

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА «УСТОЙЧИВОСТЬ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ» У РИСА

Ю.К. Гончарова

Всероссийский научно-исследовательский институт риса, Краснодар, п. Белозерный, Россия,
e-mail: serggontchar@mail.ru

На 25 сортах российской селекции изучена сортовая специфика устойчивости к высоким температурам. Установили, что с увеличением температуры (до 35 °С) у большинства исследованных образцов возрастает количество пустых колосков (в среднем на 35,8 %). У отдельных образцов это количество возрастает более чем на 80 %. Повышение пустозерности сопровождается снижением массы 1000 зерен, которое в среднем составило 20,6 % (в зависимости от сорта от 2 % до 48 %). Масса зерна главной метелки у всех сортов снизилась по сравнению с контролем в среднем на 62,1 % (в зависимости от сорта от 16 % до 98 %). Для одних сортов была характерна устойчивость к фактору по всем изучаемым признакам, другие сорта характеризовались как устойчивые только по отдельным признакам. Изучено влияние цитоплазматической ДНК на наследование признака «устойчивость к высоким температурам».

Ключевые слова: рис, устойчивость, генетика, высокие температуры, материнский эффект.

Погодно-климатические аномалии не только сопровождаются ощутимыми потерями сельскохозяйственной продукции во многих районах земного шара, но и имеют тенденцию возрастать (Пташкин, 1970; Мусиенко, 1985). К середине следующего столетия изменение климата приведет к повышению средних температур приблизительно на 2 °С, кроме того, чаще будут отмечаться кратковременные повышения и понижения температуры, не характерные для регионов (Atkin, Tjoelker, 2003).

Выявленные тенденции в изменении основных агроклиматических показателей отрицательно сказываются на продуктивности зерновых культур и увеличивают межгодовую вариабельность урожаев. Для яровой пшеницы установлено, что увеличение средней за период вегетации температуры воздуха на 1 °С выше нормы вызывает снижение урожайности яровой пшеницы на 30 % (1,5–2,0 ц/га) (Левицкая и др., 2004). Генетический анализ устойчивости пшениц к абиотическим факторам показал, что увеличение температуры воздуха в период вегетации по сравнению со среднемноголетним значением на 1 °С приводит к снижению урожайности в среднем на 10 % (количество колосков

снижается на 5 %, масса 1000 зерен в среднем на 4,8 %) (Крупнов, Германцев, 2001).

По наследованию признака «устойчивость к высоким температурам» у риса работы носят фрагментарный характер. Так, в фитотроне IRR1 были проведены исследования сортовой специфики устойчивости к повышенным температурам, которые показали значительные сортовые различия по изучаемому признаку среди коллекционных образцов. Все образцы были поделены на устойчивые (фертильность более 84 % при 35 °С) и чувствительные (фертильность менее 10 %). Были также проведены экологические испытания изученных по данному признаку образцов в нескольких странах (Саудовская Аравия, Ирак, Пакистан, США). В основном полевые испытания подтвердили данные, полученные в фитотроне (Maskill *et al.*, 1982). В испытания также были включены сорта, устойчивые к холоду, однако все они оказались чувствительны к высоким температурам, что показывает независимое наследование данных признаков. Наиболее устойчивыми к высоким температурам среди изученных сортов оказались сорта IR 8, IR 20, IR 36, IR 50 селекции Международного института риса.

Изучение специфической и общей комбинационной способности по устойчивости к высоким температурам в диаллельном скрещивании 6 сортов в фазу цветения показало, что оба эффекта как специфической, так и общей комбинационной способности были высоко значимы. В вышеприведенном эксперименте также была рассмотрена наследуемость данного признака в широком смысле (76 %) и узком смысле (71 %), это показывает возможность эффективного отбора по данному признаку при соответствующих условиях среды (De Costa, 2000).

Другие исследования данной проблемы затронули вопросы, связанные с вариабельностью количества пыльцевых зерен на рыльце у чувствительных и устойчивых форм. Было отмечено большее количество пыльцевых зерен у устойчивых форм как при обычных, так и повышенных температурах. Коэффициент корреляции между числом пыльцевых зерен на рыльце при температуре 29–21 и 38–27 и уровнем колосковой фертильности при 38–27 °С был 0,94 и 0,98 соответственно (Satake, Yoshida, 1978). Эти генотипические различия связаны, прежде всего, с расположением пыльников относительно цветковых чешуй и уровнем их раскрытия. Следовательно, при селекции на устойчивость к повышенным температурам можно отбирать растения с высоким числом пыльцевых зерен на рыльце в обычных условиях. Авторы также отметили важное значение раннего открытия цветков для повышения устойчивости к высоким температурам. Было отмечено, что даже всего на один час более раннее открытие цветков значительно влияет на процент стерильных колосков, так как при раннем цветении опыление происходит до того, как температура достигает критической отметки. Они также показали, что образцы, подвергшиеся в период цветения температурам более 35 °С (в течение пяти дней), были полностью стерильны вследствие нераскрытия пыльников, пересыхания рылец.

Высокие температуры приводят к нарушению процесса опыления, наиболее значительные потери отмечены при воздействии их в период начала мейоза, озерненность метелки снижается уже при температуре 30 °С. Развитие пыльцы, ее перемещение на рыльце, прораста-

ние зерна пыльцы и рост пыльцевых трубок, оплодотворение и развитие зиготы – стадии, успешное прохождение которых обеспечивает высокую озерненность метелки, чувствительны к температуре, высокие температуры могут вызывать мужское и женское бесплодие (Saini, Aspinall, 1982). Время цветения образца (в течении суток), высокая жизнеспособность пыльцевых зерен, пелликулы рылец, скорость роста пыльцевых трубок, размеры стилодия оказывают значительное влияние на процесс. Высокая температура выше 31 °С снижает эффективность фотосинтеза, индекс стабильности хлорофилла, стабильность мембраны клетки, число выполненных зерен и их массу. Продуктивность растения снижалась на 78 %, количество выполненных зерен на 63 % и масса 1000 зерен на 29 % при температурах 35–20,8 °С по сравнению с 20–20,8 °С при воздействии высокой температуры за 10 дней до цветения и созревания (Tashiro, Wardlaw, 1990). Температура выше 36 °С в период раскрытия пыльников приводит к стерильности пыльцы. Фазы цветения, оплодотворение, трубкование – самые восприимчивые к температуре у риса. Реакция растений значительно варьирует в зависимости от времени и продолжительности воздействия фактора (Matsunaga *et al.*, 1986).

Долгое время влиянию высоких температур на продуктивность риса в нашей стране не уделялось должного внимания, поскольку считалось, что культура ранее выращивалась в более жарком климате, и этот фактор значительно снижать ее продуктивность не может. Анализ урожайности риса в период с 1961 по 2000 гг., проведенный В.Д. Агарковым и А.И. Касьяновым (2002), показал связь температуры воздуха во второй–третьей декадах июня (время формирования конуса нарастания у большей части посевов риса) с величиной урожая. Было отмечено, что превышение температуры воздуха в этот период на 1,4–2,2 °С приводит к снижению урожая. Изучение межсортовой вариабельности по устойчивости к высоким температурам, проведенное на 30 сортах отечественной селекции, показало, что большая их часть достоверно снижает продуктивность при воздействии высоких температур (Гончарова и др., 2006). При постоянной дневной температуре 35 °С в фазу цветения (ночные температуры –

20–22 °С) продуктивность практически всех изучаемых образцов снизилась. Однако реакция сортов на изменение температуры была различной. В среднем пустозерность сортов повысилась на 35,8 %. У 7 сортов она была выше 90 %. Повышение пустозерности сопровождалось снижением массы 1000 зерен. В среднем снижение массы 1000 зерен при повышении температуры составило 20,6 % (в зависимости от сорта от 2 до 48 %). Масса зерна главной метелки у всех сортов снизилась по сравнению с контролем в среднем на 62,1 % (в зависимости от сорта от 98 % до 16 %). Несколько сортов снизили продуктивность главной метелки менее чем на 50 % (Гончарова, 2006).

Как показали исследования, время воздействия стресса значительно изменяет не только интенсивность, но и направление его воздействия. Так, при действии стресса в фазы «кущение–выметывание», «выметывание–созревание» продуктивность растения снижалась, причем в фазу цветения воздействие было максимальным. При возрастании температуры с 25 °С до 35 °С в фазу кущения снизились масса главной метелки, ее длина, количество заложённых колосков, количество выполненных колосков. Однако основное влияние изучаемый фактор оказал на признак «продуктивное кущение», а вместе с тем и на «массу зерна с растения». Так, количество продуктивных стеблей возросло от $1,71 \pm 0,04$ шт. при температуре 35 °С до $2,4 \pm 0,04$ шт. при температуре 20 °С. Влияние стресса в начальные фазы роста оказывало «закаливающее» воздействие на образцы (Гончарова, 2007).

Материалы и методы

Наследование устойчивости к признаку изучали в 2005–2008 гг. на четырех сортах риса (*Oryza sativa* L.) отечественной селекции (Хазар, Лиман, Снежинка, Изумруд), а также в первом поколении пяти гибридных комбинациях между ними. Растения выращивали на вегетационной площадке до фазы «выметывание», в сосудах по 10 растений на сосуд, 20 растений на вариант опыта. В изучаемую фазу сосуды заносили в камеры искусственного климата с температурами 25 и 35 °С, ночные температуры в обеих камерах совпадали: 20–22 °С. В анализ

брали только метелки главного побега, которые до начала опыта помечались ленточками.

Результаты исследования

Изучение внутрисортовой вариабельности позволило выделить несколько растений в популяциях сортов риса, различающихся по устойчивости к высоким температурам. В фазу цветения устойчивые и неустойчивые линии помещались в камеру на 10 дней, созревание линий происходило на вегетационной площадке. Биометрический анализ данных устойчивых и неустойчивых линий сортов показал их достоверные различия по реакции на воздействие стрессового фактора. Для выделенных по устойчивости к фактору линий показано сохранение признака в последующих поколениях (табл. 1). Средняя пустозерность линий, выделенных в сорте Лиман, составила у устойчивых $61,9 \pm 7,2$, у неустойчивых – $86,4 \pm 3,1$; у линий, выделенных в сорте Изумруд, составила у устойчивых $53,8 \pm 6,5$, у неустойчивых $80,8 \pm 5,9$; у линий, выделенных в сорте Хазар, составила у устойчивых $57,3 \pm 3,8$, у неустойчивых $80,9 \pm 7,6$. Гибридизация более устойчивых линий сорта приводит к получению более устойчивого гибрида (табл. 2 и 3). Так, при скрещивании устойчивых родительских форм в комбинации Хазар/Изумруд средняя пустозерность гибридов F_1 составила $47,4 \pm 5,9$, у неустойчивых – $86,3 \pm 4,7$; у устойчивых родительских форм в

Таблица 1

Различия по признаку «высокая или низкая пустозерность» при воздействии высоких температур (среднее значение признака по линиям сорта)

Образец	Характеристика родительских форм	Средняя пустозерность линии	Ошибка средней
Лиман	неустойчивые	86,4	3,1
Лиман	устойчивые	61,9	7,2
Изумруд	неустойчивые	80,8	5,9
Изумруд	устойчивые	53,8	6,5
Хазар	неустойчивые	80,9	7,6
Хазар	устойчивые	57,3	3,8

Таблица 2

Различия по признаку «высокая или низкая пустозерность» при воздействии высоких температур в гибридных комбинациях с использованием устойчивых и неустойчивых родительских форм (среднее значение признака по гибридной комбинации)

Гибридная комбинация	Характеристика родительских форм	Средняя пусто-зерность линии	Ошибка средней
Хазар/Изумруд	неустойчивые	86,3	4,7
Хазар/Изумруд	устойчивые	47,4	5,9
Изумруд/Хазар	устойчивые	50,1	5,9
Изумруд/Хазар	неустойчивые	78,2	4,6
Снежинка/Хазар	устойчивые	54,9	4,5
Снежинка/Хазар	неустойчивые	85,5	7,3

комбинации Изумруд/Хазар средняя пустозерность гибридов составила $50,1 \pm 5,9$, у неустойчивых $78,2 \pm 4,6$; у устойчивых родительских форм в комбинации Снежинка/Хазар средняя пустозерность гибридов составила $54,9 \pm 4,5$, у неустойчивых $85,5 \pm 7,3$; при скрещивании устойчивых родительских форм в комбинации Изумруд/Лиман средняя пустозерность гибридов составила $59,7 \pm 5,4$, у неустойчивых $74,9 \pm 3,6$.

Установлено влияние материнского эффекта на устойчивость гибрида к воздействию высокой температуры (табл. 4).

При гибридизации более устойчивого сорта Лиман (в качестве материнской формы) при опылении его менее устойчивым сортом Хазар полученные гибриды более устойчивы к стрессовому фактору: средняя пустозерность гибридов составила $39,9 \pm 8,1$; в обратной комбинации при гибридизации менее устойчивого сорта Хазар (в качестве материнской формы) при опылении его более устойчивым сортом получены гибриды, средняя пустозерность которых составила $74,5 \pm 10,1$. Следовательно, в качестве материнской формы при гибридизации необходимо брать более устойчивый образец.

Таблица 3

Варьирование признака «высокая или низкая пустозерность» при воздействии высоких температур в гибридных комбинациях при использовании устойчивых и неустойчивых родительских форм

Гибридная комбинация	Характеристика родительских форм	Средняя пусто-зерность линии	Ошибка средней
Хазар/Изумруд	устойчивые	38,4	5,1
Хазар/Изумруд	устойчивые	44,2	3,9
Хазар/Изумруд	устойчивые	59,7	8,6
Хазар/Изумруд	неустойчивые	84,1	4,5
Хазар/Изумруд	неустойчивые	83,9	5,9
Хазар/Изумруд	неустойчивые	91,0	3,8
Изумруд/Хазар	устойчивые	51,0	4,2
Изумруд/Хазар	устойчивые	49,0	7,6
Изумруд/Хазар	неустойчивые	62,8	5,8
Изумруд/Хазар	неустойчивые	93,2	3,3
Снежинка/Хазар	устойчивые	54,9	4,5
Снежинка/Хазар	неустойчивые	86,6	8,9
Снежинка/Хазар	неустойчивые	86,6	7,3
Снежинка/Хазар	неустойчивые	83,2	5,8
Изумруд/Лиман	неустойчивые	74,9	3,6
Изумруд/Лиман	устойчивые	59,7	5,4

Выводы

1. Выявлен межсортовой и внутрисортовой полиморфизм по признаку «устойчивость к высоким температурам».

2. Анализ по признаку «высокая или низкая пустозерность» при воздействии высоких температур в последующих поколениях (среднее значение признака по линиям сорта) показал сохранение признака.

3. Гибридизация более устойчивых линий сорта приводит к получению более устойчивого гибрида.

4. Установлено влияние материнского эффекта на устойчивость гибрида к воздействию высокой температуры.

Таблица 4
Влияние материнского эффекта
на устойчивость гибрида
к воздействию высокой температуры

Характеристика родительских линий	Гибридная комбинация	Среднее значение по признаку «пустозерность» при высоких температурах	Ошибка средней
Н/Н	Хазар/Лиман	77,1	5,7
Н/У	Хазар/Лиман	72,4	8,6
У/У	Хазар/Лиман	31,6	5,3
У/Н	Хазар/Лиман	74,5	10,1
	Среднее значение	63,9	7,4
Н/Н	Лиман/Хазар	46,5	6,1
Н/У	Лиман/Хазар	42,0	8,4
У/Н	Лиман/Хазар	41,2	8,7
У/У	Лиман/Хазар	29,7	9,2
	Среднее значение	39,9	8,1

* Н – неустойчивая; У – устойчивая.

Литература

Агарков В.Д., Касьянов А.И. К обоснованию высоких и низких урожаев риса // Рисоводство. 2002. № 1. С. 25–30.

Гончарова Ю.К. Влияние температур на продуктивность риса // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ресурсосберегающего производства и переработки экологически чистой сельскохозяйственной продукции». 2006. С. 65–67.

Гончарова Ю.К., Харитонов Е.М., Ковалев В.С. и др. Физиологические аспекты влияния высоких температур на продуктивность риса // Матер. Междунар. науч. конф. «Устойчивое производство риса: настоящее и перспективы». 2006. С. 277–235.

Гончарова Ю.К. Внутрисортовая вариабельность по признаку «устойчивость к высоким температурам» у риса // Матер. 7 Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их

использования». Пушино, 2007. С. 71–73.

Крупнов В.А., Германцев Л.А. Влияние температуры воздуха на продуктивность яровой пшеницы в зоне каштановых почв Поволжья // Вестн. Российской Академии сельскохозяйственной наук. 2001. № 2. С. 33–35.

Левицкая Н.Г., Шаталова О.В., Курдюков Ю.Ф. Влияние глобального потепления климата на величину его биохимического потенциала в Поволжье // Адаптивные технологии производства качественного зерна в засушливом Поволжье. Саратов, 2004. С. 83.

Мусяенко Н.Н., Капля А., Оканенко А. и др. Жаростойкость и продуктивность озимой пшеницы. Киев, 1985. 23 с.

Пташкин В.В. Влияние внешних условий на структуру урожая риса: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Краснодар, 1970. 33 с.

Atkin O.K., Tjoelker M.G. Thermal acclimation and dynamic response of plant respiration to temperature // Trends Plant Sci. 2003. V. 8. P. 343–351.

De Costa W. Prediction of the effects of elevated CO₂ and temperature on irrigated rice yields in the low-country dry zone of Sri Lanka using a process-based simulation model // J. Nat. Sci. Found. Sri Lanka. 2000. V. 28. № 3. С. 165–184.

Makoto A., Hiroyuki S., Ikuo A., Masahiro Y. Genetical studies on germination of seed and seedling establishment for breeding of improved rice varieties suitable for direct seeding culture JARQ // Jap. Agr. Res. Quart. 2004. V. 38. № 1. S. 1–5.

Mackill D.J., Coffman W.R., Rutger J.N. Pollen shedding and combining ability for high temperature tolerance in rice // Crop Sci. 1982. № 22. P. 730–733.

Matsunaga K., Sasaki T., Okamoto E. Cool weather resistance at the booting stage in Japanese upland rice // Bull. Tohoku Branch. Crop Sci. Soc. 1986. V. 29. P. 39–40.

Satake T., Yoshida S. High temperature-induced sterility in Indica rice in the flowering stage // Japan J. Crop Sci. 1978. № 47. P. 6–17.

Saini R., Aspinall S. Genetic analysis of high temperature resistance in rice // Crop Prot. 1982. P. 289–297.

Tashiro T., Wardlaw N. Studies of high temperature resistance in rice // Crop Sci. Soc. 1990. V. 39. P. 46–49.

INHERITANCE OF HEAT RESISTANCE IN RICE

Y.K. Goncharova

All-Russian Rice Research Institute (ARRRI), Belozerno Village, Krasnodar, Russia,
e-mail: serggontchar@mail.ru

Summary

Studies of 25 Russian rice varieties have shown that the percentage of sterile spikelets increases at an elevated temperature (35 °C) to 35,8 % on the average, reaching 80 % in some samples. The spikelet sterility is accompanied by decrease in 1000 grains weight 20,6 % on the average. This decrease varied among rice varieties from 2 to 48 %. The grain weight in the main panicle of all varieties decreased as compared to control by 62,1 % on the average: 16 to 98 %. Some varieties were heat-tolerant with regard to all traits under study, whereas only few traits were heat-insensitive in others. The effect of cytoplasmic DNA on the inheritance of heat tolerance has been investigated.

Key word: rice, tolerance, genetics, heat, cytoplasmic factors.