

## О ПОДБОРЕ ПАР ДЛЯ СКРЕЩИВАНИЯ У МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ СЕЛЕКЦИИ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ

Ю. Б. КОНОВАЛОВ, Н. М. ВЛАСЕНКО

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

Основным методом создания популяций для отбора в современной селекции является внутривидовая гибридизация. Наиболее важной проблемой, связанной с применением этого метода, следует считать проблему подбора пар. Имеющиеся в литературе сведения о масштабах скрещивания указывают на недостаточную разработку теории этого вопроса [1, 2, 7]. Большое число комбинаций скрещиваний, практикуемых в современной селекции, свидетельствует об отсутствии сколь угодно точного представления, к чему приведет то или иное сочетание родитelsких форм.

Применительно к трансгрессивной селекции на высокую продуктивность перспективность тех или иных сочетаний можно определить в результате диаллельного анализа, но этот метод слишком трудоемок. Из старых методов можно назвать принцип подбора пар по элементам продуктивности, предложенный В. Е. Писаревым и пользующийся широкой известностью. Он заключается в том, что скрещиваются сорта, контрастные по основным элементам продуктивности. Один из родителей обладает большим числом довольно мелких зерен в колосе, другой, напротив, — крупным зерном, но число зерен в колосе невелико. Предполагается возможность сочетания крупного зерна с большим числом зерен в колосе. Однако имеются сведения о наличии отрицательной генетической связи указанных признаков [6, 9, 15], физиологическая основа которой — ограниченный запас пластического материала: при образовании слишком большого числа зачатков формируются мелкие зерновки [4]. Поэтому сочетание крайних благоприятных показателей (наиболее крупного зерна и наибольшего числа зерен в колосе) маловероятно. С другой стороны, как следует из полигенной природы крупности зерна и числа зерен в колосе, можно ожидать трансгрессивного увеличения указанных элементов продуктивности при скрещивании сортов, не различающихся числом и крупностью зерен.

В связи с этим нами проведено сравнительное изучение селекционной ценности гибридных комбинаций, полученных при скрещивании по принципу контрастности и отсутствия контрастности элементов продуктивности (числа зерен и массы 1000 зерен) родителей. Привлечение метода диаллельного анализа позволило коснуться и некоторых вопросов, возникающих при использовании диаллельных скрещиваний, а именно возможности оценки эффектов общей комбинационной способности (ОКС) по данным гибридов  $F_2$  диаллельных скрещиваний и поиска косвенных способов, позволяющих избегать применения трудоемкого метода диаллельного анализа для оценки комбинационной способности у изучаемых форм.

### Материал и методика

Исследования проводили на полях селекционного севооборота селекционно-генетической станции им. П. И. Лисицына ТСХА в 1975—1978 гг. Рельеф полей ровный.

Почва мощнодерновая среднеподзолистая на моренном суглинке. Глубина пахотного слоя 25—30 см. Пшеницу сеяли по плугу клевера. Агротехника обычная для зоны. Vegetационные периоды 1976 и 1978 гг. характеризовались обильным осадком и пониженными температурами, 1977 год отличался несколько меньшим количеством осадков и даже некоторым недостатком их в августе.

В 1975—1977 гг. изучались 9 сортов мягкой яровой пшеницы (первый набор), а в 1976—1978 гг. — еще 10 (второй набор родительских форм).

Соответственно наборам родительских форм все опыты проводились по двум схемам, каждая из которых включала изучение коллекции родительских форм в течение 3 лет в полевом опыте, гибридов  $F_1$  диаллельных скрещиваний и родительских форм в вегетационном опыте, а также гибридов  $F_2$  тех же комбинаций и родительских форм в полевом опыте. В одноименных звеньях опытов методика была одинаковой. Гибридные семена получены в 1975 г. (I схема) и в 1976 г. (II схема). Скрещивания вели по полной диаллельной схеме  $9 \times 9$  (I схема) и  $10 \times 10$  (II схема) с последующим объединением семян, полученных от прямых и обратных скрещиваний.

Изучение гибридов  $F_1$  диаллельных скрещиваний проводили в вегетационных сосудах Митчерлиха в 1976 г. (I схема) и 1977 г. (II схема) по общепринятой методике (при небольшом числе семян  $F_1$  невозможно обеспечить делянки в полевом опыте защитными рядами, которые позволяют избежать искажения оценок комбинаций из-за влияния соседних номеров [7]).

Vegetационные сосуды на 5 кг почвы были набиты смесью почвы и торфа: в I схеме — соответственно 3,4 и 1 кг, во II — 3,5 и 1,25 кг. В каждый сосуд вносили N,  $P_2O_5$  и  $K_2O$  в виде  $NH_4NO_3$  и  $KH_2PO_4$ : в I схеме — соответственно по 550, 375 и 247 мг, во II — 594, 405 и 267 мг; в подкормку в фазу колошения — по 183, 125 и 82 и по 198, 135 и 89 мг. Высевали по 12 семян на сосуд на глубину 1,5—2,0 см. После прорезывания в фазе кущения оставляли по 7 (I схема) и 8 (II схема) растений в каждом сосуде. Поливали водопроводной водой ежедневно по объему, поровну на каждый сосуд. Объем воды определяли на пробном сосуде (из числа защитных) — до появления воды в поддоннике (до 1-й капли).

В полевых опытах делянка 3-рядковая, длина ряда 1,5 м, междурядья 15 см. Повторность 4-кратная, варианты размещены рендомизированно. Учитывали среднюю часть (1 пог. м) центрального ряда. На 1 пог. м высевали 80 семян.

Изучаемый материал анализировали по следующим признакам: продуктивность, число зерен и масса 1000 зерен растения и главного колоса отдельно.

Математическая обработка данных проведена методами диаллельного (по Гриффингу, модель 1, метод 2), дисперсионного и корреляционного анализов [5, 12]. Расчеты статистической значимости сделаны для 5% уровня. Индексы контрастности элементов продуктивности определяли по формуле  $(A_1 - A_2) + (B_2 - B_1)$ , где  $A_1$  — число зерен у сорта, имеющего более высокий показатель;  $A_2$  — то же у его партнера по комбинации; B — масса 1000 зерен у этих сортов.

## Результаты исследований и их обсуждение

Чтобы определить, какие родительские пары, контрастные или не-контрастные по числу зерен и массе 1000 зерен, обуславливают большую селекционную ценность гибридов, сопоставим показатели селекционной ценности гибридной комбинации и контрастности элементов продуктивности у родительских форм, составляющих данную комбинацию. Известно, что продуктивность гибридов  $F_1$  и  $F_2$  зависит от аддитивных, доминантных и эпистатических эффектов. Известно также, что селекционная ценность комбинации зависит от аддитивных эффектов генов, а последние характеризуются эффектами ОКС [17]. Поэтому для оценки селекционной ценности комбинации можно взять суммы эффектов ОКС по продуктивности родителей, составляющих данную комбинацию. Кроме того, в качестве показателей селекционной ценности комбинации могут быть использованы отношения продуктивности гибридов к средней продуктивности родителей или наиболее продуктивной родительской форме, выраженные в процентах. С целью выяснить, какой из показателей следует взять для характеристики селекционной ценности комбинации, рассчитали коэффициенты корреляции между одноименными показателями в  $F_1$  и  $F_2$  (табл. 1). Очевидно, следует предпочесть тот показатель, который достаточно устойчив в смежных поколениях. Нами получены значимые положительные коэффициенты корреляции, свидетельствующие о том, что сумма эффектов ОКС по продуктивности является более объективным и надежным показателем селекционной ценности комбинации, чем отношения продуктив-

ности гибрида к средней продуктивности родителей и к наиболее продуктивной родительской форме, выраженные в процентах (табл. 1).

В качестве показателя контрастности элементов продуктивности родителей гибридной комбинации использовали индекс контрастности, определяемый по формуле, описанной выше.

Для определения зависимости между селекционной ценностью гибридной комбинации и контрастностью элементов продуктивности

Т а б л и ц а 1

Коэффициенты корреляции между одноименными показателями селекционной ценности комбинации у гибридов  $F_1$  и  $F_2$  диаллельных скрещиваний

Схема	Сумма эффектов ОКС родителей по продуктивности		Продуктивность гибрида, %			
			к средней продуктивности родителей		к наиболее продуктивной родительской форме	
	растение	главный колос	растение	главный колос	растение	главный колос
I	0,62	0,69*	-0,21	0,26	-0,14	0,29
II	0,69*	0,92*	-0,06	-0,10	0,20	0,36*

\* Здесь и далее существенно при 5%-ном уровне значимости.

родителей суммы эффектов ОКС родителей по продуктивности сопоставили с индексами контрастности методом корреляционного анализа (табл. 2). В  $F_1$  гибридов во II схеме как для целого растения, так и для главного колоса получена существенная отрицательная корреляционная связь между селекционной ценностью комбинации и контрастностью элементов продуктивности родителей. В остальных случаях связь рассматриваемых показателей не доказана. Это позволяет сделать вывод о том, что селекционная ценность гибридной комбинации либо не связана с контрастностью элементов продуктивности родителей, либо будет большей в случае скрещивания неконтрастных по элементам продуктивности форм.

Т а б л и ц а 2

Коэффициенты корреляции между суммами эффектов ОКС родителей по продуктивности и индексами контрастности

	I схема		II схема	
	$F_1$ , 1976	$F_2$ , 1977	$F_1$ , 1977	$F_2$ , 1978
Растение	-0,14	0	-0,37*	-0,12
Главный колос	-0,10	0,12	-0,29*	0,07

С точки зрения задач, поставленных в настоящей работе, принципиально важным является исследование взаимосвязи между числом зерен и массой 1000 зерен. Коэффициенты парной корреляции между числом зерен и массой 1000 зерен для растения и главного колоса отдельно были рассчитаны по данным трехлетнего изучения коллекций родительских форм, а также их гибридов  $F_1$  и  $F_2$  диаллельных скрещиваний (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что во многих случаях обнаружена существенная отрицательная фенотипическая связь между числом зерен и массой 1000 зерен. Поскольку корреляционные пары относились к разным генотипам, полученные коэффициенты, кроме средней, отражают и генотипическую связь. Как упоминалось выше, такая связь была показана в целом ряде работ.

Существование отрицательной генетической связи между числом зерен и массой 1000 зерен затрудняет сочетание в гибриде крупнозерности и большого числа зерен с колоса как признаков разных роди-

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между числом зерен и массой 1000 зерен у сортов и линий яровой пшеницы и их гибридов  $F_1$  и  $F_2$  диаллельных скрещиваний (в числителе — по растению, в знаменателе — по главному колосу)

Годы	Коллекция			Гибриды	
	без гибридов	с $F_1$	с $F_2$	$F_1$	$F_2$
I с х е м а					
1976	$\frac{-0,03}{-0,60}$	$\frac{-0,34}{-0,38}$	—	$\frac{-0,59^*}{-0,30}$	—
1977	$\frac{-0,89^*}{-0,83^*}$	—	$\frac{-0,75^*}{-0,68^*}$	—	$\frac{-0,67^*}{-0,54^*}$
1978	$\frac{0,02}{-0,04}$	—	—	—	—
II с х е м а					
1976	$\frac{0,10}{0,47}$	—	—	—	—
1977	$\frac{0,32}{0,58}$	$\frac{-0,03}{0,17}$	—	$\frac{-0,2}{0,03}$	—
1978	$\frac{-0,14}{-0,14}$	—	$\frac{-0,80^*}{-0,45}$	—	$\frac{-0,58^*}{-0,34^*}$

тельских форм. Неудивительно, что контрастные комбинации не имели преимущества перед неконтрастными.

Для суждения о селекционной ценности комбинаций мы воспользовались ОКС, определенными в  $F_1$  и  $F_2$ . Данный прием можно признать правомерным только в том случае, если ОКС по данным о  $F_1$  (для которого и разработан диаллельный анализ) окажутся близкими ОКС по данным о  $F_2$ . Для суммы ОКС родителей это уже было показано выше (табл. 1). Теперь попытаемся проследить, имеет ли место достаточно тесная положительная корреляционная связь для эффектов ОКС отдельных сортов и попутно для констант специфической комбинационной способности (СКС) гибридов.

Исследование устойчивости эффектов комбинационной способности в различных поколениях гибридов важно потому, что диаллельный анализ, возникший как метод оценки комбинационной способности при селекции перекрестноопыляющихся культур на гетерозис, в настоящее

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между одноименными показателями комбинационной способности у гибридов  $F_1$  и  $F_2$

Коррелируемые показатели	Растение			Главный колос		
	продуктивность	число зерен	масса 1000 зерен	продуктивность	число зерен	масса 1000 зерен
I с х е м а						
Эффекты ОКС сортов	0,62	0,72*	0,72*	0,73*	0,93*	0,62
Константы СКС гибридов $F_1$ и $F_2$	-0,16	-0,06	0,34*	0,14	0,06	0,29
II с х е м а						
Эффекты ОКС сортов	0,69*	0,14	0,96*	0,92*	0,35	0,95*
Константы СКС гибридов $F_1$ и $F_2$	0,04	0,35*	0,36*	0,02	0,23	0,42*

время широко проникает и в селекцию самоопыляющихся культур, в частности пшеницы [11, 14, 18]. Если бы эффекты комбинационной способности мало отличались при определении их в  $F_1$  и  $F_2$ , можно было бы использовать с этой целью  $F_2$ , имеющее достаточное для методически правильной постановки полевого опыта количество семян.

Были рассчитаны коэффициенты корреляции между одноименными показателями комбинационной способности гибридов  $F_1$  и  $F_2$  (табл. 4). Эффекты ОКС в том и другом случае по данным I и II схем в целом хорошо связаны, что и дает основание использовать для оценки эффектов ОКС данные о гибридах  $F_2$ . Константы СКС указанных гибридов либо вовсе не связаны, либо обнаруживают слабую положительную связь. Полученные результаты согласуются с данными других исследователей [11, 14, 18].

Видимо, связь эффектов ОКС одноименных признаков у гибридов  $F_1$  и  $F_2$  могла бы быть еще теснее, если бы они выращивались в одинаковых условиях (напомним, что  $F_1$  вырастили в вегетационных сосудах, а  $F_2$  — в поле в разные годы). Об ослаблении связи при различных условиях выращивания говорят невысокие значения коэффициентов корреляции между показателями в вегетационном и полевом опытах,

полученные для родительских форм (табл. 5). Для I схемы ни по одному из изучаемых признаков не найдено значимого коэффициента корреляции, для II схемы связь существенна только в 3 случаях из 6. Таким образом, сортовые различия, полученные в поле, отличались от наблюдаемых в вегетационном опыте. Тем надежнее представляется связь эффектов ОКС по данным о  $F_1$  и  $F_2$ .

Исходя из того, что контрастность родительских сортов по элементам продуктивности не может служить указанием на наиболее результативные пары, самым надежным способом определения селекци-

Таблица 5

Коэффициенты корреляции между оценками признаков родительских форм в вегетационном и полевом опытах (в числителе — по растению, в знаменателе — по главному колосу)

Продуктивность	Число зерен	Масса 1000 зерен
I схема		
$\frac{0,33}{0,09}$	$\frac{0,54}{0,60}$	$\frac{0,58}{0,62}$
II схема		
$\frac{0,56}{0,78^*}$	$\frac{0,18}{0,12}$	$\frac{0,90^*}{0,91^*}$

Таблица 6

Коэффициенты корреляции между оценками признаков и эффектами их ОКС (в числителе — по растению, в знаменателе — по главному колосу)

Опыт	Продуктивность	Число зерен	Масса 1000 зерен
I схема			
$F_1$ и родители, 1976 г.	$\frac{0,91^*}{0,89^*}$	$\frac{0,77^*}{0,94^*}$	$\frac{0,90^*}{0,89^*}$
	$\frac{0,72^*}{0,71^*}$	$\frac{0,88^*}{0,92^*}$	$\frac{0,91^*}{0,92^*}$
$F_2$ и родители, 1977 г.			
II схема			
$F_1$ и родители, 1977 г.	$\frac{0,91^*}{0,95^*}$	$\frac{0,87^*}{0,85^*}$	$\frac{0,97^*}{0,96^*}$
	$\frac{0,83^*}{0,87^*}$	$\frac{0,76^*}{0,87^*}$	$\frac{0,98^*}{0,98^*}$
$F_2$ и родители, 1978 г.			

онной ценности комбинаций на современном этапе приходится признать диаллельный анализ. Но, как уже указывалось выше, он слишком трудоемок. В связи с этим перспективен поиск более простых путей определения ОКС, в частности показателей, которые позволили бы судить о ней косвенным путем. Ряд авторов [10, 12, 13, 16] пытались установить связь между урожайностью самоопыленных линий кукурузы и их комбинационной способностью, но потерпели неудачу.

Наша попытка установить подобные связи для пшеницы оказалась более успешной. В табл. 6 приведены коэффициенты корреляции между значениями признаков родительских форм и эффектами ОКС этих признаков, определенных в диаллельном анализе  $F_1$  и  $F_2$ . Обращают на себя внимание тесные связи (все без исключения значимые), полученные для продуктивности и ее элементов. Это означает, что об эффектах ОКС, а значит, и о селекционной ценности комбинаций можно судить непосредственно по характеристикам родительских форм. Если это так, то наибольшей селекционной ценностью будут обладать комбинации с наибольшей суммарной продуктивностью родительских форм. Естественно, последняя может слагаться как из контрастных, так и из неконтрастных элементов, что подтверждает сделанный выше вывод об отсутствии преимущества комбинаций, подобранных по принципу контрастности числа зерен и массы 1000 зерен.

### Выводы

1. Селекционная ценность гибридных комбинаций у яровой пшеницы не зависит от контрастности элементов продуктивности колоса у родительских форм. Комбинации, составленные по принципу взаимного дополнения (крупное зерно, небольшое число зерен и мелкое зерно, большое число зерен), при селекции на продуктивность не имеют преимуществ по сравнению с комбинациями, родители которых мало отличаются по числу зерен в колосе и массе 1000 зерен.

2. Из-за отрицательной генетической связи между числом зерен на колос и на растение и массой 1000 зерен затрудняется получение сочетания в потомстве крупнозерности, присущей одному из родителей, и большого числа зерен в колосе, которым характеризуется другой родитель.

3. Значения показателей общей комбинационной способности в отличие от показателей специфической комбинационной способности хорошо сохраняются при переходе от  $F_1$  к  $F_2$ , что позволяет оценивать ОКС в  $F_2$ , когда семяна достаточно для проведения полевого опыта с соблюдением требований методики опытного дела.

4. Об общей комбинационной способности по продуктивности и ее основным элементам у сортов пшеницы можно приближенно судить прямо по значениям изучаемого признака.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Бороевич С. Генетические аспекты селекции высокоурожайных сортов пшеницы. — С.-х. биол., 1968, т. 3, № 2, с. 285—299. — 2. Гуляев Г. В. Селекция зерновых культур в Канаде. — Селекция и семеновод., 1975, № 1, с. 67—72. — 3. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1973. — 4. Коновалов Ю. Б. Атригирующая активность развивающихся плодов, семян и перспективы использования ее в качестве селекционного признака. — В кн.: Физиолого-генетические основы повышения продуктивности зерновых культур. М.: Колос, 1975, с. 34—43. — 5. Коновалов Ю. Б., Климачева В. А. Оценка различных признаков яровой пшеницы в селекционном питомнике. — Изв. ТСХА, 1975, вып. 6, с. 47—57. — 6. Коновалов Ю. Б., Хупадария Т. И. Взаимосвязь элементов продуктивности растения у гибридов яровой пшеницы (*T. aestivum* L.). — Докл. ТСХА, 1973, вып. 192, с. 127—133. — 7. Мережко А. Ф. Достижения и перспективы ЦИММИТ в селекции пшеницы и тритикале. — Сельск. хоз-во за рубежом. Растениеводство, 1974, № 4, с. 36—39. — 8. Турбин Н. В., Хотылева

- Л. В., Тарутина Л. А. Диаллельный анализ в селекции растений. — Минск: Наука и техника, 1974. — 9. Gandhi S. M., Sandhi A. K., Nathawat K. S., Bhatnagar M. P. — Ind. J. Genet. Pl. Breed, 1964, vol. 24, N 1, p. 1—8. — 10. Hayes H. K., Johnson I. J. — J. Amer. Soc. Agr., 1939, vol. 31, p. 710—724. — 11. Jain R. P., Singh K. B. — Ind. J. Agr. Sci., 1976, vol. 46, N 6, p. 247—251. — 12. Jenkins M. T. — J. Agr. Res., 1929, vol. 39, p. 677—721. — 13. Nanda D. K. — Diss. Abstr., 1964, 25, 3196. — 14. Paroda R. S., Joshi A. B. — Ind. J. Genet., Pl. Breed., 1970, vol. 30, N 3, p. 630—637. — 15. Rasmusson D. G., Cannel R. Q. — Crop Sci., 1970, vol. 10, p. 51—54. — 16. Richey F. D. — U. S. Dept. Agr. Bull., 1924, 1209, p. 1—19. — 17. Sprague G. F., Tatum L. A.—J. Amer. Soc. Agr., 1942, vol. 34, p. 923—932. — 18. Tandon J. P., Joshi A. B., Jain K. B. L. — Ind. J. Genet. Pl. Breed, 1970, vol. 30, N 1, p. 91—103.

*Статья поступила 16 июля 1980 г.*

#### SUMMARY

Diallelic analysis of two sets of soft spring wheat varieties has not shown any selective advantage of the combinations selected by the principle of mutual supplementation of the main productivity elements. Effects of the total combinative ability of productivity and its main elements (unlike constants of specific combinative ability) were alike under determination in  $F_1$  and  $F_2$ . Close correlation with the direct estimation of these features in parental varieties is found.