

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ И СИСТЕМЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ ПРОДУКТИВНОЙ КУСТИСТОСТИ В ДИАЛЛЕЛЬНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ ГОЛОЗЕРНЫХ И ПЛЕНЧАТЫХ РАЗНОВИДНОСТЕЙ ЯЧМЕНЯ

Введение

Ячмень – традиционная зернофуражная культура, которую на протяжении многих лет возделывают в Западной Сибири. В начале XX века в некоторых северных волостях ячмень занимал в крестьянских хозяйствах до 90% всех посевов зерновых. В настоящее время его возделывают практически на всей освоенной территории региона [1].

Основное направление использования ячменя в Западной Сибири можно обозначить как зернофуражное, точнее, комбинированное, или комплексное, так как зерно этой культуры используется не только как зернофураж, но и как сырье для приготовления круп, а в отдельных случаях – и для пивоварения. Побочная продукция (солома и мякина) употребляется как грубый корм и гигиенический подстилочный материал для сельскохозяйственных животных. Такая универсальность использования одних и тех же сортов не способствует удовлетворению запросов конкретных потребителей – крупяной и особенно пивоваренной промышленности. Собственные интересы преследуют и животноводы, нуждающиеся в сортах двух направлений использования – зернофуражном и кормовом [2, 3].

Генетика ячменя, по сравнению с другими зерновыми культурами, изучена довольно подробно. К настоящему времени выработана единая нумерация групп сцепления генов и хромосом. Имеются сведения по генетике морфологических признаков, признаков зерна, структуры растения, физиологических показателей и т.д. [4].

Однако большинство хозяйственно-ценных признаков относятся к категории количественных и изучаются с помощью биометрических методов. Эта область познания закономерностей изменчивости и наследования далеко не удовле-

творительна, а накопленные сведения довольно противоречивы. Объясняется это тем, что количественные признаки детерминируются полигенами. Вклад каждого из них невелик, а суммарный эффект в значительной степени модифицируется условиями внешней среды.

Практически уровень урожайности определяется числом плодородных колосов на единице площади и массой зерна одного колоса. Однако при подборе исходного материала для селекции необходим углубленный анализ элементов структуры урожая, включая продуктивную кустистость растений, число зерен в колосе, массу 1000 зерен и массу зерна растения [5].

Количество стеблей, которое образует типичное растение зерновых культур, является одним из основных признаков, значительно изменяющихся в связи с климатическими условиями (почвенная влага и температурный режим), применяемой агротехники и реакцией на них генотипа.

При изучении генетики данного признака выявлено, что продуктивная кустистость детерминируется сложной системой действия и взаимодействия генов. Так, в исследованиях А.А. Усиковой (1971) показатель у гибридов F_1 ячменя наследовался промежуточно, реже имело место сверхдоминирование и депрессия. Подобные результаты получены в экспериментах В.И. Бугаева (1978) и П.Ф. Гаркавого (1980), М.Н. Кирьяковой (2005).

В исследованиях Н.В. Ивановой (1987), Н.А. Калашника (2005) высокая продуктивная кустистость обуславливалась рецессивными генами.

При изучении сопряженной изменчивости между элементами структуры продуктивности растений А.А. Усиковой (1969) установлено, что наиболее тесная взаимосвязь наблюдалась между чис-

лом продуктивных стеблей и массой зерна растения. Коэффициенты корреляции варьировали в пределах 0,856-0,951.

В настоящей работе излагаются результаты изучения системы генетического контроля продуктивной кустистости при скрещивании голозерных и пленчатых разновидностей ячменя.

Объекты и методика исследований

В качестве объектов исследования взяты 6 сортов ярового ячменя и их гибриды F_1 . Гибридизация проведена в 2004 г. по полной диаллельной схеме. В качестве исходных форм для гибридизации привлечены следующие сорта голозерного и пленчатого ячменя: Омский 87, Омский 88, Омский 90, Омский 85, Омский голозерный 1, Омский голозерный 2.

В 2005-2006 гг. высевались исходные формы и гибриды F_1 по 60 зерен ручной сажалкой на глубину 5 см. Повторность трехкратная. Площадь питания растений – 10×20 см. В период вегетации растений ярового ячменя проводились фенологические наблюдения по методике ГСИ (1985). После уборки осуществлялся анализ по элементам структуры продуктивности растений. Экспериментальные данные обрабатывались с помощью дисперсионного анализа в изложении Б.А. Доспехова (1979). Комбинационная способность сортов рассчитывалась по Р. Акселю (1963) в модификации Р.А. Цильке (1979) методом 1, модель 1. Для получения представления о генетике количественного признака задействован

анализ по Б. Хейману (1957), который представляет собой график зависимости Wr (коварианса) от Vr (варианса) с определением 4 генетических параметров.

Результаты исследований и их обсуждение

В наших исследованиях наиболее благоприятные гидротермические условия для ростовых процессов, в том числе и для кущения ячменя, сложились в 2006 г. Это отразилось как на выраженности признака, так и на системе генетического контроля.

В производственных посевах ячменя число продуктивных стеблей на растение варьирует в пределах 1-2, реже 3-4 шт. В наших исследованиях использован разреженный посев, в котором преследовалась цель предоставить условия для максимального проявления признака.

Их анализ позволяет отметить значительную дифференциацию сортов по продуктивной кустистости. Так, в 2005 г. наибольший показатель имел пленчатый двурядный сорт Омский 88 (8,3 шт.), наименьший – многорядные пленчатый – Омский 85 и голозерный Омский голозерный 2 (4,3 шт.) (табл. 1). В условиях 2006 г. сложившиеся гидротермические условия способствовали более интенсивному кущению растений ячменя. Так, наиболее значение признака отмечалось у голозерного двурядного сорта Омский голозерный 1 – 13,0 шт., наименьшая – 6,0 шт. у многорядного пленчатого Омский 85. У двурядных пленчатых сортов показатель варьирует в пределах от 10,0 до 10,3 шт.

Таблица 1

Продуктивная кустистость сортов и гибридов F_1 ячменя, шт.

Сорт	2005 г.		2006 г.		Среднее (2005-2006 гг.)	
	P	F_1	P	F_1	P	F_1
Омский 87	6,7	7,0	10,0	9,1	8,4	8,1
Омский 88	8,3	7,4	10,0	9,7	9,2	8,6
Омский 90	7,0	7,1	10,3	9,5	8,7	8,3
Омский 85	4,3	5,4	6,0	8,3	5,2	6,9
Омский голозерный 1	8,0	7,3	13,0	10,2	10,5	8,8
Омский голозерный 2	4,3	5,9	7,7	8,8	6,0	7,4
Среднее	6,4	6,7	9,5	9,3	8,0	8,0
НСР ₀₅	1,2		0,7		1,0	

Анализ числа продуктивных стеблей в 2005–2006 г. у растений F_1 показывает широкий размах изменчивости среди гибридных популяций. В 2005 г. продуктивная кустистость варьирует от 4,3 шт. (Омский 85 х Омский голозерный 2), до 9,3 шт. (Омский голозерный 1 х Омский 87), в 2006 г. – от 7,0 шт. (Омский 85 х Омский голозерный 2) до 11,3 шт. (Омский 87 х Омский 88). За годы исследований высокие показатели продуктивной кустистости зафиксированы у гибридов Омский голозерный 1 х Омский 88 – 9,5 шт., Омский 88 х Омский голозерный 1 – 9,0 шт., Омский голозерный 1 х Омский 90 – 8,9 шт., Омский 88 х Омский 90 и Омский 90 х Омский 88 – 8,7 шт.

Групповые средние по годам у сортов и гибридов различаются незначительно – 6,4 и 6,7 шт. в 2005 г.; 9,5 и 9,3 шт. в 2006 г. Это говорит, во-первых, о промежуточном типе наследования, во-вторых – о преобладании аддитивных эффектов генов в детерминации признака.

Анализ гибридных комбинаций по выраженности продуктивной кустистости в зависимости от направления скрещивания показал, что в 2005 г. высокое значение признака в прямых скрещиваниях отмечалось в одной гибридной комбинации – Омский 87 х Омский 85, в обратных – в двух – Омский голозерный 1 х Омский 87, Омский голозерный 2 х Омский 85; в 2006 г. – шести и трех со-

ответственно. Это позволяет сделать вывод о том, что в изменчивость продуктивного стеблестоя вносят вклад не только плазмагены материнских форм, но и ядерно-плазменные взаимодействия. Отмеченное подтверждают и средние значения от реципропных скрещиваний. Так, в первый год среднее число продуктивных стеблей в прямых скрещиваниях составило 6,6, от обратных – 6,9 шт.; во второй – 9,4 и 9,0 шт. соответственно.

Дисперсионный анализ подтвердил доминирующую роль в изменчивости признака условий года (табл. 2). На долю этого фактора приходится 97,32% от общей изменчивости, а доля влияния генотипа и взаимодействия генотип х среда составила 1,98 и 0,70% соответственно.

Анализ комбинационной способности сортов по их гибридам показал преимущество в наследовании изучаемого признака аддитивных эффектов генов; варианта ОКС составила 88,57% в 2005 г. и 62,05% в 2006 г. от общей изменчивости (табл. 3). Достоверно и влияние аллельного и неаллельного взаимодействия генов, причем в благоприятных условиях их доля возрастает. По сравнению с 2005 г., в котором направление скрещиваний не оказывало достоверного влияния на число продуктивных стеблей у гибридов ячменя в оптимальных условиях 2006 г. доля варианты реципропного эффекта весьма велика (11,39%).

Таблица 2

Доля влияния факторов на изменчивость продуктивной кустистости ячменя

Фактор	mS	F _ф	F _г	%
Условия года (А)	365,56	992,08	3,92	97,32
Генотип (В)	7,45	20,21	1,50	1,98
Взаимодействие (АхВ)	2,63	7,13	1,50	0,70
Ошибка	0,37	-	-	-

Таблица 3

Комбинационная способность сортов ячменя по продуктивной кустистости

Источник изменчивости	2005 г.		2006 г.	
	mS	%	mS	%
ОКС	8,36*	88,57	5,54*	62,05
СКС	0,81*	8,61	2,37*	26,56
РЭ	0,27	2,82	1,02	11,39
Ошибка	0,18	-	0,07	-

* Достоверно при $P \leq 0,05$.

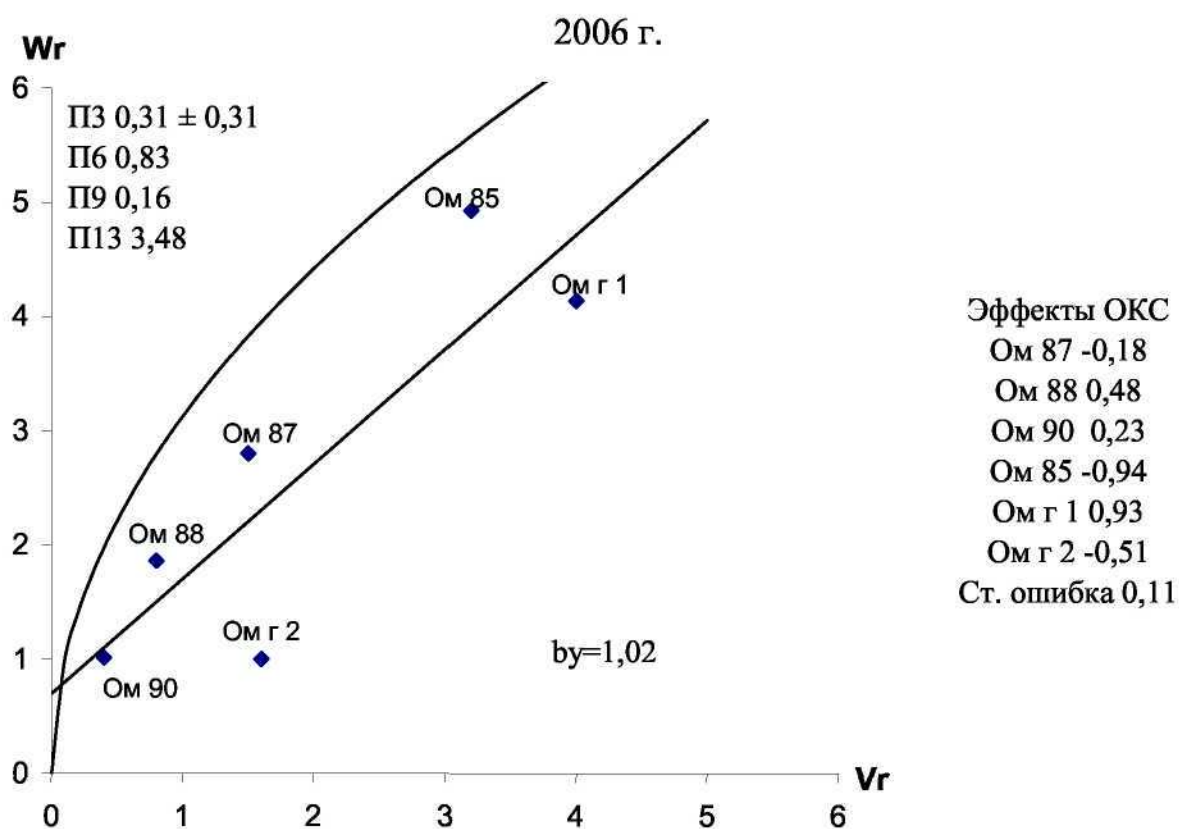
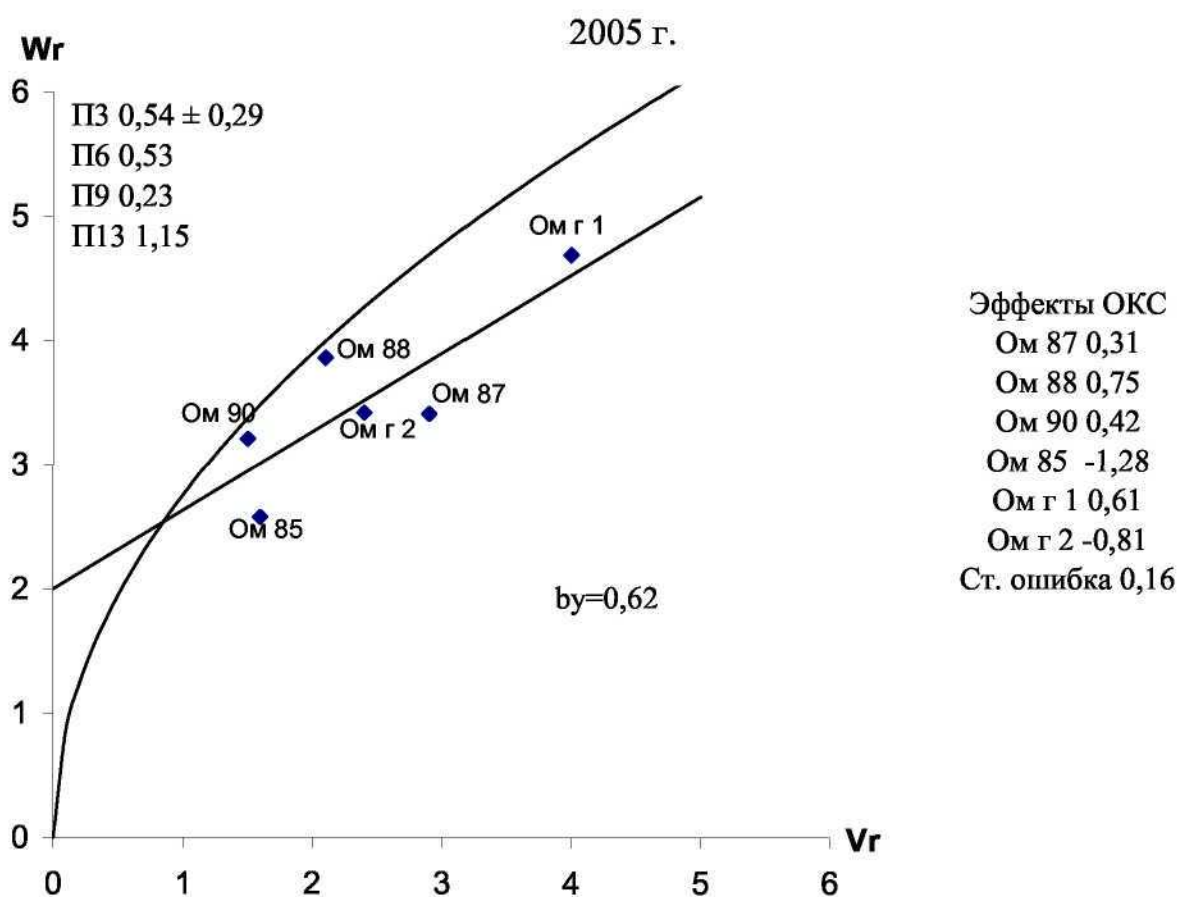


Рис. Генетика признака «продуктивная кустистость»

Анализ графиков Хеймана (рис.) свидетельствует о сложной картине генетического контроля продуктивной кустистости. В 2005 г. отмечается неполное внутрилокусное доминирование ($P_6 = 0,53$), а между локусами аддитивность + эпистаз (бу не близок к единице и линия регрессии сместилась в сторону абсцисс); в 2006 г. главным в детерминации признака является аддитивно-доминантная система генов. На это указывает как пересечение линии регрессии с осью ординат, так и генетические параметры. В более благоприятных условиях также отмечено неполное внутрилокусное доминирование, а между локусами аддитивность эпистаз отсутствует.

Произведение частот плюс и минус аллелей в локусах, проявляющих доминирование, симметрично в 2005 г. ($P_9 = 0,23$), а в 2006 г. асимметрично – (0,16). Соотношение общего числа доминантных и рецессивных генов у родительских сортов – П 13, которое больше единицы, говорит о преобладании первых. Очень важную информацию несут коэффициенты корреляции между суммой $W_r + V_r$ и средними родительских сортов и расположение точек сортов вдоль линии регрессии.

За годы исследований указанный коэффициент корреляции хотя и положительный – $P_3 = 0,54 \pm 0,29$ (2005 г.) и $0,31 \pm 0,31$ (2006 г.), но не достоверен. Это позволяет говорить о том, что увеличивать или уменьшать признак могут как доминантные, так и рецессивные гены.

Обратимся к расположению точек сортов вдоль линии регрессии. В доминантной зоне находятся Омский 85 и Омский 90, в рецессивной – Омский голозерный 1. Сравнивая оценки эффектов ОКС и наличие доминантных и рецессивных генов, отмечаем, что сорт Омский 90 имеет больше доминантных генов, а сорт Омский голозерный 1 – рецессивных. Эти генотипы увеличивают продуктивную кустистость. Отсюда, как общий результат, получается ненаправленность доминирования.

Значительную изменчивость в зависимости от условий года отражают и оценки эффектов ОКС сортов. Положительное и достоверное значение за годы исследований отмечено у голозерного двурядного сорта Омский голозерный 1 (в среднем $+0,77$). Стабильно умень-

шают продуктивную кустистость много-рядные сорта Омский голозерный 2 ($-0,66$) и Омский 85 ($-1,11$).

Заключение

Таким образом, полученная информация согласуется с результатами исследований многих авторов о значительной изменчивости, особенностях наследования и генетического контроля продуктивной кустистости. И тем не менее данный показатель является важным в селекционной практике, так как значимо влияет на продуктивность растений. По нашему мнению, отбор на увеличение данного признака следует осуществлять, начиная с F_2 , так как в детерминации продуктивного стеблестоя весомый вклад вносят аддитивные эффекты генов. Однако учитывая ненаправленность доминирования, отбираемые генотипы могут иметь различную генетическую основу – доминантную и рецессивную. В качестве доноров для селекционных программ рекомендуются сорта Омский 88 и Омский голозерный 1.

Библиографический список

1. Храмцов И.Ф. Эффективность производства пивоваренного ячменя в Западной Сибири / И.Ф. Храмцов // *Зерновое хозяйство*. 2001. № 4. С. 25-28.
2. Грязнов А.А. Ячмень карабалыкский / А.А. Грязнов. Кустанай, 1996. 448 с.
3. Аниськов Н.И. Генофонд ячменя для селекции на качество зерна в условиях Западной Сибири / Н.И. Аниськов, Г.Я. Козлова // *Проблемы стабилизации и развития с.-х. производства в Сибири, Монголии и Казахстане в XXI веке: тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. (20-23 июля 1999 г.)*. Новосибирск, 1999. Ч. 1. Земледелие, растениеводство и селекция. С. 209-210.
4. Войлоков А.В. Генетика культурных растений: зерновые культуры. Генетика признаков ячменя / А.В. Войлоков, О.М. Кошелева. Л.: Агропромиздат. Лен. отд-ние, 1986. 243 с.
5. Сурин Н.А. Селекция ячменя в Сибири / Н.А. Сурин, Н.Е. Ляхова. РАСХН. Сиб. отд-ние. НПО «Енисей». Новосибирск, 1993. 292 с.
6. Глуховцев В.В. Селекция ярового ячменя в Среднем Поволжье / В.В. Глуховцев. Самара, 2005. 232 с.