

Формирование ассоциаций генов, контролирующих общий гомеостаз и элементы продуктивности твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.)

П.Н. Мальчиков, М.Г. Мясникова

Федеральное государственное научное учреждение «Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова», пос. Безенчук, Самарская область, Россия

Селекция твердой пшеницы в Среднем Поволжье с 1912 г. прошла несколько этапов. Ускорение селекционного процесса наблюдалось на этапах объединения генетических пулов из Безенчука (Среднее Поволжье), Харькова (Украина) и Саратова (Нижнее Поволжье) при наиболее значительном увеличении уровня адаптивности и продуктивности сортов. Целью настоящего исследования были определение вклада исходных родительских генотипов в создание наследственной основы современных сортов и доказательство формирования и эволюции коадаптированного блока генов твердой пшеницы в Среднем Поволжье. Для выполнения этих задач применяли диаллельный анализ элементов продуктивности и гомеостатичности признака «масса зерна с растения» и кластерный анализ родословных современных сортов. В результате проведенных исследований показано, что в процессе селекции твердой пшеницы в Среднем Поволжье происходит формирование коадаптированного блока генов, контролирующего элементы продуктивности растений и их гомеостатическое регулирование путем поэтапной эволюции. В структуре этой полигенной системы коадаптированного блока современных сортов преобладают доминантные гены с аддитивными эффектами и максимальной экспрессией в условиях засухи и высокой температуры среды. На 7-м этапе селекции (1989–2013 гг.) формирование генплазмы большинства сортов Самарского НИИСХ проходило на фоне сильного влияния саратовского генетического пула, что, однако, не стало препятствием для группировки генотипов по степени сходства зародышевой плазмы. Сорта делятся на 3 кластера (А, В, С), различия между ними определяются главным образом вкладом в их наследственную основу «саратовской генплазмы» и наличием различных долей наследственности других сортов и видов пшеницы. На современном этапе необходимо расширение генетической базы исходного материала в селекции твердой пшеницы в Среднем Поволжье.

Ключевые слова: пшеница твердая яровая; гомеостаз; диаллельный анализ; коадаптированный блок генов; селекция.

Formation of gene associations that code for general homeostasis and performance components of durum wheat (*Triticum durum* Desf.)

P.N. Malchikov, M.G. Myasnikova

Tulaikov Research Institute of Agriculture, Russian Agricultural Academy, Bezenchuk, Samara oblast, Russia

Since 1912, durum wheat breeding in the Middle Volga region has passed several stages. Acceleration of the breeding process was observed during the period of joining gene pools from Bezenchuk (the Middle Volga region), Kharkov (Ukraine) and Saratov (the Lower Volga region), when the level of varietal adaptivity and productivity increased to the greatest extent. In this regard, the aim of our research was the evaluation of the impact of original parental genotypes on the building of the hereditary base of cultivars, as well as the demonstration of the formation and evolution of co-adaptive gene blocks of durum wheat in the Middle Volga region. To fulfil the tasks, diallelic analysis of yield elements, homeostatic characteristics of the trait "grain weight per plant" and cluster analysis of the pedigrees of modern cultivars were applied. The study showed that the process of durum wheat breeding was followed by the building of a co-adaptive gene block encrypting elements of plant performance and their homeostatic regulation by means of step-by-step evolution. Dominant genes with additive effects and maximal expression under drought and high temperatures prevailed in the structure of the polygenic system of co-adaptive block of modern cultivars. At the recent stage of breeding (1989–2013), germplasm development in the majority of cultivars bred at the Samara Research Institute of Agriculture occurred under strong influence of the Saratov gene pool, but it did not hamper the gene pool clustering according to germplasm similarity. The resulting clusters of varieties differed in the contribution of the "Saratov germplasm" to their heredity. This contribution was considered as weak (cluster A), moderate (cluster B) and strong (cluster C), corrected for different contributions of germplasms

from other wheat accessions. The main inference from the results of the investigation is that at the modern stage it is necessary to extend the genetic basis of original material for durum wheat breeding in the Middle Volga region.

Key words: *Triticum durum*; homeostasis; diallel analysis; co-adapted genes; breeding.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Формирование ассоциаций генов, контролирующих общий гомеостаз и элементы продуктивности твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(3):323-332. DOI 10.18699/VJ15.042

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Malchikov P.N., Myasnikova M.G. Formation of gene associations that code for general homeostasis and performance components of durum wheat (*Triticum durum* Desf.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(3):323-332. DOI 10.18699/VJ15.042

В период с 1912 г. до 1990 г. научная селекция твердой пшеницы в Безенчуке прошла несколько этапов (Вьюшков, 2004; Мальчиков, Мясникова, 2012). За это время удалось сформировать блок коадаптированных генов, обеспечивший высокий уровень адаптивности сортов, созданных в 1980-е гг. Генеалогическое дерево лучших сортов 1980-х гг. (Безенчукская 139, Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь) основывается на двух генетических пулах – безенчукском и харьковском. Харьковский пул был представлен выдающимся сортом 1960–1970-х гг. – Харьковская 46, а безенчукский – сортами Безенчукская 121 и Безенчукская 105, которые унаследовали специфический комплекс генов адаптивности к условиям Среднего Поволжья от Леукурум БГ-40, созданного исключительно на основе местного исходного материала.

Начиная с 1990-х гг. для гибридизации в значительной доле от общего объема скрещиваний привлекались саратовские сорта из НИИСХ Юго-Востока. К тому времени в Саратове сформировался оригинальный генетический пул, основанный на местных сортах Поволжья (Белотурка, Черноуска), Ближнего Востока, Пакистана; харьковских сортах (Харьковская 46, Харьковская 51); сибирских (Ракета); иностранных – из США (WSMP-13), Канады (СВ-8020), Италии (Леукурум 983). Высокое качество сортов НИИСХ Юго-Востока (содержание каротиноидов, реологические свойства теста и кулинарные достоинства) было основной причиной включения их в селекционный процесс в Самарском НИИСХ.

В первом цикле скрещиваний на основе Безенчукской 182, Безенчукского янтара (Самарский НИИСХ), Саратовской золотистой и Валентины (НИИСХ Юго-Востока) создана группа сортов и селекционных линий, которую условно назовем «первой волной», с высоким уровнем развития не только признаков качества зерна и макарон, но также продуктивности и жаро- и засухоустойчивости. В соответствии с принципом ступенчатой гибридизации генотипы – носители нового комплекса признаков – были включены в следующий цикл скрещиваний. В результате этого в настоящее время получены сорта и перспективные селекционные линии, которые при отсчете от первых скрещиваний с саратовскими сортами в начале 1990-х годов можно обозначить «второй волной».

Поскольку современные сорта обладают высоким уровнем адаптивности, продуктивности и качества зерна, правомерно предположение о функционировании у них

новых или более сложных и совершенных блоков генов в сравнении с сортами 1980-х гг. В период с 1989-го по 2005-й гг. получено около 2 тыс. гибридных популяций, на основе которых созданы современные сорта и селекционные линии. Такое количество скрещиваний обеспечивает значительный объем и разнообразие генетической информации для интенсивного формообразовательного процесса. В то же время через «сито» отбора так же, как в любом эволюционном процессе, проходит лишь незначительная часть генов и генных ассоциаций.

Задачей настоящего исследования было определение вклада исходных родительских генотипов в формирование наследственной основы систем адаптивности современных сортов и доказательство эволюции или усложнения коадаптированных блоков генов.

Материал и методы

Для выполнения поставленных задач применили диаллельный анализ полигенных систем продуктивности и гомеостаза и кластерный анализ родословной современных сортов. Тест на идентификацию уровня адаптивности и продуктивности исследуемых генотипов проведен в многолетнем эксперименте в контрастных условиях внешней среды в двух экологических пунктах (Волгоград, 2005–2006 гг.; Безенчук, 2005–2006 гг., по двум предшественникам – пару и овсу на зерно) по методике А.В. Кильчевского и Л.В. Хотылевой (1997). Условия экологического пункта «Волгоград» (Нижеволжский НИИСХ) отличались в периоды трубкования – цветения и налива зерна от условий экологического пункта «Безенчук» (Самарский НИИСХ) более высокими среднесуточными температурами (+2,1–2,7 °C) при практически равном количестве атмосферных осадков, что позволило в эксперименте идентифицировать жаростойкие сорта.

Исследуемые генотипы высевались рендомизированно в Безенчуке в 6 полевых повторностях и в Волгограде – в 4, на делянках с учетной площадью 20,0 м². Уровень общего гомеостаза сортов оценивали по коэффициенту мультипликативности (a_i) признака «масса зерна с растения» (Драгавцев и др., 1984). Наследование этого параметра и элементов продуктивности в диаллельных скрещиваниях (Nauman, 1954), 6 сортов (только прямые скрещивания) использовали для доказательства поэтапного усложнения (эволюции) коадаптированного блока генов общего гомеостаза. В диаллельный анализ были включены сорта, отнесенные к 6-му и 7-му этапам селекции твердой пше-

Таблица 1. Параметры адаптивной способности и стабильности генотипов твердой пшеницы. Безенчук – Волгоград, 2005–2006 гг.

Сорт	$U + V_i^*$	OAC_i	$\sigma^2_{G \cdot Eg_i}$	σ_{CAC_i}	L_{gi}	S_{gi}	$ЦГ_i$
Харьковская 46	6,49	-4,21	4,09	3,42	0,35	52,7	3,12
Безенчукская 139	8,04	-2,66	2,50	4,13	0,15	51,4	3,97
Безенчукский янтарь	8,75	-1,95	5,56	5,52	0,18	63,1	3,32
Безенчукская 182	10,25	-0,45	2,21	5,32	0,08	51,9	5,02
Безенчукская 200	10,55	-0,15	1,00	4,66	0,05	44,1	5,96
Безенчукская степная	11,55	0,85	1,63	5,04	0,06	43,6	6,59
Памяти Чеховича	13,39	2,69	16,03	5,04	0,63	37,6	8,43
Марина	12,35	1,65	1,31	5,37	0,05	43,5	7,06
Безенчукская 205	13,21	2,51	3,62	5,95	0,10	45,1	7,35
Безенчукская 209	10,73	0,03	0,81	4,31	0,04	40,2	6,48
Безенчукская 207	12,50	1,80	4,51	5,37	0,12	43,0	7,21
Безенчукская Нива	12,79	2,09	10,98	5,96	0,31	46,6	6,92
Гордеиформе 1761	13,45	2,75	5,01	4,25	0,28	31,6	9,28
Леукурум 1751	12,15	1,45	5,89	4,92	0,24	40,5	7,30
Леукурум 1753	12,58	1,88	4,44	5,49	0,15	43,6	7,18
Леукурум 1756	11,45	0,75	5,45	5,49	0,18	47,9	6,05

* Биологический смысл и значимость параметров в таблице обсуждаются в тексте статьи.

ницы в Среднем Поволжье: Безенчукская 182, Гордеиформе 1634 – аналог Безенчукской 182 с выполненной соломой (6-й этап), Безенчукская степная, Памяти Чеховича, Безенчукская 205, Безенчукская 202 (7-й этап). Полевые испытания родительских сортов и гибридных поколений F_1 , F_2 проведены в условиях Безенчука (Самарская область) в 2004, 2005 гг. и в условиях Волгограда (Нижневолжский НИИСХ) в 2005 г. Посев семян родительских сортов и гибридов выполнен на метровых делянках с рендомизированным размещением в двух- и трехкратной повторности с площадью питания $37,5 \text{ см}^2$ в расчете на одно растение. Уборка проводилась на стадии восковой спелости зерна подкапыванием на 10 см и извлечением из почвы растений с неповрежденными узлами кущения. Растения каждого генотипа (родители, гибриды) с каждого повторения в количестве 20–30 шт., за исключением больных, поврежденных и крайних в рядке, объединяли в один сноп, этикировали, подвешивали в разборочном цехе на 3 недели и после высыхания зерна приступали к структурному анализу. Анализировали по четырем признакам: 1) «число зерен с растения»; 2) «масса 1 000 зерен»; 3) «выход зерна из надземной биомассы» (К.хоз.); 4) «масса зерна с растения».

В качестве исходных данных по генеалогии родительских компонентов, участвовавших в создании наследственной основы сортов, использовали имеющуюся в литературе информацию (Васильчук, 2001; Martynov et al., база данных GRIS с 1997 г. по настоящее время). Первая группа сортов («первая волна») включала: Безенчукскую степную, Памяти Чеховича, Безенчукскую 205, Марину, Безенчукскую 209, Безенчукскую Ниву, Леукурум 1751

и Леукурум 1753. Вторая («вторая волна») включала: Безенчукскую 210, Безенчукскую золотистую, 1307д-51, 1307д-54, 1389да-1, 1368д-18, 1477д-4, 1437д-1, 1464д-11 и 1594д-3. Для формирования кластеров по степени родства применяли Q-технику кластерного анализа по максимуму коэффициентов корреляции между объектами с определением меры сходства между ними. Расчеты выполнены на основе пакета программ селекционно-ориентированных и биометрико-генетических методов «Agros» для ПК (Мартынов и др., 1993).

Результаты и обсуждение

Оценка сортов, созданных после первого цикла скрещиваний, по адаптивности и продуктивности на основе комплекса параметров А.В. Кильевского, Л.В. Хотылевой (1997), проведенная в 2005–2006 гг. по градиенту среды, включавшего условия Безенчука (предшественники – пар, овес на зерно) и Волгограда (Нижневолжский НИИСХ), представлена в табл. 1. Наибольшими эффектами OAC_i (общая адаптивность генотипа) обладали сорта Гордеиформе 1761, Памяти Чеховича, Безенчукская 205, Безенчукская Нива, Леукурум 1753, Безенчукская 207 и Марина. Самыми нестабильными по вариансе ($\sigma^2_{CAC_i}$ – варианса специфической адаптивной способности) оказались Безенчукская 205, Безенчукская Нива, Безенчукский янтарь, Леукурум 1753. Однако корреляция между средней продуктивностью и стабильностью отсутствовала ($r = 0,172$). Это говорит о том, что в исследуемой популяции могут быть стабильными как высокопродуктивные, так и низкопродуктивные генотипы. Коэффициент корреляции между вариансой взаимодействия генотип–среда

и показателем σ_{SAC_i} , характеризующим стабильность, также был невысоким ($r = 0,496$), что предполагает наличие генотипов с дестабилизирующим эффектом. Относительная стабильность генотипов S_{gi} варьировала от 31,6 у Гордеиформе 1761 до 63,1 % у Безенчукского янтаря. Коэффициент нелинейности (L_{gi}) у всех сортов был меньше единицы, что объясняется преобладанием линейной реакции генотипа на среду. Лучшими сортами, сочетающими высокую продуктивность со стабильностью формирования урожая, если судить по селекционной ценности генотипа ($СЦГ_i$) – комплексному параметру, который оценивает оба свойства одним цифровым значением, оказались сорта: Гордеиформе 1761, Памяти Чеховича, Безенчукская 205, Леукурум 1751, Безенчукская 207, Леукурум 1753, Безенчукская Нива, Марина, Безенчукская степная и Безенчукская 209.

Большинство новых сортов имеют явное преимущество по продуктивности, общей адаптивности и селекционной ценности над сортами предшествовавших периодов селекции – Харьковской 46, Безенчукской 139, Безенчукским янтарем и Безенчукской 182. Эти данные можно рассматривать как доказательство экспрессии соответствующих генетических систем у новых сортов. Если подобные ассоциации генов передаются при гибридизации потомству, то можно с большой уверенностью утверждать, что в данных условиях среды функционирует коадаптированный блок генов (Жученко, 2001), контролируемый мейотическими процессами и отбором в конкретных условиях. После многолетних процедур отбора и изучения потомков селекционер-исследователь в большинстве случаев обнаруживает этот блок генов при анализе сортообразующей способности родительских генов. Однако, учитывая то, что свойства сортов, формирующиеся на основе функционирования подобных ассоциаций генов, можно довольно точно описать (измерить) в генетико-статистических параметрах, то, видимо, наследование наиболее информативных из них будет являться экспериментальным доказательством присутствия этих ассоциаций в исследуемых сортах. Показатели, рассчитанные на основе средовой варiances, не связанной с относительной изменчивостью всего исследуемого набора сортов, наиболее адекватно описывают гомеостатичность количественных признаков и хорошо наследуются (Lin, Binns, 1988, 1991).

В.А. Драгавцев с соавт. (1984) как меру общего гомеостаза предложили использовать параметр мультипликативности $a_i = (Y_i + B_i \cdot X_{ij})/Y_i$ (где Y_i – среднее значение признака i -го сорта по пунктам испытания; B_i – коэффициент линейной регрессии i -го сорта; X_{ij} – среднее значение признака по всем родителям и гибридам для всех пунктов испытания). Этот параметр, довольно тесно коррелировавший с комплексом генетико-статистических показателей – OAC_i , $СЦГ_i$, S_{gi} – исследуемого набора генотипов твердой пшеницы (Мальчиков, 2009), был включен в наши исследования как наиболее удобный в расчетах. Экспериментальные данные диаллельных скрещиваний сгруппировали в две экологические повторности: первая представлена данными «Волгоград 2005 г., Безенчук 2004 г.»; вторая – «Волгоград 2005 г., Безенчук 2005 г.». Полученные значимые различия между сортами и гибридами (табл. 2) использовали для изучения наследования

гомеостатичности признака «масса зерна с растения» по параметру мультипликативности a_i . Первые три места по гомеостатичности заняли Безенчукская 205, Памяти Чеховича и Безенчукская степная, 5-е и 6-е место – Гордеиформе 1734 и Безенчукская 202 соответственно. Безенчукская 182 имела промежуточное значение между крайними вариантами. Параметры $Wr - Vr$ и $Wr + Vr$ соответствовали аддитивно-доминантной модели наследования коэффициента мультипликативности, значимая неаддитивная генетическая дисперсия объяснялась доминантными эффектами генов. Коэффициент корреляции между выраженностью признака у сортов и суммой $Wr + Vr$ был высоким ($r = 0,763$) и указывал на положительное действие доминантных генов, усиливавших гомеостатичность исследуемого признака (табл. 3).

Все компоненты генетической дисперсии были значимы на 5 %-м уровне. Доминирование было полным, параметр $(H_1/D)^{0.5}$ близок к единице, наблюдалась значительная асимметрия частот доминантных и рецессивных аллелей – параметр $H_2/4H_1$ значительно отклонялся от 0,25, параметр $F > 0$.

Доминантных генов в популяции больше, чем рецессивных. Параметры F_r значимы для всех сортов, при этом только у сорта Безенчукская 202 превалировали рецессивные гены, снижавшие гомеостатичность. Наиболее эффективными донорами доминантных генов гомеостатичности могут быть сорта Безенчукская 205 и Памяти Чеховича. Генетико-статистическая характеристика сортов по основным элементам продуктивности растений дополняет эту информацию и формирует целостное представление о наличии коадаптированного блока генов. В 2005 г. в условиях Волгограда на фоне высоких температур воздуха и при практически таком же количестве осадков в периоды трубкования, цветения и налива зерна, что и в условиях Безенчука, наиболее ярко проявились свойства изучаемых сортов. Жаростойкость процессов гаметогенеза и налива зерна определила четкую дифференциацию сортов по урожайности с 1 м² и элементам продуктивности (табл. 4).

Наибольший интерес представляли признаки «число зерен с растения», «К.хоз.» (выход зерна из воздушно-сухой надземной биомассы) и «масса 1 000 зерен».

По всем признакам получены статистически значимые различия между родительскими сортами и гибридами (табл. 2). Результаты оценки эффектов генетических параметров представлены в табл. 5. Комплементарный эпистаз имел место в наследовании числа зерен с растения, после исключения из анализа Безенчукской 205 наследование признака было адекватно аддитивно-доминантной модели. «К.хоз.» и «масса 1 000 зерен» наследовались по аддитивно-доминантному типу. По всем признакам отмечен положительный эффект доминантных генов – коэффициент корреляции (r) между доминированием и средним значением признака был отрицательным. По признакам «число зерен с растения» и «масса 1 000 зерен» наблюдалось полное доминирование в локусах $(H_1/D)^{0.5} \approx 1,0$, по «К.хоз.» – неполное доминирование $(H_1/D)^{0.5} < 1,0$. Тем не менее аддитивные эффекты в наследовании признаков были значимы на 5 %-м уровне. Существенная асимметрия частот доминантных и рецессивных аллелей (параметр $H_2/4H_1$) наблюдалась только по «К.хоз.». Носи-

Таблица 2. Значения количественных признаков у сортов, включенных в диаллельные скрещивания и гибридов F₁, F₂ по годам и экологическим пунктам

Сорта и гибриды	Год и географический пункт проведения эксперимента									Коэффициент мультиплика- тивности, a_i
	Безенчук, 2004			Безенчук, 2005			Волгоград, 2005			
	M1 000	ЧЗР	К.хоз.	M1 000	ЧЗР	К.хоз.	M1 000	ЧЗР	К.хоз.	
ПЧ	32,4	29,8	36,3	31,7	27,1	34,0	28,4	28,6	29,5	1,62
ПЧ/БС	35,3	31,1	35,2	33,8	29,2	33,6	29,1	33,5	24,9	1,73
ПЧ/Б205	36,2	28,4	30,7	37,3	28,1	33,8	29,6	38,2	26,7	1,71
ПЧ/Г1734	35,6	28,2	35,7	32,6	26,6	31,8	28,4	33,1	22,3	1,83
ПЧ/Б182	37,5	28,4	33,0	34,0	29,1	34,0	31,6	36,6	26,7	1,36
ПЧ/Б202	38,5	25,4	35,7	34,2	26,5	35,0	27,7	27,4	25,2	1,65
БС	34,3	24,5	29,7	34,4	25,0	30,8	25,2	24,4	17,4	1,86
БС/Б205	32,5	22,5	27,9	37,1	30,9	36,5	32,8	26,0	22,8	1,62
БС/Г1734	30,9	25,7	28,5	34,5	27,6	31,2	26,7	24,8	18,0	2,01
БС/Б182	30,4	26,5	31,0	33,0	27,8	31,1	27,6	29,2	21,9	1,63
БС/Б202	36,1	21,2	26,0	34,0	29,2	33,9	22,2	23,4	15,2	1,75
Б205	36,9	28,3	32,5	38,8	26,3	34,8	28,7	37,3	27,7	1,57
Б205/Г1734	33,2	35,8	30,5	34,4	29,1	33,6	26,4	17,5	16,5	2,49
Б205/Б182	34,1	31,3	33,0	41,2	29,4	37,1	24,0	24,0	17,0	2,43
Б205/Б202	40,3	30,5	34,8	35,6	30,0	33,1	28,1	31,9	19,9	2,08
Г1734	31,8	29,4	30,1	27,7	25,3	27,1	18,1	15,8	9,8	2,79
Г1734/Б182	31,2	22,4	22,5	30,6	30,7	29,4	20,2	17,6	13,8	2,58
Г1734/Б202	32,7	30,2	31,6	31,8	29,8	32,1	25,9	20,8	18,3	2,24
Б182	30,6	30,4	28,1	32,4	28,4	29,4	22,5	24,3	19,5	2,15
Б182/Б202	31,6	26,3	28,3	35,6	30,3	32,1	20,6	23,7	12,4	2,36
Б202	35,9	30,1	33,7	26,5	24,4	24,8	15,6	5,6	3,7	3,30
m%	2,15	2,01	3,63	2,29	3,96	4,55	1,68	5,83	6,17	5,10
НСР _{0,05}	2,20	1,65	3,34	2,22	3,19	4,21	1,27	4,51	3,64	0,38

Признаки: M1 000 – масса 1000 зерен, г; ЧЗР – число зерен с растения; К.хоз. (НІ) – уборочный индекс (доля зерна в надземной массе растения, %); a_i – коэффициент мультипликативности, мера гомеостаза; ПЧ – Памяти Чеховича; Б – Безенчукская; С – степная; Г – Гордеиформе.

Таблица 3. Генетические параметры гомеостатичности признака «масса зерна с колоса» по параметру мультипликативности (a_i). Безенчук – Волгоград, 2004–2005 гг.

Генетические параметры						
D	H_1	$(H_1/D)^{0,5}$	H_2	$H_2/4H_1$	F	R
0,62*	0,64*	1,02	0,41*	0,16	0,55*	0,763

* Эффекты значимы на 5 %-м уровне.

телями большинства доминантных генов, действовавших в популяции и контролировавших изучаемые признаки, были сорта: Безенчукская степная и Памяти Чеховича – по «числу зерен с растения», Памяти Чеховича, Безенчукская 205 и Безенчукская степная – по «К.хоз.», Памяти Чеховича, Безенчукская 205 – по «массе 1000 зерен». Сорта Памяти Чеховича и Безенчукскую 205 можно считать донорами жаростойкости процессов гаметогенеза и налива зерна.

В условиях Безенчука в 2004–2005 гг. получены достоверные различия по исследуемым признакам структуры урожая сортов и гибридов (табл. 2). Генетические параметры, определенные на этом же наборе сортов и диаллельных гибридах F₁ (2004 г.) и F₂ (2005 г.) (табл. 6), показали отсутствие эффектов генов на признак «число зерен с растения» в оба года исследований. В наследовании признака «К.хоз.» превалировали доминантные гены, проявившие аддитивные эффекты и действовавшие

Таблица 4. Элементы продуктивности сортов, включенных в ДИАС, при посеве 400 шт./м² всхожих семян на делянках 20,0 м², в 4 рендомизированных повторениях. Волгоград, 2005 г.

Сорт	Оценка плотности стеблестоя (1–9 балл)		Урожайность, г/м ²		К.хоз., %	М1000, г	Число зерен на 1 м ²
	по всходам	по продукт. стеблестоя	биомассы	зерна			
ПЧ*	6,3	2,0	740,0	188,3	25,3	31,4	5 998
БС	7,7	1,7	608,3	83,3	13,4	27,7	3 005
Б205	7,7	2,0	678,3	118,3	17,4	31,2	3 789
Г1734	6,3	1,0	306,7	21,7	6,9	28,5	761
Б182	7,0	1,5	505,0	58,3	10,1	26,9	2 171
Б202	7,7	1,3	518,3	33,3	6,0	26,2	1 271
m%	7,59	10,1	1,5	6,88	5,09	0,47	5,53
НСР _{0,05}	Ff < Ft	0,54	29,0	21,0	2,53	0,44	572

*Сокращения см. в табл. 2.

Таблица 5. Генетические параметры элементов продуктивности растений. Волгоград, 2005 г.

Признак	Генетические параметры						
	D	H ₁	(H ₁ /D) ^{0,5}	H ₂	H ₂ /4H ₁	F	R
Число зерен с растения	82,3*	87,6*	1,03	77,6*	0,222	11,8	–0,897
К.хоз.	97,7*	57,4*	0,766	37,1*	0,162	64,3*	–0,611
Масса 1 000 зерен	28,9*	35,2*	1,10	31,9*	0,227	9,2*	–0,826

* Эффекты значимы на 5 %-м уровне.

Таблица 6. Генетические параметры элементов продуктивности растений. Безенчук, 2004–2005 гг.

Признак	Генетические параметры						
	D	H ₁	(H ₁ /D) ^{0,5}	H ₂	H ₂ /4H ₁	F	R
Число зерен с главного колоса	4,4	22,8	–	23,5	–	1,5	0,209
	0,18	8,5		9,2		–1,42	–0,875
К.хоз.	7,49*	26,9*	1,89	26,5*	0,25	–7,23	–0,46
	9,8*	18,5*	1,38	14,1	–	9,0	–0,876
Масса 1000 зерен	4,70*	5,2	–	5,4	–	–1,97	0,489
	18,3*	10,0		11,0		0,39	–0,528

* Эффекты значимы на 5 %-м уровне, в числителе – данные 2004 г., в знаменателе – 2005 г.

в направлении отбора. Показатель степени доминирования $(H_1/D)^{0,5}$ превышал единицу. Аддитивные эффекты генов преобладали в оба года в контроле «массы 1 000 зерен». В 2004 г. рецессивные, а в 2005 г. доминантные гены увеличивали этот признак. Максимальное количество положительно действовавших в 2004 г. на «массу 1 000 зерен» рецессивных генов имел сорт Безенчукская 202. Однако если учесть, что коэффициент корреляции между доминированием и величиной признака у родителей был невысокий, можно предположить наличие у других сортов положительно действовавших на признак доминантных генов. В 2005 г. доминирование было сильнее, но его уровень также был недостаточен для однозначной системы генов. Тем не менее максимальное количество доминантных генов имели сорта Безенчукская степная,

Памяти Чеховича, Безенчукская 205. Рecessивные аллели преобладали у сорта Безенчукская 182.

Итак, в условиях Волгограда формирование всего комплекса признаков проходило под влиянием хорошо скоррелированной с ним физиологической системы жаростойкости и засухоустойчивости ростовых процессов и под контролем доминантных генов с аддитивными эффектами. В условиях Безенчука, несмотря на значительную схожесть рангов сортов по степени выраженности признаков с результатами, полученными в Волгограде, не обнаружено столь однозначной системы генов по всем признакам, а по числу зерен в колосе эффекты среды превысили эффекты генов. Контрастные условия экспериментальных экопунктов позволили идентифицировать функционирование разных генетических систем

у исследуемых генотипов, при этом отчетливо проявилась более широкая наследственная основа продуктивности и устойчивости новых сортов.

Синхронное наследование в условиях высоких температур и продолжительной засухи признаков продуктивности и гомеостаза массы зерна с растения, высокая концентрация доминантных генов у современных сортов, показывают, что они несут полигенные системы, передаваемые потомству в виде единого комплекса, т. е. блока сцепленных генов. Следовательно, блок генов, обеспечивающий адаптивность и продуктивность сортов 6-го этапа (Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь), был дополнен (улучшен) на 7-м этапе селекции полигенными системами жаро-, засухоустойчивости и гомеостаза формирования зерновой продуктивности растений. Эти результаты можно рассматривать как экспериментальное доказательство эволюции или усложнения коадаптированных блоков генов твердой пшеницы в Среднем Поволжье в процессе селекции.

Леукурум 33 и Леукурум БГ-40, полученные на 3-м этапе селекции на основе местного материала с участием генплазмы мягкой пшеницы, были первыми сортами с высокой сортообразующей способностью, определявшейся ассоциацией генов адаптивности твердой пшеницы к условиям Поволжья.

Создание сортов Безенчукская 139, Безенчукская 182, Безенчукский янтарь, Оренбургская 2, Оренбургская 10 было связано с объединением генных пулов твердой пшеницы, сформировавшихся в Харькове и Безенчуке.

Интенсивное включение в скрещивания сортов НИИСХ Юго-Востока сопровождалось межвидовой гибридизацией и использованием коллекционных образцов. Поэтому для определения вклада родительских компонентов и связанных с ними эколого-географических ассоциаций генов, генетического материала других видов в формирование коадаптированного блока генов сортов «первой» и «второй волны», полученных от скрещиваний 1989–2006 гг., был использован метод кластерного анализа степени сходства.

Несмотря на значительную роль блоков генов в передаче наследственной информации потомкам, предполагается, что в популяциях с небольшой численностью, ограниченной несколькими десятками или сотнями особей, наиболее вероятны рекомбинантные генотипы, сочетающие примерно половину зародышевой плазмы каждого из родителей. Положение о равном вкладе родителей в потомство выполняется даже в условиях давления отбора в процессе гомозиготизации (Мартынов и др., 2005). В связи с этим правомерен простой подсчет вклада (в долях или процентах) в наследственность исследуемых сортов родителей и их предков при оценке сходства или уровня их родства.

Вклады исходных сортов (21 генотип) в формирование наследственной основы 18 современных сортов, выраженные в процентах, оценили с помощью однофакторного дисперсионного анализа для плана неорганизованных повторений (табл. 7).

Получены статистически достоверные различия по относительному вкладу исходных форм в генофонд современных сортов и селекционных линий ($F = 24,7 > F_{0,01} = 2,0$

для $df_{\text{вариантов}} = 19$; $df_{\text{ошибки}} = 340$). Генотипы с наиболее существенным вкладом, а также вклады других видов пшеницы представлены в табл. 8.

Значительный вклад (44,1 %) вносит Саратовская золотистая, наследственный материал которой присутствует во всех изученных сортах. В современных сортах вклад Безенчукской 105 (8,2 %) меньше, чем Харьковской 46 (18,1 %). Это связано с тем, что Безенчукская 105 и ее потомки не входят в родословную около 40,0 % сортов «второй волны».

Существенно больший вклад Харьковской 46 определяется участием этого сорта в безенчукском и саратовском генетических пулах. Вклад Гордеиформе 740, который несет зародышевую плазму сортов из США WSMP-13 и Wells, объясняется высокой сортообразующей способностью Гордеиформе 1434, в родословную которого входит Гордеиформе 740 с участием 25,0 %. Значительный вклад сорта Валентина определяется сортообразующей способностью его потомков (Безенчукская 205, Марина). Вклад Мелянопус 26 – сорта Краснокутской СОС – опосредован через Саратовскую золотистую и Валентину. Роль других видов пшеницы (*Triticum aestivum* L., *Triticum dicoccum* (Srank) Shuebl., *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk.) незначительна по объему, но проявляется достаточно отчетливо в фенотипах современных сортов. Например, сорт Памяти Чеховича содержит 62,5 % наследственной плазмы от Саратовской золотистой и только 15,6 % от образца *T. dicoccum* (Srank) Shuebl. к-46995, но его особенности хорошо проявляются в фенотипе в виде выживаемости растений и плотности продуктивного стеблестоя. Этот же образец (*T. dicoccum*) передал современным сортам устойчивость к мучнистой росе. Транслокация от *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. (источник 1678Б-21), подтвержденная гибридологическим анализом и молекулярным маркированием (Malchikov et al., 2013), обеспечивающая устойчивость к мучнистой росе, присутствует в 4 изученных сортах. Таким образом, современный безенчукский генофонд имеет узкую генетическую основу – сформирован на базе нескольких сортов, предшествующей селекции и транслокаций от других видов пшеницы. Тем не менее при помощи Q техники кластерного анализа удалось разделить 18 современных сортов и селекционных линий на достоверно различающиеся по степени родства (сходства) кластеры (табл. 9; рисунок).

Кластер «А» образован на основе исходных предков Харьковской 46 и Безенчукской 105 (33,5–62,5 %) с включением генплазмы Саратовской золотистой и других генотипов. Кластер «В» сформирован на основе преваляирования генплазмы Саратовской золотистой (37,5–50,0 %) со значительным вкладом мягкой пшеницы 1678Б-21 (6,25–12,5 %) и *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. (0,4–0,8 %). В кластер «С» включены сорта с самой высокой долей Саратовской золотистой (43,8–62,5 %) и других видов пшеницы – *Triticum dicoccum* (Srank) Shuebl. (15,6–7,8 %), *Triticum aestivum* L., (6,25 %), *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. (0,4 %) и мексиканского сорта Anhinga (0,4–0,8 %). Три сорта не вошли в кластеры – это Безенчукская 209, Безенчукская 210 и Безенчукская золотистая. Безенчукская 209 получена на основе Харьковской 9 (46,9 %) с включением донора гена *Rht1*

Таблица 7. Вклад предковых генотипов в наследственность современных сортов

Сорт	Предковые генотипы и их вклад в наследственность современных сортов, %*																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
БС	32	25	50	25	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
ПЧ	16	2	0	63	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	11	0	0	25	25	0,8
М	22	12	25	25	0	0	13	0	50	0	0	0	0	0	0	3	0	50	0	0	0
Б205	22	13	25	25	0	0	13	0	50	0	0	0	0	0	0	3	0	50	0	0	0
Б209	16	12	25	13	0	0	12	0	50	0	0	47	0,5	0	0	1	0	0	0	0	0
БН	9	0	0	50	0	13	12	0	0	0	3	0	0	0	0	6	9	0	0	0	0
Б210	20	1	0	62	6	0	6	0	0	3	0	6	0	13	8	11	0	0	0	0	0,4
Б3	16	3	6	56	6	0	14	6	0	0	0	0	0	0	8	7	0	0	0	0	0,4
1307д-51	13	1	0	57	6	6	6	0	0	0	2	0	0	0	8	7	5	0	13	13	0,4
1307д-54	13	1	0	57	6	6	6	0	0	0	2	0	0	0	8	7	5	0	13	13	0,4
Л1751	9	0	0	50	0	13	13	0	0	0	3	0	0	0	0	6	9	0	0	0	0
Л1753	9	0	0	50	0	12	12	0	0	0	3	0	0	0	0	6	9	0	0	0	0
1389да-1	29	14	25	50	0	0	19	0	25	0	0	0	0	0	6	6	0	25	0	0	0
1368д-18	19	19	12	44	7	0	6	0	25	0	0	0	0	0	8	5	0	25	13	13	0,4
1477д-4	23	14	13	50	0	0	19	0	25	0	0	0	0	0	6	6	0	25	0	0	0
1437д-1	19	18	12	44	7	0	6	0	25	0	0	0	0	0	8	5	0	25	13	13	0,4
1464д-11	16	6	12	37	0	6	13	0	25	0	1	0	0	0	0	5	5	25	0	0	0
1594д-3	16	6	13	38	0	6	13	0	25	0	1	0	0	0	0	5	5	25	0	0	0

* Цифрами (1, 2, 3... 21) в ячейках таблицы во второй строке обозначены предковые генотипы современных сортов; для удобства восприятия вклады в таблице округлены до целых значений. Б – Безенчукская; ПЧ – Памяти Чеховича; 3 – Золотистая; С – Степная; Н – Нива.

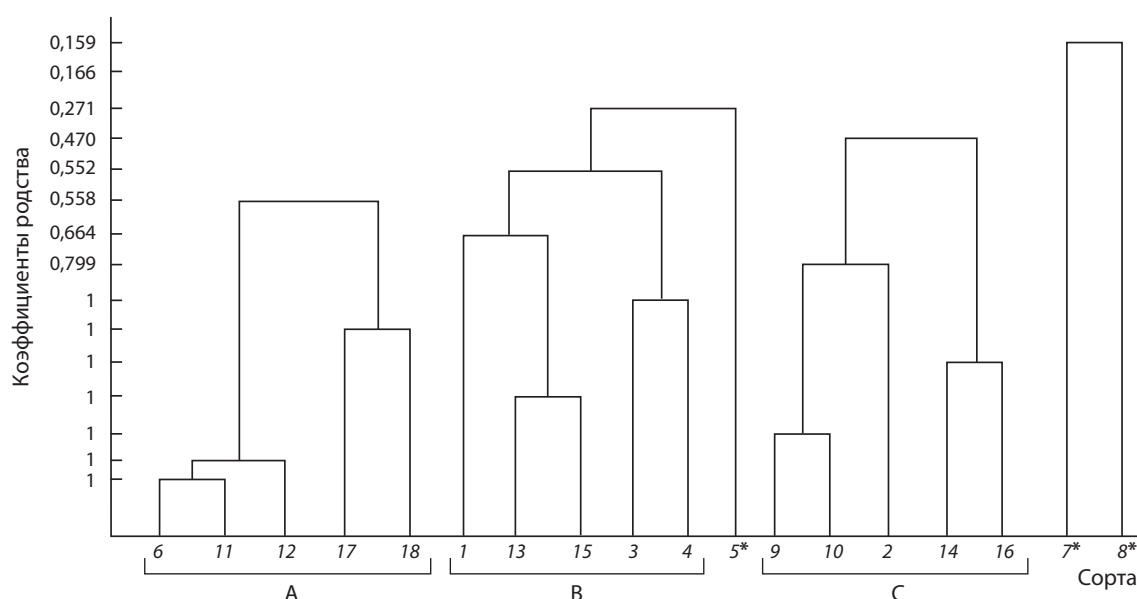
Таблица 8. Вклад наиболее значимых исходных форм в наследственность 18 современных сортов и селекционных линий Самарского НИИСХ

Генотип	Оригинатор (генетический пул)	Вклад, %	Критерий Дункана
Саратовская золотистая	НИИСХ Юго-Востока (саратовский)	44,1	h
Харьковская 46	Украинский НИИР (харьковский)	18,1	g
Гордеiforme 1434	Самарский НИИСХ (безенчукский)	16,8	fg
Валентина	НИИСХ Юго-Востока (саратовский)	13,9	e-g
Безенчукская 182	Самарский НИИСХ (безенчукский)	12,6	d-g
Гордеiforme 740	Самарский НИИСХ (безенчукский)	11,5	c-f
Безенчукская 105	Самарский НИИСХ (безенчукский)	8,2	b-e
Мелянопус 26	Краснокутская СОС (саратовский)	5,6	abc
2125Б-4	Самарский НИИСХ (безенчукский)	4,2	ab
92д-4	Самарский НИИСХ (безенчукский)	4,2	ab
<i>T. dicoccum</i> – к-46995	ВИР (мировая коллекция)	4,2	ab
<i>T. aestivum</i> – 1678Б-21	Самарский НИИСХ (безенчукский)	3,5	ab
<i>T. aestivum</i> – Л1293	Самарский НИИСХ (безенчукский)	0,35	a
<i>T. timopheevii</i> (через ИТ-3)	ВИР (мировая коллекция)	0,03	a

Таблица 9. Внутрикластерное сходство 18 сортов и селекционных линий, созданных в Самарском НИИСХ в период 1989–2013 гг.

Сорта	Кластер	Сходство сортов внутри кластера*
Марина, Безенчукская 205, Безенчукская степная, 1389да-1, 1477д-4	A	0,555–1,0
Безенчукская Нива, Леукурум 1751, Леукурум 1753, 1464д-11, 1594д-3	B	0,541–1,0
Памяти Чеховича, 1307д-51, 1307д-54, 1368д18, 1437д-1	C	0,470–1,0
Безенчукская 209, Безенчукская 210, Безенчукская золотистая	Вне кластеров	–

* Критическая величина значимости на 5 %-м уровне составляет 0,46.



Дендрограмма кластеризации 18 сортов яровой твердой пшеницы по коэффициентам родства.

Выделено 3 кластера по критическому коэффициенту 0,46. Сорта, не вошедшие в кластер, обозначены звездочкой. Цифрами обозначены: по оси ординат – коэффициенты родства; по оси абсцисс – сорта: 1 – БС; 2 – ПЧ; 3 – Марина; 4 – Б.205; 5 – Без.209; 6 – БН; 7 – Б210; 8 – БЗ; 9 – 1307д-51; 10 – 1307д-54; 11 – Л1751; 12 – Л1753; 13 – 1389ДА-1; 14 – 1368д-18; 15 – 1477д-4; 16 – 1437д-1; 17 – 1464д-11; 18 – 1594д-3. Сокращения см. в табл. 7.

мексиканского сорта Cocorit 71 (0,05 %); Безенчукская 210 и Безенчукская золотистая, созданные на основе сорта Памяти Чеховича, несут генплазму редких предков современных сортов – Апуликум 341, Леукурум 33, Харьковская 9, Лютеценс 1293, что, по-видимому, и определило обособленность этих сортов.

Сорта распределялись по кластерам независимо от принадлежности к первой или второй «волнам». Это показывает равнозначность исходных предков на протяжении всего периода селекции в 1989–2013 гг.

Таким образом, формирование современного генофонда твердой пшеницы Самарского НИИСХ в значительной степени отличается от предыдущих этапов сильным влиянием саратовского генетического пула при сохранении влияния в качестве «каркаса» адаптивности трансгрессий, полученных на основе сортов Харьковская 46 и Безенчукская 105. Существенная роль в этом процессе принадлежит зародышевой плазме других видов. Неоспоримой является выдающаяся роль Харьковской 46 в формировании генофонда не только безенчукских сортов, но и дру-

гих селекционных учреждений России. Это необходимо учитывать в селекционных программах и вести работы по расширению исходной генетической базы.

Скращивания сортов, принадлежащих к разным кластерам, дают популяции с большим выходом адаптированных селекционно-ценных форм, чем внутрикластерные, что подтверждает необходимость учитывать при подборе родительских компонентов в селекции на общую адаптивность степень их генетической дивергентности.

В процессе селекции твердой пшеницы в Среднем Поволжье происходит формирование коадаптированного блока генов, контролирующего элементы продуктивности растений и их гомеостатическое регулирование, путем поэтапной эволюции. В структуре полигенной системы современных сортов преобладают доминантные гены с аддитивными эффектами и максимальной экспрессией в условиях засухи и высокой температуры среды. На последнем этапе селекции (1989–2013 гг.) формирование генплазмы большинства сортов Самарского НИИСХ проходило на фоне сильного влияния саратовского ге-

нетического пула, что, однако, не стало препятствием для кластеризации генофонда по степени сходства зародышевой плазмы. Сорты распределяются на 3 кластера (А, В, С), различия между ними определяются главным образом вкладом в их наследственную основу саратовской генплазмы и наличием различных долей наследственности других сортов и видов пшеницы. При планировании скрещиваний необходимо учитывать меру сходства (родства) современных сортов и вести работы по расширению генетической базы исходного материала.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Васильчук Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов, 2001.
- Вьюшков А.А. Селекция яровой пшеницы в Среднем Поволжье. Самара, 2004.
- Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири/В.А. Драгавцев, Р.А. Цильке, Б.Г. Рейтер, В.А. Воробьев, А.Г. Дубровская, Н.И. Коробейников, В.В. Новохатин, В.П. Максименко, А.Г. Бабакишев, В.Г. Илющенко, Н.А. Калашник, Ю.П. Зуйков, А.М. Федотов. Новосибирск: Наука, 1984.
- Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М.: РУДН, 2001.
- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія, 1997.
- Мальчиков П.Н. Селекция яровой твердой пшеницы в Среднем Поволжье: Дис. ... д-ра с.-х. наук. Безенчук, 2009.
- Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Относительное развитие признаков продуктивности твердой пшеницы в процессе селекции. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(4/2):987-997.
- Мартынов С.П., Доброводская Т.В., Пухальский В.А. Анализ генетического разнообразия сортов яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), районированных на территории России в 1929–2004 гг. Генетика. 2005;41(10):1358-1368.
- Мартынов С.П., Мусин Н.Н., Кулапина Т.В. Пакет программ селекционно-ориентированных и биометрико-генетических методов «Agros». Тверь, 1993.
- Hayman B.I. The theory and analyze of diallel crosses. Genetics. 1954; 39(4):789-809.
- Lin C.S., Binns M.R. A superiority measure of cultivar performance for cultivar × location data. Canad. J. Plant Sci. 1988;68(1):193-198.
- Lin C.S., Binns M.R. Genetic properties of four types of stability parameter. Theor. Appl. Genet. 1991;82(4):505-509.
- Malchikov P.N., Myasnikova M.G., Leonova I.N., Salina E.A. Introgression of resistans to powdery mildew (*Blumeria graminis* DC.F Triticici) from *T. timopheevii* Zhuk. into the genome of *T. durum* desf. Intern. Plant Breeding Congr. 10–14 November 2013. Antalya, Turkey. 2013.
- Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Hon I., Faberova I. <http://genbank/vurv.cz/wheat/pedigree>