



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 Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):337-343. DOI 10.18699/VJ16.114

ORIGINAL ARTICLE

Received 07.08.2015 r.

Accepted for publication 14.09.2015 r.

© AUTHOR 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 полуплеталь перейдет в гетерозиготное состояние и перестанет оказывать вредное влияние, а избыточное количество благоприятных генов, теперь не уравновешенных полуплеталью, 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 устойчивость 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 (Мартынов, 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 ($K_{\text{хоз}}$), 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 ($K_{хоз}$); 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 листостебельным 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 ($K_{хоз}$) 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 $K_{хоз}$ (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 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 (Е) 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 Е, 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 гибридов

Table 1. The Euclidean distances between parental forms in the eight-attribute space

Nº	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, Lutescens 453/2; 2, Tuleevskaya; 3, Tselinnaya 3/s; 4, Saratovskaya 70; 5, Saratovskaya 71; 6, Saratovskaya 72; 7, Lutescens 622; 8, Lutescens 697; 9, Lutescens 827/01-42; 10, Erythrospermum 78; 11, Altaiskaya 105; 12, Omskaya 28; 13, Karabalykskaya 98.

Table 2. Correlation coefficients of the Euclidean distances and performance in early generations of hybrids and the mean performance of hybrid populations F₂–F₄ aggregated on the base of different methods of parent choice

Generation, year of planting	r (E; performance)	Common HPs, g/m ²	Best × best, g/m ²	Variety with a negative value of the character × donor, g/m 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)

** Significant at $p < 0.01$. Common HPs are hybrid populations in which one or both parents have low or medium performances. Parenthesized is the number of HPs analyzed.

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 оказался 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 значительно 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 сортов 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.

Acknowledgments

The author is grateful to Cand. Sci. (Biol.) N.I. Korobeinikov for assistance and valuable advice.

Conflict of interest

The author declare no conflict of interest.

References

- 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., Frohberg 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 F_2 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
- Izuchenie mirovoy kollektssii pshenitsy: Metodicheskie ukazaniya pod redaktsiei V.F. Dorofeeva. [Study of the World Wheat Collection. Guidelines. Ed. V.F. Dorofeev]. Leningrad, 1984.
- Kandaurov V.I., Movchan V.K. Activity of individual organs of wheat in the grain formation and filling phases. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology.* 1970;1:12-15.
- Kandaurov V.I., Raspopova N.G. Osnovnye parametry modeley sortov yarovoy myagkoy pshenitsy dlya Kulundinskoy stepi Altayskogo kraya [The main parameters of spring common wheat breeding in the Kulunda steppe of the Altai Krai]. *Selektsiya i genetika sel'skokhozyaystvennykh kultur na Altae [Breeding and Genetic of Crops in the Altai Region]*. Novosibirsk, 1986.
- Kononov Yu.B., Pyl'nev V.V., Nefedov A.V., Lyfenko S.F. Features of grain filling in different varieties of winter wheat in South Ukraine. *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy.* 1986;1:73-80.
- Kozhushko N.N., Kumakov V.A., Il'ina L.G., Andreeva A.F. Features of the water regime of spring common wheat in relation with drought resistance and performance. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology.* 1986;11:3-9.
- Kozlova G.YA., Antipova G.P., Belan I.A. Change of leaf surface of spring common wheat in the process of continuous breeding in the south forest-steppe of West Siberia. *Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agramogo Universiteta = Bulletin of the Altai State Agricultural University.* 2012;4(90):11-16.

- Krupnov V.A. Problems of creating a model variety. Seleksiya i semenovodstvo = Breeding and Seed Industry. 1981;9:7-11.
- Krupnov V.A. Drought and wheat breeding: system approach. Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology. 2011;1:12-23.
- 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
- Kumakov V.A. Fiziologicheskoe obosnovanie modeley sortov pshenitsy [Physiological Substantiation of Wheat Variety Models]. Moscow, Agropromizdat, 1985.
- Kumakov V.A., Chernov V.K., Kuz'mina K.M., Andreeva A.F. Fiziologicheskoe obosnovanie optimalnogo agroekotipa (modeli) sorta yarovoy pshenitsy [Physiological Substantiation of the Optimum Agroecotype (Model) of a Spring Wheat Variety]. Saratov, 1980.
- Laing D.R., Fischer R.A. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. Euphytica. 1977;26(1):129-139. DOI 10.1007/BF00032078
- Lepekhov S.B., Korobeynikov N.I. Correlation of the surface of two top leaves and main spike kernel weight in spring wheat. Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of the Altai State Agricultural University. 2012;11(97):57-60.
- Mal'chikov P.N. Selection of parental genotypes for hybridization in the breeding of summer durum wheat. Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements in Science and Technology of the AIC. 2009;10:62-64.
- Mal'chikov P.N., V'yushkov A.A., Myasnikova M.G. Formirovanie modeley sortov tverdoy pshenitsy dlya Srednevolzhskogo regiona Rossii [Formation of Durum Wheat Variety Models for the Middle Volga Region of Russia]. Samara, 2012.
- 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
- Martynov S.P., Krupnov V.A. Visual selection in spring wheat breeding. Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology. 1983;12:99-103.
- 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
- Mihkel'man V.A., Kadikov R.K. The effectiveness of visual assessment of spring barley lines for grain yield in different stages of breeding. Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy. 2010;5:82-88.
- Motkalyuk O.B. Pryamoy metod otsenki zasukhoustoychivosti zernovykh v zasushnike putem kratkovremennoy glubokoy pochvennoy zasukhi v period formirovaniya odnoyadernykh mikrospor [Direct method of evaluating drought resistance of cereals by short-term artificial deep soil drought during the formation of mononuclear microspores]. Metody otsenki ustoychivosti rasteniy k neblagopriyatnym usloviyam sredy [Methods for Assessing the Resistance of Plants to Adverse Environmental Conditions]. Leningrad, 1973.
- Movchan V.K., Kandaurov V.I. Zasukhoustoychivost, biologicheskie i morfo-fiziologicheskie priznaki yarovoy pshenitsy [Drought resistance, biological and morphophysiological features of spring wheat]. Povyshenie zasukhoustoychivosti zernovykh kultur [Improvement of Drought Resistance in Cereal Crops]. Moscow, 1970.
- 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.
- Smiryaev A.V., Martynov S.P., Tolstova O.V. Prognosis of hybrid vigor and comparison of heterozygosity in self-pollinating F₁ hybrids using the Euclidean distance. Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy. 1999;3:51-57.
- 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
- Strunnikov V.A. The hybrid vigor hypothesis: its scientific and practical importance. Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Herald of Agricultural Sciences. 1983;3:34-40.
- Teklewoold 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
- Timoshenkova T.A., Samuilov F.D. The dependence of the performance of modern spring wheat varieties on their morphological features in Cis-Ural steppe near Orenburg. Vestnik Kazanskogo GAU = Vestnik of the Kazan State Agrarian University. 2011;3(21):154-158.
- Vedrov N.G., Halipsky A.N. Change in the structure of yield and bio-economic parameters of spring wheat as a result of the change of varieties in the Krasnoyarsk Krai. Vestnik KrasGAU = Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University. 2012;4:89-93.
- V'yushkov A.A. Seleksiya yarovoy pshenitsy v Srednem Povolzh'e [Breeding of spring wheat in the Middle Volga region]. Samara, 2004.
- Zinchenko V.I., Semenova L.V. Vodouderzhivayushchaya sposobnost kak pokazatel zasukhoustoychivosti sortov yarovoy myagkoy pshenitsy raznogo ekologo-geograficheskogo proiskhozhdeniya [Water-holding capacity as an indicator of drought resistance in spring wheat varieties of different ecogeographical origins]. Novye sorta i teoreticheskie issledovaniya po seleksii v Severnom Kazakhstane [New Varieties and Theoretical Research on Breeding in North Kazakhstan]. Tselinograd, 1988.
- Zykin V.A., Belan I.A., Rosseeva L.P., Ignat'eva E.Yu. Prospects for spring wheat breeding for resistance to biotic factors. Strategiya adaptivnoy seleksii polevykh kultur v svyazi s globalnym izmeneniem klimata: Sb. statey Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. [Strategy of adaptive breeding of crops in relation with the global climate change. Abstr. from the International Scientific-Practical Conf.]. Saratov, 2004.