

УДК:633.14: 575.113

ДИАЛЛЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ОЗИМОЙ РЖИ ПО ПРИЗНАКАМ ПРОДУКТИВНОСТИ

А.А. ГОНЧАРЕНКО, С.В. КРАХМАЛЕВ, С.А. ЕРМАКОВ,
А.В. МАКАРОВ, Т.В. СЕМЕНОВА, В.Н. ТОЧИЛИН

Московский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Немчиновка»,

E-mail: goncharenko05@mail.ru

Представлены результаты диаллельного анализа 5 инбредных линий озимой ржи по 4 признакам: урожайность, количество продуктивных стеблей на 1 м², количество зерен в колосе и масса 1000 зерен. Межлинейные гибриды F₁ проявили положительный гипотетический гетерозис: по урожаю зерна - 203,4%, количеству продуктивных стеблей на 1 м² - 67,1%, количеству зерен в колосе - 37,5%, массе 1000 зерен - 34,6%. В дисперсию изучаемых признаков достоверный вклад вносили как общая (ОКС), так и специфическая (СКС) комбинационная способности. Наследование урожайности и элементов ее структуры происходило по типу положительного сверхдоминирования. По двум признакам (урожайность и количество зерен в колосе) выявлено неаллельное взаимодействие генов. В генетической дисперсии массы 1000 зерен преобладали аддитивные эффекты генов. Показана возможность раннего прогнозирования ОКС инбредных линий по массе 1000 зерен. По урожайности и массе 1000 зерен констатируется направленное доминирование: доминантные гены положительно усиливали экспрессию признаков, а рецессивные – снижали. Для гибридной селекции интерес представляют линии Н-649 и Н-1179, характеризующиеся высокой ОКС по урожайности. Для получения высокогетерозисных гибридов ржи рекомендуется отбирать инбредные линии, которые взаимно дополняют друг друга по структурным признакам продуктивности.

Ключевые слова: озимая рожь, инбредные линии, гетерозис, урожайность, генетический анализ.

Неуклонный прогресс в технологии возделывания зерновых культур требует прогрессивного увеличения потенциала урожайности вновь соз-

даваемых сортов. У озимой ржи из-за слабой устойчивости к полеганию она пока что ниже, чем у озимой пшеницы. Приоритетным направлением селекции в решении этой задачи является использование эффекта гетерозиса и получение гибридных сортов на основе ЦМС [1]. Созданные в Германии высокогетерозисные гибриды ржи заменили популяционные сорта на 2/3 посевной площади, что существенно повысило урожайность и валовые сборы зерна [2]. Однако даже в этом случае годовой прирост урожайности озимой ржи не смог достигнуть уровня озимой пшеницы. Причиной тому является несовершенство возделываемых сортов и применяемых методов селекции [3].

Признак урожайности является количественным по своей природе и сложным по структуре. Его полигенную модель можно выразить как сумму интегрированных эффектов трех видов генного взаимодействия: аддитивного, доминирования и эпистатического, сильно корректируемую условиями внешней среды. Потенциал урожайности у ржи напрямую зависит от совокупного вклада трех основных структурных признаков – количества продуктивных стеблей на 1 м², количества зерен в колосе и массы 1000 зерен. Несмотря на их очевидную важность, эффект гетерозиса и генетический анализ по ним в системе диаллельных скрещиваний инбредных линий ржи начали изучать сравнительно недавно. Имеются данные, что дисперсия ОКС по указанным признакам значительно выше, чем дисперсия СКС. Н.Н. Geiger [4] приводит сводку долевого участия вариантов СКС по ряду культур, из которой следует, что по урожайности ржи она составила 21% и была в 2-2,5 раза ниже, чем у кукурузы и сахарной свеклы. Экспериментально установлено, что у межлинейных гибридов ржи средняя величина гетерозиса

варьирует в зависимости от признака: по урожаю зерна она самая большая и составляет в среднем 139%, по количеству колосьев на 1 м² – 10%, по количеству зерен в колосе – 58%, по массе 1000 зерен – 37% , по высоте растений – 31% [5]. Также замечено [6], что степень фенотипической выраженности многих признаков у инбредных линий *per se* может служить ориентиром для дифференциации их по ОКС. С учетом этого обстоятельства сформулировано предложение интенсивно селекционировать самоопыленные линии на высокую собственную продуктивность и неоднократно тестировать их на ОКС [7].

Однако оказалось, что достоверная корреляция между инбредными линиями и их гибридами чаще всего проявляется по признакам с высокой наследуемостью. Именно высоко наследуемые признаки проявляют заметный селекционный сдвиг при непрямом отборе линий в процессе селекции [8]. Если в генетическом контроле признака преобладает доминирование или сверхдоминирование, то отбор будет более результативным, если он проводится не по линиям, а по продуктивности межлинейных гибридов F₁. Поскольку урожайность и плотность стеблестоя имеют низкую наследуемость, то эффективный отбор по ним возможен только по результатам испытания гибридов в широких экологических условиях [2]. В этом контексте весьма логичным является предложение отбирать те гибридные комбинации, которые дают высокий гетерозис по частным признакам продуктивности, особенно по продуктивной кустистости [9].

У исследователей пока нет единого мнения относительно стабильности систем генетического контроля признака урожайности и ее структурных компонентов, на основе которых можно было бы предложить эффективную стратегию селекции ржи. Весьма неоднозначными являются выводы о соотношении трех типов наследственной вариации: аддитивной, доминирования и эпистазы.

Н.Н.Geiger [6] определил, что для большинства признаков озимой ржи аддитивная вариация гораздо больше, чем все другие компоненты генетической вариации, вместе взятые. Даже по урожаю зерна неаддитивные эффекты дают меньший вклад в генетическую вариацию, чем аддитивные, хотя у

отдельных гибридов от скрещивания линий с высокой ОКС эффект взаимодействия генов может быть значительным. Некоторые линии могут различаться по адаптивности к условиям возделывания и оказывать существенное влияние на вариансу взаимодействия генотип-среда. На преобладание аддитивной наследственной вариации указывают и другие исследователи [8, 10, 11].

В то же время имеются данные, что значительная часть неаддитивной генетической дисперсии у ржи приходится на эпистатическое взаимодействие генов [12]. В зависимости от генотипа и внешних условий эта компонента может достоверно увеличивать или уменьшать величину признака. В последнем случае селекционер вынужден искать пути к минимизации негативных последствий неаллельного взаимодействия, с тем чтобы максимально использовать эффекты СКС [13].

Целью настоящей работы было изучить на основе диаллельных скрещиваний комбинационную способность инбредных линий озимой ржи и определить основные параметры в системе генетической регуляции признака урожайности и ведущих ее структурных элементов.

Материал и методы. Исходным материалом послужили 5 инбредных линий озимой ржи (Н-649, Н-1078, Н-1179, Н-451, Н-842) и 10 межлинейных гибридов F₁, полученных по неполной диаллельной схеме (метод II по Гриффингу). Исследуемые линии были глубоко гомозиготными, так как последовательно прошли многократный инцухт (S₁₄-S₁₆). Скрещивание линий проводили в 2010 г. в стационарных изоляционных домиках площадью 25 м², где ЦМС-аналоги вышеперечисленных линий высевались рядом с фертильными формами для переопыления. Сравнение родительских линий и гибридов F₁ проводили в 2011 г. в полевом опыте, заложенном по схеме латинского прямоугольника (6x3x3) на восьмирядковых делянках площадью 8,8 м² в трех повторениях при норме высева 500 зерен на 1 м². В качестве стандарта использовали популяционный сорт Валдай.

Погодные условия в период зимовки 2010-2011 гг. сложились весьма напряженно из-за сильных морозов (-22-25°C), наступивших в конце ноября – начале декабря при почти полном отсутствии снегового покрова и глубоком (25 см) про-

мерзании почвы. В середине декабря из-за наступившей оттепели на посевах образовалась ледяная корка толщиной 3-4 см, а в феврале выпал глубокий снег (35-40 см). Но благодаря тому, что почва промерзла на глубину 33-35 см, поражение растений снежной плесенью было незначительным (5-30%). Сход снега с посевов наступил 9 апреля, что на 7 дней позже многолетнего срока и неблагоприятно отразилось на весеннем отрастании растений. Влажная и прохладная погода в апреле и первой половине мая способствовала формированию плотного стеблестоя, а наступившая затем длительная и сухая июньская погода ускорила прохождение фаз колошения, цветения и налива зерна. По высоте растений посевы сформировались среднестебельными, поэтому небольшие июльские осадки не вызвали сильного полегания перед уборкой, которая наступила 20 июля, что на 10 дней раньше среднемноголетнего срока. По каждой делянке учитывали признаки: урожайность (т/га), количество продуктивных стеблей на 1 м², количество зерен в колосе и массу 1000 зерен (г). Общую и специфическую комбинационную способность линий определяли по В.Griffing [14], а Таблица 1. Селекционная характеристика инбредных линий и усредненная оценка диаллельных гибридов F₁.

Инбредные линии	Урожайность, т/га	Кол-во прод. стеблей на 1 м ² , шт.	Кол-во зерен в колосе, шт.	Масса 1000 зерен, г
ms Н-649	2,28	305	30	25,2
ms Н-1078	2,21	325	37	18,4
ms Н-1179	3,29	433	29	26,4
ms Н-451	2,32	316	33	21,7
ms Н-842	3,04	441	38	17,9
НСР ₀₅	0,92	15	7,5	2,9
<i>среднее по 5 линиям</i>	<i>2,63±0,22</i>	<i>364±30</i>	<i>33±1,8</i>	<i>21,9±1,7</i>
<i>среднее по 10 гибридам F₁</i>	<i>7,86±0,13</i>	<i>599±28</i>	<i>46±1,9</i>	<i>29,5±0,8</i>
<i>гипотетический гетерозис (сред. по 10 гибридам F₁, %)</i>	<i>203,4</i>	<i>67,1</i>	<i>37,5</i>	<i>34,6</i>

По всем изучаемым признакам межлинейные гибриды F₁ проявили положительный гипотетический гетерозис. Наиболее высоким он был по урожаю зерна (203,4%) и количеству продуктивных стеблей на 1 м² (67,1%), а в меньшей степени проявился по массе 1000 зерен (34,6%) и количеству зерен в колосе (37,5%). Относительно высокий прирост урожайности у гибридов можно объ-

яснить тем, что гетерозис по структурно сложным признакам проявляется тем выше, чем больше он выражается по простым [9].

яснить тем, что гетерозис по структурно сложным признакам проявляется тем выше, чем больше он выражается по простым [9].

Результаты и обсуждение. По урожайности и ее структурным признакам родительские линии значительно различались как между собой, так и в сравнении с гибридами F₁ (табл.1). Сравнительно высокую урожайность имели линии Н-1179 и Н-842, которые были в среднем на 0,9 т/га более урожайные, чем остальные. Линии Н-1078 и Н-842 заметно выделялись своей мелкозерностью, так как масса 1000 зерен у них составила 17,9 и 18,4 г соответственно. Линии Н-1179 и Н-649 отличались низко озерненным колосом. Весомый вклад в дифференциацию линий по урожайности вносила густота продуктивного стеблестоя, которая хорошо отражала уровень их продуктивности. Важно отметить, что самая крупнозерная линия Н-1179 имела наиболее низкое количество зерен в колосе, а самая мелкозерная линия Н-842 - наиболее высокое число зерен, что указывает на отрицательную взаимосвязь этих признаков.

яснить тем, что гетерозис по структурно сложным признакам проявляется тем выше, чем больше он выражается по простым [9].

В наших опытах средняя урожайность гибридов F₁ составила 7,86 т/га и была в 3 раза выше урожайности инбредных линий (2,63 т/га). Н.Н. Geiger [2] считает, что гетерозис по урожайности у ржи может быть в 2 раза выше, чем у линий-роди-

телей. Одной из причин несоответствия наших данных могли быть жесткие условия произрастания и низкая адаптация к ним инбредных линий по причине депрессии. Сильная инбредная депрессия, в свою очередь, указывает на высокую степень доминирования в локусах, результатом которого явился высокий уровень гетерозиса [16]. Относительно высокий гетерозис по урожаю зерна у межпуловых гибридов ржи отмечают и другие исследователи [5].

Заслуживает внимания сравнение межлинейных гибридов F₁ с популяционным сортом Валдай. По урожайности гибриды F₁ превосходили стандарт в среднем на 0,64 т/га или 8,9%. Это превосходство подтверждается лучшей густотой продуктивного стеблестоя (на 40 стеблей), большим числом зерен в колосе (на 2 зерна) и большей массой 1000 зерен (на 0,5г). Как видно, преимущество гибридов наиболее сильно проявилось по густоте продуктивного стеблестоя.

Дисперсионный анализ показал, что в дисперсию изучаемых признаков достоверный вклад вносили как общая (ОКС), так и специфическая (СКС) комбинационные способности (табл.2). Сравнение показывает, что в засушливых условиях произрастания экспрессия аддитивных генов (варианса ОКС) проявилась относительно слабо, а преобладающее влияние на урожайность оказывали эффекты СКС, являющиеся продуктом аллельного и неаллельного взаимодействий. На долю последних приходилось почти 95% общей дисперсии между гибридами. По количеству продуктивных стеблей на 1 м² и количеству зерен в колосе доленое соотношение вариантов ОКС и СКС в целом сохранилось, но было менее контрастным. В наследовании массы 1000 зерен преимущество имели аддитивные эффекты генов (54,8%), хотя доля неаддитивных генных взаимодействий была достоверно высокой (43,1%). О преобладании аддитивной вариации в наследовании этого признака сообщают также другие авторы [17].

Таблица 2. Дисперсионный анализ комбинационной способности.

Источники варьирования	df	Урожайность		Кол-во стеблей на 1 м ²		Кол-во зерен в колосе		Масса 1000 зерен	
		ms	F _φ	ms	F _φ	ms	F _φ	ms	F _φ
ОКС	4	42,6	4,2*	17433	28,9*	50,2	6,5*	25,3	25,3*
СКС	10	908,5	89,1*	22276	36,9*	58,8	7,6*	19,9	19,9*
Ошибка	30	10,2		603		7,7		1,0	

*- достоверно на 1% уровне значимости

Высокая ОКС линий служит индикатором того, что их можно эффективно использовать как в гибридной селекции, так и при создании синтетических сортов. В наших опытах наиболее высокие константы СКС имели комбинации Н-649 х Н-1078 и Н-649 х Н-1179, которые показали самую высокую урожайность в опыте (8,53 и 8,31т/га соответственно). Они заслуживают внимания в качестве родительских компонентов гибридных сортов.

Отрицательно низкие оценки ОКС по урожайности имели линии Н-451 и Н-842, а положительно высокие - Н-649 и Н-1179 (табл. 3). Однако высокая ОКС у последних достигалась за счет вклада разных элементов структуры урожая:

линия Н-649 при скрещивании с другими давала наиболее крупнозерные гибриды, а линия Н-1179 способствовала формированию у гибридов наиболее густого стеблестоя. Характерно, что низкая ОКС по урожаю зерна у линий Н-451 и Н-842 обусловлена низкими оценками по этим же структурным признакам. Оценки ОКС линий по количеству зерен в колосе компенсационно слабо влияли на урожайность гибридов, а линия Н-1179 негативно выделялась на фоне других, образуя гибриды с низко озерненным колосом. Из этого следует, что для получения высокоурожайных гибридов необходимо отбирать те линии, которые взаимно дополняют друг друга по структурным признакам и имеют сильное их выражение.

Таблица 3. Оценка комбинационной способности инбредных линий озимой ржи по признакам продуктивности.

Линии	Эффекты ОКС g_i	Варианса		Эффекты ОКС g_i	Варианса	
		ОКС $\sigma^2_{g_i}$	СКС $\sigma^2_{S_i}$		ОКС $\sigma^2_{g_i}$	СКС $\sigma^2_{S_i}$
	Урожайность			Количество прод. стеблей на 1 м ²		
Н-649	7,1	49,1	595,1	-26,8	717,4	6241,9
Н-1078	1,4	0,8	485,7	8,5	71,5	13460,2
Н-1179	2,7	5,9	325,2	73,3	5372,1	15009,8
Н-451	-6,6	42,2	394,8	-61,3	3767,9	6345,1
Н-842	-4,6	19,8	303,6	6,3	38,9	7129,5
<i>средн.</i>		23,6	420,9		1991,3	9637,3
<i>HCP</i> ₀₅	4,8			3,7		
	Количество зерен в колосе			Масса 1000 зерен		
Н-649	0,3	0,93	45,3	2,2	4,7	12,0
Н-1078	1,6	1,5	24,2	-1,6	2,4	12,6
Н-1179	-4,7	21,1	5,8	1,4	1,8	4,4
Н-451	0,8	0,38	30,0	0,3	0,04	11,5
Н-842	1,9	2,6	14,2	-2,3	5,2	5,9
<i>средн.</i>		4,8	23,9		2,8	9,3
<i>HCP</i> ₀₅	4,2			1,5		

Отмеченная выше дифференциация линий позволяет заключить, что каждая из них содержит свой специфический комплекс генов, по-разному влияющих на уровень комбинационной способности. Надо полагать, что различия линий по ОКС были обусловлены различиями в аддитивных эффектах генов и их аллельном взаимодействии, а различия в СКС связаны со сверхдоминированием и эпистатическими эффектами. Согласно нашим данным, в наборе изучаемых линий преобладающий вклад в генотипическую дисперсию вносили неаддитивные эффекты генов. Большой контраст между инбредными линиями и гибридами F₁ по урожайности дополнительно подтверждает, что генотипическая дисперсия этого признака большей частью обусловлена дисперсией внутрилокусного доминирования и неаллельного взаимодействия генов.

Проверка однородности разницы W_г-V_г по t-критерию показала отсутствие эпистатического компонента только по двум признакам – количеству продуктивных стеблей на 1 м² и массе 1000 зерен. По урожайности и количеству зерен в колосе эффект эпистаза исключить нельзя, так как t-критерий был равен соответственно 8,24 и 3,27,

что существенно при n=3. Эпистатический компонент изменчивости по этим признакам был достоверен и, надо полагать, суммировался с компонентой доминирования, составляя общий потенциал неаддитивной генетической дисперсии, отражением которой явилась высокая вариация по СКС. На проявление эффектов эпистаза в генетическом контроле признаков озимой ржи указывают и другие авторы. Smialowski T., Wegrzyn S. [12] отмечают важную роль эпистатических эффектов генов в наследовании компонентных признаков урожайности и указывают на их зависимость от генотипа сорта и условий внешней среды.

Обращает на себя внимание низкая наследуемость признаков урожайности, густоты продуктивного стеблестоя и количества зерен в колосе (табл. 4). Коэффициент корреляции (r) между выражением этих признаков у инбредных линий и гибридов F₁ был недостоверным и составил соответственно -0,56, 0,45 и 0,53. Наоборот, по массе 1000 зёрен родительские линии хорошо передавали данный признак гибридному потомству (r=0,85±0,14). Эти различия сходным образом проявились на корреляции эффектов ОКС с абсолютной величиной признака у линий *per se*: по

урожайности, густоте продуктивного стеблестоя и количеству зерен в колосе связь была не существенной, тогда как по массе 1000 зерен коэффициент корреляции был высоко достоверным и составил $r=0,96\pm 0,16$. Это указывает на возмож-

ность раннего прогнозирования ОКС инбредных линий по этому признаку. О важности селекции линий на высокую массу 1000 зерен сообщают и другие исследователи [5,18].

Таблица 4. Компоненты генетической изменчивости по признакам продуктивности.

Генетические параметры	Урожайность	Кол-во прод. стеблей на 1 м ²	Кол-во зерен в колосе	Масса 1000 зерен
<i>D</i>	9,3±45,8	4492±60*	22,7±15,3	12,2±2,9*
<i>F_r</i>	31,1±114,5	-1044±149*	15,2±38,2	-1,9±7,4
<i>H₁</i>	2268,0±123,8*	67274±161*	148,9±41,3*	46,9±8,0*
<i>H₂</i>	2238,3±112,3*	58015±146*	126,3±37,4*	45,6±7,2*
<i>d</i> ²	7079,4±75,8*	123828±99*	330,9±25,3*	134,4±4,9*
<i>E</i>	30,3±18,7	0,8±24	20,4±6,2*	3,0±1,2
<i>H₁/D</i>	243,8	14,9	6,6	3,8
$\sqrt{H_1/D}$	15,6	3,85	2,58	1,95
<i>H₂/4H₁</i>	0,247	0,216	0,212	0,245
$\sqrt{4DH_1+F}/\sqrt{4DH_1-F}$	0,8	1,0	1,3	0,9
коэф. наслед. <i>H</i> ²	0,97	0,98	0,71	0,87
коэф. наслед. <i>h</i> ²	0,10	0,34	0,33	0,54
коэф. корреляции <i>r</i> между <i>X_p</i> и <i>Wr+Vr</i>	-0,97±0,14	-0,58±0,47	-0,54±0,48	-0,95±0,18
<i>b_{Wr/Vr}</i>	0,44	0,65	0,43	0,67

*- достоверно при $P=0,05$

Однако высокая собственная урожайность инбредных линий более важна в плане их семеноводства, чем в качестве косвенного критерия для отбора. Это обусловлено тем, что корреляция между собственной продуктивностью линий с их преимуществом в скрещиваниях зависит от того, какая часть дисперсии обусловлена аддитивными генами [19]. В наших исследованиях для признака урожайности эта часть оказалась низкой – около 5%, поэтому ожидаемое повышение урожайности гибридов от отбора лучших по урожайности линий будет, вероятно, не очень велико. В этом отношении рожь сходна с кукурузой, у которой продуктивность линий *per se* не является надежным показателем их общей комбинационной способности [20].

Коэффициент корреляции между средней величиной признака у родителей (*X_p*) и уровнем доминантности (суммой *Wr+Vr*) был высокодостоверным только по двум признакам – урожайности ($r=-0,97\pm 0,14$) и массе 1000 зерен ($r=-0,95\pm 0,18$). Оба коэффициента имеют отрицатель-

ный знак, что указывает на направленность доминирования, т.е. у изучаемых линий высокая урожайность и масса 1000 зерен достигаются за счет эффекта доминантных генов, увеличивающих признак. Наоборот, низкое их проявление контролируется рецессивными генами. В наших опытах донорами высокой массы 1000 зерен можно назвать линии Н-1179 и Н-649. Очень контрастно на их фоне выглядят линии Н-1078 и Н-842, которые отличаются мелкозерностью и сильно отягощают гибриды *F₁* по этому признаку.

Для двух признаков (количество продуктивных стеблей на 1 м² и масса 1000 зерен) объединенный коэффициент регрессии *b* был равен соответственно 0,65 и 0,67 и достоверно не отличался от единицы и, следовательно, линия регрессии не отличалась от линии единичного наклона. Это подтверждает вышеизложенное заключение об отсутствии в дисперсии этих признаков эффектов эпистаза и зависимого распределения генов у родительских форм. Можно полагать, что система генетической регуляции этих признаков в боль-

шей степени, чем по другим, соответствовала аддитивно-доминантной модели. Это указывает на правомочность анализа графика зависимости Wt/Vt по этим признакам.

Анализ генетических параметров по Хейману (D, F, H_1, H_2, d^2) показывает, что в генетическом контроле изучаемых признаков аддитивно-доминантная система проявилась неоднозначно. По урожайности и количеству зерен в колосе аддитивный компонент изменчивости (D) был статистически не достоверен и, следовательно, главное влияние на генетическую дисперсию оказывали внутрилукусное сверждоминирование, а также эпистаз, отмеченный выше. О низком вкладе аддитивных эффектов генов в дисперсию урожайности можно убедиться, сравнивая коэффициенты наследуемости в широком (H^2) и узком (h^2) смысле. Большие различия между ними указывают на незначительный (порядка 10%) вклад аддитивного компонента в общую наследуемость. Что касается двух других признаков - количества продуктивных стеблей на 1 м^2 и массы 1000 зерен, то основные компоненты генетической вариации по ним были высоко достоверны, поскольку значимо отличались от своей ошибки. Наиболее высокая доля аддитивной генетической дисперсии в общей фенотипической отмечена по массе 1000 зерен ($h^2=0,54$).

Величина параметра H_1/D , оценивающего среднюю степень доминирования, по всем признакам, особенно по урожайности, многократно превышала 1. Это указывает на сильное преобладание неаддитивных эффектов генов. К такому же заключению приходим на основании показателя $\sqrt{H_1/D}$, который оценивает степень истинного доминирования в каждом локусе. Он свидетельствует о значительном преобладании доминантного компонента над аддитивным. Однако по массе 1000 зерен доминирование проявлялось слабее по сравнению с другими признаками. Эти данные хорошо согласуются с графиком регрессии Wt/Vt (рис.1), а также с тем фактом, что по продуктивности гетерозиготные гибриды F_1 были выше, чем гомозиготные линии. По всем признакам линия регрессии Wt/Vt проходит ниже начала координат, следовательно, в локусах, контролирующих признак, преобладает сверждоминирование. Поэтому

приоритет в увеличении урожайности озимой ржи следует отдавать методам гетерозисной селекции.

Особый интерес представляет рассмотрение генетических параметров по массе 1000 зерен, где доказано отсутствие эпистатических взаимодействий. Большое сходство параметров H_1 и H_2 свидетельствует о том, что доминантные и рецессивные аллели, контролирующие этот признак, распределены между родительскими линиями относительно равномерно. Критерием симметричности распределения доминантных и рецессивных аллелей служит отношение $H_2/4H_1$, которое в нашем случае равно 0,245, что очень близко к теоретически ожидаемому значению 0,25, если родительские линии имеют равные частоты аллелей. Поскольку доказано доминирование, есть смысл проверить соотношение доминантных и рецессивных генов у родительских линий по параметру $(\sqrt{4DH_1} + F)/(\sqrt{4DH_1} - F)$. В наших опытах по этому признаку он был равен 0,9, что указывает на примерное равенство частот доминантных и рецессивных генов у изучаемых линий.

Обращает на себя внимание, что по массе 1000 зерен наблюдается четко выраженный разброс инбредных родителей вдоль линии регрессии. Наиболее крупнозерные линии Н-1179 и Н-842 расположились в нижней части графика регрессии Wt/Vt , указывая на наличие у них большого числа (около 75%) доминантных аллелей, ответственных за высокую экспрессию признака. Наоборот, линии Н-1078 и Н-842 содержат примерно такое же число рецессивных аллелей, детерминирующих мелкозерность, и близко расположились в самой верхней (рецессивной) зоне графика. Из этого можно заключить, что в процессе инбридинга произошла генетическая «сепарация» инбредных линий по содержанию у них доминантных и рецессивных аллелей, связанных с массой 1000 зерен. Хотя этот признак обычно рассматривают как полигенно наследуемый, в свете последних данных, полученных на основе молекулярных маркеров, имеется уточнение о двух главных генах, действующих на массу зерновки ржи комплементарным образом [21].

В целом проведенный анализ показывает, что наследование урожайности и основных эле-

ментов ее структуры происходит по типу положительного сверхдоминирования. По урожайности и количеству зерен в колосе аддитивный компонент изменчивости оказался не достоверным, главный вклад в генетическую дисперсию вносили внутрилокусное сверхдоминирование и эпистаз. По массе 1000 зерен эффектов эпистаза не выявлено, но констатировано преобладание аддитивных эффектов генов. Установлена возможность раннего прогнозирования ОКС инбредных линий по этому признаку. По всем признакам достоверно доказана направленность доминирования: доминантные гены положительно усиливают экспрессию признаков продуктивности, а рецессивные – снижают. Селекционный интерес представляют линии H-649 и H-1179, характеризующиеся высокой ОКС по урожайности. В селекционных программах они могут служить ценными компонентами для получения высокопродуктивных гибридов, а также для использования в рекуррентной селекции с целью получения высокопродуктивных синтетиков и синтеза новых инбредных линий. Данные показы-

вают, что инбредные линии должны интенсивно селекционироваться на высокую собственную продуктивность и неоднократно тестироваться на ОКС. При синтезе гетерозисных гибридов необходимо отбирать те линии, которые взаимно дополняют друг друга по структурным признакам и имеют сильное их выражение.

Несомненно, продуктивность межлинейных гибридов ржи зависит не только от генетических особенностей родительских линий, но и от лимитирующих факторов среды, которые по-разному складываются в разные годы. Поэтому важно знать, под влиянием каких внешних воздействий происходит смена систем генетического контроля признаков продуктивности, какие факторы вызывают подключение дополнительных систем неаллельного взаимодействия генов, т.е. насколько стабильной и многообразной является вышеописанная аддитивно-доминантная система. Все это указывает на важность и актуальность исследований в данном направлении.

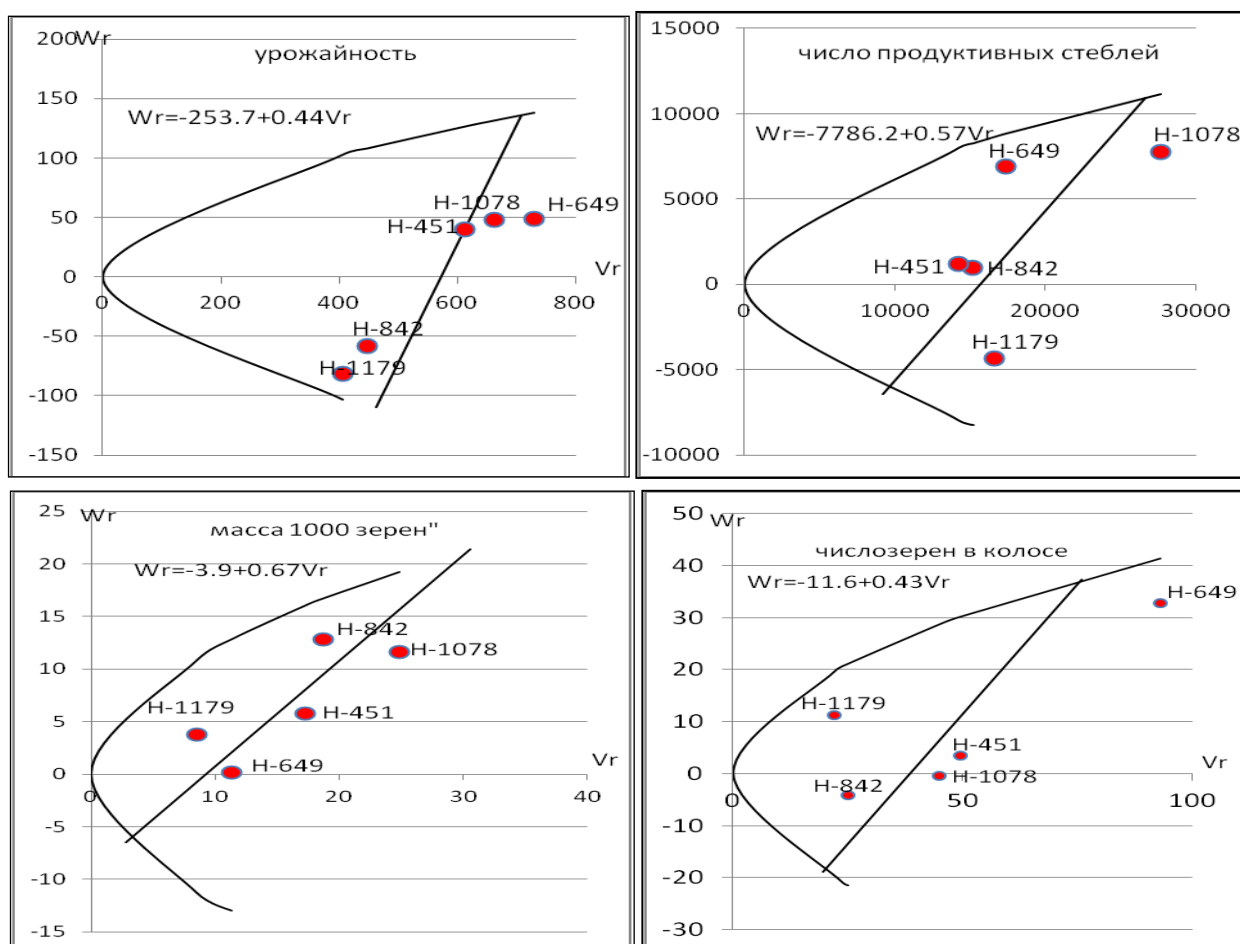


Рис. 1. Графики зависимости V_r/W_r по урожайности и основным элементам продуктивности.

Литература

1. Geiger H.H. Alternativen der heutigen Roggen Zuchtung // Getreide Mehl und Brot. - 1975.- 8(29).-197-202.
2. Geiger H.H. Zuchtung // In W.Seibel und W.Steller: Roggen - Anbau, Verarbeitung, Markt. 1988, Behr's Verlag, Hamburg, S. 25-43.
3. Geiger H.H. Strategies of hybrid rye breeding // Vortr. Pflanzenzucht. 2007, 41, 1-5.
4. Geiger H.H. Wege, Fortschritte und Aussichten der Hybridzuchtung // Pflanzenproduction in Wandel. VCH Verlagsges., Weinheim, 1990, 41-72.
5. Geiger H.H., Wilde P., Erfurt M., Pakas I. Heterosis of factorial interpool single crosses among elite winter rye inbred lines // Proceeding of the EUCARPIA Rye Meeting, Juli 4-7, 2001, Radzikow, Poland, p.19.
6. Geiger H.H. Breeding methods in diploid rye (*Secale cereale* L.) // Tag.-Ber. Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin, 1982, 198, 305-332.
7. Geiger H.H. Hybrid breeding in rye // Proceedings of the EUCARPIA Rye Meeting, 1985. Svalov.- Sweden.- 237-265.
8. Wilde P., Menzel J., Schmiedchen B. Estimation of general and specific combining ability variances and their implications on hybrid rye breeding // Plant Breeding and Seed Science. 2003, 47 (1/2), 89-98.
9. Geiger H.H., Wahle G. Struktur der Heterosis von Komplexmerkmalen bei Winterroggen – Einfachhybriden // Z. Pflanzenzuchtung, 1978, v.80 (3), 198-210.
10. Smialowski T., Wegrzyn S. The genetic and statistical analysis of the heritability of important traits in winter rye (*Secale cereale* L.) // Biuletyn IHAR, 2003, 230, 205-214.
11. Kolasinska I., Wegrzyn S. Combining ability for selected characters in winter rye // Proceeding of the EUCARPIA Rye Meeting, Juli 4-7, 2001, Radzikow, Poland, 91-96.
12. Smialowski T., Wegrzyn S. The influence of environments on the epistatic effects of genes controlling some traits in winter rye // Proceeding of the EUCARPIA Rye Meeting, Juli 4-7, 2001, Radzikow, Poland, 105-117.
13. Geiger H.H. Epistasis and heterosis // In: B.S. Weir (Ed.). Proceeding of Second International International Conference on Quantitative Genetics. 31 May - 5 June 1987. Raleigh. NC. Sinauer Assoc. Inc.. Sunderland. MA. USA. 1987, 395-399.
14. Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Austral. J. Biol. Sci, 1956, v.9, 463-493.
15. Hayman B.I. The theory and analysis of diallel crosses. // Genetics, 1954, 39, 789-809.
16. Wricke G. Inzuchtdepression und Genwirkung beim Roggen (*Secale cereal* L.) // Theor. and Appl.genet. 1973, 43 (2).-83-87.
17. Bujak H. Diallel analysis of agronomic traits in winter rye // Proceeding of the EUCARPIA Rye Meeting , Juli 4-7, 2001, Radzikow, Poland, 59-67.
18. Schmiedchen U. Ergebnisse zur Ermittlung von Hybriddefekten bei Roggen und Möglichkeiten der Anwendung für die Zuchtung von synthetischen Sorten // Tag.-Ber. Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin, 1979, 175, 183-189.
19. Фолконер Д.С. Введение в генетику количественных признаков // М.: Агропромиздат. 1985, 485 с.
20. Gama E.E.G., Hallauer A.R. Relation between inbred and hybrid traits in maize // Crop Sci., 1977, 17, 703-706.
21. Wricke G. Two major genes for kernel weight in rye // Plant Breeding, 2002, 121 (1), 26-28.

GENETIC ANALYSIS OF TRAITS OF PRODUCTIVITY OF A WINTER RYE IN DIALLEL CROSSINGS

**A.A. Goncharenko, S.V. Krahmalev, S.A. Ermakov,
A.V. Makarov, T.V. Semenova, V.N. Tochilin**
The Moscow scientific research institute
of agriculture «Nemchinovka»

Results the diallel analysis 5 inbred lines of a winter rye to 4 traits are presented: yield, number of productive stalks on 1 m², number of grains in an ear and mass of 1000 grains. Interlinear hybrids F₁ have shown a positive hypothetical heterosis: on a grain yield - 203,4 %, to number of productive stalks on 1 m² - 67,1 %, to number of grains in an ear - 37,5 %, to mass of 1000 grains - 34,6 %. In a dispersion of studied traits the authentic contribution brought both general (GCA) and specific (SCA) combining ability. Inheritance of yield and elements of its structure occurred as positive superdomination. For two traits (yield and number of grains in an ear) it is revealed nonallelic a gene interaction. In a genetic variance of mass of 1000 grains additive effects of genes prevailed. The opportunity of early predicting of GCA inbred lines on mass of 1000 grains is shown. On yield and mass of 1000 grains the directed domination is ascertained: dominant genes positively strengthened size of traits, and recessive genes - reduced. For hybrid selection interest is represented with lines H-649 and H-1179, described to high GCA on productivity. For reception highly heterosis hybrids of a rye it is recommended to select inbred lines which mutually supplement each other to structural attributes of yield.

Key words: winter rye, inbred lines, heterosis, productivity, genetic analysis.

Учредитель – ГНУ ВНИИ зернобобовых и крупяных культур Россельхозакадемии

Главный редактор

Зотиков Владимир Иванович – доктор с. х. н., профессор

Заместитель главного редактора

Наумкина Татьяна Сергеевна – доктор с. х. н.

Ответственный секретарь

Грядунова Надежда Владимировна – к. биол. н.**РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ****Артюхов А. И., ВНИИ люпина****Борзенкова Г. А., ВНИИЗБК****Васин В. Г., Самарская ГСХА****Возиян В. И., НИИПК «Селекция» Республика Молдова****Зезин Н. Н., Уральский НИИСХ****Каскарбаев Ж. А., НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева Республика Казахстан****Каракотов С. Д., ЗАО «Щелково Агротим»****Кобызева Л. Н., Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева УААН****Кондыков И. В., ВНИИЗБК****Косолапов В. М., ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса****Лукомец В. М., ВНИИМК им. В.С. Пустовойта****Мазуров В. Н., Калужский НИИСХ****Макаров В. И., Тульский НИИСХ****Медведев А. М., РАСХН****Парахин Н. В., Орловский ГАУ****Сидоренко В. С., ВНИИЗБК****Суворова Г. Н., ВНИИЗБК****Тихонович И. А., ВНИИСХМ****Фесенко А. Н., ВНИИЗБК****Чекмарев П. А., МСХ РФ****Шевченко С. Н., Самарский НИИСХ****Шпилев Н. С., Брянская ГСХА**

Корректор

Грядунова Надежда Владимировна

Технический редактор

Хмызова Наталья Геннадьевна

Перевод на английский язык

Стефанина Светлана Алексеевна

Фотоматериал

Черненький Виталий Анатольевич**СОДЕРЖАНИЕ**

Романенко Г.А. Поздравление с 50 - летием ГНУ ВНИИЗБК	3
Чекмарев П.А. Поздравление с 50 - летием ГНУ ВНИИЗБК	4
Зотиков В.И. К 50 – летию ВНИИ зернобобовых и крупяных культур: достижения и новые направления научных исследований	5
Суворова Г.Н., Соболева Г.В., Бобков С.В., Иконников А.В. Разработка и использование биотехнологических методов для создания новых форм растений зернобобовых и крупяных культур	10
Кондыков И.В. Культура чечевицы в мире и Российской Федерации (обзор)	13
Наумкина Т.С., Суворова Г.Н., Васильчиков А.Г., Мирошникова М.П., Барбашов М.В., Донская М.В. Донской М.М., Громова Т.А., Наумкин В.В. Создание высокоэффективных растительно-микробных систем фасоли	21
Брунори Андреа, Корренти Анжело, Фарнети Анна, Толаини Валентина, Колонна Мишеллина, Рикки Маурицио и Иззи Джузеппе Развитие производства и использования проса и чумизы для пищевых целей в Италии	26
Дебелый Г.А. Зернобобовые культуры в мире и Российской Федерации	31
Зайцева А.И. Селекция вики посевной в условиях средней полосы России	36
Ефремова И.В., Роганов А.В. Селекционная оценка сортообразцов гороха конкурсного сортоиспытания	39
Гуркова Е.В., Шукис Е.Р. Селекция зернобобовых и крупяных культур в Алтайском НИИСХ	43
Семёнов В.А. Современное состояние и направления развития исследований по селекции гороха на 2011-2015 годы	46
Гриднев Г.А., Булынецов С.В., Сергеев Е.А. Источники хозяйственно ценных признаков для селекции нута в условиях Тамбовской области	51

Варлахова Л.Н., Бобков С.В., Мартыненко Г.Е., Михайлова И.М. Особенности технологических качеств зерна новых крупноплодных сортов гречихи	54	Debelyj G.A. Leguminous Crops in the World and in the Russian Federation	31
Голопятов М.Т., Костикова Н.О. Влияние техногенных и биологических факторов на урожай и качество морщинистых высокоамилозных сортов гороха	61	Zajtseva A.I. Breeding of Common Vetch in the Conditions of Midland of Russia	36
Гурьев Г.П. К вопросу о симбиотической азотфиксации у гороха в условиях Орловской области ...	66	Efremova I.V., Roganov A.V. Breeding Evaluation of Peas Samples of Competitive Strain Testing	39
Новиков В. М. Влияние гороха и гречихи на плодородие почвы и продуктивность звена севооборота при различной основной обработке почвы	72	Gurkova E.V., Shukis E.R. Breeding of Leguminous and Groat Crops in Altay Research Institute of Agriculture	43
Зотиков В.И., Глазова З.И., Титенок М.В. Смешанные посевы бобовых культур как фактор стабилизации урожая семян вики яровой	77	Semyonov V.A. Current State and Development Directions of Researches on Peas Breeding for 2011-2015	46
Васин В.Г., Васин А.В. Зернобобовые культуры в чистых и смешанных посевах на зерносегаж и зернофураж для создания полноценной кормовой базы в Самарской области	87	Gridnev G.A., Bulyntsev S.V., Sergeev E.A. Sources of Commercially Valuable Traits for Breeding of Chickpea in the Tambov Region .51	
Гончаренко А.А., Крахмалев С.В., Ермаков С.А., Макаров А.В., Семенова Т.В., Точилин В.Н. Диллельный анализ инбредных линий озимой ржи по признакам продуктивности	99	Varlakhova L.N., Bobkov S.V., Martynenko G.E., Mikhajlova I.M. Features of Technological Qualities of Grain of New Large-Fruited Varieties of Buckwheat	54
Зарьянова З.А. Семенная продуктивность сортов клевера лугового различной спелости в условиях северной части Центрально - Чернозёмного региона Российской Федерации	108	Golopjatov M.T., Kostikova N.O. Influence of Both Technogenic and Biological Factors on Yield and Quality of Wrinkled Varieties of Peas with High Content of Amylose	61
Памяти А.Д. Задорина	116	Guryev G.P. About Symbiotic Nitrogen Fixation in Conditions of Oryol Area	66
Правила оформления рукописей для публикации в журнал	118	Novikov V.M. Influence of Peas and Buckwheat on Soil Fertility and Productivity of Part of Crop Rotation at Various Basic Soil Cultivation	72
CONTENT		Zotikov V.I., Glazova Z.I., Titenok M.V. Admixed Sowings of Leguminous Crops as Stabilizing Factor of Yield of Seeds of Spring Vetch	77
Zotikov V.I. To the 50 th Anniversary of the All-Russia Research Institute of Legumes and Groat Crops: Achievements and New Directions of Research	5	Vasin V.G., Vasin A.V. Leguminous Crops in Pure and Admixed Sowings for Grain-and-Hay and Grain Forage for Creation of High-Grade Forage Supply in Samara Region	87
Suvorova G.N., Soboleva G.V., Bobkov S.V., Ikonnikov A.V. Development and Application of Biotechnological Techniques for Creation of New Forms of Legumes and Groat Crops	10	Goncharenko A.A., Krahmalev S.V., Ermakov S.A., Makarov A.V., Semenova T.V., Tochilin V.N. Genetic Analysis of Traits of Productivity of a Winter Rye in Diallel Crossings .99	
Kondykov I.V. Crop of Lentil in the World and in the Russian Federation (Review)	13	Zarjanova Z.A. Seed Productivity of Varieties of Meadow Clover of Various Maturity in the Conditions of Northern Part of Central Black Earth Region of the Russian Federation	108
Naumkina T.S., Suvorova G.N., Vasilchikov A.G., Miroshnikova M.P., Barbashov M.V., Donskaya M.V., Donsky M.M., Gromova T.A., Naumkin V.V. Building of High-Effective Plant-Microbe Systems of Beans	21		
Brunori Andrea, Correnti Angelo, Farneti Anna, Tolaini Valentina, Colonna Michelina, Ricci Maurizio and Izzi Giuseppe. Enhancing the Production and the Use of Proso Millet and Foxtail Millet in Food Preparation in Italy	26		