Мовчан, Кандауров, 1970) никогда не вели отбор на ксероморфность растений пшеницы, на признаки, способствующие экономному расходованию влаги. Селекцию вели на повышение продуктивности при ограниченных ресурсах влаги, на более рациональное ее использование, в том числе за счет развития мощной корневой системы. В процессе длительной селекции в условиях южной лесостепи Западной Сибири ярко прослеживается тенденция увеличения площади листьев (Козлова и др., 2012). В засушливых условиях Алтайского края генотипическая корреляция площади двух верхних листьев и массы зерна главного колоса мягкой пшеницы стабильно находится на уровне средней корреляционной зависимости (Лепехов, Коробейников, 2012).

Создание сортов с некоторыми чертами интенсификации в засушливых условиях было бы невозможно без целенаправленного отбора на поддержание у них физиологической засухоустойчивости на уровне таковой у имеющихся сортов. И все же потенциально более продуктивные сорта характеризуются низкой полевой засухоустойчивостью (Кожушко и др., 1986).

Весьма показательными являются результаты опытов по изучению эффективности глазомерной оценки образцов в поле. Некоторые высокоурожайные линии пшеницы оказывались неотобранными (Маргенов, Крупнов, 1983). В селекционном питомнике второго года 20 % линий ячменя с высокой урожайностью на практике остаются в поле, поскольку от них отказались в результате визуальной оценки или по ряду других причин (полегание, поражение болезнями, невыравненность) (Михельман, Кадиков, 2010). На современном этапе при подборе родительских компонентов и создании исходного материала для селекции коммерческих сортов за основу берутся базовые генотипы, несущие коадаптированный блок генов. Для исправления у них нежелательных признаков методами беккроссов, парных скрещиваний вводятся соответствующие гены (Мальчиков, 2009).

Стремление селекционера отбирать формы с желаемыми признаками и одновременно высокой урожайностью не всегда приводит к отбору самых ценных генотипов в популяции. При наличии двух сортов с одинаково высокой урожайностью (разумеется, с равной продолжительностью и структурой вегетационного периода), отличающихся по устойчивости к полеганию, предпочтение в плане селекционного улучшения должно быть отдано полегшему сорту. Селекционеры, выбравшие

высокоурожайные сортообразцы с признаком, имеющим отрицательный эффект, могут быть уверены, что отобрали генотипы с лучшими генами.

Цель нашего исследования – оценка возможности применения гипотезы гетерозиса В.А. Струнникова в селекции мягкой пшеницы. В задачи входили: (1) поиск сортообразцов, сочетающих признаки с отрицательным эффектом и высокой урожайностью, и (2) проверка эффективности подбора пар для скрещивания, основанного на включении в гибридизацию сортов с такими признаками.

Материалы и методы

Исследовали коллекцию из 75 сортов и линий яровой мягкой пшеницы. Полевые эксперименты проведены на опытном поле ФГБНУ Алтайский НИИСХ в период с 2010 по 2012 гг. Посев осуществляли сеялкой ССФК-7 во второй декаде мая по двум предшественникам: чистый пар и зерновые (вторая культура после пара, предшественник – пшеница). Норма высева – 5 млн всхожих зерен на гектар. Площадь делянки – 2 м², повторность трехкратная. Коллекцию убирали селекционным комбайном Сампо 130 в фазу полной спелости растений. Изучение устойчивости к листостебельным болезням и жаростойкости, а также фенологические наблюдения проводили в соответствии с методикой ВИР (Изучение мировой коллекции ..., 1984). Высота растений, уборочный индекс ($K_{хоз}$), число стерильных колосков определены в ходе лабораторного анализа структуры урожая по 30 растениям на 1 сортообразец. Крупность и выполненность зерна оценены глазомерно по пятибалльной шкале.

В качестве проверки эффективности подбора пар для скрещивания проведен ретроспективный анализ пятилетних данных (годы скрещиваний – 2008–2012, годы посева в питомнике гибридных популяций – 2010–2014). Перспективность парных скрещиваний оценивали с помощью евклидова расстояния рассматриваемых признаков в изложении Смиряева с коллегами (1999). Мерой эффективности подбора пар служил коэффициент корреляции между евклидовым расстоянием родительских форм и урожайностью гибридов F_2 , F_3 , F_4 . Помимо этого, урожайность гибридных популяций от парных скрещиваний сравнивали с таковой у остальных гибридных популяций по принципам «лучшее с лучшим», «сорт с признаком, обладающим отрицательным эффектом, × донор этого признака».

Погодные условия 2010 и 2014 гг. можно охарактеризовать как засушливые в первой половине вегетации и влажные – во второй. В 2011 году условия вегетационного периода оказались засушливыми в средней степени. В 2012 г. наблюдали нарастающую к цветению почвенную засуху при экстремально высоких температурах воздуха в начале вегетации. В 2013 г. зафиксированы слабая засуха до колошения и обильные осадки во второй половине вегетации.

Результаты

Наибольший интерес вызывают признаки растений, которые статистически значимо сопряжены с урожайностью и являются маркерами адаптации в определенных средах. К ним относятся устойчивость к полеганию и листосте-

бельным болезням в 2010 г.; высота растений в варианте по зерновому предшественнику во все годы и по пару в острозасушливом 2012 г.; крупность и выполненность зерна во все годы, характеризующие качество налива; уборочный индекс ($K_{хо3}$); число стерильных колосков; жаростойкость по степени засыхания листьев в 2012 г. В годы, когда урожайность сортов коррелировала с длительностью периода «всходы – колошение», выделяли самые продуктивные образцы по сравнению с группой с более оптимальным ритмом развития.

По устойчивости к мучнистой росе и септориозу по аналогии с опытом Зыкина и др. (2004) сорта делили на 4 группы: (1) высокоурожайные и устойчивые, (2) высокоурожайные и восприимчивые, (3) низкоурожайные и устойчивые, (4) низкоурожайные и восприимчивые. Очевидно, что первая группа представляет интерес в качестве доноров, а вторая содержит искомые сорта с компенсационным комплексом генов. Аналогичное деление производили по всем вышеперечисленным признакам. Образцы из 3-й и 4-й групп в данной работе не рассматриваются. Сравнение признаков сортов вели со среднегрупповым значением признаков соответствующей группы спелости. Сорта, формировавшие значимо низкую урожайность в засушливых средах, исключали из дальнейшего анализа. Такой жесткий отбор является следствием высокой частоты возникновения засухи в степных районах Алтайского края, благоприятные же годы редки. По устойчивости к листовостебельным болезням к первой группе отнесены: Тулеевская, Лютеценс 622, Лютеценс 697, Лютеценс 827/01-42, Лютеценс 1545 и Омская 28. Вторая группа (высокоурожайный и восприимчивый) включала Лютеценс 453/2.

По признаку «устойчивость к полеганию» в первую группу вошли Тулеевская, Лютеценс 622, Лютеценс 827/01-42, Эритроспермум 78, Омская 28 и Карабалыкская 98. Ко второй группе отнесены Лютеценс 453/2, Лютеценс 697, Лютеценс 899, Омская 36, Светланка и Дуэт.

В годы исследования высота растений в условиях засухи была значимо сопряжена с урожайностью ($r = 0,34 - 0,72$). Группу высокорослых (средняя высота растений 61–67 см) урожайных сортов составили Лютеценс 453/2, Целинная 3/с, Лютеценс 36/с, Лютеценс 622, Лютеценс 899, Светланка, Алтайская 105, Омская 28. Во вторую группу вошли Тулеевская и Эритроспермум 78 (53–54 см).

Уборочный индекс ($K_{хо3}$) в самом засушливом 2012 г. в средней степени коррелировал с урожайностью ($r = 0,51$ – пар; $0,53$ – пшеница). Саратовская 70, Саратовская 72, Светланка, Дуэт, Байтерек сочетали высокие $K_{хо3}$ (39,3–40,6 %) и урожайность. Не обнаружено ни одного сортообразца с низким значением уборочного индекса и высокой урожайностью.

К группе сортов с крупным и выполненным зерном (средний балл 3,8) отнесены Лютеценс 453/2, Лютеценс 697, Лютеценс 899, Алтайская 105 и Карабалыкская 98. Единственным высокоурожайным сортом в опыте с низким качеством налива (средний балл 3,3) была Тулеевская.

К сортам, сочетающим высокую жаростойкость (не ниже 6,9 баллов) и урожайность, принадлежали Сара-

товская 70, Саратовская 71, Саратовская 72, Саратовская 73, Лютеценс 43/с, Фаворит, Воевода, Омская 28 и Голубковская. В то же время не выявлено ни одного сортообразца с низкой жаростойкостью ($< 6,3$ баллов) и высокой урожайностью.

Количество стерильных колосков в колосе при засухе характеризует засухоустойчивость сорта, так как этот признак значимо сопряжен с урожайностью ($r = -0,34$ – пар; $-0,43$ – пшеница). К числу высокоурожайных сортов с низким количеством стерильных колосков в колосе (2,0–3,1 шт.) принадлежат Саратовская 68, Саратовская 70, Саратовская 72, Лютеценс 43/с, Дуэт, Фаворит, Воевода и Омская 28. Единственной линией, обладающей высокой зерновой продуктивностью и значительным числом стерильных колосков в колосе (4,2 шт.), являлась Лютеценс 697.

При засухе в первой половине вегетации урожайность положительно коррелирует с длиной периода «всходы – колошение» (пар, 2010 г., $r = 0,72$) и отрицательно – при засухе в середине лета (пшеница, 2012 г., $r = -0,40$). Наибольший интерес представляют генотипы, не обладающие оптимальным для этих условий ритмом развития, но характеризующиеся высокой урожайностью по сравнению с группой с более продолжительным (на 1–3 дня) в 2010 г. и менее продолжительным в 2012 г. периодом «всходы – колошение». К таковым следует отнести Тулеевскую, Дуэт, Эритроспермум 78 и Воеводу – в 2010 г.; Лютеценс 36/с, Лютеценс 697 и Лютеценс 43/с – в 2012 г. Устойчивость этих сортов к засухе связана не с ее биологическим избеганием, а с другими причинами.

Наличие одновременно высокой урожайности в совокупности с признаком, обладающим отрицательным эффектом, является редким явлением у мягкой пшеницы. Нами обнаружено лишь 11 таких генотипов из 75 при рассмотрении 8 признаков. Снижение степени проявления признака, положительно связанного с адаптацией, можно наблюдать лишь у тех высокоурожайных сортов, которые каким-то образом способны компенсировать это падение.

В табл. 1 представлена оценка евклидова расстояния (E) самых перспективных сортов для гибридизации. Предполагается, что чем больше различия признаков у двух родительских форм, тем менее сходен их аллельный состав, а гибрид F_1 , полученный от скрещивания таких сортов, имеет более высокую долю гетерозиготных локусов, что и отражается в увеличении оценки E, при этом шансы обнаружения трансгрессивных рекомбинантов увеличиваются. Следует обратить внимание на то, что анализу подвергали маркерные признаки адаптации, описанные выше, но не количественные признаки продуктивности. Величина евклидова расстояния варьировала от 0 до 6,13 (Лютеценс 453/2 \times Лютеценс 827/01-42).

В ходе проведения ретроспективного анализа возник ряд трудностей. Главная из них заключается в рассмотрении реального селекционного процесса, при котором практикуется бесповторный опыт, поэтому расчет доверительных интервалов осуществлялся исходя из варьирования урожайности стандартного сорта Алтайская 100, посеянного через каждые 30 номеров. Другая трудность связана со слабой корреляцией урожайности гибри-

Таблица 1. Евклидово расстояние между родительскими формами в пространстве 8 признаков

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2	5,87											
3	2,84	4,52										
4	3,50	4,18	3,32									
5	4,34	4,92	4,25	2,14								
6	4,73	3,57	3,95	1,75	3,22							
7	5,36	4,26	5,71	4,48	4,84	4,63						
8	4,67	4,80	4,78	4,34	3,60	5,09	3,03					
9	6,13	2,80	5,67	4,48	4,62	4,18	2,10	3,35				
10	6,09	2,32	4,88	3,82	4,28	2,80	3,71	4,35	2,33			
11	4,79	4,70	5,54	4,63	4,49	4,98	2,24	2,59	2,97	4,28		
12	5,60	4,72	5,83	4,65	5,42	4,36	1,85	4,21	3,05	3,64	3,18	
13	5,42	4,75	6,03	4,67	4,42	4,86	2,06	2,81	2,63	4,01	0,95	2,97

1 – Лютеценс 453/2; 2 – Тулеевская; 3 – Целинная 3/с; 4 – Саратовская 70; 5 – Саратовская 71; 6 – Саратовская 72; 7 – Лютеценс 622; 8 – Лютеценс 697; 9 – Лютеценс 827/01-42; 10 – Эритроспермум 78; 11 – Алтайская 105; 12 – Омская 28; 13 – Карабалыкская 98.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции евклидова расстояния с урожайностью в ранних поколениях гибридов и средняя урожайность гибридных популяций F₂–F₄, объединенных на основе разных принципов подбора родительских пар

Поклоение, год посева	r (E; урожайность)	Обычные ГП, г/м ²	Лучшее с лучшим, г/м ²	Сорт с признаком, имеющим отрицательный эффект, × донор, г/м ²
F ₂ , 2010	0,09	285 ± 13 (5)	301 ± 12 (6)	– (0)
F ₃ , 2011	–0,25	242 ± 16 (2)	273 ± 11 (4)	– (0)
F ₄ , 2012	–0,27	138 ± 25 (2)	152 ± 17 (4)	– (0)
F ₂ , 2011	–0,09	273 ± 7 (11)	294 ± 6 (13)	305 ± 13 (3)
F ₃ , 2012	–0,05	149 ± 12 (8)	139 ± 10 (13)	134 ± 20 (3)
F ₄ , 2013	0,54	236 ± 14 (6)	273 ± 12 (9)	281 ± 20 (3)
F ₂ , 2012	0,37	124 ± 9 (16)	150 ± 25 (2)	141 ± 25 (2)
F ₃ , 2013	–0,45	296 ± 9 (16)	330 ± 25 (2)	339 ± 25 (2)
F ₄ , 2014	–0,54	304 ± 10 (14)	327 ± 26 (2)	342 ± 26 (2)
F ₂ , 2013	0,92**	357 ± 10 (12)	341 ± 20 (3)	393 ± 20 (3)
F ₃ , 2014	0,01	223 ± 16 (5)	224 ± 26 (2)	221 ± 21 (3)

** Значимо при $p < 0,01$; обычные ГП – гибридные популяции, в которых один или оба родителя низко- или среднеурожайные; в скобках указано число рассмотренных гибридных комбинаций.

ных популяций разных поколений и, соответственно, лет изучения.

В 10 случаях из 11 не обнаружено статистически значимой корреляции между евклидовым расстоянием и урожайностью в ранних поколениях (табл. 2). В связи с этим наиболее приемлемым будет сравнение урожайности комбинаций по группам, различающимся принципом подбора пар. Анализ были подвергнуты гибридные популяции, в которых оба родителя входили в число 75 первоначально изученных коллекционных образцов. Результативным оказалось подбор пар по принципу «лучшее с лучшим» (к лучшим отнесены образцы с достоверно большей урожайностью, чем среднее значение по группе спелости). В 4 случаях из 11 такие гибридные популяции

достоверно урожайнее остальных комбинаций, в которых один или оба родителя низкоурожайные. Группа комбинаций, составленная по принципу «сорт с признаком, обладающим отрицательным эффектом, × донор данного признака», в 5 случаях из 8 значимо превосходила по урожайности обычные гибридные популяции и в одном случае – комбинации, в которых оба родителя обладали высокой урожайностью (табл. 2). Итак, скрещивание высокоурожайных сортов с признаками, имеющими отрицательный эффект, с донорами этих признаков ведет к формированию высокоурожайных гибридных популяций, которые с меньшей вероятностью, чем все остальные гибридные популяции, будут выбракованы к четвертому поколению.

Обсуждение

Исследователи неоднократно предпринимали попытки предсказать величину гетерозиса, урожайность гибридного потомства, возникновение трансгрессий исходя из разнообразных оценок различий родительских форм. В некоторых случаях евклидово расстояние между родительскими формами, рассчитанное на основе измерения количественных признаков, существенно коррелировало со среднеродительским гетерозисом и суммой общих комбинационных способностей родителей (Teklewold, Becker, 2006), зерновой продуктивностью в F_1 (Ali et al., 1995) и урожайностью гибридных популяций F_2 (Cox, Murphy, 1990). В других исследованиях не удалось установить взаимосвязь между фенотипическими отличиями родительских форм и гетерозисом (Krystkowiak et al., 2009). Попытки привлечения молекулярных маркеров для оценки генетических дистанций между родителями с целью предсказания гетерозиса и продуктивности F_1 также не были успешными (Martin et al., 1995; Barbosa-Neto et al., 1996). Практически полное отсутствие значимых коэффициентов корреляции между евклидовым расстоянием родительских сортообразов и величиной урожайности гибридных популяций F_2 – F_4 в нашем опыте может являться свидетельством как низкой эффективности подбора пар по данному принципу (неудачный подбор количественных признаков и сред для изучения генотипов), так и специфики селекционного процесса (малая площадь делянки, влияние микроусловий, отсутствие повторений).

Привлечение в гибридизацию хорошо адаптированных к местным условиям родительских форм является одним из самых эффективных способов получения высокопродуктивного потомства. В опыте Busch с коллегами (1974) наивысшая частота появления линий с максимальной урожайностью отмечена для скрещиваний высокоурожайных линий с высокоурожайными. Использование в качестве одной из родительских форм географически отдаленного сорта, плохо адаптированного к местным условиям, вело к тому, что большая часть потомства имела низкую продуктивность (Souza, Sorrells, 1991). В нашем исследовании получен аналогичный результат. Однако эффективность подбора пар для скрещивания по принципу «лучшее с лучшим» может быть увеличена, если одна родительская форма обладает признаком с отрицательным эффектом.

Предпочтения селекционеров в отборе форм мягкой пшеницы с максимальным числом желательных признаков должны быть скорректированы, поскольку сопряжены с риском утраты генотипов, обладающих высокой комбинационной способностью. Гипотеза гетерозиса В.А. Струнникова позволяет предсказывать наличие комплекса компенсаторных генов у конкретных генотипов мягкой пшеницы. Фенотипически это выражается в наличии у высокоурожайного сорта какого-либо признака с отрицательным эффектом. Данный генотип может иметь высокую ценность для селекции и должен быть включен в гибридизацию. В нашем исследовании обнаружено лишь 11 таких генотипов при рассмотрении 75 сортов по 8 признакам. Используемый метод оценки евклидова расстояния признаков, связанных с адаптивностью у родительских форм, не позволяет предсказывать уровень

урожайности гибридных популяций. Подбор пар для скрещивания по принципам «лучшее с лучшим» и «высокоурожайный сорт с признаком, имеющим отрицательный эффект, × донор этого признака» ведет к формированию высокоурожайных гибридных популяций.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность за помощь в работе и ценные консультации к.б.н. Н.И. Коробейникову.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Ведров Н.Г., Халипский А.Н. Изменение элементов структуры урожая и хозяйственно-биологических показателей в результате сортосмены яровой пшеницы в Красноярском крае. Вестн. Красноярского ГАУ. 2012;4:89-93.
- Вьюшков А.А. Селекция яровой пшеницы в Среднем Поволжье. Самара, 2004.
- Зинченко В.И., Семенова Л.В. Водоудерживающая способность как показатель засухоустойчивости сортов яровой мягкой пшеницы разного эколого-географического происхождения. Новые сорта и теоретические исследования по селекции в Северном Казахстане. Целиноград, 1988.
- Зыкин В.А., Белан И.А., Россеева Л.П., Игнатъева Е.Ю. Перспективы селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к биотическим факторам. Стратегия адаптивной селекции полевых культур в связи с глобальным изменением климата: Сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. Саратов, 2004.
- Изучение мировой коллекции пшеницы: Методические указания под редакцией В.Ф. Дорофеева. Ленинград, 1984.
- Кандауров В.И., Мовчан В.К. Активность отдельных органов пшеницы в период формирования и налива зерна. С.-х. биология. 1970;1:12-15.
- Кандауров В.И., Распопова Н.Г. Основные параметры моделей сортов яровой мягкой пшеницы для Кулундинской степи Алтайского края. Селекция и генетика сельскохозяйственных культур на Алтае. Новосибирск, 1986.
- Кожушко Н.Н., Кумаков В.А., Ильина Л.Г., Андреева А.Ф. Особенности водного режима яровой мягкой пшеницы в связи с засухоустойчивостью и продуктивностью. С.-х. биология. 1986;11:3-9.
- Козлова Г.Я., Антипова Г.П., Белан И.А. Изменение листовой поверхности яровой мягкой пшеницы в процессе длительной селекции в условиях южной лесостепи Западной Сибири. Вестн. Алтайского ГАУ. 2012;4(90):11-16.
- Коновалов Ю.Б., Пыльнев В.В., Нефедов А.В., Лыфенко С.Ф. Особенности налива зерна у различных сортов озимой мягкой пшеницы в условиях юга Украины. Изв. ТСХА. 1986;1:73-80.
- Крупнов В.А. Проблемы создания модельного сорта. Селекция и семеноводство. 1981;9:7-11.
- Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход. С.-х. биология. 2011;1:12-23.
- Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М., 1985.
- Кумаков В.А., Чернов В.К., Кузьмина К.М., Андреева А.Ф. Физиологическое обоснование оптимального агроэкотипа (модели) сорта яровой пшеницы. Саратов, 1980.
- Лепехов С.Б., Коробейников Н.И. Сопряженность площади двух верхних листьев с массой зерна главного колоса яровой пшеницы. Вестн. Алтайского ГАУ 2012;11(97):57-60.
- Мальчиков П.Н. Подбор родительских генотипов для гибридизации в селекции яровой твердой пшеницы. Достижения науки и техники АПК. 2009;10:62-64.

- Мальчиков П.Н., Вьюшков А.А., Мясникова М.Г. Формирование моделей сортов твердой пшеницы для Средневолжского региона России. Самара, 2012.
- Мартынов С.П., Крупнов В.А. Глазомерный отбор в селекции яровой пшеницы. С.-х. биология. 1983;12:99-103.
- Михельман В.А., Кадиков Р.К. Эффективность визуальной оценки линий ярового ячменя по урожайности зерна на разных этапах селекционной работы. Изв. ТСХА. 2010;5:82-88.
- Мовчан В.К., Кандауров В.И. Засухоустойчивость, биологические и морфофизиологические признаки яровой пшеницы. Повышенные засухоустойчивости зерновых культур. Москва, 1970.
- Моткалюк О.Б. Прямой метод оценки засухоустойчивости зерновых в засушливых условиях путем кратковременной глубокой почвенной засухи в период формирования одноядерных микроспор. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Ленинград, 1973.
- Смирнов А.В., Мартынов С.П., Толстова О.В. Прогноз гетерозиса и сравнение гетерозиготности гибридов F₁ самоопылителей с помощью евклидова расстояния. Изв. ТСХА. 1999;3:51-57.
- Струнников В.А. Новая гипотеза гетерозиса: ее научное и практическое значение. Вестн. с.-х. науки. 1983;3:34-40.
- Тимошенкова Т.А., Самуилов Ф.Д. Зависимость продуктивности современных сортов яровой пшеницы от их морфологических особенностей в условиях степи Оренбургского Предуралья. Вестн. Казанского ГАУ. 2011;3(21):154-158.
- Ali M., Copeland L.O., Elias S.G., Kelly J.D. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits in winter canola (*Brassica napus* L.). Theor. Appl. Genet. 1995;91(1): 118-121. DOI 10.1007/BF00220867
- Barbosa-Neto J.F., Sorrells M.E., Cisar G. Prediction of heterosis in wheat using coefficient of parentage and RFLP-based estimates of genetic relationship. Genome. 1996;39(6):1142-1149. DOI 10.1139/g96-144
- Blum A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. Plant Growth Regulation. 1996;20(2):135-148. DOI 10.1007/BF00024010
- Busch R.H., Janke J.C., Froberg R.C. Evaluation of crosses among high and low yielding parents of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) and bulk prediction of line performance. Crop Sci. 1974;14(1): 47-50. DOI 10.2135/cropsci1974.0011183X001400010014x
- Cedola M.C., Iannucci A., Scalfati G., Soprano Mand Rascio A. Leaf morpho-physiological parameters as screening techniques for drought stress tolerance in *Triticum durum* Desf. J. Genet. Breed. 1994;48(3):229-236.
- Cox T.S., Murphy J.P. The effect of parental divergence on F₂ heterosis in winter wheat crosses. Theor. Appl. Genet. 1990;79(2):241-250. DOI 10.1007/BF00225958
- Fischer R.A., Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. Austr. J. Agric. Res. 1978;29(5):897-912. DOI 10.1071/AR9780897
- Krystkowiak K., Adamski T., Surma M., Kaczmarek Z. Relationship between phenotypic and genetic diversity of parental genotypes and the specific combining ability and heterosis effects in wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica. 2009;165(3):419-434. DOI 10.1007/s10681-008-9761-y
- Laing D.R., Fischer R.A. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. Euphytica. 1977;26(1):129-139. DOI 10.1007/BF00032078
- Martin J.M., Talbert L.E., Lanning S.P., Blake N.K. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity. Crop Sci. 1995;35(1): 104-108. DOI 10.2135/cropsci1995.0011183X003500010019x
- Mathews K.L., Chapman S.C., Trethowan R., Singh R.P., Crossa J., Pfeiffer W., van Ginkel M., DeLacy I. Global adaptation of spring bread and durum wheat lines near-isogenic for major reduced height genes. Crop Sci. 2006;46(2):603-613. DOI 10.2135/cropsci2005.05-0056
- Nizam Uddin M., Marshall D.R. Effects of dwarfing genes on yield and yield components under irrigated and rainfed conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica. 1989;42(1/2):127-134. DOI 10.1007/BF00042623
- Ricciardi L., Fanizza G., Blanco A. Stomatal density and size in the cereal breeding (durum wheat and barley) for Mediterranean environments. Cereal Res. Commun. 1990;18(1/2):81-87.
- Souza E., Sorrells M.E. Prediction of progeny variation in oat from parental genetic relationships. Theor. Appl. Genet. 1991;82(2):233-241. DOI 10.1007/BF00226219
- Teklewold A., Becker H.C. Comparison of phenotypic and molecular distances to predict heterosis and F₁ performance in Ethiopian mustard (*Brassica carinata* A. Braun). Theor. Appl. Genet. 2006; 12(4): 752-759. DOI 10.1007/s00122-005-0180-3