

ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ АРХИТЕКТониКИ РАСТЕНИЙ ГЕНОТИПОВ ГРЕЧИХИ МЕТОДАМИ СЕЛЕКЦИИ ПО ИНДЕКСНЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

Л.К. ТАРАНЕНКО, доктор биологических наук, профессор
О.Л. ЯЦИШЕН, кандидат сельскохозяйственных наук
НАЦИОНАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
«ИНСТИТУТ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ
АГРАРНЫХ НАУК УКРАИНЫ»

Использован метод модульного подхода, при котором селекцию осуществляют по взаимодействию показателей, наиболее обуславливающих урожайность. Научный поиск в селекции гречихи был направлен на определение признаков, наиболее влияющих на урожайность и наименее зависящих от условий внешней среды, а также определению действия и взаимодействия генов, контролирующих эти признаки, и методов смещения признака «урожайность» в результате селекции контролирующих генов. Такими признаками оказались индексные показатели озерненности соцветий, аттракции и выхода зерна из общей биомассы растений гречихи. Они существенно изменчивы, характеризуются высоким уровнем наследования и высокой взаимообусловленностью с интегральным признаком – урожайность.

Создание новых генотипов по представленной схеме обеспечило изменение архитектоники растений, обусловленное интенсивностью физиологических процессов в направлении оттока ассимилятов к генеративной массе, интенсификации плодообразования даже в стрессовых условиях среды.

Методом модельного подхода созданы сорта гречихи Астра, Лилея, Антария, Оранта, Воля, внедренные на основной площади (около 70 %) посевов гречихи в Украине.

Ключевые слова: индексные показатели, аттракция, озерненность, взаимодействие, гены, генотип, архитектоника, ассимиляты, морфотип.

Использование индексов растений теоретически обосновал Фишер [1] на основе принципа дискриминантной функции. Он доказал, что критерием индекса отбора должны быть такие соотношения морфологических признаков, которые бы отражали экономическую ценность признака, уровень их связи с урожайностью и другими признаками, влияющими на урожайность, имели бы достаточно высокую генотипическую вариацию.

Для гречихи, как и для прочих сельскохозяйственных культур, важно определить морфологические признаки, обеспечивающие формирование рационального экоидиотипа методами селекции. Эти признаки должны характеризоваться невысокой изменчивостью, значительной наследственностью, экономичностью и доступностью в исследованиях на основе прямой или опосредованной селекционно-генетической информации о селекционном признаке.

Исследования Нобелевского лауреата Н. Борлоуга были направлены на изменения архитектоники растений пшеницы в направлении совершенствования соотношения признаков и фаз морфогенеза с целью достижения наиболее рационального перераспределения ассимилятов от

вегетативной до генеративной массы и ее реализации в высокой урожайности пшеницы даже в стрессовых условиях.

В результате «зеленая революция» Н. Борлоуга решила проблему обеспечения основной части населения продуктами питания.

Эта работа явилась классической по совершенствованию архитектоники генотипов растений и представляет ценность для гречихи, как культуры с неограниченными ростовыми процессами, наложением периодов вегетативного роста и генеративного развития.

Связь уровня урожайности зерна гречихи с индексом урожайности различных гибридных популяций и сортов впервые описал Н.В. Фесенко [2]. Такая информация характеризует взаимосвязи этих признаков на уровне популяции, однако не свидетельствует о значении индексов продуктивности отдельных генотипов.

Поэтому исключалась возможность выделения генотипов с высокими показателями индекса выхода зерна из общей биомассы, на базе которых возможно формирование высокопродуктивных сортов-популяций.

Научный поиск в ННЦ «Институт земледелия НААН» был направлен на выявление признаков, которые наиболее обуславливают урожайность гречихи и наименее зависят от условий среды, то есть характеризуются невысоким коэффициентом изменчивости и значительным уровнем наследования, а также определение характера действия и взаимодействия генов, контролирующих эти признаки, с целью смещения целевого признака «урожайность» в результате селекции контролирующих генов.

Такие генотипы должны обеспечивать рациональные соотношения вегетативной и генеративной массы с наиболее эффективным перераспределением ассимилятов в пользу плодообразования и полноценного его завершения даже в стрессовых условиях среды.

Наиболее соответствующими в этом отношении нами предложены и использованы индексы индивидуальной семенной продуктивности (ИИСП – отношение массы зерна к общей биомассе растения), индекс озерненности (Оз III – отношение массы зерна индивидуального растения к количеству элементарных соцветий) и индекс аттракции (ИА – соотношение генеративной (масса зерна) и вегетативной (масса соломы) массы).

Анализ данных по изучению генетики этих признаков, которые отождествляются уровню урожайности, доказал, что нами получены результаты, свидетельствующие о их полигенной природе и высоком уровне наследования ($H_2 = 0,82-0,85$) со значительной долей показателя аддитивной вариации ($h_2 = 0,25-0,38$). Это позволило прогнозировать перспективность селекции гречихи на повышение урожайности прямым отбором по указанным признакам.

Полигенный контроль этих признаков обуславливает возможность сохранения или частичного поддержания его в долгосрочном генетическом сдвиге, достигнутом в процессе селекции.

Обнаруженные биотипы с высокими показателями этих признаков, на наш взгляд, являются теми комбинациями, которые обеспечивают защитно-приспособительные особенности генома вследствие эволюции при активном участии селекционеров.

Среди элементов структуры продуктивности наиболее тесно связаны с урожайностью и наименее зависят от условий выращивания индексные показатели озерненности, выхода зерна и аттракции, а также количества соцветий на растении.

Поэтому наиболее объективными критериями опосредствованной оценки продуктивности растений гречихи есть типы озерненности (Оз III), индекса индивидуальной семенной продук-

тивности, индекса аттракции и частично показатели генеративной массы – количества соцветий. Результаты изучения корреляций между показателями озерненности и отдельными элементами структуры продуктивности подтверждены нашими данными [3].

Показатели индивидуальной семенной продуктивности – масса и количество зерен с растения – были использованы как индикаторы, так и целевые для индивидуальных характеристик продуктивности исследуемых генотипов. Между показателями МЗР (масса зерна) и КЗР (количество зерен) обнаружена почти прямая корреляция ($r = 0,94-0,97$), показатели озерненности III коррелируют с массой зерна ($r = 0,55-0,57$) и с количеством зерен с растения ($r = 0,52-0,46$). Индекс индивидуальной семенной продуктивности коррелирует с массой и количеством зерен ($r = 0,53-0,61$ и $r = 0,52-0,56$); с индексом аттракции – $0,61-0,64$ и $0,58-0,62$ (2) соответственно, существенно высокая взаимосвязь обеспечена между ИИСП и озерненностью III, составляющая $r = 0,72$.

Рассматривая индексные показатели, как критерии отбора в определении которых положительную роль играют названные элементы структуры урожая, следует отметить и негативное влияние некоторых других компонентов на показатели озерненности. Например, сильное ветвление, которое, казалось бы, должно позитивно влиять на показатели фотосинтезирующей поверхности, по-разному сказывается на показателях озерненности и выхода зерна с биомассы.

Такую связь можно объяснить тем, что от увеличения побегообразования пластичные питательные вещества больше расходуются на их образование во вред процессу плодообразования.

Корреляции элементов структуры продуктивности с урожаем и взаимосвязи признаков, рассчитанные в различных условиях и категориях селекционного процесса, подтверждают одну и ту же тенденцию в определении признаков для отбора, а именно эффективность использования индексных показателей генеративной массы.

Приведенная информация дает представление лишь о силе связи между признаками и конечными целевыми показателями семенной продуктивности растений, но не определяет доли их участия в формировании урожая, которая могла бы определить морфологическую структуру модели растения для сорта с заданными параметрами.

Фенотиповые связи между признаками не характеризуют истинной (генетической) обусловленности этих показателей. Они свидетельствуют о наличии их в созданной микросистеме, но не определяют истинной генетической связи, которую можно было бы использовать для прогнозов селекционной ценности признака.

Поэтому выявленные фенотиповые корреляции еще не следует использовать как критерии эффективных отборов из-за значительного влияния паратиповых факторов [4].

Если величина экономической изменчивости значительная, то этого может быть достаточно, чтобы истинная ценность генотипов оказалась скрытой и осуществлен отбор модификаций, которые в следующем поколении не дадут потомков с признаками родителей.

Поэтому, важнейшей задачей является определение генетических коэффициентов корреляций с каждым из исследуемых признаков, которые могут быть более надежными индикаторами соответствия фенотипов родителей генотипам потомков.

Исходя из анализа данных, наиболее высокую генотипическую обусловленность элементов структуры продуктивности обеспечивают индексные показатели: озерненности соцветий (Оз III) ($r_{xy} = 0,66$); индекс индивидуальной селекционной продуктивности – ИИСП ($r_{xy} = 0,52$); индекс аттракции – $0,69$. Поскольку показатели корреляции между родителями и потомками по этим

показателям отражают наследования в узком смысле и обусловлены аддитивными эффектами, можно утверждать о влиянии генетических факторов на фенотипы по этим показателям, которые являются надежными индикаторами своих генотипов и, соответственно, дадут подобные потомства. Поэтому прямая селекция по этим признакам может привести прежде всего к направленному изменению морфологической конституции растения – зоны побегообразования и самое главное – интенсификации продуктивности, длительности вегетационного периода. Это дает возможность рассматривать урожайность как интегральный признак от взаимодействия комплекса генетических факторов [5].

Для определения стратегии селекции необходим не только уровень влияния признаков, обуславливающих продуктивность, но и характер их наследования и изменчивости, определяющих стратегию, направления и методологию селекции культур.

Индексные показатели продуктивности отличаются низкой изменчивостью, колебавшейся в пределах: Оз III – 16,8-20,1 %, ИИСП – 14,4-19,1; ИА – 22,0 – 28,7 %.

Прямые признаки продуктивности растений гречихи такие, как количество и масса зерен характеризуются высокими показателями изменчивости, значения их коэффициента вариации колеблются в зависимости от генотипа в пределах 53,6 – 61,5 % и 55,2 – 54,6 % соответственно.

Характер наследования определяли по результатам анализа гибридов F₁, полученных в результате диаллельных скрещиваний.

Полигенные признаки продуктивности (масса и количество зерен) проявляют позитивное сверхдоминирование (ПСД), незначительно промежуточное проявление (ПП): масса зерен – 4 гибрида по ПП, 12 – ПСД, 3 – ПД и 1 – НД, количество зерен – 6 ПП, 9 – ПСД и 1 – ПД и 4 гибрида – НД.

Индексный показатель Оз III имеет преимущественно промежуточный характер наследования (ПП) – 10 гибридов, позитивное доминирование и сверхдоминирование (ПД, ПСД) – 7, негативное доминирование (НД) – 3 гибрида.

Гибриды F₁ по индексу индивидуальной семенной продуктивности обеспечили следующий характер наследования: 12 гибридов – промежуточное наследование, 7 – по позитивному доминированию и сверхдоминированию и один – по негативному доминированию; по индексу аттракции: 14 гибридов -промежуточный характер наследования, 2 – по негативному доминированию (НД), 4 – по позитивному доминированию (ПД).

Эти данные свидетельствуют о возможности использования индексных показателей в селекционных программах методами прямого отбора для повышения семенной продуктивности и ее стабилизации.

Совершенствование генотипов гречихи двукратными отборами по индексным показателям озерненности, выхода зерна и аттракции, которые в основном показали промежуточный характер наследования, обеспечило существенные изменения целевых признаков – продуктивности и габитуса растений.

Достоверным является II цикл отборов, в результате которых растения показали самые высокие показатели прямых и индексных признаков сравнительно с исходной формой и отборами предыдущих лет.

Генетический механизм обеспечивался влиянием генотипа и интенсивностью отбора и регулировался физиологическим механизмом.

Отборы по индексными признаками озерненности, выхода зерна и аттракции обеспечили существенное смещение целевого признака – продуктивности путем совершенствования архитектоники растений экспериментальных генотипов. В таблице 1 приведена динамика совершенствования архитектоники растений генотипов гречихи в результате отбора.

Таблица 1

Параметры элементов структуры продуктивности растений гречихи в популяциях в результате двух циклов отбора

Цикл отбора	Индексные показатели продуктивности			Прямые показатели продуктивности					
				Высота растений, см	Кол-во узлов, шт.	Кол-во соцветий, шт.	Кол-во зерен, шт.	Масса соломы, г	Масса зерен, г
	ОЗ.Ш	ИИСГ	ИА						
Исходная форма1	0,157	0,272	0,374	101,0	11,9	65	357	28,3	10,3
II цикл отбора	0,200	0,309	0,448	87,0	11,5	63	434	27,5	12,7
Исходная форма2	0,131	0,232	0,303	91	11,1	61	303	28,3	8,1
II цикл отбора	0,197	0,306	0,441	89	11,5	63	434	26,7	12,5
Исходная форма3	0,139	0,245	0,325	96	11,0	47	198	23,6	6,6
II цикл отбора	0,459	0,367	0,579	82	10,9	29	458	20,2	13,7

После II цикла отбора по индексным показателям у формы 1 наблюдалась следующая тенденция к изменению архитектоники растений: высота растений уменьшилась от 101 до 87 см, вегетативная масса с 28,3 до 27,5 гр., что усилило интенсификацию плодообразования, то есть увеличилась масса и количество зерен с растения. Количество узлов, как признак длительности вегетационного периода, изменилось незначительно – от 11,9 до 11,5 шт.

После отбора по вышеуказанным признакам структура фенотипов формы 2 изменилась, а именно: высота растений уменьшилась от 91 до 89 см, количество соцветий увеличилось – от 61 до 63 шт., количество зерен увеличилось от 303 до 434 шт., масса зерна от 8,11 до 12,5 граммов, узлов на главном побеге практически не изменилось – 11,1 до 11,5 шт.

По результатам отборов исходной формы 3 обнаружены такие изменения: высота растений уменьшилась по сравнению с исходной формой от 96 до 82 см, количество соцветий уменьшилось от 47 до 29 шт., количество узлов существенно не изменилось. Показатели массы и количества зерен увеличились: от 6,6 до 13,7 г и от 198 до 458, соответственно.

Наиболее эффективным был II цикл отборов, когда четко проявились показатели прямых и индексных признаков по сравнению с исходными формами что обеспечило изменение архитектоники по габитусу растений (высота ветвления) и элементам структуры продуктивности.

Гречиха является культурой неограниченных ростовых процессов, характеризуется ремонтантностью, то есть способностью растений восстанавливать ростовые процессы в неблагоприятных условиях окружающей среды за счет плодообразования. Совершенствование архитектоники растений культуры по признакам, определяющим продуктивность и адаптивность, обеспечивается перераспределением физиологических процессов.

К физиологическим механизмам, обеспечивающим реализацию усовершенствованной архитектоники растений генотипов гречихи методами селекции, относятся показатели активности фотосинтеза и квантового выхода ФС II различной интенсивности в различные фазы онтогенеза вновь созданных генотипов.

В течении онтогенеза растений экспериментальных образцов изучали механизм реализации изменения продуктивности в процессе отборов. Определяющей оказалась работа фотосинтетического аппарата по обеспечению ассимилятами генеративной сферы и ее реализации в различные фазы онтогенеза (табл. 2).

Таблица 2

Показатели фотосинтеза в результате II циклов отборов
индетерминантных форм гречихи

Цыклы отборов	Фазы роста растений					
	Бутонизация		Цветение – начало завязывания		Активное завязывание – начало созревания	
	Потенциальный квантовый выход ФС II	Интегральный показатель активности фотосинтеза	Потенциальный квантовый выход ФС II	Интегральный показатель активности фотосинтеза	Потенциальный квантовый выход ФС II	Интегральный показатель активности фотосинтеза
Исходная форма	0,611±0,05	3,39±0,23	0,707±0,02	3,93±0,31	0,589±0,07	2,67±0,21
II цикл отбора	0,667±0,01	4,40±0,35	0,733±0,02	3,82±0,58	0,707±0,02	3,53±0,27

В фазе цветения – начало завязывания плодов фотосинтетический аппарат наиболее интенсивно работает на подачу ассимилятов. Корневая система полностью обеспечивает растение питательными веществами, поэтому фотосинтетические показатели в этот период значительно выше, чем в фазе бутонизации.

В фазе начало созревания фотосинтетические показатели заметно снижены. Вероятно, это связано с биологической спецификой – отмиранием корневой системы у гречихи в этой фазе онтогенеза, которая не в состоянии достаточно обеспечить растения питательными веществами, следствием чего является снижение активности фотосинтетических центров растений и снижение потенциальных возможностей фотосистем.

Наиболее высокий уровень потенциального квантового выхода ФС II был после 2 циклов отбора – $0,707 \pm 0,02$, интегральный показатель активности фотосинтеза также был самым высоким – $3,53 \pm 0,27$, в то время как самые низкие были у исходной материнской формы – квантовый выход ФС II – $0,598$, активности фотосинтеза – $2,67$ ед.

Таким образом, целенаправленное изменение архитектоники посредством изменения селекционных индексов (Оз III, индивидуальной семенной продуктивности, и аттракции) привело к изменению соотношений между вегетативной и генеративной массой растения. Изменение габитуса сопровождалось позитивной динамикой процесса фотосинтеза, вследствие чего повысилась активность фотосистем по усвоению солнечной энергии и усилению оттока ассимилятов от вегетативной к генеративной массе и рационального их использования растениями в период плодообразования.

Геном гречихи в результате отборов по индексным показателям совершенствовался по признакам архитектоники, что способствовало интенсификации его фотосинтетической длительности и увеличению периода вегетации для ее реализации. По признаку высота растений регулирование осуществлялось в направлении его стабилизации в пределах 80 – 90 см, увеличивая высоту у низкорослых от 63 до 94 см (для селекционной форма АС 81/3) и уменьшая от 107 до 99 см высокорослой селекционной формы 312/83/2. Габитус растений двух циклов отборов изменился за счет несущественного усиления ветвления от 4,2 – 4,6 у генотипов исходной формы до 4,6 – 5,2 шт., а также за счет уменьшения одного из важнейших показателей генеративной массы растений во время цветения, а именно количества соцветий от 51,3 – 70,2 элементарных соцветий у исходных форм до 51,0 – 58,4 шт.

Это свидетельствует о том, что регулирование морфофизиологической структуры обеспечивалось рациональным перераспределением ассимилятов на пользу плодообразования и, самое главное, осуществилось полноценное его завершение по основным показателям массы и количества зерен экспериментальных генотипов.

На этой основе разработаны схема и методика создания сортов-популяций с использованием индексных показателей озерненности соцветий, аттракции и продуктивности как фоновых признаков. Суть методики заключается в выявлении генотипов по высоким индексным признакам озерненности, ННСП и аттракции; проверке их по потомству по указанным признакам, выравниванию зерен, длительности вегетационного периода, габитусу (высота растений, ветвистость), крупноплодности (масса 1000 зерен), объединению генотипов в популяции, их размножению и испытанию. Эффективность этой методики подтверждена созданием и успешным внедрением в Украине сортов Астра, Лилея, Любава, Украинка, Антария и Оранта.

Особенности проявления признаков в экспериментальных условиях свидетельствует о сохранении тенденции генетического улучшения целевых признаков – семенной продуктивности и адаптивности, как результат селекции генов, контролирующих эти признаки. В данном случае, вероятно, целенаправленно действует отбор по аллелям продуктивности и адаптивности. Растения гречихи направляют физиолого-генетическую систему на совершенствование адаптивного генома через побочные признаки, связанные с адаптивностью морфофизиологических и структурных признаков продуктивности.

Таким образом, выявлены особенности проявления признаков совершенствования архитектоники органов растений гречихи по элементам структуры продуктивности и уровня адаптивности. Генетический эффект смещения интегрального признака (урожайность) в результате селекции генов, контролирующих эти признаки, является исключительно важным элементом научных основ совершенствования методов селекции в указанном направлении, что обеспечивает существенное повышение эффективности селекционной работы.

Литература

1. Fisher R. The genetical theory of natural selection / R. Fisher. – Oxford, 1930. – 272 p.
2. Фесенко Н.В. Селекция и семеноводство гречихи. – М.: Колос, 1983. – 184 с.
3. Тараненко Л.К., Каражбей П.П., Пальчук М.Ф. Вдосконалення архітекtonіки генотипів гречки методами селекції / / Наук. вісн. Нац. ун-ту біоресурсів і природокористування України. – К., 2011. – № 162, ч. 1. – С. 118–123.
4. Тараненко Л.К., Яцишен О.Л., Кацан Т.О. Індексна селекція, як метод вдосконалення генотипів гречки за елементами продуктивності та адаптивності / / Наук. вісн. Нац. ун-ту біоресурсів і природокористування України. – К., 2011. – № 162, ч. 1. – С. 124–128.
5. Тараненко Л.К. Генетическое обоснование совершенствования методов селекции гречихи *Fagopyrum esculentum*

Moench: автореф. дис. на соиск. науч. степени д-ра биол. наук: спец. 06.01.05 «Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений». – Х., 1989. – 46 с.

PHYSIOLOGICAL-GENETIC MECHANISMS OF IMPROVEMENT OF PLANT ARCHITECTONICS OF BUCKWHEAT GENOTYPES BY MEANS OF INDEX SELECTION

L.K. Taranenko, O.L. Yacishen

National center of science

«INSTITUTE OF AGRICULTURE OF NATIONAL ACADEMY OF AGRARIAN SCIENCES OF UKRAINE»

Abstract: A module approach was used, that is breeding for interaction of indices that contribute the most to yield. Therefore scientific research in buckwheat breeding was aimed at detection of traits, that contribute the most to yield and are least dependent on environment, and also at determining action and interaction of genes, that control these traits, and methods of replacement of yield trait as a result of regulator genes breeding. It turned out that such traits are indexes selection of the grain number inflorescences, attraction and grain outcome from overall buckwheat plant biomass. They have the following advantages: minimal variability, high level of inheritance, high interdependence with integral yield trait.

Creation of new genotypes using presented scheme ensured change of plant architectonics of new genotypes, which induces change of intensity of physiological processes in direction of transfer of assimilates to generative mass, intensification of productivity even under stress conditions.

Using module approach, varieties "Astra", "Lilea", "Antaria", "Oranta", "Volia" were created. These varieties are grown on majority (about 70 %) of buckwheat crop areas in Ukraine.

Keywords: indexes selection, attraction, the grain number inflorescences, interaction, genes, genotype, architectonics.

УДК 633.172:631.527

ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕСТВА ЗЕРНА У СОРТОВ ПРОСА ПОСЕВНОГО РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП ХОЗЯЙСТВЕННОЙ СПЕЛОСТИ

А.И. КОТЛЯР, С.В. БОБКОВ, кандидаты сельскохозяйственных наук,
ФГБНУ «ВНИИ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

Проанализированы показатели качества зерна ряда сортов с различным вегетационным периодом, включенных в Госреестр РФ. Показано, что высокие потребительские качества зерна могут иметь сорта различных типов хозяйственной спелости.

Ключевые слова: просо, вегетационный период, тип хозяйственной спелости сорта, урожайность, качество зерна, крупность зерна, плёнчатость, яркость ядра, вкус каши, меланоз.

Важнейшей характеристикой сорта, определяющей его приспособленность к конкретным почвенно-климатическим зонам, является продолжительность вегетационного периода. С вегетационным периодом тесно связан ряд морфобиологических показателей и особенностей продукционного процесса у сортов. Разные погодные условия в период формирования и налива зерна, а также различная продолжительность данного периода могут оказывать влияние и на качество продукции. Для оценки этого влияния нами проведено изучение показателей качества зерна у сортов проса различных групп хозяйственной спелости.