

УДК 575.001.893:633.111.1:575.222.7

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ПРОДУКТИВНОСТИ КОЛОСА У ГИБРИДОВ F₂, ПОЛУЧЕННЫХ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ НОВОСИБИРСКАЯ 67, САРАТОВСКАЯ 29, PUZA-4 С МНОГОЦВЕТКОВОЙ ЛИНИЕЙ SKLE 123-09

© 2014 г. В.С. Арбузова¹, Т.Т. Ефремова¹, П. Мартинек²,
Е.В. Чуманова¹, О.Б. Добровольская¹

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: arbuzova@bionet.nsc.ru;

² Agrotest, Agricultural Testing, Advisory Services and Research, Ltd.,
Kroměříž, Czech Republic

Поступила в редакцию 19 сентября 2014 г. Принята к публикации 23 октября 2014 г.

Оценивались параметры продуктивности колоса у растений популяций F₂, полученных от скрещивания сортов Новосибирская 67, Саратовская 29 и Puza-4 с образцом Skle 123-09, характеризующимся «многоцветковостью». Показано, что линия Skle 123-09 по плотности колоса достоверно отличается от изученных сортов; по длине колоса и числу колосков в колосе достоверных различий не обнаружено. Двухфакторный дисперсионный анализ гибридов F₂ показал, что основная доля изменчивости признака «длина колоса» определялась главным образом генотипической средой и взаимодействием факторов «генотип × среда». На изменчивость признака «число колосков колоса» основное влияние оказывали условия среды. Особенно это касается сортов Саратовская 29 и Puza-4, которые были созданы для засухоустойчивых зон возделывания. На изменчивость результирующего признака «плотность колоса» оказывают влияние условия среды, генотип и взаимодействие обоих факторов «генотип × среда». В результате проведенной оценки среди растений популяции F₂ были выделены формы, обладающие веерообразными колосками и высокой озерненностью, типичные для Skle 123-09, и имеющие наилучшие показатели других признаков колоса. Отобранные растения будут использованы для закрепления признака «многоцветковость» в родительских сортах.

Ключевые слова: мягкая пшеница, «многоцветковая» линия, признаки продуктивности колоса, генетический анализ гибридов второго поколения, дисперсионный анализ.

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является важнейшей зерновой культурой, которая играет ключевую роль в обеспечении продовольственной безопасности, независимости и благосостояния страны (Вавилов, 1935; Жученко, 2004). Поэтому повышение урожайности пшеницы по-прежнему остается приоритетной задачей для многих отраслей генетики и селекции (Жученко, 2004; Godfray *et al.*, 2010; Reynolds *et al.*, 2011). В связи с этим особую актуальность имеют поиск и создание новых источников разнообразного исходного

материала, сочетающего в себе высокую продуктивность и оптимально адаптированного к местным природно-климатическим условиям, а также изучение его генетического потенциала и использование новых подходов, позволяющих выявлять перспективные для селекции формы. Для этого в исследовании привлекаются местные образцы и сородичи пшеницы, обладающие повышенной продуктивностью колоса (Вавилов, 1935; Martinek, Bednar, 1988, 2001; Jiang *et al.*, 1994; Martinek, 1994; Мережко, 1994; Li, Zhao, 2000; Dobrovolskaya *et al.*, 2009).

Для пшеницы одним из основных элементов структуры урожая является продуктивность отдельного колоса или масса зерна с колоса. Но эта составляющая урожая является обобщенным показателем, на который влияют другие элементы продуктивности (длина колоса, плотность колоса, число колосков в колосе, число зерен в колосе, масса 1-й зерновки) (Вавилов, 1935; Филипченко, 1934; Hucl, Fowler, 1992; Ma *et al.*, 2007). Поэтому необходим детальный анализ отдельных элементов продуктивности колоса для целенаправленного влияния на формирование структуры урожая в изменяющихся почвенных, агрономических и климатических условиях (Лелли, 1980; Börner *et al.*, 2002; Zheng *et al.*, 2010; Morgounov *et al.*, 2013). Кроме того, на урожай пшеницы влияют развитие соцветий колоса, количество цветков в соцветии, рост меристемы колоса и фертильность колоса (Куперман, 1953; Лутова и др., 2010; Sreenivasulu, Schnurbusch, 2012).

У мягкой пшеницы колоски многоцветковые и содержат до 3–5 цветков. На ранних фазах формирования колоса в колоске закладывается до 8–9 зачатков цветков, но после развития первых 2–4 цветков остальные вышерасположенные цветки перестают расти (Куперман, 1953; Дорофеев, 1979; Лутова и др., 2010). Однако описаны сорта и линии мягкой пшеницы, имеющие до 5–6 фертильных цветков в колоске (Martinek, Bednar, 1988, 2001; Martinek, 1994). Интересно, что среди представителей рода *Triticum* L. была обнаружена уникальная форма, обладающая повышенной многоцветковостью, у которой каждый колосок имеет четыре колосковые чешуи (по две справа и слева) и при благоприятных условиях в колоске может сформироваться до 26 фертильных цветков (Острейко, 1959).

Как правило, максимальное количество зерен (до четырех) формируется в колосках в средней части колоса, а на верхушке и основании колоса в колосках по две зерновки. Считается, что 25–35 зерен в колосе могут обеспечить урожайность до 30–50 ц/га (Носатовский, 1965; Жученко, 2004). При увеличении до 70 зерновок в одном колосе можно удвоить продуктивность растений. Некоторые исследователи считают, что использование в скрещиваниях уникальных форм, имеющих большое число колосков,

цветков и зерен, может быть одним из путей повышения урожайности пшеницы (Martinek, Bednar, 1988, 2001; Hucl, Fowler, 1992; Martinek, 1994; Li, Zhao, 2000; Aliyeva, Aminov, 2011; Sreenivasulu, Schnurbusch, 2012). В этом отношении признак многоцветковости практически не изучен и отсутствуют данные о влиянии многоцветковости на признаки продуктивности колоса и характер их наследования. Поэтому весьма актуальным является изучение новых источников многоцветковости и их генетических характеристик.

Целью данной работы была оценка параметров продуктивности колоса (длина колоса, плотность колоса, число колосков колоса) у растений популяций F_2 мягкой пшеницы, полученных с использованием многоцветковой линии Skle 123-09, для выделения перспективных образцов, обладающих повышенной озерненностью колоса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве сортов-реципиентов использовали яровые сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29), Новосибирская 67 (Н67) и индийский сорт Puza-4 (Р-4). В одном колоске сортов С29 и Н67, как правило, завязывается 3–4 зерна. Сорт Р-4 характеризуется повышенной массой 1000 зерен (до 44 г), но низкой фертильностью, в колоске завязывается всего 2 зерна. Донором послужила «многоцветковая» линия Skle 123-09. Колосок этой пшеницы имеет веерообразную форму с 5, иногда 6 фертильными цветками в колоске. Линия Skle 123-09 получена д-ром П. Мартинеком (Agrotest Fyto Ltd., Kromeriz, Czech Republic) при самоопылении и последующем отборе образца формы «многоколосковой» мягкой пшеницы, передана в Agrotest Fyto Ltd. д-ром Wang Tao без детального описания происхождения.

Сорта-реципиенты (Н67, С29, Р-4) скрещивали с «многоцветковой» линией Skle 123-09 для получения гибридных популяций F_2 , которые использовали для оценки элементов продуктивности колоса. Семена, использованные в двулетних опытах, были одной репродукции как для контроля, так и для каждой гибридной популяции F_2 . Посев производили 24 мая в 2010 г. и 19 мая в 2011 г. вручную на опытном

поле ИЦиГ СО РАН в трехкратной повторности. В первый год предшественником был пар, во второй – горох. Гибридные популяции F_2 , сорта-реципиенты и многоцветковую линию Skle 123-09 сеяли на делянках шириной 1 м по 20 зерен в рядке. В посев брали не менее 160 гибридных зерен из каждой популяции и по 60 зерен родительских сортов. Уборку проводили вручную. Для структурного анализа признаков продуктивности колоса срезали 25 лучших колосьев родительских сортов и 50 случайно отобранных колосьев из каждой гибридной популяции F_2 .

Анализировали следующие элементы структуры урожая: длину колоса (ДК), число колосков колоса (ЧКК), плотность колоса. Плотность колоса (D – индекс плотности) рассчитывали по формуле: $D = (A - 1) \times 10 / B$, где: $(A - 1)$ – число колосков колоса без верхушечного колоска; B – длина стержня колоса (Якубцинер, 1976).

Для оценки значимости различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали критерий Стьюдента (Рокицкий, 1974). Двухфакторный дисперсионный анализ проводили с использованием

программы SNEDECOR 5.61 (www.odsoft.narod.ru).

Основные метеоусловия вегетационных периодов 2010 и 2011 гг., прохождение фаз развития и этапов органогенеза пшеницы представлены на рис. 1. Сравнение средних температур обеих вегетаций со среднемноголетней показало мало отличий, только в условиях 2011 г. июнь был на 3 °С теплее и июль на 2 °С холоднее. По количеству выпавших осадков 2010 г. оказался засушливым в июне и августе. В 2011 г. на протяжении всей вегетации отмечалась нехватка влаги (от 8,5 мм в мае и до 17,9 мм в августе), особенно во 2-й декаде июня (0 мм) и июля (13 мм) (рис. 1), что непосредственно повлияло на формирование изученных признаков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предыдущими исследованиями показано, что увеличение числа зерен в колосе увеличивает урожай (Вавилов, 1935; Писарев, 1964; Лукьяненко, 1973; Feil, 1992; Wang *et al.*, 2002; Цильке, 2003; Green *et al.*, 2012). Кроме того, исследователи сообщают о зависимости уро-

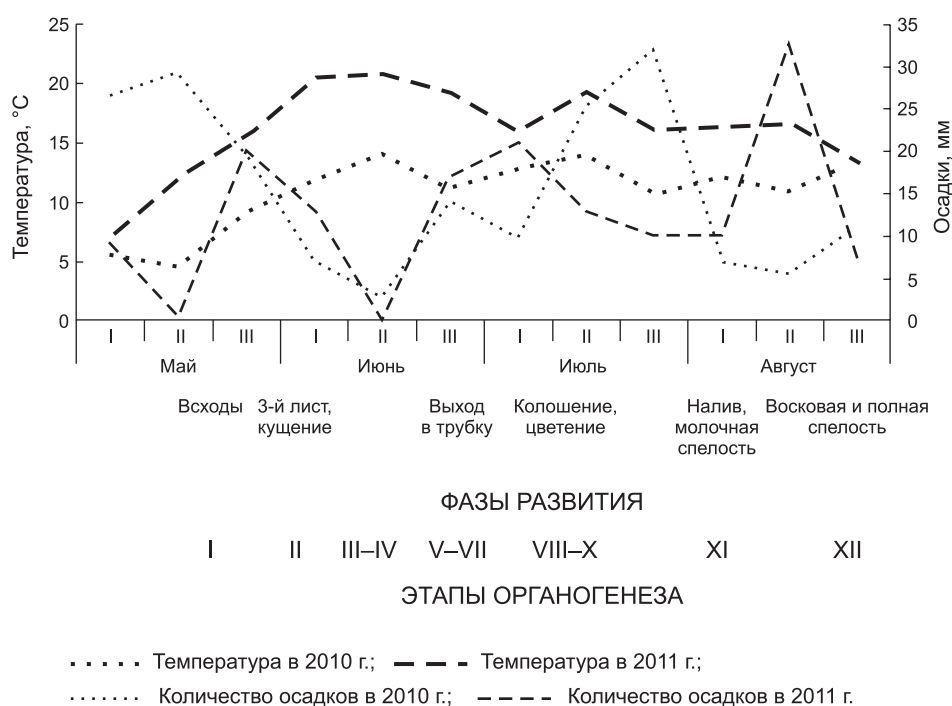


Рис. 1. Основные метеоусловия вегетационных периодов 2010 и 2011 гг. и прохождение фаз развития и этапов органогенеза пшеницы.

жайности пшеницы от числа зерен в колоске (Вавилов, 1935; Арбузова, Майстренко, 1986; Feil, 1992; Цильке, 2003) и массы зерна с колоса (McNeal *et al.*, 1978; Дорофеев, 1987; Wang *et al.*, 2002; Цильке, 2003). На основании этих исследований можно предположить, что многоцветковость должна представлять интерес для селекционеров, так как она непосредственно влияет на число зерен в колоске. Так, показано, что многоцветковая линия Skle 123-09 имеет высокие показатели элементов структуры урожая (число зерен в колосе, плотность колоса, озерненность колоска, масса зерна колоса) (Арбузова. Неопубл. данные).

В табл. 1 представлены средние показатели изученных признаков исходных сортов за два года. Многоцветковая форма Skle 123-09 по признаку ДК имела достоверные различия только с сортом Н67. По ЧКК изученные сорта и линия Skle 123-09 практически не отличались, кроме

сорта Р-4 в 2010 г. По признаку плотности колоса форма Skle 123-09 была достоверно выше остальных сортов в 2010 г.

Размах изменчивости признака ДК у гибридов F_2 представлен в табл. 2. Распределения значений признака ДК у гибридов F_2 , как правило, находились в диапазоне изменчивости родительских форм. В условиях острой засухи в популяциях F_2 (Н67, Р-4 × Skle 123-09) были обнаружены растения с ДК, равной 13,4 см. Надо сказать, что в условиях обеих вегетаций, как правило, доминировали или средние значения признака, или же они были смещены в сторону наибольших значений. Эти результаты свидетельствуют о появлении трансгрессивных форм, например, в комбинации (Р-4 × Skle 123-09, 2010 г.) (рис. 2, а).

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа гибридов F_2 выяснили, что основная доля изменчивости признака ДК

Таблица 1

Значения показателей изученных признаков у родительских сортов

Признак	Год	Н67	С29	Р-4	Skle 123-09
ДК, см	2010	9,38 ± 0,81*	8,35 ± 0,52	7,43 ± 0,60	7,54 ± 0,66
	2011	8,67 ± 0,57**	6,92 ± 0,64	6,73 ± 0,52	6,79 ± 0,48
ЧКК, шт.	2010	14,92 ± 1,19	13,80 ± 1,12	11,63 ± 0,92***	15,28 ± 0,99
	2011	14,78 ± 1,35	12,26 ± 0,93	14,35 ± 1,35	13,40 ± 1,17
Плотность колоса (D)	2010	15,93 ± 1,13**	16,54 ± 1,18*	15,69 ± 1,24**	20,23 ± 1,36
	2011	16,88 ± 1,17*	17,80 ± 1,45	21,32 ± 1,19	21,10 ± 1,90

* $P \leq 0,05$; ** $0,05 \leq P \leq 0,01$; *** $0,01 \leq P \leq 0,001$.

Таблица 2

Средние значения (M) элементов продуктивности колоса и размах изменчивости признаков у гибридов F_2 (С29, Н67, Р-4 × Skle 123-09) в сравнении с формой Skle 123-09. Новосибирск, 2010 и 2011 гг.

Признак	Год	Skle 123-09		F_2 (С29 × Skle 123-09)		F_2 (Н67 × Skle 123-09)		F_2 (Р-4 × Skle 123-09)	
		M ± m	min-max	M ± m	min-max	M ± m	min-max	M ± m	min-max
ДК, см	2010	7,5 ± 0,6	6,2–8,4	7,6 ± 1,2	4,5–10,4	7,5 ± 1,1	4,5–11,4	7,6 ± 1,3	5,5–11,4
	2011	6,8 ± 0,5	5,7–8,0	8,3 ± 1,3	4,5–11,4	8,8 ± 1,1*	4,5–13,4	8,3 ± 1,5	5,5–13,4
ЧКК, шт	2010	15,3 ± 1,0	13,7–16,4	15,2 ± 2,6	10,5–24,4	15,2 ± 2,0	10,5–22,4	14,7 ± 2,7	8,5–22,4
	2011	13,4 ± 1,2	12,5–16,5	14,2 ± 2,6	6,5–20,4	15,4 ± 2,3	8,5–24,4	11,1 ± 2,6	8,5–24,4
D	2010	20,2 ± 1,3	19,3–24,0	20,2 ± 2,2	15,5–27,4	20,6 ± 2,4	15,5–29,4	19,5 ± 2,8	11,5–27,4
	2011	21,1 ± 1,9	19,5–25,0	17,0 ± 2,0	11,5–21,4	17,4 ± 2,3	11,5–25,5	17,2 ± 2,3	11,5–25,5

* $P \leq 0,05$.

определялась в равных долях генотипом и взаимодействием факторов «генотип × год» (43,5 %) в комбинации (P-4 × Skle 123-09). Надо сказать, что условия года никак не влияли на выраженность признака для всех трех комбинаций. Основная доля изменчивости признака ДК зависит от генотипа в популяции F_2 (C29 × Skle 123-09) на 45,7 % и в популяции F_2 (H67 × Skle 123-09) на 47,1 %, а взаимодействие «генотип × год» на 39,5 % и 36 % соответственно (табл. 3).

Признак «длина колоса», как известно, детерминируется многими генами, локализованными почти во всех хромосомах пшеницы

(Sears, 1954; Ригин, 1971; Лелли, 1980; Арбузова, Майстренко, 1986; Цильке, 2003; Pestsova *et al.*, 2006). Так, изучение моносомных серий сортов пшеницы C29 и Диамант I показало, что в моносомном состоянии практически все хромосомы участвуют в детерминации длины колоса и эффекты моносомии в значительной степени модифицируются условиями внешней среды (Арбузова, Майстренко, 1986). По данным Морис (Morris, 1974), гены, детерминирующие ДК, найдены на хромосомах 2A, 3A, 4A, 1B, 2B, 3B, 4B, 5B. Другие исследователи локализовали 9 хромосом – 3A, 3B, 3D, 4B, 4D, 5A, 5B, 5D, 6D, контролирующих длину колоса (Ауземус и др., 1970; Цильке Р.А., Цильке И.А., 1973, 1974, 1976).

В настоящее время для анализа агрономических и хозяйственно ценных признаков применяют молекулярно-генетические подходы, в том числе картирование локусов количественных признаков (QTL). По литературным данным, основные локусы, определяющие проявление длины колоса мягкой пшеницы, расположены в хромосомах 1B, 4A, 5A и 5D (Kato *et al.*, 2000; Vцrner *et al.*, 2002; Sourdille *et al.*, 2003; Marza *et al.*, 2006; Pestsova *et al.*, 2006). Для признака «длина колоса» было найдено 9 основных QTL, причем 8 из них располагались на хромосоме 4A, а один – на 5A (Чесноков и др., 2012).

В продуктивности колоса базисным показателем является ЧКК, поскольку этот элемент структуры урожая закладывается и формируется одним из первых, и чем больше колосков в колосе, тем он выше. Родительские линии по признаку ЧКК имели незначительные различия. Анализ гибридов F_2 позволил выявить ряд закономерностей в наследовании этого признака. При скрещивании образцов с одинаковым проявлением признака наблюдали доминирование больших значений признака среди гибридов F_2 . Кривые распределения гибридов были смещены в сторону наибольших значений признака, что также указывает на появление новых трансгрессивных форм, например у гибридов F_2 (C29 × Skle 123-09, 2010 г.) (рис. 2, б). Поэтому форму Skle 123-09 можно использовать в скрещивании при отборе на увеличение ЧКК. По нашим данным, в условиях 2010 г. были обнаружены растения с 24 колосками в колосе у F_2 (C29 × Skle 123-09) и с 22 у F_2 (H67, P-4 × Skle 123-09)

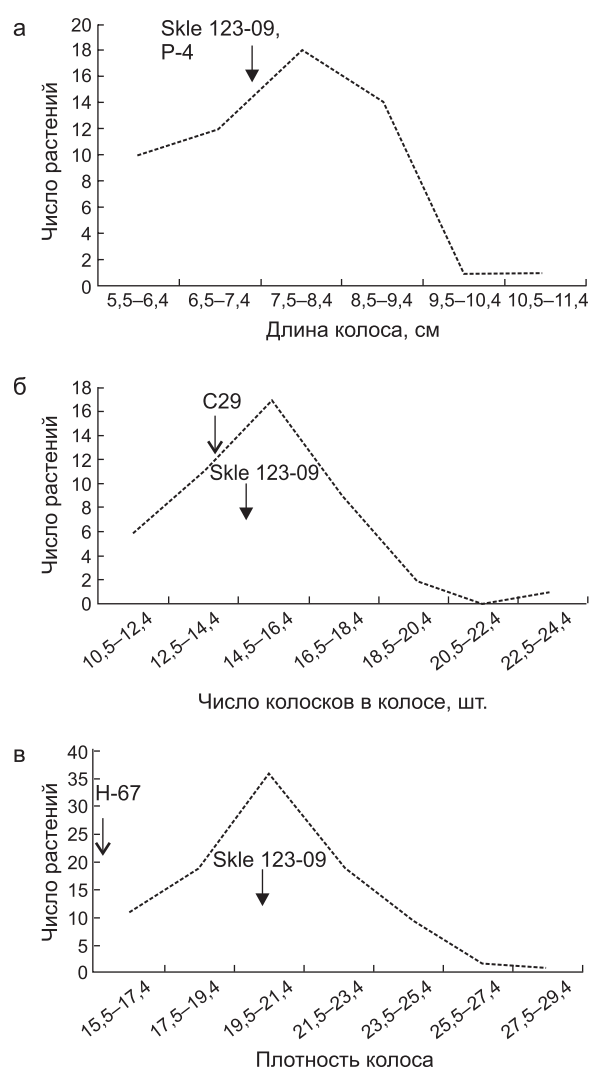


Рис. 2. Распределение показателей продуктивности колоса у растений гибридных популяций F_2 .

а – P-4 × Skle 123-09; б – C29 × Skle 123-09; в – H67 × Skle 123-09. Средние значения признаков родительских сортов указаны стрелками, Новосибирск, 2010.

Таблица 3

Двухфакторный дисперсионный анализ гибридов F₂ мягкой пшеницы по признакам продуктивности колоса

Изменчивость	C29 × Skle 123-09, длина колоса					H67 × Skle 123-09, длина колоса					P-4 × Skle 123-09, длина колоса						
	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий	Вероятность	Сумма квадратов, S	Степени свободы, df	Средний квадрат, mS	Доля вариации, V, %	F-критерий
Общая	3,198	7	0,457	100		4,600	7	0,657	100		2,720	7	0,389	100			
Фактор А (год)	0,004	1	0,004	0,13	0,0346	0,86149	0,180	0,180	3,91	1,7143	0,26057	0,000	0,000	0,00	0,0000		1,00000
Фактор В (генотип)	1,462	1	1,462	45,71	12,491	0,02414*	2,000	2,000	43,48	19,048	0,01202*	1,280	1,280	47,06	11,130	0,02894*	
Взаимодействие АВ	1,264	1	1,264	39,52	10,799	0,03032*	2,000	2,000	43,48	19,048	0,01202*	0,980	0,980	36,03	8,5217	0,04328*	
Случайные факторы	0,468	4	0,117	14,64		0,420	4	0,105	9,13		0,460	4	0,115	16,91			
	C29 × Skle 123-09, число колосков колоса					H67 × Skle 123-09, число колосков колоса					P-4 × Skle 123-09, число колосков колоса						
Общая	5,115	7	0,731	100		5,655	7	0,657	100		4,175	7	0,596	100			
Фактор А (год)	4,205	1	4,205	82,21	64,692	0,00130*	1,445	1,445	25,55	28,900	0,00578*	3,125	1	3,125	74,85	62,500	0,00138*
Фактор В (генотип)	0,245	1	0,245	4,79	3,7692	0,12417	1,805	1,805	31,92	36,100	0,00386*	0,005	1	0,005	0,12	0,1000	0,76765
Взаимодействие АВ	0,405	1	0,405	7,92	6,2308	0,06704	2,205	2,205	39,99	44,100	0,00267*	0,845	1	0,845	20,24	16,900	0,01472*
Случайные факторы	0,260	4	0,065	5,08		0,200	4	0,105	3,54		0,460	4	0,050	4,79			
	C29 × Skle 123-09, плотность колоса					H67 × Skle 123-09, плотность колоса					P-4 × Skle 123-09, плотность колоса						
Общая	18,880	7	2,697	100		16,855	7	2,408	100		17,055	7	2,436	100			
Фактор А (год)	2,420	1	2,420	12,82	21,044	0,01013*	2,645	2,645	15,69	29,389	0,00561*	0,845	1	0,845	4,95	9,3889	0,03751*
Фактор В (генотип)	8,000	1	8,000	42,37	69,565	0,00113*	5,445	5,445	32,30	60,500	0,00147*	11,045	1	11,045	64,76	122,72	0,00038*
Взаимодействие АВ	8,000	1	8,000	42,37	69,565	0,00113*	8,405	8,405	49,87	93,389	0,00064*	4,805	1	4,805	28,17	53,389	0,00187*
Случайные факторы	0,460	4	0,115	2,44		0,360	4	0,090	2,14		0,360	4	0,090	2,11			

* Достоверно при $p < 0,05$.

(табл. 2). В засушливом 2011 г. картина была несколько иная. Так, у гибридов F_2 (C29 \times Skle 123-09) были выявлены формы только с 20 колосками в колосе, у растений F_2 (H67, P-4 \times Skle 123-09) – и с 24 колосками. Результаты двухфакторного анализа гибридов F_2 указывают на то, что изменчивость признака ЧКК значительно зависит от условий выращивания во всех комбинациях: на 82,2 % в F_2 (C29 \times Skle 123-09), на 74,9 % в F_2 (P-4 \times Skle 123-09) и на 25,6 % в F_2 (H67 \times Skle 123-09). В первом случае генотип и взаимодействие «генотип \times год» достоверно не влияли на выраженность ЧКК, генотип также достоверно не влиял и в комбинации F_2 (P-4 \times Skle 123-09), но взаимодействовал со средой на 20,4 % (табл. 3). Вероятно, это связано с тем, что сорта C29 и P-4 были созданы для засухоустойчивых зон возделывания.

По литературным данным, почти все хромосомы в разной степени влияют на ЧКК. Так, Моррис (Morris, 1974) методом моносомного анализа показала, что гены, детерминирующие ЧКК, локализованы в хромосомах 5A, 6A, 1B, 4B, 6B, 7B и 7D. По другим данным, ЧКК контролируется генами, расположенными во всех хромосомах, кроме 4A, 2B, 6D (Ауземус и др., 1970; Цильке Р.А., Цильке И.А., 1973, 1974, 1976). Установлено, что главные QTL признака ЧКК локализованы на хромосомах 4A и 5A, а минорные – на 2A, 3B и 7A (Araki *et al.*, 1999; Pestsova *et al.*, 2006; Чесноков и др., 2012).

Как было отмечено ранее, «плотность колоса» – это результирующий признак, зависящий от ДК и ЧКК. В нашем исследовании по данному признаку выделяется многоцветковая линия Skle 123-09, которая имеет плотный колос с индексом плотности, равным 20–21 в оба года изучения (табл. 1). Максимальное проявление признака наблюдали в 2011 г., когда отдельные растения Skle 123-09 имели индекс плотности 25 (табл. 2). Среди гибридов в популяциях F_2 были обнаружены отдельные растения с плотностью большей, чем у Skle 123-09. В условиях 2010 г. в популяциях F_2 (C29, H67, P-4 \times Skle 123-09) по признаку D выделялись растения с индексом плотности колоса 27 и 29 соответственно (табл. 2). Конфигурации распределения признака у гибридов F_2 находились в диапазоне изменчивости родительских форм и были смещены в сторону увеличения призна-

ка, что указывает на доминирование большего значения признака, например, у гибридов F_2 (H67 \times Skle 123-09, 2010 г.) (рис. 2, в). По нашему мнению, растения с более высоким индексом плотности, чем у формы Skle 123-09, могут являться исходным материалом для отбора, направленного на увеличение плотности колоса. При оценке доли влияния факторов показано, что на изменчивость признака «плотность колоса» у гибридов F_2 наименьшее, но достоверное, влияние оказывают условия среды (12,8, 15,7 и 5 %), а генотипический фон и взаимодействие «генотип \times год» показали наибольший эффект (табл. 3).

Таким образом, в результате скрещивания сортов H67, C29 и P-4 с линией Skle 123-09 наблюдали появление трансгрессивных форм по изученным признакам. Это может свидетельствовать о том, что в детерминации признаков ДК, ЧКК и D играют значительную роль гены не только с аддитивным действием. Так, изменчивость признаков ЧКК и D в основном обусловлена генотипом и средой, а признака ДК – генотипом и взаимодействием «генотип \times год». Оценка гибридов F_2 позволила выявить гибридные комбинации с комплексом положительных признаков продуктивности. Многоцветковую форму Skle 123-09 можно использовать в скрещиваниях при отборе на увеличение плотности колоса и числа колосков в колосе.

Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта VI.53.1.3 и Интеграционной программы СО РАН (№ 61).

П. Мартинек благодарит за поддержку Министерство сельского хозяйства Чешской Республики (проект QJ1310055).

ЛИТЕРАТУРА

- Арбузова В.С., Майстренко О.И. Изучение серий моносомных линий сортов пшеницы Саратовская 29 и Диамант I в разные годы вегетации по ряду количественных признаков. Сообщение I. Число колосков и зерен главного колоса // Генетика. 1986. Т. XXII. № 9. С. 2317–2325.
- Ауземус Э.Р., Мак-Нил Ф.Х., Шмидт Ю.У. Генетика и наследование // Пшеница и ее улучшение. М., 1970. 519 с.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы // Теоретические основы селекции растений. Т. 2. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 244 с.
- Дорофеев В.Ф. Пшеницы мира. Л.: ВО Агропромиздат,

1987. 559 с.
- Дорофеев В.Ф. Культурная флора СССР. Т. I. Пшеница. Л.: Колос, 1979. 356 с.
- Жученко А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика). М.: ООО «Изд-во Агрорус», 2004. 1110 с.
- Куперман Ф.М. Биологические основы культуры пшеницы. Биологические особенности формирования органов плононошения пшеницы. М.: МГУ, 1953. 299 с.
- Лелли Я. Селекция пшеницы. Теория и практика. М.: Колос, 1980. 384 с.
- Лукияненко П.П. Селекция и семеноводство озимой пшеницы. Избр. труды. М.: Колос, 1973. 448 с.
- Лутова Л.А., Ежова Т.Е., Додуева И.Е., Осипова М.А. Генетика развития растений / Под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. 2-е изд. перераб. и доп. СПб.: ООО «Изд-во Н.-Л», 2010. 432 с.
- Мережка А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. СПб.: ВИР, 1994. 127 с.
- Носатовский А.И. Пшеница. Биология. М.: Колос, 1965. 586 с.
- Острейко С.А. Новая форма пшеницы // Вестн. с.-х. науки. 1959. № 11. С. 133–137.
- Писарев В.Е. Селекция зерновых культур. Избранные работы. М.: Колос, 1964. 318 с.
- Ригин Б.В. Генетический контроль некоторых признаков мягкой пшеницы // Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М.: Наука, 1971. С. 120–144.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высш. шк., 1974. 448 с.
- Филипченко Ю.А. Генетика мягких пшениц. М.; Л.: Сельхозгиз, 1934. 262 с.
- Цильке Р.А. Генетика, цитогенетика и селекция растений. Собрание науч. тр. Новосибирск: Новосиб. гос. аграрн. ун-т, 2003. 622 с.
- Цильке Р.А., Цильке И.А. Моносомный анализ плотности колоса у мягкой яровой пшеницы // Генетика. 1973. Т. IX. № 5. С. 5–12.
- Цильке И.А., Цильке Р.А. Моносомный анализ числа колосков в колосе мягкой яровой пшеницы // Генетика. 1974. Т. X. № 9. С. 5–10.
- Цильке Р.А., Цильке И.А. Моносомный анализ длины колоса мягкой яровой пшеницы // Генетика. 1976. Т. XII. № 10. С. 5–9.
- Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Козленко Л.В. и др. Картирование QTL, определяющих проявление агрономически и хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных экологических регионах России // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2012. Т. 16. № 4/2. С. 970–986.
- Якубцинер М.М. Пшеница. Описание культуры. Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. М.: Колос, 1976. С. 7–39.
- Aliyeva A.J., Aminov N.K. Inheritance of the branching in hybrid populations among tetraploid wheat species and the new branched spike line 166-Schakheli // Genet. Res. Crop Evol. 2011. V. 58. P. 621–628.
- Araki E., Miura H., Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 977–984.
- Börner A., Schumann E., Fürste A. *et al.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 105. P. 921–936.
- Dobrovolskaya O., Martinek P., Voylokov A.V. *et al.* Microsatellite mapping of genes that determine supernumerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*) // Theor. Appl. Genet. 2009. V. 119. No. 5. P. 867–874.
- Feil B. Breeding progress in small grain cereals – a comparison of old and modern cultivars // Plant Breed. 1992. V. 108. P. 1–11.
- Godfray H.C.J., Beddington J.R., Crute I.R. *et al.* Food security: The challenge of feeding 9 billion people // Science. 2010. V. 327. P. 812–818.
- Green A.J., Berger G., Griffey C.A. *et al.* Genetic yield improvement in soft red winter wheat in the eastern United States from 1919 to 2009 // Crop. Sci. 2012. V. 52. P. 2097–2108.
- Hucl P., Fowler J. Comparison of a branched spike wheat with the cultivars Neepawa and HY320 for grain yield and yield components // Can. J. Plant Sci. 1992. V. 2. P. 671–677.
- Jiang J., Fribe B., Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat // Euphytica. 1994. V. 73. P. 199–212.
- Kato K., Miura H., Sawada S. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat // Theor. Appl. Genet. 2000. V. 101. P. 1114–1121.
- Li W.P., Zhao W.M. A breeding method for increasing spikelet and studies on creation of new germplasm resource in wheat // Acta Agron. Sin. 2000. V. 26. P. 222–230.
- McNeal F.H., Qualset C.O., Baldrige D.E., Stewart V.R. Selection for yield and yield components in wheat // Crop Sci. 1978. V. 18. P. 795–799.
- Ma Z., Zhao D., Zhang C. *et al.* Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F₂ populations // Mol. Gen. Genomics. 2007. V. 277. P. 31–42.
- Martinek P. Branchiness of the turgidum type spikes, its heredity and utilization in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Genet Slecht. 1994. V. 30. P. 61–67.
- Martinek P., Bednar J. Gene resources with non-standard spike morphology in wheat // Proc. Int. 9th Wheat Genet. Symp., Saskatoon, Canada. 2–7 Aug. 1988 / Ed. A. Slinkard. Univ. Saskatchewan, Saskatoon. P. 286–288.
- Martinek P., Bednar J. Changes of spike morphology (multitrowspike-MRS, long glumes-LG) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding // Proc. of Intern. Conf. «Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines». Novosibirsk, Russia, 2001. P. 192–194.
- Marza F., Bai G.-H., Carver B.F., Zhou W.-C. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 × Clark // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 112. P. 688–698.
- Morgounov A., Haun S., Lang L. *et al.* Climate change at winter wheat breeding sites in central Asia, eastern Europe, and USA, and implications for breeding // Euphytica. 2013. V. 94. P. 277–292.
- Morris R. Chromosomal locations of genes for wheat characters // Wheat Newslett. 1974. V. 20. P. 20–44.
- Pestsova E.G., Börner A., Röder M.S. Development and

- QTL assessment of *Triticum aestivum*–*Aegilops tauschii* introgression lines // *Theor. Appl. Genet.* 2006. V. 112. P. 634–647.
- Reynolds M., Bonnett D., Chapman S.C., Furbank R.T., Manès Y., Mather D.E., Parry M.A.J. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. No. 2. P. 439–452.
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat // *Res. Bull. Mis. Agric. Exptl. Sta.* 1954. V.572. P. 1–58.
- Sreenivasulu N., Schnurbusch T. A genetic playground for enhancing grain number in cereals // *Trends Plant Sci.* 2012. V. 17. No. 2. P. 91–100.
- Sourdille P., Cadalen T., Guyomarc'h H. *et al.* An update of the Courtot × Chinese Spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2003. V. 106. P. 530–538.
- Zheng B.S., Gouis J.L., Leflon M. *et al.* Using probe genotypes to dissect QTL × environment interactions for grain yield components in winter wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2010. V. 121. P. 1501–1517.
- Wang H., McCaig T. N., DePauw R. M. *et al.* Physiological characteristics of recent Canada western red spring wheat cultivars: Yield components and dry matter production // *Can. J. Plant Sci.* 2002. V. 82. P. 299–306.

**VARIABILITY OF SPIKE PRODUCTIVITY IN F₂ HYBRIDS
OBTAINED BY CROSSING COMMON WHEAT VARIETIES
NOVOSIBIRSKAYA 67, SARATOVSKAYA 29,
AND PUZA-4 TO THE SKLE 123-09 MULTIFLORET LINE**

V.S. Arbuzova¹, T.T. Efremova¹, P. Martinek², E.V. Chumanova¹, O.B. Dobrovolskaya¹

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: arbuzova@bionet.nsc.ru;

² Agrotest, Agricultural Testing, Advisory Services and Research, Ltd.,
Kroměříž, Czech Republic

Summary

Parameters of spike productivity were evaluated in plants of populations F₂ obtained by crossing the varieties Novosibirskaya 67, Saratovskaya 29, and Puza-4 with the Skle 123-09 line, characterized by the multifloret habit. Skle 123-09 differed significantly from the studied cultivars in spike density, but no significant differences were found in spike length or the number of spikelets per spike. Two-way analysis of variance in F₂ hybrids showed that the «spike length» variability character was determined mainly by the genotypic environment and the interaction of the factors «genotype × environment». The variability of the character «number of spikelets» was determined mainly by environmental conditions. This was particularly true for cultivars Saratovskaya 29 and Puza-4, recommended for arid areas. The variability of the resulting «spike density» character was affected by environmental conditions, genotype, and the «genotype × environment» interaction. The examination of the F₂ populations revealed plants with fan-shaped spikelets; high grain content, as in Skle 123-09; and the best performance of other spike traits. The selected plants will be used to fix the «multiple florets» character in the parental varieties.

Key words: common wheat, «multifloret» line, spike productivity characters, genetic analysis of the F₂ hybrids, analysis of variance.