

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 633.111.1;631.527.52; 631.524.84; 631.524.85

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-41-50



Изучение эффекта гетерозиса и прогноз перспективности гибридных популяций яровой пшеницы в селекции на продуктивность и засухоустойчивость

Л. В. Волкова, О. С. Амунова

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, Киров, Россия

Автор, ответственный за переписку: Людмила Владиславовна Волкова, volkovkirov@mail.ru

Актуальность. В комбинационной селекции большой практический интерес представляет информация об уровне гетерозиса у гибридов яровой пшеницы по признакам продуктивности и устойчивости к засухе, а также возможность сохранения высоких значений признаков в более поздних поколениях.

Материалы и методы. В Федеральном аграрном научном центре Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого (ФАНЦ Северо-Востока, г. Киров) изучено 16 гибридных популяций $F_1 \dots F_4$ и восемь родительских сортов яровой мягкой пшеницы по признакам продуктивности (полевой опыт) и засухоустойчивости (лабораторный опыт). Тип наследования признаков определен с помощью показателя «степень фенотипического доминирования» (h_p). Статистическая обработка результатов проведена с помощью корреляционного и дисперсионного анализов.

Результаты. Гибриды, проявившие гетерозис в F_1 по числу зерен с колоса, числу зародышевых корней в стрессовых условиях и сухой массе проростков, имели преимущество по этим показателям в поколениях $F_3 \dots F_4$. Тип наследования массы 1000 зерен не определял уровень признака у гибридов старших генераций. Значимая отрицательная корреляция между числом зародышевых корней, сформированных при засухе, и урожаем зерна свидетельствует о трудности сочетания устойчивости и продуктивности в одном генотипе. Масса проростка в стрессовых условиях была положительно связана с полевой продуктивностью гибридов. Выделено семь перспективных комбинаций, сочетающих продуктивность и засухоустойчивость, большинство из которых проявили гетерозис одновременно по пяти признакам.

Заключение. Анализ гибридов ранних поколений по степени фенотипического доминирования количества зерен в колосе, числа зародышевых корней и сухой массе проростка может быть достаточно информативным для использования в селекционных программах.

Ключевые слова: гибридная комбинация, степень доминирования, число зерен с колоса, масса 1000 зерен, число зародышевых корней, масса проростка

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках государственного задания Федерального аграрного научного центра Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого (тема № 2025-0007).

Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела эдафической устойчивости растений ФАНЦ Северо-Востока за содействие в проведении лабораторного изучения засухоустойчивости генотипов яровой мягкой пшеницы.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Волкова Л.В., Амунова О.С. Изучение эффекта гетерозиса и прогноз перспективности гибридных популяций яровой пшеницы в селекции на продуктивность и засухоустойчивость. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(3):41-50. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-41-50

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-41-50

Studying the effect of heterosis and predicting the prospects of hybrid spring wheat populations in breeding for productivity and drought resistance

Lyudmila V. Volkova, Oksana S. Amunova

*Federal Agricultural Research Centre of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia***Corresponding author:** Lyudmila V. Volkova, volkovkirov@mail.ru

Background. In combination breeding, information about the degree of superiority of hybrids in productivity and drought resistance over their parents in early generations, as well as the possibility of preserving their advantages in subsequent generations, are of great practical interest.

Materials and methods. In 2018–2021, 16 hybrid populations of spring bread wheat of the 1st through 4th generations, obtained from intraspecific crosses among parent cultivars, were studied at the Federal Agricultural Research Center of the North-East. The hybrids and their parents were tested in the field for productivity and in the laboratory for drought resistance. Inheritance types were determined by the degree of phenotypic dominance of plant characters. Statistical processing of the results was carried out using correlation and variance analyses.

Results. Hybrids that demonstrated heterosis in the number of grains per ear had an advantage on this basis in subsequent generations. The inheritance type of the 1000 grain weight did not determine the level of this character in older generation hybrids. There was a change in the type of inheritance for the number of radicles during the transition from normal to stressful conditions. Hybrids that showed heterosis in seedling weight in the control and the experiment were distinguished by higher rates in subsequent generations. A significant negative correlation was found between grain yield and the number of radicles formed with a lack of moisture, and a positive correlation between grain yield and the weight of seedlings. Seven promising hybrid combinations fusing productivity with drought resistance were identified.

Conclusion. The analysis of hybrids from early generations according to the degree of phenotypic dominance of the number of grains per ear and number of radicles in the experiment, and the weight of seedlings in the control and the experiment can be quite informative for use in breeding programs.

Keywords: hybrid combination, degree of dominance, number of grains per ear, 1000 grain weight, number of radicles, seedling weight

Acknowledgements: the research was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state task assigned to the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky (theme No. 2025-0007).

The authors express their gratitude to the staff of the Department of Edaphic Plant Resistance for their assistance in conducting the laboratory study of drought resistance in spring bread wheat genotypes.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Volkova L.V., Amunova O.S. Studying the effect of heterosis and predicting the prospects of hybrid spring wheat populations in breeding for productivity and drought resistance. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(3):41-50. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-41-50

Введение

Пшеница является основной продовольственной культурой, которая занимает центральное место в торговле зерновыми и первое место по потреблению в мире (Zimnyakov et al., 2020). Этой культуре нет равных по ареалу возделывания и способности адаптироваться к различным почвенно-климатическим условиям, и повышение способности растений переносить недостаточную влагообеспеченность имеет огромное значение для сельскохозяйственного производства.

В целях увеличения урожайности и засухоустойчивости растений разработаны современные стратегии и методы (генная инженерия, молекулярное картирование, анализ QTL), но их использование имеет некоторые ограничения из-за взаимодействия «генотип – среда», разнообразия приспособительных реакций растений к водному стрессу, недостаточной информации о генетическом контроле количественных признаков и т.д. (Nezhadahmadi et al., 2013). Методы традиционной селекции, основанные на феноменологических подходах, несмотря на трудоемкость и многозатратность, до сих пор остаются востребованными, поскольку позволяют решать задачу улучшения сложных полигенных признаков. Однако эффективность селекции, основанной на внутривидовой гибридизации, может быть ограничена низким генетическим разнообразием используемого материала, случайным комбинированием генов и непредсказуемостью результатов скрещивания, необходимостью отделения желательных признаков от нежелательных в течение многих лет. Поэтому очень важно владеть точными и быстрыми методами оценки селекционной ценности вновь созданных гибридных популяций в ранних поколениях.

Гетерозис – мощный инструмент повышения урожайности некоторых культур (кукуруза, рис, сорго, хлопок и др.), однако его генетическая основа до конца не изучена. Гетерозис определяется как превосходящая производительность гибрида первого поколения по сравнению со средним родительским показателем (Lin et al., 2020). Селекционеры пшеницы в основном не могут напрямую воспользоваться преимуществами этой технологии из-за сложного контроля опыления и производства семян, а также невозможности доведения урожайности до коммерческого уровня. Накоплены многочисленные данные о том, что высокий уровень гетерозиса в первом гибридном поколении повышает эффективность отборов в более поздних поколениях (Knysh, Norik, 1978; Gowda et al., 2012; Kosenko, Krivobochech, 2017; Kalhoro et al., 2015; Shamsabadi et al., 2019). Показана важность его оценки и в условиях водного стресса (Subhani et al., 2000; Panhwar et al., 2022). Однако и по этому вопросу существуют некоторые разночтения (Lepikhov, 2017). Сведения о степени превосходства гибридов над родителями, а также их способности к сохранению преимущества в последующих поколениях представляют большой практический интерес в комбинационной селекции.

Лабораторный скрининг проростков, в первую очередь корневой системы, в строго контролируемых условиях является быстрым, воспроизводимым и надежным способом отбора засухоустойчивых генотипов, поскольку может коррелировать с признаками на более зрелых стадиях (Watt et al., 2013; Koshkin, 2017). Полевые исследования, в свою очередь, помогают решить задачу идентификации гибридных комбинаций, сочетающих устойчивость к засухе с высокой продуктивностью.

Цель исследования – на основе изучения гибридного материала яровой мягкой пшеницы определить прогностическую ценность показателя «степень фенотипического доминирования» (h_p) в селекции на продуктивность и потенциальную устойчивость к засухе, выявить сходимость лабораторных и полевых оценок.

Материалы и методы

Настоящее исследование проводили в ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудниченко» (ФАНЦ Северо-Востока, г. Киров). Изучали 16 гибридных популяций яровой мягкой пшеницы первого – четвертого поколений, полученных методом топкроссных скрещиваний от восьми родителей: 'Симбирцит', 'Эритроспермум 2945', 'Воронежская 8' (Россия) и 'Карабалыкская 91' (Казахстан) – материнские формы; 'Jahuara F-77' (Мексика), 'NOS Norko' (Германия), 'Kitt' (США) и 'Klein Vencedor' (Аргентина) – отцовские формы. Гибридизацию проводили в 2017 г., в 2018–2021 гг. родительские сорта и гибриды $F_1 \dots F_4$ выращивали на делянках площадью 0,5 м² с нормой высева 300 всхожих зерен/1 м², применяя общепринятую технологию возделывания. Уборку осуществляли вручную с подсчетом количества зерен с колоса, массы 1000 зерен и массы зерна с делянки. Оценку уровня засухоустойчивости родительских сортов и гибридных популяций каждого поколения проводили лабораторным способом в фазу проростков (2019–2021 гг.) в соответствии с методическими указаниями ВИР (Kozhushko, Volkova, 1982). Семена (выборка – 90 шт.) проращивали в чашках Петри в термостате при температуре 21–23°C на двух фонах: контроль (дистиллированная вода) и опыт (раствор сахарозы концентрацией 74,45 г/л, что соответствует осмотическому давлению 9 атм.) в трехкратной повторности. На седьмые сутки определяли морфометрические параметры развития проростка: число зародышевых корней и массу сухого вещества. Степень фенотипического доминирования (h_p) изучаемых признаков определяли по формуле K. Mather и J. L. Jinks (1985):

$$h_p = 2(F - P_{cp}) / (P_l - P_x),$$

где F – среднее значение абсолютных величин гибрида;

P_{cp} – среднее значение абсолютных величин родителей;

P_l и P_x – среднее значение лучшего и худшего родителей.

Значения $h_p < -1$ соответствовали гибридной депрессии (отрицательное сверхдоминирование); $-1 < h_p < 1$ – промежуточному наследованию, вызванному аддитивными эффектами генов; $h_p > 1$ – гетерозису (положительное сверхдоминирование) признаков. Оценку различий между генотипами проводили на основании дисперсионного анализа.

Результаты и обсуждение

Поскольку в комбинационной селекции наиболее трудной задачей является сочетание сложных полигенных признаков (продуктивность и устойчивость), то при подборе пар использовали сорта с большим генетическим разнообразием в попытке объединить в потомстве положительные свойства и сгладить слабые стороны исходных форм. Считается, что чем выше разница в частоте

генов, обуславливающих дифференциацию между селективируемыми признаками у родителей, тем больше шансов получить перспективные гибриды (Sharma, 2013).

В четырехлетнем полевом опыте материнские формы 'Симбирцит' и 'Воронежская 8' достоверно превышали все отцовские сорта по средним значениям числа зерен с колоса. По массе зерна с деланки сорта 'Эритропермум 2945' и 'Воронежская 8' показали значимые различия с 'Kitt' и 'Jahuara F-77'. Отцовская форма 'Kitt' характеризовалась самой низкой массой 1000 зерен, достоверно уступая по этому показателю трем материнским сортам, сорт 'NOS Norko' – двум материнским сортам. Дифференциация между парами родителей также была хорошо выражена по числу зародышевых корней в фазе проростков: 'NOS Norko' отличался максимальным уровнем признака в контроле, достоверно превысив сорта 'Симбирцит' и 'Воронежская 8'. В опыте значимые различия проявились у одной пары сортов – 'Воронежская 8' и 'Klein Vencedor'. По массе сухого вещества проростков достоверно различались 'Симбирцит' и 'Klein Vencedor', 'Симбирцит' и 'Jahuara F-77' (контроль), 'Воронежская 8' и 'Klein Vencedor' (опыт). Можно констатировать, что максимальная дифференциация по признакам продуктивности проявились у родительских компонентов 'Симбирцит' и 'Kitt', по лабораторным оценкам на засуху – 'Воронежская 8' и 'Klein Vencedor' (табл. 1).

Гетерозис нельзя объяснить влиянием какой-либо одной генетической причиной или каким-либо одним типом взаимодействия генов. Это суммарный фенотипический эффект сходного действия разнородных генетических процессов (Khotyleva et al., 2016). Одним из

наиболее простых и популярных математических методов определения эффекта гетерозиса является определение степени фенотипического доминирования признаков (h_r). Значения $h_r > 1$ по числу зерен с колоса и массы 1000 зерен можно рассматривать как проявление репродуктивного гетерозиса (Boldyreva, Britvin, 2017).

В полевом исследовании число зерен с колоса у большинства гибридов первого поколения (68% комбинаций) наследовалось по типу сверхдоминирования, в 25% комбинаций проявилось промежуточное наследование. Лишь в одной комбинации (Симбирцит × Klein Vencedor) среднее число зерен было значительно ниже, чем у худшего из родителей ($h_r = -66,0$). По массе 1000 зерен процентное соотношение числа гибридных комбинаций с гетерозисом и депрессией было одинаковым (38%), промежуточное наследование наблюдали в 25% случаев (табл. 2).

Число зерен зависит от генетического потенциала продуктивности колоса (длина колоса, число колосков и цветков), масса зерновки – от активности ассимиляционного аппарата и продолжительности формирования зерновки. Эти признаки контролируются разными генетическими системами в определенные фазы онтогенеза и могут быть дополнены удачным комбинированием генов родителей. Выделены пять гибридных комбинаций, проявивших гетерозис сразу по двум признакам продуктивности колоса: Симбирцит × NOS Norko, Карабалыкская 91 × Jahuara F-77, Эритропермум 2945 × Jahuara F-77, Эритропермум 2945 × NOS Norko и Эритропермум 2945 × Kitt.

Таблица 1. Средние значения признаков у родительских форм в полевом (2018–2021 гг.) и лабораторном (2019–2021 гг.) опытах, г. Киров

Table 1. Mean values of characters in parental forms in the field (2018–2021) and laboratory (2019–2021) experiments, Kirov

Исходная форма / Original form	Масса зерна с деланки, г / Grain weight per plot, g	Число зерен с колоса, шт. / Number of grains per ear, pcs.	Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	Число зародышевых корней, шт. / Number of radicles, pcs.		Масса сухого вещества проростка, мг / Dry weight of a seedling, mg	
				Контроль / Control	Опыт / Experiment	Контроль / Control	Опыт / Experiment
♀ Симбирцит	144,6	31,0	43,8	4,33	3,36	8,71	3,06
♀ Карабалыкская 91	132,8	25,4	37,8	4,65	3,67	10,50	3,11
♀ Эритропермум 2945	193,0	26,5	45,7	4,69	3,45	10,59	3,18
♀ Воронежская 8	149,2	31,2	43,1	4,56	3,26	10,39	2,64
♂ Jahuara F-77	83,4	20,0	44,3	4,61	3,91	11,00	3,51
♂ NOS Norko	146,4	24,0	39,6	4,96	3,61	9,94	3,24
♂ Kitt	76,5	23,3	36,9	4,36	3,51	10,39	2,93
♂ Klein Vencedor	135,6	23,6	42,1	4,36	4,10	11,63	3,89
Среднее в опыте (n = 8) / Mean in the experiment	132,7	25,6	41,7	4,56	3,61	10,39	3,19
F _{факт} HCP ₀₅	3,17* 62,5	4,08* 5,5	7,38* 3,7	3,40* 0,35	2,99* 0,84	2,96* 1,95	3,01* 1,18

Таблица 2. Распределение гибридов по типу наследования количественных признаков в полевых и лабораторных исследованиях (2018–2019 гг., г. Киров)**Table 2. Distribution of hybrids by the types of inheritance of quantitative characters in the field and laboratory studies (2018–2019, Kirov)**

Признак / Character	Тип наследования / Type of inheritance	Значение hp / The value of hp	
		Контроль / Control	Опыт / Experiment
Полевой опыт (F ₁ по растению, 2018 г.) / Field experiment (F ₁ by plant, 2018)			
Число зерен с колоса / Number of grains per ear	Г – гетерозис / heterosis	1,08...27,30 (69)	
	П – промежуточное / intermediate	0,02...0,98 (25)	
	Д – депрессия / depression	–66,0 (6)	
Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	Г – гетерозис / heterosis	1,04...2,70 (38)	
	П – промежуточное / intermediate	–0,71...1,00 (25)	
	Д – депрессия / depression	–1,14...–20,8 (38)	
Лабораторный анализ (F ₂ по зерну, 2019 г.) / Laboratory analysis (F ₂ by grain, 2019)			
Число зародышевых корней / Number of radicles	Г – гетерозис / heterosis	1,51...47,00 (38)	1,69...23,33 (44)
	П – промежуточное / intermediate	–0,59...0,76 (56)	–0,84...0,67 (44)
	Д – депрессия / depression	–1,30 (6)	–4,00...–9,83 (12)
Масса сухого вещества проростка / Dry weight of a seedling	Г – гетерозис / heterosis	1,42...105,0 (88)	1,10...13,27 (56)
	П – промежуточное / intermediate	–0,73...0,57 (12)	–0,51...0,54 (38)
	Д – депрессия / depression	(0)	–1,89 (6)

Примечание: в скобках указана доля гибридных комбинаций с определенным типом наследования, %

Note: parenthesized is the proportion of hybrid combinations with a certain type of inheritance, %

Лабораторный метод оценки устойчивости к водному стрессу (адаптивная селекция) имеет большие перспективы в связи с относительной простотой и возможностью оперировать с большим количеством генотипов. Скрининг проростков на засухоустойчивость у растений F_1 осложняется как недостаточным количеством, так и слабой жизнеспособностью семян (из-под изоляторов), необходимых для проведения полноценных экспериментов, поэтому диагностике подвергали семенной материал, взятый с материнских растений первого поколения (соответственно F_2 по зерну). При сравнении типов наследования числа зародышевых корней в нормальных и стрессовых условиях наблюдали различия как в количестве, так и в качественном составе комбинаций с положительным сверхдоминированием (см. табл. 2). При этом только одна из них – Воронежская 8 × Kitt – сохраняла гетерозис при изменении условий. Гибриды Симбирцит × Jahuara F-77 в контроле наследовали признак по типу отрицательного сверхдоминирования, в условиях водного дефицита – по типу положительного сверхдоминирования, то есть проявили адаптивный гетерозис. В остальных комбинациях при изменении условий наблюдали переход от сверхдоминирования до промежуточного наследования и наоборот.

Преимущество гибридов над исходными формами по накоплению биомассы проростками обусловлено высокой митотической активностью ростовых процессов (соматический гетерозис). Самый высокий уровень соматического гетерозиса наблюдали в контроле (см. табл. 2), при этом доля комбинаций, превосходящих лучшего родителя, достигала 88%. Максимальное значение (h_p =

105,0) было у гибридов Эритроспермум 2945 × NOS Nor-ко. Гибридных комбинаций с депрессией по массе проростков в контроле не обнаружено. В условиях стресса большинство комбинаций (56%) сохраняли эффект гетерозиса, у остальных проявилось промежуточное наследование. Исключение составили гибриды Карабалыкская 91 × Klein Vencedor, превышающие лучшего родителя по массе проростков в контрольных условиях (h_p = 1,54) и существенно снижающие показатель в условиях опыта (h_p = –1,89).

Таким образом, тип наследования признаков может меняться в зависимости от внешних условий, что подтверждают другие исследователи (Yusov et al., 2012; Khotyleva et al., 2016), подчеркивая важность учета взаимодействия «генотип – среда». В нашем случае влияние лимитирующего фактора (водный дефицит) в большей мере отразилось на характере наследования числа зародышевых корней, тогда как по массе проростков наблюдали однонаправленность эффектов генов, то есть высокогетерозисные гибриды в контроле, как правило, проявляли гетерозис и в опыте.

В селекции самоопылителей основным рабочим материалом являются гомозиготные линии более поздних поколений, когда эффект гетерозиса затихает. Отборы из тех гибридных популяций, которые были выделены по уровню h_p , могут быть эффективны только в том случае, если они сохраняют свои преимущества в последующих поколениях. В связи с этим изучение возможности прогноза селекционной ценности комбинаций, исходя из типов наследования признаков в F_1 , представляют большой практический интерес. На рисунке показана измен-

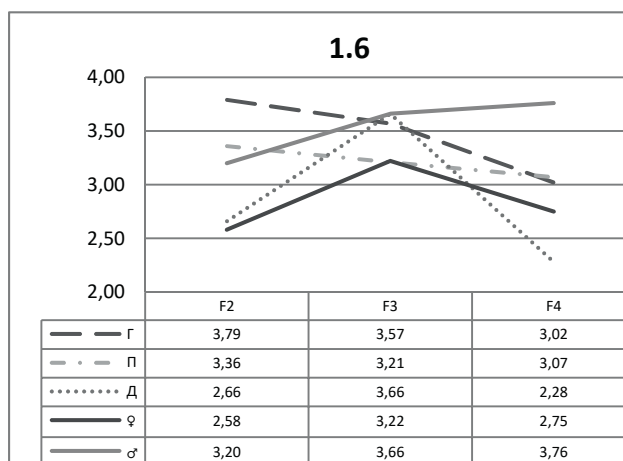
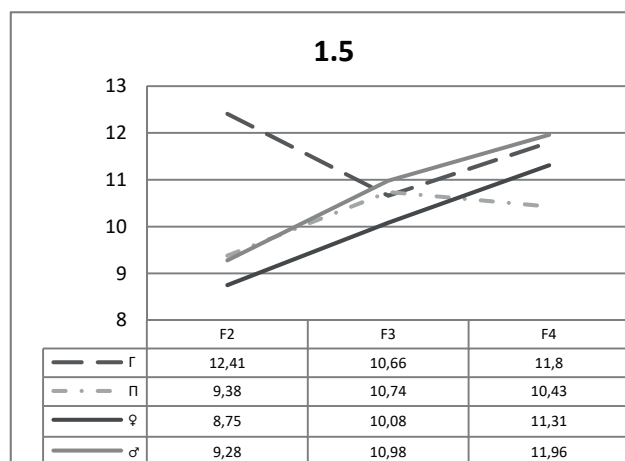
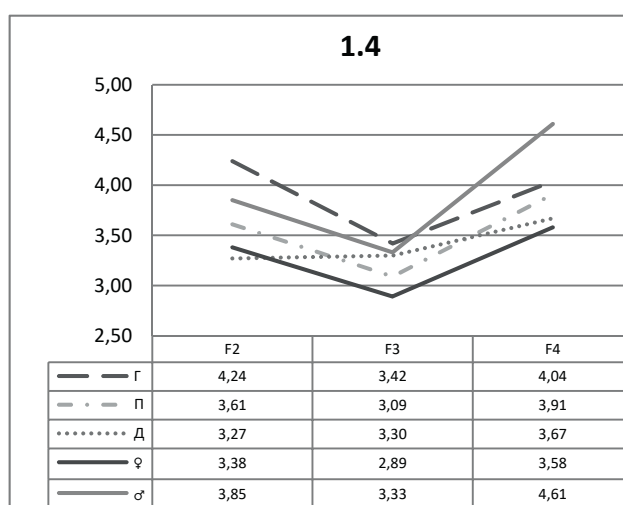
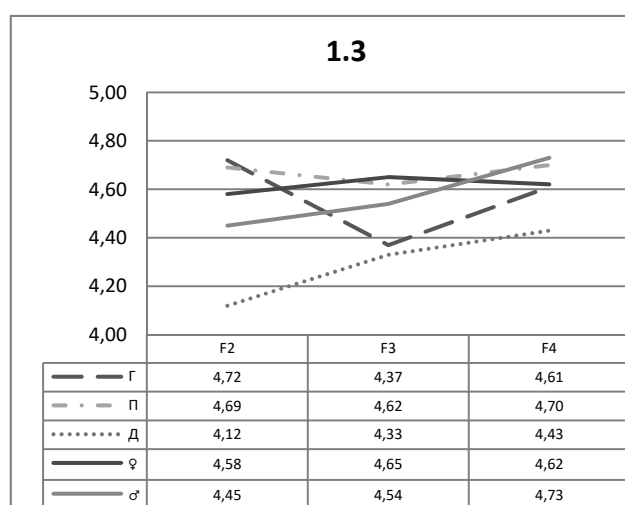
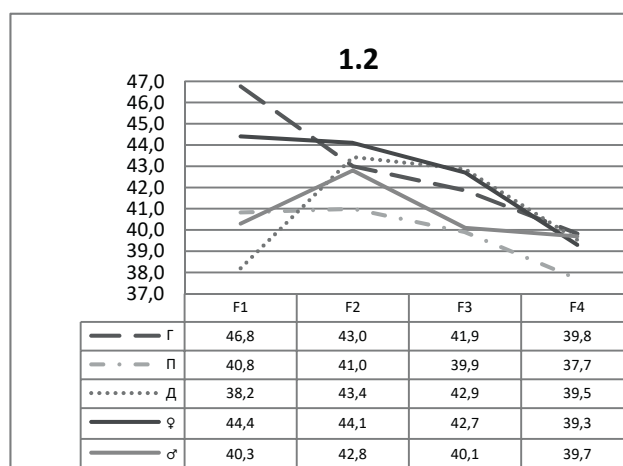
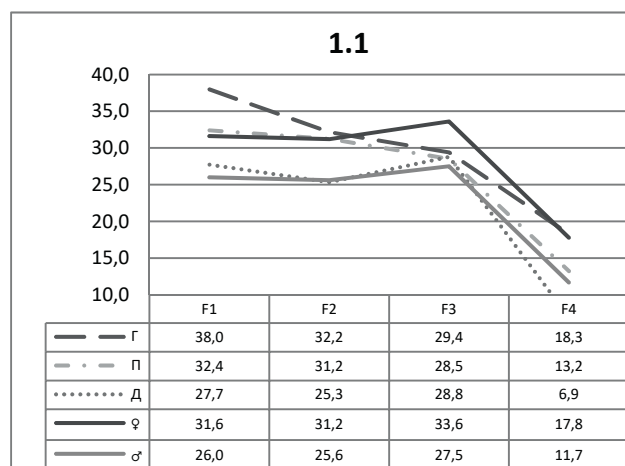


Рисунок. Динамика изменчивости признаков в гибридных поколениях $F_1...F_4$ при разном типе наследования:

1.1 – число зерен с колоса, шт.; **1.2** – масса 1000 зерен, г; **1.3** – число зародышевых корней в контроле, шт.;

1.4 – число зародышевых корней в опыте, шт.; **1.5** – сухая масса проростков в контроле, мг;

1.6 – сухая масса проростков в опыте, мг (условные обозначения: Г – гетерозис ($hp > 1,0$); П – промежуточное наследование ($1,0 < hp < 1,0$); Д – депрессия ($hp < -1,0$); ♀ – материнские формы; ♂ – отцовские формы

Figure. Variability dynamics of characters in $F_1...F_4$ hybrid generations with different types of inheritance:

1.1 – number of grains per ear, pcs.; **1.2** – 1000 grain weight, g; **1.3** – number of radicles in the control, pcs.;

1.4 – number of radicles in the experiment, pcs.; **1.5** – dry weight of seedlings in the control, mg; **1.6** – dry weight of seedlings in the experiment, mg (legend: Г – heterosis ($hp > 1.0$); П – intermediate inheritance ($1.0 < hp < 1.0$);

Д – depression ($hp < -1.0$); ♀ – maternal forms; ♂ – paternal forms

чивость среднего уровня изучаемых признаков в ряде поколений в группах гибридов с разной степенью фенотипического доминирования в сравнении с групповыми средними значениями у материнских и отцовских сортов.

Условия вегетации при репродукции растений $F_1...F_3$ (2018–2020 гг.) характеризовались достаточным уровнем увлажненности (ГТК = 2,1–2,5). Рост и развитие поколения F_4 проходили при повышенных среднесуточных температурах и дефиците влаги, особенно в период от посевов до выхода в трубку (ГТК = 0,9–1,4), что отразилось на количественных показателях озерненности колоса. В группе гибридных комбинаций с гетерозисом по числу зерен с колоса, превышающих лучших родителей в среднем на 20%, к третьему поколению происходило закономерное снижение признака, а в четвертом поколении эти гибриды формировали число зерен на уровне материнских форм. В группе генотипов с промежуточным наследованием числа зерен с колоса значения признака были ниже, чем у предыдущей группы, в среднем на 3,1–27,9%, достигая максимального разрыва в стрессовом 2021 г. Гибриды с проявлением депрессии признака в первом поколении отличались минимальным средним значением озерненности колоса в четвертом поколении. Корреляция между показателем hr в F_1 и признаком «число зерен с колоса» в последующие годы варьировала в пределах $r = 0,04–0,33$, усиливаясь в засушливый год. Укрепление взаимосвязей между уровнем гетерозиса и продуктивностью в условиях засушливого стресса отмечено и другими исследователями (Noorka et al., 2013). Связь между hr в F_1 и средним за четыре года уровнем признака принимала средние положительные значения ($r = 0,41$). Таким образом, параметр «степень фенотипического доминирования» числа зерен с колоса в данном случае оказался достаточно информативным для анализа перспективности комбинаций.

Гибридные комбинации, у которых масса 1000 зерен наследовалась по типу сверхдоминирования, в $F_2...F_3$ занимали промежуточное положение между исходными формами, в F_4 сформировали признак на уровне лучшего родителя. Гибриды с промежуточным наследованием характеризовались самыми низкими во все годы значениями массы 1000 зерен. Комбинации с депрессией в дальнейшем не отличались, а в отдельные годы превышали группу гибридов с гетерозисом. Корреляция между hr и абсолютными значениями признака была слабой как в отдельные годы ($r = 0,05–0,20$), так и с четырехлетним средним значением ($r = 0,14$). Можно констатировать, что информация о типе наследования массы 1000 зерен в нашем исследовании не позволила спрогнозировать уровень признака старших генераций гибридов.

По результатам оценки в фазе проростков у гибридных комбинаций со сверхдоминированием числа зародышевых корней в контроле в следующем поколении происходило значительное снижение среднего уровня признака, в четвертом поколении число корней соответствовало значениям материнских форм. Гибриды с промежуточным типом наследования числа корней в контроле сохраняли стабильно высокий уровень признака в ряде поколений, приближаясь к лучшему родителю и превышая в F_3 и F_4 среднее значение первой группы. Комбинации с депрессией числа корней в контроле формировали более низкие значения во все годы изучения.

Под воздействием засухи гибриды с разным типом наследования числа зародышевых корней при достиже-

нии гомозиготного состояния занимали среднее положение между материнскими и отцовскими формами, однако гибриды с гетерозисом имели некоторое преимущество. Корреляция между hr и числом корней в $F_2...F_4$ в нормальных условиях принимала отрицательные значения ($r = -0,03...-0,42$); в стрессовых условиях варьировала от слабых до достоверно положительных значений ($r = 0,08–0,62^*$). Связь между hr и средним генотипическим значением в контроле составила $r = -0,26$, в опыте – $r = 0,45$.

Гибридные комбинации с гетерозисом по массе проростков в контроле по среднему уровню признака в F_4 превосходили комбинации с промежуточным типом наследования на 12%, а в опыте не имели различий с данной группой. Комбинации, характеризующиеся депрессией признака в опыте, к четвертому поколению уступали группе гибридов с гетерозисом и промежуточным наследованием на 26%. Корреляция между показателем hr и массой проростков следующих генераций в контроле варьировала в пределах $r = 0,23–0,32$, в опыте – $r = 0,26–0,43$. Связь между hr и средним генотипическим значением массы проростков в контроле составила $r = 0,40$, в опыте – $r = 0,44$.

В целом можно отметить, что с возрастанием доли гомозигот в гибридных популяциях уменьшается размах изменчивости признаков как в контроле, так и в опыте; гибриды с гетерозисом в первом поколении имеют тенденцию к снижению среднего уровня признака к четвертому поколению, а гибриды с депрессией – к повышению. Тем не менее оценка генотипов по степени фенотипического доминирования признаков «число зерен с колоса», «число зародышевых корней» в опыте, «масса сухого вещества проростков» в контроле и опыте позволила выделить перспективные комбинации.

Эффективность лабораторных методов зависит от того, насколько данные, полученные в контролируемых условиях, в частности развитие корневой системы и общая биомасса в фазу проростков, связаны с полевыми значениями признаков продуктивности на зрелых стадиях развития растений (табл. 3).

Парные корреляции, рассчитанные по массиву трехлетних данных полевых и лабораторных исследований, показывают слабую отрицательную связь числа зародышевых корней в контроле и признаков продуктивности. Корреляция между числом зародышевых корней, сформированных при дефиците влаги, и массой зерна с делянки усиливается до достоверных отрицательных значений как у сортов, так и у гибридов, что свидетельствует о трудности сочетания устойчивости к засухе и продуктивности в одном генотипе. При переходе от нормальных условий проращивания семян к стрессовым было отмечено переопределение связей между сухой массой проростков и признаками продуктивности. Исходные формы с высокой массой проростков в контроле в полевых условиях характеризовались пониженной озерненностью колоса и урожайностью. У гибридов наблюдали достоверную положительную корреляцию между массой проростков в условиях стресса и массой зерна с делянки. Параметры проростков и масса 1000 зерен были незначимо связаны между собой.

Конечной целью селекции является получение генотипов с сочетанием высокой полевой продуктивности и потенциальной устойчивости к засухе. Практическим выходом настоящих исследований можно считать семь гибридных комбинаций, перспективных для включения в селекционный процесс (табл. 4).

Таблица 3. Корреляционная связь (r) между лабораторными и полевыми оценками, 2019–2021 гг. (F₂...F₄)**Table 3. Correlations (r) between the laboratory and field assessments, 2019–2021 (F₂...F₄)**

Признак / Character	Число зародышевых корней / Number of radicles		Масса сухого вещества проростка / Dry weight of a seedling	
	Контроль / Control	Опыт / Experiment	Контроль / Control	Опыт / Experiment
Число зерен с колоса / Number of grains per ear	-0,22 -0,05	-0,64* -0,28	-0,54* -0,16	-0,16 0,18
Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	-0,01 -0,19	-0,04 -0,24	-0,24 -0,16	0,14 0,25
Масса зерна с делянки / Grain weight per plot	0,03 -0,23	-0,45* -0,30*	-0,42* -0,26	-0,04 0,39*

Примечание: верхняя строка – родители (n = 24); нижняя строка – гибриды (n = 48); * – значимо при p ≤ 0,05

Note: top rows show parents (n = 24); bottom rows show hybrids (n = 48); * – significant at p ≤ 0.05

Таблица 4. Характеристика гибридных комбинаций с сочетанием продуктивности и устойчивости к засухе (средние значения за 2019–2021 гг.)**Table 4. Characteristics of hybrid combinations fusing productivity with drought resistance (mean values for 2019–2021)**

Гибридная комбинация / Hybrid combination	Масса зерна с делянки, г / Grain weight per plot, g	Число зерен с колоса, шт. / Number of grains per ear, pcs.	Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	Число зародышевых корней, шт. / Number of radicles, pcs.		Масса сухого вещества проростка, мг / Dry weight of a seedling, mg	
				Контроль / Control	Опыт / Experiment	Контроль / Control	Опыт / Experiment
Симбирцит × Kitt	162,9	27,6 П	41,0 П	4,45 Г	3,48 П	11,38 Г	3,68 Г
Воронежская 8 × Klein Vencedor	160,0	28,7 П	42,6 Д	4,64 П	3,72 П	11,34 Г	3,56 П
Симбирцит × NOS Norko	153,3	29,5 Г	46,5 Г	4,53 П	3,87 Г	10,92 Г	3,90 Г
Карабалыкская 91 × Jahuara F-77	152,4	28,9 Г	39,9 Г	4,72 П	4,05 Г	11,76 Г	3,68 Г
Воронежская 8 × NOS Norko	147,6	30,3 Г	41,2 П	4,71 П	3,94 Г	11,27 Г	4,00 Г
Эритроспермум 2945 × NOS Norko	139,7	25,9 Г	43,1 Г	4,81 П	4,18 Г	12,30 Г	3,75 Г
Воронежская 8 × Kitt	120,6	35,0 Г	38,9 П	4,74 Г	4,09 Г	11,47 Г	3,44 Г
Среднее в опыте (n = 16) / Mean in the experiment	131,3	28,2	41,4	4,60	3,68	11,44	3,32
F _{факт} HCP ₀₅	1,21 –	1,05 –	4,67* 3,3	2,73* 0,27	1,62 –	1,43 –	3,02* 0,78

Примечание: нижняя строка – тип наследования признаков (буквенные обозначения см. табл. 2)

Note: bottom rows show the type of inheritance (see Table 2 for letter designations)

В отличие от родительских компонентов, у которых сортовая дифференциация хорошо выражена по всем показателям, генотипические различия у гибридов выявлены только по массе 1000 зерен, числу зародышевых корней в контроле и массе проростков в опыте. В таблице 4 показаны перспективные комбинации, которые могут служить материалом для выделения трансгрессивных генотипов. Максимальную урожайность сформировали гибридные комбинации Симбирцит × Kitt и Воронежская 8 × Klein Vencedor, отмеченные нами ранее как наиболее генетически удаленные. Выделены три комбинации, характеризующиеся оптимально высокими значениями изучаемых признаков, отцовским компонентом в которых служил сорт 'NOS Noriko', и три комбинации с участием материнской формы 'Воронежская 8. Важно также отметить, что у пяти выделенных комбинаций одновременно проявилось сверхдоминирование по числу зерен с колоса, числу зародышевых корней в опыте, массе проростка в контроле и в опыте, то есть наблюдалось сочетание репродуктивного, соматического и адаптивного гетерозиса.

Выводы

По результатам многолетних полевых и лабораторных экспериментов выделены родительские пары с максимальной дифференциацией признаков продуктивности и параметров проростков. Материнские формы, как правило, имели преимущество по количеству зерен с колоса и урожаю с делянки, отцовские – по числу зародышевых корней и массе проростков. Максимальный гетерозисный эффект проявился по массе проростков в контроле (88% гибридов), наибольшее число комбинаций с депрессией выявлено по массе 1000 зерен (38%). В условиях искусственно созданной засухи у большинства комбинаций отмечено изменение типа наследования числа зародышевых корней и сохранение типа наследования массы проростков. Гибриды, проявившие гетерозис по числу зерен с колоса в первом поколении, имели преимущество в четвертом поколении, формируя значение признака на уровне лучшего родителя. Гибриды с наследованием массы 1000 зерен по типу положительного и отрицательного сверхдоминирования в поздних поколениях не имели различий между собой, но превосходили среднее значение группы генотипов с промежуточным наследованием признака. Гибридные комбинации с гетерозисом по числу зародышевых корней и массе проростка при достижении гомозиготности занимали промежуточное положение между исходными формами, превышая на 4–25% группу генотипов с отрицательным сверхдоминированием. Корреляционный анализ показал значимую отрицательную связь между числом зародышевых корней, сформированных при дефиците влаги, и урожаем зерна с делянки. Высокая масса проростка в стрессовых условиях была положительно связана с полевой продуктивностью гибридов. Выделено семь перспективных для селекции гибридных комбинаций с сочетанием продуктивности и устойчивости к засухе, у пяти из которых наблюдали проявление гетерозиса одновременно по пяти изучаемым признакам. Анализ гибридов ранних поколений по степени фенотипического доминирования количества зерен в колосе, числа зародышевых корней в опыте, массе проростка в контроле и опыте может быть достаточно эффективным для использования в селекционных программах.

References / Литература

- Boldyreva L.L., Britvin V.V. Estimation of heterosis by the basic morpho-biological characteristics and properties of F₁ hybrids of grain sorgho. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2017;3(65):225-229. [in Russian] (Болдырева Л.Л., Бритвин В.В. Оценка гетерозиса по основным морфо-биологическим признакам и свойствам у гибридов F₁ сорго зернового. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2017;3(65):225-229).
- Gowda M., Longin C.F.H., Lein V., Reif J.C. Relevance of specific versus general combining ability in winter wheat. *Crop Science*. 2012;52(6):2494-2500. DOI: 10.2135/cropsci2012.04.0245
- Kalhor F.A., Rajpar A.A., Kalhor S.A., Mahar A., Ali A., Otho S.A. et al. Heterosis and combining ability in F₁ population of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *American Journal of Plant Sciences*. 2015;6(7):1011-1026. DOI: 10.4236/ajps.2015.67107
- Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V., Shapturenko M.N. Theoretical aspects of heterosis. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(4):482-492. [in Russian] (Хотылева Л.В., Кильчевский А.В., Шаптуренко М.Н. Теоретические аспекты гетерозиса. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(4):482-492). DOI: 10.18699/VJ16.174
- Knysh A.I., Norik I.M. Heterosis of hybrids of the first generation and its influence on the efficiency of selection in the second and older generations of intervarietal hybrids of winter wheat (Geterozis gibridov pervogo pokoleniya i yego vliyanie na effektivnost otbora vo vtorom i starshikh pokoleniyakh mezhsortovykh gibridov ozimoy pshenitsy). In: *Genetics of Quantitative Characters of Agricultural Plants (Genetika kolichestvennykh priznakov selskokhozyaystvennykh rasteniy)*. Moscow: Nauka; 1978. p.202-205. [in Russian] (Кныш А.И., Норик И.М. Гетерозис гибридов первого поколения и его влияние на эффективность отбора во втором и старших поколениях межсортовых гибридов озимой пшеницы. В кн.: *Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений*. Москва: Наука; 1978. С.202-205).
- Kosenko S.V., Krivobochek V.G. Combination ability and genetic control of grain mass from plants of winter soft wheat in dialular crops. *The Agrarian Scientific Journal*. 2017;(10):15-19. [in Russian] (Косенко С.В., Кривобочек В.Г. Комбинационная способность и генетический контроль массы зерна с растения озимой мягкой пшеницы в диалельных скрещиваниях. *Аграрный научный журнал*. 2017;(10):15-19).
- Koshkin E.I. Use of root traits in breeding for crop productivity and stress tolerance. *Agricultural Chemistry*. 2017;(7):86-98. [in Russian] (Кошкин Е.И. Использование признаков корневых систем полевых культур в селекции на урожайность и устойчивость к стрессорам. *Агрохимия*. 2017;(7):86-98). DOI: 10.7868/S0002188117070122
- Kozhushko N.N., Volkova A.M. Determination of relative drought resistance and heat resistance of cereal crop (wheat and barley) accessions using the method of seed germination in sucrose solutions and after warming. Guidelines (Opredeleniye otnositelnoy zasukhoustoychivosti i zharostoykosti obraztsov zernovykh kultur (pshe-nitsa, yachmen) sposobom prorashchivaniya semyan v rastvorakh sakharozy i posle progrevaniya. Metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1982. [in Russian] (Кожушко Н. Н., Волкова А. М. Определение относи-

- тельной засухоустойчивости и жаростойкости образцов зерновых культур (пшеница, ячмень) способом проращивания семян в растворах сахарозы и после прогревания. Методические указания. Ленинград: ВИР; 1982).
- Lepekhov S.B. Methods of choosing parental pairs for crosses in the breeding of self-pollinating crops for yield. *Proceeding on Applied of Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(4):76-89. [in Russian] [Лепехов С.Б. Методы подбора пар для скрещивания в селекции на урожайность у самоопыляющихся культур. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):76-89]. DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-76-89
- Lin T., Zhou C., Chen G., Yu J., Wu W., Ge Y. et al. Heterosis-associated genes confer high yield in super hybrid rice. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133(12):3287-3297. DOI: 10.1007/s00122-020-03669-y
- Mather K., Jinks J.L. Biometrical genetics. Moscow: Mir; 1985. [in Russian] [Мазер К., Джинкс Дж.Л. Биометрическая генетика. Москва: Мир; 1985].
- Nezhadahmadi A., Prodhan Z.H., Faruq G. Drought tolerance in wheat. *The Scientific World Journal*. 2013;2013(1):610721. DOI: 10.1155/2013/610721
- Noorka I.R., Batool A., Rauf S., Teixeira da Silva J.A., Ashraf E. Estimation of heterosis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under contrasting water regimes. *International Journal of Plant Breeding*. 2013;7(1):55-60.
- Panhwar N.A., Baloch G.M., Soomro Z.A., Sial M.A., Panhwar S.A., Afzal A. et al. Evaluation of heterosis and its association among morpho-physiological traits of ten wheat genotypes under water stress. *Pure and Applied Biology*. 2022;11(3):709-724. DOI: 10.19045/bspab.2022.110072
- Shamsabadi E.E., Sabouri H., Soughi H., Sajadi S.J. Diallel analysis of some important morpho-phenological traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) crosses. *Iranian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2019;8(1):45-54. DOI: 10.30479/IJGPB.2019.11397.1247
- Sharma R. Does low yield heterosis limit commercial hybrids in wheat? *African Journal of Agricultural Research*. 2013;8(50):6663-6669. DOI: 10.5897/AJAR2013.8108
- Subhani Gh.M., Chowdhry M.A., Gilani S.M.M. Manifestation of heterosis in bread wheat under irrigated and drought stress conditions. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 2000;3(6):971-974. DOI: 10.3923/pjbs.2000.971.974
- Watt M., Moosavi S., Cunningham S.C., Kirkegaard J.A., Rebetzke G.J., Richards R.A. A rapid, controlled-environment seedling root screen for wheat correlates well with rooting depths at vegetative, but not reproductive, stages at two field sites. *Annals of Botany*. 2013;112(2):447-455. DOI: 10.1093/aob/mct122
- Yusov V.S., Evdokimov M.G., Tatina B.M. Variability of combining ability in durum wheat depending on growth conditions. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(2):451-454. [in Russian] [Юсов В.С., Евдокимов М.Г., Татина Б.М. Изменчивость комбинационной способности твердой пшеницы в зависимости от условий выращивания. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(2):451-454].
- Zimnyakov V.M., Kurochkin A.A. Bogomazov S.V., Varlamova E.N. Wheat production in Russia. *Niva Povolzhya = Cropland of the Volga Basin*. 2020;1(54):15-21. [in Russian] [Зимняков В.М., Курочкин А.А., Богомазов С.В., Варламова Е.Н. Производство пшеницы в России. *Нива Поволжья*. 2020;1(54):15-21]. DOI: 10.36461/NP.2020.54.1.003

Информация об авторах

Людмила Владиславовна Волкова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, volkovkirov@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0837-8425>

Оксана Сергеевна Амунова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, priemnaya@fanc-sv.ru, <http://orcid.org/0000-0001-8560-840X>

Information about the authors

Lyudmila V. Volkova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head of a Laboratory, Federal Agricultural Research Centre of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, volkovkirov@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0837-8425>

Oksana S. Amunova, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Federal Agricultural Research Centre of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, priemnaya@fanc-sv.ru, <http://orcid.org/0000-0001-8560-840X>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 18.05.2022; одобрена после рецензирования 19.04.2023; принята к публикации 04.09.2023. The article was submitted on 18.05.2022; approved after reviewing on 19.04.2023; accepted for publication on 04.09.2023.