УДК 633.12:631.527

САМОСОВМЕСТИМОСТЬ ГЕНОТИПОВ ВИДА *F. ESCULENTUM* МОЕ**N**CH. И ПЕРСПЕКТИВА ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В СЕЛЕКЦИИ ГРЕЧИХИ НА ГЕТЕРОЗИС

Л.К. ТАРАНЕНКО, О.Л. ЯЦИШЕН, П.П.ТАРАНЕНКО, Т.А. КАЦАН Национальный научный центр

"Институт земледелия Национальной академии аграрных наук Украины"

Ключевые слова: самосовместимость, генотип, селекция, гречиха, гетерозис, инбридинг, гибридизация.

Наибольший успех в селекции перекрестно опыляющихся видов растений обеспечивается путем использования эффекта гетерозиса при участии самоопыленных линий (Спрег Д., 1957).

Разработки и реализация программы селекции гречихи на гетерозис сдерживается отсутствием хорошо отселектированых самосовместимых линий с высокой комбинационной ценностью и научных знаний о способности самосовместимых форм гречихи к изолированному размножению, степени их инбредной депрессии, а также уровню их кроссбридинга.

Первые работы по самоопылению гречихи принадлежат Ч. Дарвину (1850). В дальнейшем такие исследования проводили А.Ф. Альтгаузен (1910), С. Эгиз (1924, 1925), И.А. Пульман (1905), А.Ф. Шубина (1936). Вопрос о практическом использовании инбридинга в селекции гречихи впервые был поставлен А.Ф. Шубиной в 1936 году и получил дальнейшее развитие после длительного перерыва в работах А.В. Железнова (1967), А.Ф. Бобра (1969), Н.В. Фесенко, В.В. Антонова (1975), А.Ф. Бобра, Л.К. Тараненко (1976), Т.А. Анохиной (1977), Л.К. Тараненко (1977, 1979, 1981). Исследования по линейногибридизационному методу в данное время усилились, но находятся на начальном этапе его практического использования. Их успех возможен после освоения методов и способов серийного создания и размножения линий, оценки ОКС и СКС, создания коммерческих высокогетерозисных простых или сложных гибридов и организации их семеноводства.

У гречихи, как вида со спорофитным контролем самонесовместимости, гомозиготы существуют только по рецессивным аллелям гена s, поэтому получить их можно только методом вынужденного самоопыления, то есть основным методом создания может быть инцухт, или привлечение доноров самосовместимости. Нами уже проведены исследования по изучению дифференциации структуры популяций гречихи по признакам самосовместимости-самонесовместимости, что дало возможность проявить самосовместимые формы и использовать их для создания самоопыленных линий (Тараненко Л.К., 1982, 1984, 1985). Эти возможности станут еще более перспективными в связи с выявлением гомостильных самосовместимых форм гречихи разного генетического происхождения. Из них наиболее перспективной является гомостильная длиннопестичная форма, выявленная Ф.Е. Замяткиным (1971) Солянская 1, с доминантным моногенным контролем признака, а также гомостильные короткопестичные формы Х.Г. Маршалла (1969) и Н.В. Фесенко, В.В. Антонова (1973); длиннопестичные самосовместимые формы (Бобер А.Ф., 1975), Тараненко Л.К. (1982, 1985, 1987, 1989).

Неотъемлемой частью исследований по созданию инбредных линий гречихи методом интрогрессии признака самосовместимости и стойкости к инбредной депрессии стало использование дикого самосовместимого вида *F.homotropicum* (диплоидной и тетраплоидной форм) при скрещиваниях с гречихой обыкновенной *F.esculentum* Moench. Проведенные первичные исследования О.Onishi, Н.В. Фесенко, Н.Н. Фесенко, Л.К. Тараненко (2010-2011 гг.) подтверждают эффективность использования дикого вида в межвидовых скрещиваниях. Продолжаются исследования по изучению

генетики межвидовых отличий по нескольким признакам.

Материал и методы исследования

Структуру популяций гречихи по признаку самосовместимости-самонесовместимости изучали после самоопыления генотипов в условиях изоляции при разреженном размещении растений с площадью питания 80 х 80 см с постоянным контролем отсутствия насекомых.

Применяя такой надежный метод изоляции растений, с использованием методики Федорова и соавторов (1976), которая разработана для ржи, нами проведена оценка состава генотипов популяции гречихи по признакам самосовместимости-самонесовместимости. Это дало возможность идентифицировать три условные группы растений по признаку самонесовместимости: самонесовместимые 3-16%, частично совместимые — 70-85%, самосовместимые — 3,1-14,0%.

Создание самоопыленных линий с использованием длиннопестичных гомостильных самосовместимых форм с моногенным доминантным контролем признака нами проводилось методом беккроссных скрещиваний по данной схеме:

доминантная гомостильная длиннопестичная форма скрещивалась с гетеростильным сортом с высокой ОКС

$$s^f s^f x ss = ss^f;$$
— самоопыление гибридов F1 $ss^f x ss^f = ss x 2ss^f + s^f s^f.$

По четко выраженным признакам гомостилии и самосовместимости выбраковывали гомозиготи ss; инцухтировали гетерозиготы, а выявленные длиннопестичные формы использовали в качестве родоначальников линий. Это дало возможность:

- провести серии беккроссов и самоопылений для выделения родоначальников линий;
- размножить родоначальников линий и первично их оценить по уровню самосовместимости;
- провести гибридизацию самосовместимых линий для оценки уровня кроссбридинга и комбинационной способности;
- испытать гибриды F_1 (линия x тестер) для определения эффекта гетерозиса, а линий на уровень ОКС.

У межвидовых скрещиваниях виды были представлены растениями трех следующих образцов и генотипов:

- $-F.\ esculentum\ c$ обычным индетерминантным габитусом растений, зелеными цветками, с неосыпающимися плодами (зеленоцветковость контролируется моногенно рецессивно) и детерминантной формой (детерминантность контролируется моногенно рецессивно);
- F. homotropicum: линия (Китай, провинция Юньнань) с мелкими гомостильными цветками и мелкими осыпающимися плодами из коллекций университета Киото (Япония);
- *F. esculentum subsp. ancentrale* (Китай, провинция Юньнань) по морфологическим признакам схож с *F. esculentum subsp. esculentum*, но отличается более мелкими цветками и плодами, большим ветвлением на нижних междоузлиях стебля, легко осыпается.

Скрещивания проводили в условиях строгой изоляции при отсутствии насекомых-опылителей при температуре воздуха 20-25°С. Короткопестичные растения удаляли до цветения, длиннопестичные растения опыляли после удаления тычинок. Отсутствие пыльцевых зерен на рыльцах пестика до проведения опыления контролировалась с помощью лупы.

Результаты исследований

При сравнении средних показателей проявления признака самофертильности-самонесовместимости установлена его зависимость от генотипа, условий среды, типа строения цветка и глубины инбридинга.

На варьирование признака самонесовместимости существенно влияют наследственные факторы — генотип растений (таблица 1). С целью изучения зависимости уровня самосовместимости от генотипа в исследованиях были задействованы 12 популяций разного генетического происхождения, проанализировано 470 генотипов. Установлено, что количество самосовместимых растений колебалась от 3,3% до 14% с большей частотой проявления признака самосовместимости около 3,1-10%, самонесовместимости — от 8,0% до 16,7%, с большей частотой проявления этого показателя от 9,0% до 13%, а процент частично совместимых составил от 80 до 93,0%.

Таблица 1. Характеристика популяций гречихи по уровню самосовместимости.

Селекционный номер	Количество инцух-	Часть растений, %		
	тированых растений, шт.	самосовместимых	частично совмести- мых	самонесовместимых
3000-n	24	4,20	87,50	8,30
3001-n	30	10,30	79,40	10,30
3002-n	32	9,38	81,20	9,38
3003-n	33	3,30	84,85	12,12
3004-n	30	10,00	80,00	10,00
3005-n	24	8,30	79,20	12,50
3006-n	32	3,20	84,3	12,50
3007-n	21	4,54	86,36	9,09
3008-n	51	9,80	82,36	7,84
3009-n	50	14,00	70,00	16,00
3012-n	38	7,90	81,60	10,5
3013-n	28	14,30	82,13	3,57

Приведенные данные свидетельствуют о том, что каждая из популяций состоит из растений с разной степенью самонесовместимости.

Исследованиями связи признака самонесовместимости с типом строения цветка (табл. 2) было установлено, что у 10 из 11 популяций (393

инбредных поколений) с разным типом строения цветка большая часть самосовместимых форм наблюдалась у длиннопестичных популяций. Только у 1 из 11 популяций большая часть самосовместимых форм наблюдалась у короткопестичной популяции.

Таблица 2. Часть растений разной степени фертильности в зависимости от генотипа и строения цветка.

Селекционный номер	Форма цветка	Количество инцух- тированых расте- ний, шт.	Самосовместимые, %	Частично само- со- вместимые, %	Самонесовместимые, %			
3000-п	К*	10	3,3	80,00	16,7			
	Д**	20	5,0	85,00	10,0			
3001-n	К	17	5,9	82,4	11,8			
	Д	15	9,3	81,7	9,0			
3002-n	К	15	6,06	84,85	9,09			
	Д	18	3,03	93,94	3,03			
3003-n	К	15	3,3	88,00	8,7			
	Д	15	6,7	86,60	6,7			
3004-n	К	11	4,16	87,54	8,3			
	Д	13	10,0	81,70	8,3			
3005-n	К	15	4,1	85,40	10,5			
	Д	17	6,5	87,25	6,25			
3006-п	К	7	4,76	86,14	9,1			
	Д	14	6,21	84,69	9,1			
3007-n	К	23	4,96	89,16	5,88			
	Д	28	7,8	90,24	1,96			
3008-n	К	32	6,0	80,00	14,0			
	Д	18	7,9	90,00	2,1			
3009-п	К	18	5,13	81,61	13,26			
	Д	20	7,9	89,47	2,63			
3012-n	К	18	3,6	87,8	8,6			
	Д	10	10,0	89,0	1,0			
*K – короткопестичная форма; **Д – длиннопестичная форма								

Большая часть проявления самосовместимых форм среди длиннопестичных инбредных растений свидетельствует о том, что генетический контроль самосовместимости-самонесовместимости связан с генетическим контролем гетеростилии.

На проявление признака самонесовместимости влияют также условия окружающей среды.

При гомозиготации популяции (при одно-, двух-, трехкратном инбридинге) в одних и тех же условиях было отмечено, что доля самосовместимых растений в зависимости от глубины инбридинга уменьшается от 19,2 до 2,5%, а доля самостерильных увеличивается от 19,2 до 60%.

Процент частично совместимых растений составил в популяциях инбредных поколений первого, второго и третьего года инбридинга 61,6; 30,2 и 38,9.

Объяснения такого явления заключается в том, что повышенную самосовместимость имеют гетерозиготы по фактору совместимости (ss^f) , которые были получены в процессе спонтанной мутации s-алеля в s^f -алель.

В результате инбридинга проходит гомозиготация и по генам самосовместимости, то есть переход части гетерозиготных особей в гомозиготное состояние. Это сопровождается выщеплением гомозигот по генам самофертильности и самостерильности, с последующим уменьшением в первых поколениях части самосовместимых форм и увеличение самостерильных, при последующем инцухтировании стабилизируется часть $\mathbf{s}^f\mathbf{s}^f$ — самосовместимых форм, и даже повышается из-за выщепления $\mathbf{s}^f\mathbf{s}^f$ -форм из гетерозигот $\mathbf{s}\mathbf{s}^f$.

Информация об особенностях проявления признака самонесовместимости в зависимости от генотипа, условий среды, строения цветка и глубины инбридинга позволяет создать серию стабильных самосовместимых линий и использовать их в практической селекции после изучения уровня кроссбридинга.

При скрещивании самосовместимых разнопестичных форм, самосовместимых и самостерильных линий, а также самонесовместимых разностилийных линий установлены важные для селекции закономерности. Так, при скрещивании самосовместимых длинно- и короткопестичных линий, где в качестве материнских компонентов использовалась Д-форма, степень кроссбридинга составляла 60,5 и 77,2%.

При гибридизации самостерильных К-форм (I_3) и самосовместимых Д-форм кроссовместимость составляла 51,5-52,3%, что свидетельствует о достаточно высоком уровне кроссбридинга, который обусловливает получение достаточного количества гибридных семян на материнских компонентах и свидетельствует об эффективности использования линий в селекции.

В результате изучения зависимости уровня гетерозиса от уровня кроссбридинга гибридов установлено, что такой взаимосвязи не наблюдается, и поэтому можно утверждать, что комбинационная способность не обусловливается аллелями самонесовместимости-самосовместимости. Хотя, среди изученных материнских компонентов выявлены формы, которые объединяют признаки кроссовместимости и высокой комбинационной способности.

Представленные результаты исследований свидетельствуют о возможности и целесообразности использования признаков самосовместимости у гречихи при реализации селекционных программ по созданию инцухтлиний и на их основании гетерозисных гибридов.

При использовании гомостильной длиннопестичной формы с доминантным моногенным контролем Солянская 1 методом беккроссов с длиннопестичными формами получено 95 линий, часть созданных на их основе гибридов проявили высокий уровень гетерозиса (35,6-57,45%).

Путем интрогрессии признака самосовместимости дикого вида *F.homotropicum* культурному виду, получили межвидовые гибриды, которые дадут возможность создать инбредные линии с последующим их использованием в селекции гречихи на гетерозис.

Самофертильность вида *F.homotropicum* определяется гомостилией, которая при скрещиваниях с *F.esculentum* наследуется как моногенный признак, но неаллельная локусу гетеростилии последней (Фесенко Н.Н., 1998). Тип гомостилии у *F.homotropicum* тесно сцеплен с доминантным геном Sht, который контролирует осыпание плодов.



Puc. Генотип F.homotropicum (2n)

Адаптация *F.homotropicum* к самоопылению и к длительному инбридингу способствовала использованию этого вида в селекционной программе по созданию инбредных линий.

В качестве компонентов скрещивания нами использованы разные типы зеленоцветковых форм с признаком стойкости к опаданию плодов и обычные детерминантные формы.

Полученные гибриды (рис.), которые проявили высокую степень завязывания плодов и озерненности, подлежат дальнейшему использованию по схеме беккроссов и самоопылений F_1 с целью получения инбредных линий.

Установлено, что инбредная депрессия линий I_1 - I_2 , которые получены на основе гомостилии F.homotropicum, проявляется в меньшей мере, чем у гомостильных линий гречихи обыкновенной. Оценка пыльцы гомостильных гибридов F_1 ($F.esculentum \times F.homotropicum$) на способность опылять K и \mathcal{I} -растения свидетельствует об одинаковой эффективности.

Таким образом, оценка самосовместимости генотипов гречихи позволила сделать следующие выводы:

1. По признаку самосовместимости популяции гречихи делятся на три условные группы растений: самонесовместимые, частично самонесовместимые и самосовместимые, проявление которого зависит от генотипа, условий окружающей среды, типа строения цветка и глубины инбридинга.



Генотип F1 (F.esculentum x F.homotropicum)

- 2. Самосовместимые и самонесовместимые линии проявляют разную степень кроссбридинга (от 3,7 до 87,5%).
- 3. Признак комбинационной способности самоопыленных поколений не связан с уровнем кроссбридинга. Это свидетельствует, что комбинационная способность обусловлена не связанными с признаками самосовместимости-самонесовместимости аллелями. Только в отдельных случаях скрещиваний соединяются признаки самокроссовместимости с признаком высокой общей комбинационной способности.
- 4. Выявленные особенности признака самофертильности у самосовместимых Д-форм, гомостильных длиннопестичных форм с моногенным контролем признака и вида *F.homotropicum* свидетельствует о возможности эффективного создания инбредных линий гречихи и их успешное использование в селекции на гетерозис.
- 5. Разработаны способы создания экспериментальных линий, которые успешно используются для промышленного производства семян гетерозисных гибридов.

Литература

- 1. Альтгаузен Л.Ф. Из сортоводных работ по гречихе. // Сообщение из бюро по земледелию и почвоведению учен. ком. Г.У.З. и З. СПБ., 1910, т.3 С.1-8.
- 2. Анохина Т.А. Проявление свойств самонесовместимости в мономорфных и диморфных популяциях гречихи // Генетика. М.1977. Вып.9. С.136-142.
- 3. Бобер А.Ф. Способность растений гречихи к самооплодотворению и характеристика популяции по этому

- признаку // Пути повышения урожайности крупяных культур. К.: УСХА.- 1969. С.126-131.
- 4. Бобер А.Ф. Самосовместимость у растений гречихи. // Тез. работ 2-го Сьезда ВОТиС им.Н.И.Вавилова. М.: Наука, 1972. –С.23.
- 5. Бобер А.Ф., Тараненко Л.К. Метод поликросса в селекции гречихи // Ген. сел., семеноводство и возделывание гречихи. М.: Колос, 1976. –С.93-95.
- 6. Дарвин Ч. О легетивном опылении. М.- Л.: Изд.АН СССР. 1950. –Т.6.-.605 с.
- 7. Железнов А.В. Некоторые экспериментальные данные по самоопылению у гречихи // Цитология и генетика культ. раст. Новосибирск: Наука, 1967. –С.101-112.
- 8. Замяткин Ф.Е. Самоопыляющаяся гречиха // Селекция, генетика и биология гречихи. Орел. 1971. С.103-111.
- 9. Пульман И.А. Гречиха. С.-Пб.- 1905.- 26с.
- 10. Тараненко Л.К. Инбридинг в селекции гречихи // Генетические основы селекции и семеноводства гречихи. Кишинев. 1985. C.55-61.
- 11. Федоров В.С., Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Получение и изучение автофертильных линий у ржи Secale cereale L. // Использование насыщающих скрещиваний и самонесовместимости в селекции сельскохозяйственных растений. Киев: Наукова думка. 1976. –С.132-139.

- 12. Фесенко Н.В., Антонов В.В. Новая гомостильная форма гречихи // Бюл. НТИ ВНИИЗБК. Орел. 1973. №5. —С.12-14.
- 13. Фесенко Н.В., Антонов В.В. Селекция гетерозисных гибридов гречихи на основе периодического отбора // С.-х. биология. М., 1975. Т.10, №4. –С.605-609.
- 14. Шубина А.Ф. Инцухт в селекции гречихи // Селекция и семеноводство. М., 1936.— С.66-71.
- 15. Эгиз С. Опыты по обоснованию методики селекции // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1924. 1925. T.14. C.1-17.
- 16. Marshall H.G. Isolation of self-fertile homomorfhic forms in Buckwheat Fagopirum saggittatum Gilib //Group. Sci.-1969/-9. № 5/-P.651-653.

SELF-COMPATIBILITY OF GENOTYPES OF VARIETY F. ESCULENTUM MOENCH. AND PROSPECT OF ITS USE IN BUCKWHEAT BREEDING FOR HETEROSIS

L.K. Taranenko, O.L. Jatsishen, P.P. Taranenko, T.A. Katsan

National center of science "Institute of Agriculture of National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine"

Key words: Self-compatibility, genotype, breeding, buckwheat, heterosis, inbreeding, hybridization

УДК 633.16:631.526.32

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСНОВНЫХ МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ

В.С. СИДОРЕНКО, Д.В. НАУМКИН, Л.А. НАУМКИНА ГНУ ВНИИ зернобобовых и крупяных культур

Обобщены данные по изучению изменчивости и взаимосвязей основных морфобиологических признаков 31 образца ярового ячменя. Выделены генотипы, обладающие комплексом хозяйственно полезных признаков и ценные для производства круп.

Ключевые слова: ячмень, сорт, признак, селекция, пиницировка, урожайность, корреляция.

Яровой ячмень - одна из важнейших зерновых культур в Российской Федерации, отличающаяся высокой пластичностью и огромными приспособительными возможностями, что позволяет

возделывать его В различных почвенноклиматических условиях, в том числе на крупяные цели. С доисторических времен до наших дней он был спутником человека и прошел длительный путь в своем развитии от первых примитивных форм до современных сортов [1]. Предковой формой в эволюции ячменя культурного является дикорастущая форма [2,3]. Она исчезла с лица земли, а современные формы его являются результатом многовековой эволюции в зонах распространения культуры. Дикорастущий ячмень был одной из первых трав, используемых человеком как пище-