УДК 631.527.5:633.112.1

ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕТЕРОЗИСНОГО ЭФФЕКТА И ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЯ У ВНУТРИВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ ТВЕРДОЙ

Н. А. ДУКТОВА, Н. А. КУЗНЕЦОВА

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия», г. Горки, Республика Беларусь, 213407, e-mail: **duktova@tut.by**

(Поступила в редакцию 11.07.2018)

Проведено селекционно-генетическое изучение внутривидовых гибридов, полученных от скрещивания дивергентных исходных форм яровой твердой пшеницы. Установлена высокая частота и величина гетерозисного эффекта по следующим признакам: продуктивная кустистость, число и масса зерен главного колоса и с растения. Определен характер наследования элементов продуктивности на основе анализа коэффициента фенотипического доминирования. Выявленое преобладание эффектов доминирования и сверхдоминирования в наследовании продуктивной кустистости, длины колоса, а также числа и массы зерен главного колоса и растения свидетельствует о высокой вероятности проявления ценных трансгрессий в последующих гибридных комбинациях и неэффективности отборов в F_1–F_2.

Наименьшее варьирование гетерозисного эффекта по признаку количество колосков главного колоса и высокий процент неполного доминирования в его наследовании на фоне стабильной корреляции с основными элементами продуктивности, указывает на целесообразность использования данного признака в качестве критерия отбора продуктивных генотипов в ранних гибридных поколениях.

***Ключевые слова**: Triticum durum, внутривидовая гибридизация, гетерозис, характер наследования, продуктивность.*

We have conducted selection and genetic research into intraspecific hybrids obtained by crossing divergent initial forms of spring durum wheat. We have established high frequency and magnitude of heterosis effect according to the following indicators: productive bushiness, the number and weight of grains of the main spike and from the plant. We have determined the nature of inheritance of productivity elements on the basis of phenotypic dominance coefficient analysis. The revealed dominance of dominance and overdominance effects in inheriting productive bushiness, spike length, and the number and weight of grains of the main spike and from the plant indicates a high probability of the occurrence of valuable transgressions in subsequent hybrid combinations and the inefficiency of $F_1 – F_2$ selections.

The smallest variation of heterosis effect according to the number of spikelets of the main spike and a high percentage of incomplete dominance in its inheritance against the background of stable correlation with the main productivity elements indicates the feasibility of using this trait as a criterion for the selection of productive genotypes in early hybrid generations.

***Key words**: Triticum durum, intraspecific hybridization, heterosis, nature of inheritance, productivity.*

Введение

Внутривидовая гибридизация была и остается одним из наиболее эффективных методов создания новых сортов и форм растений [5]. Путем перекомбинаций в гибридном потомстве достигается расширение генетического разнообразия исходного материала для селекции, а также улучшение уже имеющихся сортов, что особенно важно при работе с культурами-интродуцентами. Так, при изучении мировой коллекции сортообразцов *Triticum durum* различного эколого-географического происхождения было определено, что в процессе интродукции наблюдаются потери части биотипов неприспособленных к новым условиям произрастания, которые приводят к генотипическому сужению популяции [4].

Успех селекционной работы при использовании межсортовых рекомбинаций зависит от правильного выбора родительских пар [2, 9]. Это возможно при знании исходного материала и точного определения его отдельных признаков и свойств, проявление которых ожидается у нового, рекомбинированного организма. Подбор родительских пар осуществляется по комплексу признаков и свойств, для чего необходимо знать характер их проявления и наследования.

В то же время комбинационная изменчивость в гибридных поколениях приводит к существенному увеличению объема экспериментального материала, что осложняет работу селекционера и ставит под угрозу вычленение искомых трансгрессий и новых рекомбинаций среди огромного количества малоценных форм. Провести предварительный отбор и браковку малопродуктивных комбинаций в F_1–F_2 гибридных поколениях можно по оценке проявления

эффекта гетерозиса, который с достаточной долей вероятности позволяет прогнозировать выход ценных форм в последующих поколениях [9]. Более того, в последнее время, ввиду необходимости повышения урожайности зерновых культур, ученые снова начали работы по созданию гибридной пшеницы на основе закрепленного гетерозиса [11].

В связи с этим целью наших исследований являлось изучение проявления истинного гетерозиса у внутривидовых гибридов яровой твердой пшеницы, а также выявление характера наследования признаков продуктивности растения для совершенствования селекционной работы с *Triticum durum* в почвенно-климатических условиях Беларуси.

Основная часть

Исследования проводились на опытном участке «Тушково» УНЦ «Опытные поля БГСХА» путем постановки полевых опытов и лабораторных анализов. Для проведения гибридизации был высеян питомник исходных родительских компонентов, различающихся по фенотипу и эколого-географическому происхождению. Посев образцов осуществлялся вручную по методике закладки питомника исходного материала [8]. Кастрацию, изоляцию и опыление (принудительное) проводили в соответствии с методикой, общепринятой для гибридизации пшениц [3]. Питомник гибридов высевали аналогично питомнику исходного материала. Площадь делянок произвольная, в зависимости от наличия посевного материала. Гибриды высевались семьями по схеме $P_1 - F - P_2$. Оценку гибридов первого поколения осуществляли в полевых и лабораторных условиях по элементам структуры урожайности с одновременным анализом изучаемых показателей у родительских форм и вычислением величины истинного гетерозиса [1]. Характер наследования признаков определяли по коэффициенту фенотипического доминирования (*Hp*) [10]:

$$Hp = \frac{F1 - Pcp}{P_{Л} - Pcp},$$

где F_1 – значение изучаемого признака у гибрида первого поколения; $P_{ср}$ – среднее значение признака обеих родительских форм; $P_л$ – значение признака у лучшей родительской формы.

В результате проявления про- и постгамной несовместимости из 114 комбинаций скрещиваний жизнеспособными оказались 72 гибридные формы (62 %). Мы провели анализ проявления гетерозисного эффекта у жизнеспособных межсортовых гибридов первого поколения двух циклов скрещивания (2016 и 2017 гг.) (табл. 1).

Таблица 1. **Проявление гетерозиса у гибридов F_1 яровой твердой пшеницы в 2017–2018 гг.**

Признак	Истинный гетерозис				
	положительный (>0)			в среднем	
	%	лимиты	частота, %	%	лимиты
Продуктивная кустистость	40,7	3,4…196,2	59,7	17,8	-53,3…196,2
Длина главного колоса	9,4	1,7…23,8	52,8	2,3	-17,6…23,8
Количество колосков главного колоса	6,0	0,7…17,6	41,7	-0,8	-17,8…17,6
Число зерен главного колоса	23,3	0,8…111,1	61,1	14,2	-43,9…111,1
Масса зерна главного колоса	35,5	1,4…148,0	62,5	15,9	-48,6…148,0
Число зерен с растения	61,4	1,5…191,3	66,7	35,2	-51,0…191,3
Масса зерна с растения	74,5	6,9…228,5	76,4	52,2	-51,2…228,5

Одним из важнейших элементов урожайности яровой твердой пшеницы является продуктивная кустистость, которая складывается из числа развитых продуктивных вторичных побегов, помимо главного. По признаку продуктивная кустистость гетерозисный эффект был выявлен у большей половины анализируемых гибридов – его частота составила 59,7 % при величине от 3,4 % до 196,2 %. Наибольший истинный гетерозис по продуктивной кустистости проявлялся у комбинаций Ancomorzio(2)-15 х Кандканс 12 (150,0 %), Ambral х Л40381 (165,0%) и Ambral х 118(12/2(2)) (196,2 %). В наследовании данного признака у 88,7 % гибридов преобладала различная степень доминирования лучшего родительского компонента (табл. 2).

Таблица 2. **Характер наследования признаков у яровой твердой пшеницы в 2017–2018гг.**

Признак	H_p среднее	Частота встречаемости гибридных комбинаций по величине H_p, %					
		<-1	-1	-1…0	0…1	1	1<
Продуктивная кустистость	4,4	5,6	–	6,9	26,3	4,1	58,3
Длина главного колоса	2,8	2,8	–	6,9	34,7	2,4	52,8
Количество колосков главного колоса	2,0	8,3	1,4	12,5	37,5	2,8	37,5
Число зерен главного колоса	2,8	16,7	1,4	6,9	13,9	–	61,0
Масса зерна главного колоса	5,6	11,1	–	5,6	25,0	–	58,3
Число зерен с растения	7,3	6,9	–	8,3	15,3	–	69,4
Масса зерна с растения	14,3	5,6	–	4,1	11,1	–	79,2

В исследованиях Т. Н. Капко и др. [7], изучавших изменчивость и наследование длины колоса у гибридов мягкой яровой пшеницы, установлено преобладание депрессивных эффектов у 13–46 % гибридов. Нами же в наследовании длины колоса выявлено доминирование более длинноколосой родительской формы у 89,9 % комбинаций, депрессия проявлялась только у 9,7 % из них на уровне сверхдоминирования только у 2,8 %. Обнаруженные противоречия являются результатом значительных генотипических отличий подобранных нами родительских компонентов. Поскольку длина колоса относится к полигенным признакам, и в наследовании его преобладают аддитивные эффекты генов, то размах генотипической и фенотипической изменчивости у гибридов определяется степенью дивергенции исходных форм. Частота гетерозисных комбинаций по длине колоса составила 52,8 %, однако величина гетерозиса была невысокой – в среднем 9,4 %. Невысоким был и размах лимитов гетерозисного эффекта – -17,6–23,8 %.

Длина колоса тесно коррелирует с количеством колосков в колосе (r=0,645) (табл. 3). Данный признак является наиболее удобным в качестве критерия отбора продуктивных форм, так как легко поддается оценке в полевых условиях [4].

Таблица 3. **Коэффициенты парных корреляций признаков, *r***

Показатель		X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8
Выживаемость растений к уборке	X1								
Высота растения	X2	0,186							
Продуктивная кустистость	X3	-0,189	0,107						
Длина главного колоса	X4	-0,051	0,440	0,074					
Количество колосков в колосе	X5	-0,298	0,564	-0,025	0,645				
Кол-во зерен главного колоса	X6	-0,202	0,207	-0,060	0,432	0,758			
Масса зерна главного колоса	X7	-0,441	0,338	-0,085	0,434	0,663	0,879		
Масса зерна с растения	X8	0,106	0,406	0,532	0,407	0,587	0,676	0,753	
Урожайность	X9	0,912	0,457	0,583	0,341	0,599	0,455	0,507	0,677

По количеству колосков в главном колосе гетерозисный эффект проявился у 41,7 % гибридных комбинаций. Наследование данного признака зависит от генотипа родительских форм, эффекты положительного доминирования проявляются при скрещивании близких компонентов [6]. При использовании контрастных скрещиваний мы получили широкий размах типов наследования при невысоком гетерозисном эффекте – -17,8–17,6 %. Эффекты положительного и отрицательного сверхдоминирования выявило соответственно 37,5 % и 8,3 % комбинаций, 2,8 % гибридов характеризовались полным доминированием родительской формы с большим количеством колосков и 1,4 % – с меньшим выражением признака и у 50 % комбинаций выявлен промежуточный характер наследования (рисунок).

Рис. Характер наследования признаков у гибридов яровой твердой пшеницы в 2017–2018 гг.

У гибридов формирование колоса и его озерненность определяются как генетической наследственностью, так и влиянием факторов внешней среды в совокупности. В среднем истинный гетерозис по продуктивности главного колоса составил 23,3 % и 35,5 % с частотой встречаемости 61,1 и 62,5% соответственно. В наследовании числа и массы зерен в различной степени преобладало сверхдоминирование лучшего родителя – соответственно у 61,0 % и 58,3 % гибридных комбинаций. В то же время по данным признакам отмечен и наибольший процент депрессии – у 16,7 % и 11,1% комбинаций.

Интегральным показателем, отражающим урожайность сорта, является продуктивность растения. Данный показатель зависит от влияния множества факторов и имеет среднюю корреляцию с продуктивной кустистостью (r = 0,532), количеством колосков (0,587) и зерен (0,676) в колосе и существенно определяется массой зерна главного колоса (0,753) (табл. 3).

В гибридных комбинациях по числу и массе зерна с растения выявлена наибольшая частота и величина гетерозисного эффекта – 66,7, 76,4 % и 61,4, 74,5 % соответственно. Несмотря на высокие величины гетерозиса в среднем (35,2 и 52,2 %), варьирование по комбинациям в проявлении данных признаков также было наиболее значительным – от -51,0 % до 191,3 % по числу зерен и от -51,2 % до 228,5 % по массе зерна с растения. Установленная закономерность указывает на преобладание доминантных эффектов в наследовании данных признаков. Сверхдоминирование лучшей родительской формы отмечено у 69,4 % и 79,2 % комбинаций.

Высокая коррелятивность массы зерна с растения с продуктивной кустистостью несколько нивелировала величину и частоту депрессии, обусловленную продуктивностью главного колоса. В результате сверхдоминирование менее продуктивной родительской формы отмечено только у 5,6 % комбинаций.

Заключение

Таким образом, величина и частота гетерозисного эффекта у внутривидовых гибридов яровой твердой пшеницы определяется как особенностями генетического контроля признака, так и уровнем дивергенции исходных родительских компонентов. При включении в схему скрещиваний генетически отдаленных форм наблюдается высокая величина и частота истинного гетерозиса по основным признакам продуктивности растения.

Выявленое преобладание эффектов доминирования и сверхдоминирования в наследовании продуктивной кустистости, длины колоса, а также числа и массы зерен главного колоса и растения свидетельствует о высокой вероятности проявления ценных трансгрессий в последующих гибридных комбинациях и неэффективности отборов в F_1–F_2.

Наименьшее варьирование гетерозисного эффекта по признаку количество колосков главного колоса и высокий процент неполного доминирования в его наследовании на фоне стабильной корреляции с основными элементами продуктивности, указывает на целесообразность использования данного признака в качестве критерия отбора продуктивных генотипов в ранних гибридных поколениях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамова, З. В. Генетика. Программированное обучение / З. В. Абрамова. – М.: Агропромиздат, 1985. – 287 с.

2. Голик, В. С. Селекция Triticum durum Desf. / В. С. Голик, О. В. Голик. – Харьков, 2008. – 519 с.

3. Гуляев, Г. В. Селекция и семеноводство полевых культур / Г. В. Гуляев, Ю. Л. Гужов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 447 с.

4. Дуктова, Н. А. Твердая пшеница (Triticum durum Desf.) – новая зерновая культура в Беларуси: проблемы и перспективы / Н. А. Дуктова, В. П. Дуктов, В. В. Павловский // Известия НАН Беларуси. – 2015. – № 3. – С. 85–92.

5. Живлюк, Е. К. наследование продуктивности главного колоса у межсортовых гибридов мягкой озимой пшеницы / Е. К. Живлюк, Е. А. Бородич // Сельское хозяйство – проблемы и перспективы: сб. науч. тр. / Гродн. госуд. аграрн. ун-т. – Гродно: ГГАУ, 2015. – С. 50–58.

6. Изменчивость признаков продуктивности колоса у гибридов F_2, полученных от скрещивания сортов мягкой пшеницы Новосибирская 67, Саратовская 59, PUZA-4 с многоцветковой линией SKLE 123-09 / В. С. Арбузова [и др.] // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18. № 4/1. – С. 704–712.

7. Капко, Т. Н. Изучение изменчивости и наследования длины колоса мягкой яровой пшеницы в топкроссных скрещиваниях в условиях Лесостепи Приобья / Т. Н. Капко, В. В. Пискарев, Н. И. Бойко // Достижения науки и техники АПК. – 2016. – Т. 30, № 5. – С. 43–46.

8. Таранухо, Г. И. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: Учебник для студентов высших сельскохозяйственных учебных заведений по агрономическим специальностям / Г. И. Таранухо. – Минск: ИВЦ Минфина, 2009. – 420 с.

9. Туктарова, Н. Г. Проявление гетерозиса озимой пшеницы в гибридном питомнике первого года / Н. Г. Туктарова, И. В. Торбина // Владимирский земледелец. – 2016. – № 3 (77). – С. 35–37.

10. Gustafsson, A Dominance and overdominance in phitotron analysis of monohybrid barley / A. Gustafsson, T. Dormling // Hereditas. – 1972. – Vol. 79, № 2. – P. 172–185.

11. Hybrid breeding in wheat: technologies to improve hybrid wheat seed production / R. Whitford [et all] // Journal of Experimental Botany. – 2013. – Vol. 64, Issue 18. – P. 5411–5428.