
СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО

Известия ТСХА, выпуск 4, 1992 год

УДК 631.525.5:633.11+321*

ГЕТЕРОЗИС ПРОДУКТИВНОСТИ КОЛОСА ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, СФОРМИРОВАВШИЙСЯ ДО ЦВЕТЕНИЯ И ВО ВРЕМЯ РАЗВИТИЯ ЗЕРНА

Ю. Б. КОНОВАЛОВ, А. М. МАЛЬКО
(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур)

Трехлетнее изучение F₁ 9 гибридных комбинаций мягкой яровой пшеницы с помощью традиционных и новых морфофизиологических показателей с применением метода пинцировки колоса позволило оценить уровень гетерозиса продуктивности колоса, сформировавшегося за период до цветения и после него. Соотношение этих уровней может существенно различаться у разных комбинаций. Выявлены особенности продукционных процессов, обуславливающих гетерозис.

Гетерозис у пшеницы и у других культур хорошо изучен с феноменологической стороны [3, 4, 13]. Сделаны попытки вскрыть его генетическую подоплеку [4, 15, 20, 21] и физиологическую сущность [5, 18]. Как известно, явление гетерозиса используется при создании ценных в производственном отношении гибридов, а его оценка — для прогноза селекционной ценности гибридных комбинаций. Но помимо этого оно представляет для селекции выдающийся интерес как модель оптимальных продукционных процессов, к которой селекционер стремится при выведении сортов. Важно изучить компоненты этой модели, достаточно интересные и в то же время удобные для оценки исходного материала при

планировании скрещиваний, а возможно, и для отбора элитных растений. В литературе сведений такого рода явно недостаточно.

Была предпринята попытка выявить некоторые до сих пор не изученные стороны гетерозиса у ячменя с помощью новых морфофизиологических показателей [10], предложенных в работах кафедры селекции и семеноводства полевых культур [7—9, 14]. Эти показатели использованы и в настоящей работе. К ним относятся: масса побега в фазу полного формирования зерна (ПФЗ), которая характеризует запас пластического материала и фотосинтетические возможности побега перед началом налива зерна; коэффициент использования массы побега (отношение массы зерна в

полную спелость к массе побега в ПФЗ), позволяющий судить об эффективности продукционных процессов во время налива зерна; реакция на пинцировку, выражаемая через удвоенную массу зерна колоса, у которого во время цветения удалена половина колосков (колоски одной из сторон колоса), в процентах к массе зерна интактного колоса и характеризующая степень обеспеченности колоса метаболитами (чем выше реакция на пинцировку, тем хуже обеспеченность); потенциальная продуктивность колоса — удвоенная масса зерна пинцированного колоса (по аналогии — потенциальное число зерен и потенциальная масса 1000 зерен); степень реализации потенциальной продуктивности, т. е. реальная продуктивность в процентах к потенциальной; коэффициент обеспеченности потенциальной продуктивности вегетативной массой (отношение массы побега в ПФЗ к потенциальной продуктивности колоса), характеризующий донорно-акцепторные отношения в системе вегетативная масса — развивающееся зерно.

Выяснилось, что у гетерозисных по продуктивности колоса комбинаций ячменя реакция на пинцировку слабее, чем у родителей, масса побега в ПФЗ более высокая, несколько выше коэффициент использования вегетативной массы побега. Это свидетельствует о хорошем снабжении гибридного колоса метаболитами и более высокой эффективности продукционных процессов у гибридов. Однако эти заключения сделаны на довольно ограниченном материале.

Предлагаемая статья посвящена проверке и развитию сформулированных выше положений на более обширном материале и другой культуре, но главным образом — спосо-

бу оценки уровней гетерозиса продуктивности колоса в разные периоды вегетации.

Методика

Экспериментальная работа выполнена в 1989—1991 гг. на полях лаборатории селекции и генетики им. П. И. Лисицына Тимирязевской академии. Почва мощнодерновая, среднеподзолистая, на моренном суглинке, хорошо окультуренная. Предшественник яровой пшеницы — клевер луговой. Агротехника обычная для культуры и зоны. Минеральные удобрения из расчета 55N65P55K вносили под предпосевную культивацию.

Вегетационный сезон 1989 г. характеризовался более высокой температурой воздуха по сравнению со средней многолетней, в мае и июле отмечался дефицит осадков. В 1990 г. вегетационный период отличался пониженной температурой, наблюдалась весенняя и июньская засуха, а в июле и августе количество осадков оказалось избыточным, что привело к сильному развитию болезней. В 1991 г. небольшой дефицит осадков приходился на май, избыток их — на последующие месяцы. В мае и июне температура воздуха была выше нормы, в июле и августе — близкой к ней. Развитие болезней было столь же сильным, как и в 1990 г.

Исследовали 9 гибридных комбинаций и их родительские сорта. Гибридные семена получали на год раньше их испытания. Высевали F_1 и родительские формы в 4-кратной повторности блоками по схеме $\varphi F_1 \sigma$ (в 1990 г. в схему добавилось F_2 , а в 1991 г. — F_2 и F_3 , но этот материал в статье не использовали). Блоки размещали рендомизированно. Учетная делянка состояла из 5 рядков, расположен-

ных поперек полосы шириной 1 м. Между делянками высевали защитные рядки: между родителями и F_1 — смесь родительских форм в соотношении 1:1; между блоками — 2 рядка, один из которых принадлежал одному блоку, другой — другому. Три крайних растения в рядках также были защитными. На 1 пог.м высевали 60 семян.

В фазу кущения на каждой делянке отмечали по 15 растений для изучения динамики площади листовой поверхности [1]. Средний рядок использовали для определения структуры урожая, на остальных — отбирали пробы побегов в ПФЗ и производили пинцировку колосьев. Колосья для пинцировки и контроля к ней отмечали перед цветением. Для всех этих целей брали по 20 колосьев (побегов) на делянке. Подробности методики приведены в пре-

дущих публикациях [7—9, 14]. Гетерозисный эффект определяли по отношению к среднему значению родительских форм.

Вариационно-статистическая обработка выполнена с помощью дисперсионного и корреляционного анализов. Значимость на уровнях 0,05, 0,01 и 0,001 обозначена соответственно одной, двумя и тремя звездочками.

Результаты

В период проведения наиболее урожайным, а следовательно, и благоприятным для родительских сортов был 1989 год, наименее благоприятным — 1991 (табл. 1). Однако показатели элементов структуры урожайности не всегда соответствовали этой градации.

Число растений на единицу пло-

Таблица 1

Гетерозис урожайности и ее элементов

Показатель	P	1989 г.		P	1990 г.		P	1991 г.		НСР ₀₅
		$(F_1 - \bar{P})/P$			$(F_1 - \bar{P})/P$			$(F_1 - \bar{P})/P$		
		1	2		1	2		1	2	
Урожайность, г/м ²	241,9	22,1	32,1	221,6	13,6	19,5	200,8	9,1	13,4	22,1
Число растений к уборке, шт/м	336,4	2,0	1,8	316,9	-2,4	-3,5	322,3	0,6	0,4	13,7
Продуктивная кустистость, шт.	1,12	9,4	13,3	1,94	6,2	10,4	1,61	4,5	7,5	0,11
Продуктивность колоса, г	1,29	15,4	20,8	1,19	7,7	11,7	1,17	4,0	6,4	0,19
Число зерен в колосе, шт.	36,2	8,6	11,5	33,9	5,9	8,9	35,8	5,7	8,5	3,6
Масса 1000 зерен, г	36,1	4,7	6,7	35,0	0,8	1,6	32,5	-1,5	-1,8	2,1
Число колосков в колосе, шт.	15,3	-2,2	0,8	15,7	-0,4	-0,3	14,7	0	0,1	0,2
Число зерен в колоске, шт.	2,2	5,5	11,7	2,2	6,2	9,0	2,3	7,4	9,6	0,2
Масса побега в ПФЗ, г	2,2	12,3	17,2	2,2	6,6	10,0	2,0	5,2	7,8	0,3

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: P — среднее для всех родительских сортов; $(F_1 - \bar{P})/P$ — отклонение гибридов от средних показателей родителей в процентах (здесь — среднее из всех комбинаций); 1 — все гибридные комбинации; 2 — с исключением 2 депрессивных — Московская 35×St 109 и Fero×Заря).

шадя оставалось во все годы опыта примерно одинаковым. Продуктивная кустистость наиболее велика в холодном 1990 г., на втором месте — 1991 г. Преимущество 1989 г. было обеспечено большей продуктивностью колоса, что в равной мере обязано как числу зерен, так и их крупности. В 1990 и 1991 гг. продуктивность колоса оказалась примерно одинаковой, но в 1990 г. была выше крупность зерна и меньше число зерен.

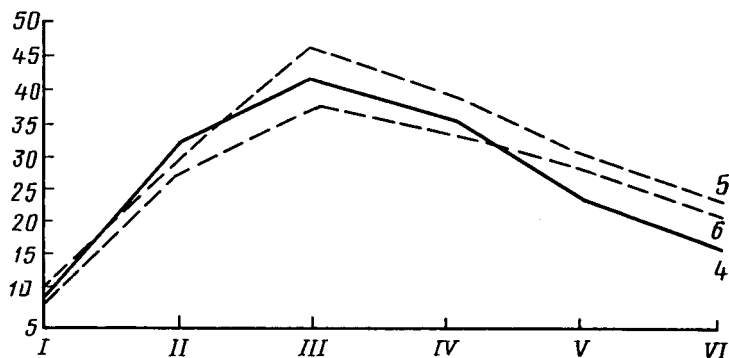
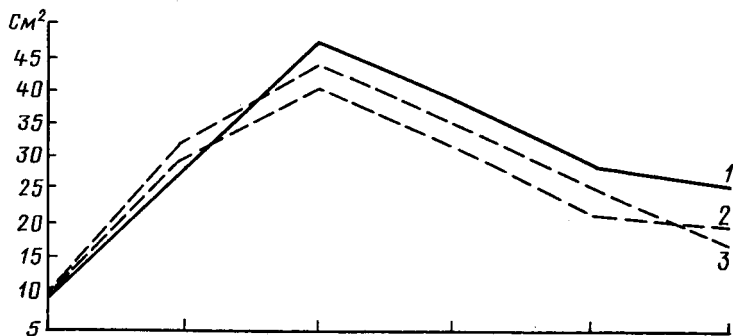
Сопоставляя показатели элементов структуры урожайности с эффектом гетерозиса в разные годы,

можно отметить, что в наиболее урожайный год и уровень гетерозиса урожайности самый высокий. Гибридные комбинации не отличались существенно от родительских сортов по числу растений. Интересно, что гетерозис по продуктивной кустистости также лучше всего выражен в наиболее урожайный год, а не в год, когда значение данного показателя было наибольшим (1990), хотя утверждать, что это является общим правилом, не имея более обширного экспериментального материала, преждевременно.

Уровень гетерозиса продуктивно-

Динамика площади ассимиляционной поверхности листьев у гибридов и их родительских форм.

1 — Московская 35×Яра; 2 и 3 — родительские формы; 4 — Московская 35×St 109; 5 и 6 — родительские формы; I — кущение; II — выход в трубку; III — колошение; IV — цветение; V — полное формирование зерна (ПФЗ); VI — молочная спелость.



сти колоса в разные годы и ее составляющих — числа зерен и их крупности — соответствовал уровню гетерозиса урожайности. Поскольку по числу колосков гетерозиса не обнаружено, гетерозис по числу зерен проявился через увеличение озерненности колоска. Таким образом, можно констатировать, что подтвердилось установленное другими исследователями правило: гетерозис лучше всего проявляется в благоприятные годы [2, 4, 13]. На этом фоне интересным представляется отсутствие независимой реакции гетерозиса кустистости на условия года.

Важными для гетерозиса урожайности являются продуктивность колоса и ее элементы. Их целесообразно рассмотреть по отдельным комбинациям, тем более, что новые морфофизиологические показатели относятся к продуктивности колоса и вегетативной массе побега.

Как видно из табл. 2, высокий и стабильный по годам уровень гетерозиса реальной продуктивности колоса был у комбинаций Родина × St109, Минская × Белорусская 80, Московская 35 × Яра, Яра × Родина. У комбинации Московская 35 × St109 отмечена стабильная депрессия, комбинация Fero × Заря также депрессивна или, во всяком случае, не обнаруживает гетерозиса.

Потенциальная продуктивность колоса, сформировавшаяся к фазе цветения (когда была выполнена пинцировка и оставшиеся колоски получили достаточно метаболитов для проявления потенциальной продуктивности), подчиняется тому же правилу, что и реальная: ее гетерозис наилучшим образом проявлялся в наиболее благоприятном 1989 г. Есть и особенности. Уровень гетерозиса потенциальной продуктивности всегда меньше, чем реальной. Кроме того, меньшее число комбинаций проявило стабиль-

Таблица 2

Репродуктивный и соматический гетерозис (%) у различных гибридных комбинаций, (F₁—P)/P

Комбинация	1989 г.						1990 г.						1991 г.					
	продуктивность колоса			масса побега в ПФЗ			продуктивность колоса			масса побега в ПФЗ			продуктивность колоса			масса побега в ПФЗ		
	р	п	р-п	р	п	р-п	р	п	р-п	р	п	р-п	р	п	р-п	р	п	р-п
Заря × Минская	6,0	3,0	3,0	10,3	2,5	2,7	-0,2	6,2	-4,3	-0,8	-3,5	0,0						
Родина × St109	13,6	0,4	13,2	5,7	29,0	4,7	24,3	11,3	11,1	4,4	6,7	9,4						
Минская × Белорусская 80	35,2	18,2	17,0	31,1	11,7	9,4	2,3	12,5	13,1	3,2	9,9	8,3						
Fero × St109	12,3	-2,3	14,6	7,2	9,0	0,1	8,9	7,5	-4,8	-5,1	0,3	1,0						
Московская 35 × Яра	36,9	13,2	23,7	25,9	14,5	8,1	6,4	11,3	23,4	12,5	10,9	29,1						
Московская 35 × St109	-5,0	-4,7	-0,3	-5,7	-9,8	-9,4	-0,4	-9,3	-9,9	-6,2	-3,7	-8,6						
Заря × Белорусская 80	9,8	-0,1	9,9	11,1	5,0	1,2	3,8	4,9	-4,8	-8,9	4,1	-5,0						
Яра × Родина	31,9	15,8	16,1	29,4	10,2	9,6	0,6	16,0	11,4	4,6	6,8	11,6						
Fero × Заря	-2,4	-2,9	0,5	-5,2	-2,4	0,3	-2,7	-1,0	1,0	0,4	0,6	0,9						
НСР ₀₅	7,9	6,7		6,2	6,8	4,6		5,9	2,5	4,4		8,1						

Примечание. Здесь и в табл. 3: р — реальная, п — потенциальная продуктивность колоса; р-п — реальная минус потенциальная.

Таблица 3

Гетерозис элементов продуктивности (%) колоса. ($F_1 - P$)/ P

Комбинация	1989 г.						1990 г.						1991 г.					
	число зерен		масса 1000 зерен		число зерен		масса 1000 зерен		число зерен		масса 1000 зерен		число зерен		масса 1000 зерен			
	р	п	р	п	р	п	р	п	р	п	р	п	р	п	р	п		
Заря × Минская	0,0	-3,8	5,9	6,8	5,6	0,0	-2,5	3,0	1,4	-0,9	-5,7	1,3	0,1	1,8	4,6	0,1		
Родина × St109	4,3	-2,3	9,6	2,8	13,6	3,7	14,0	0,7	6,2	1,8	5,0	3,0	-4,2	5,0	-2,8	1,6		
Минская × Белорусская 80	19,3	10,6	10,4	7,1	17,9	6,7	-6,7	3,9	16,9	5,0	-6,5	2,6	1,4	-2,1	12,5	3,6		
Fero × St109	9,5	-3,4	2,4	1,1	2,6	-1,1	-0,7	1,4	1,4	0,5	2,6	4,9	-8,7	2,6	0,5	-9,7		
Московская 35 × Яра	15,5	13,6	5,2	0,0	7,3	8,9	5,8	1,2	19,2	2,6	2,6	0,5	-9,7	6,0	0,5	-9,7		
Московская 35 × St109	-4,8	-10,2	1,0	6,3	-10,7	-10,6	-0,1	2,1	-5,2	2,6	2,6	0,5	-9,7	6,0	0,5	-9,7		
Заря × Белорусская 80	6,5	2,1	6,5	-2,7	11,0	3,3	-4,2	-3,4	4,2	4,8	2,1	-3,6	-0,1	8,2	-1,0	4,9		
Яра × Родина	25,4	11,7	6,1	3,6	4,2	4,2	5,6	4,8	11,9	8,2	-0,1	-3,6	-0,1	8,2	-1,0	4,9		
Fero × Заря	1,7	-3,0	-4,8	0	1,9	-2,2	-3,8	2,1	-3,3	-1,0	4,9	1,1	1,1	4,3	2,1	3,3		
НСР ₀₅	2,8	6,4	4,2	2,8	3,1	4,1	2,9	2,6	4,5	4,3	2,1	3,3	2,1	4,3	2,1	3,3		

ный гетерозис во все 3 года: их оказалось всего 2 — Московская 35×Яра и Яра×Родина. Близка к ним комбинация Минская×Белорусская 80.

Многие гибриды превосходили по массе побега в ПФЗ родительские формы. Поскольку основная масса побега в эту фазу приходится на его вегетативную часть (налив зерна еще не начался), следует говорить о проявлении соматического гетерозиса. Высокий и стабильный соматический гетерозис обнаружили комбинации Московская 35×Яра, Яра×Родина, т. е. те, у которых был наивысшим и стабильным гетерозис потенциальной продуктивности колоса. В литературе отмечались как случаи соответствия соматического гетерозиса репродуктивному, так и противоположные [5, 17, 16, 19]. В наших опытах такое соответствие налицо. К гибридам, у которых соматический гетерозис хорошо сопрягался с репродуктивным (по реальной продуктивности) следует отнести, помимо указанных ранее, Минская×Белорусская 80, Родина×St109. Комбинации Московская 35×St109 и Fero×Заря, имевшие в F_1 депрессию по продуктивности колоса, не проявили гетерозиса и по вегетативной массе побега. В обобщенном виде связь репродуктивного и соматического гетерозисов показана в виде коэффициентов корреляции: с реальной продуктивностью в годы исследования они равнялись 0,90***, 0,58*, 0,76***, с потенциальной — 0,94***, 0,80**, 0,75**. Чтобы избавиться от отрицательных величин при расчете коэффициентов корреляции, ко всем датам ряда прибавляли положительное число, равное модулю наибольшего отрицательного числа. Нужно отметить, что связь соматического гетерозиса с гетерозисом потенциальной продуктивности более тесная, чем с реальной.

Из сопоставления гетерозиса по элементам продуктивности колоса (табл. 3) следует, что комбинации с гетерозисом по продуктивности имели его и по ее элементам; такое же соответствие отмечалось и у депрессивных комбинаций. Гетерозисный эффект продуктивности достигался как за счет числа, так и за счет крупности зерна, причем первый показатель играл несколько большую роль, нежели последний. В каждом из трех лет исследований существенный гетерозис по числу зерен проявили 5 комбинаций, а по массе 1000 зерен — только 2.

Гетерозис по потенциальному числу зерен в колосе проявили те же комбинации, что и гетерозис по потенциальной продуктивности: Московская $35 \times$ Яра, Яра \times Родина, Минская \times Белорусская 80. Соответствие между гетерозисом по потенциальной крупности зерна и гетерозисом по потенциальной продуктивности просматривается гораздо хуже.

Сопоставление гетерозиса потенциальной продуктивности и ее элементов у различных комбинаций имеет глубокий смысл. Напомним, что пинцировка в момент цветения обеспечивает развивающемуся зерну избыток метаболитов, тем самым способствуя полному развитию потенциалов, которые имел колос ко времени цветения и которые, не будучи этого дополнительного питания, непрерывно суживались бы в течение дальнейшего его развития. Показано, что к моменту цветения наблюдается значительное число фертильных цветков, не образующих завязей только из-за недостатка питания [8]. Более того, отмечается «сбрасывание» уже завязавшихся зерновок, подобное «сбрасыванию» завязи у плодовых деревьев [11], незаметное благодаря тому, что развитие зерновок протекает в закрытых цветковых чешуях. Пинцировка

как бы фиксирует продуктивность колоса на момент цветения, а при сопоставлении гибридов и родителей (тоже пинцированных) фиксирует уровень гетерозиса в этой фазе. Можно сказать и иначе: пинцировка, создавая избыток метаболитов для развивающегося зерна и родителей и гибрида, прерывает дальнейшее развитие гетерозиса, стирает вследствие избыточного питания различия в снабжении колоса родителей и гибрида и тем самым фиксирует уровень гетерозиса на момент цветения. Таким образом, с помощью пинцировки можно вычленить гетерозис, относящийся к первому периоду вегетации — периоду до цветения.

Мы находим ряд подтверждений сказанному. Начнем с отмеченного выше менее высокого уровня гетерозиса потенциальной продуктивности, чем реальной. Первый отражает гетерозис, сформировавшийся за какую-то часть вегетационного периода, второй — за всю вегетацию. Естественно, что отсутствие гетерозиса потенциальной продуктивности не исключает гетерозиса реальной. О таких случаях упоминалось выше. Они означают, что гетерозис был в основном обязан второму периоду вегетации. Появляется возможность оценить комбинацию не только по уровню гетерозиса, но и по периоду вегетации, в котором он формируется. В табл. 2 эффект гетерозиса продуктивности колоса разделен на гетерозис 1-й (гетерозис потенциальной продуктивности) и 2-й (гетерозис реальной минус гетерозис потенциальной продуктивности) половины вегетации.

Вычленение гибридного эффекта, обязанного различным периодам вегетации, имеет реальный смысл даже в том случае, если этот эффект — депрессия и выражается отрицательной величиной. Например,

депрессия у комбинации Московская 35×St109 в значительной мере обусловлена периодом до цветения, во время развития зерна она была меньше. Комбинация Заря×Белорусская 80 в 1991 г. депрессивна, но в этом случае депрессия наблюдалась лишь в 1-й период вегетации, после чего отмечался гетерозис, который, однако, полностью компенсировать депрессию не смог. Заметим, что здесь речь идет о трактовке разобранных случаев безотносительно к тому, доказаны они статистически или нет на нашем конкретном материале.

В целом уровень гетерозиса продуктивности колоса, формирующийся до цветения, меньше, чем возникающий во время развития зерна. Особенно это заметно в таких комбинациях, как Родина×St109, Fe-go×St109, Заря×Белорусская 80. С другой стороны, можно отметить комбинации, у которых роль 1-го и 2-го периодов вегетации в формировании гетерозиса продуктивности колоса примерно одинакова: Минская×Белорусская 80, Московская 35×Яра, Яра×Родина. Поскольку число зерен определяется преимущественно в 1-й период вегетации, а масса 1000 зерен — во 2-й, следует ожидать, что у первой группы комбинаций роль крупности зерен в эффекте гетерозиса продуктивности будет относительно больше, чем у второй, а роль числа зерен обнаружит противоположную тенденцию. В основном это ожидание оправдывается (табл. 3), но имеется и достаточно явное исключение — комбинация Заря×Белорусская 80, которое следует признать оправданным. Помимо чисто статистических причин, оно может быть вызвано тем, что анализируемые элементы структуры продуктивности связаны с определенными периодами вегетации не жестко. Так, масса 1000 зерен в значительной

степени зависит и от 1-го периода вегетации [8, 12], а число зерен — частично от 2-го, но последняя зависимость невелика и определяется только уровнем «сбрасывания» завязи. Очевидно, поэтому гетерозис числа зерен лучше соответствует соотношению составляющих гетерозиса, сформировавшихся в 1-й и 2-й периоды вегетации, нежели гетерозис массы 1000 зерен.

Наконец, гетерозис вегетативной массы должен быть лучше связан с гетерозисом продуктивности, формирующейся в 1-й период вегетации, чем с возникающей во время развития зерна. Хотя различия здесь не могут быть резкими. Это, как мы видели выше, действительно так.

Деление гетерозиса по принципу времени его формирования в онтогенезе открывает новые перспективы для исследований в селекционных целях. Например, представляет интерес исследовать стабильность компонентов, слагающих гетерозис в онтогенезе, определить условия их наилучшего проявления и возможности прогноза селекционной ценности гибридных комбинаций и т. д.

Применение новых морфофизиологических показателей позволило выявить некоторые особенности продукционных процессов, связанных с гетерозисом.

Гибриды в целом лучше реализовали потенциальную продуктивность колоса, чем родительские сорта (табл. 4). Это свидетельствует о более высоком уровне снабжения гибридных колосов ассимилятами. Особенно высока степень реализации потенциального числа зерен, степень реализации потенциальной крупности уступает ей. Это понятно: число зерен как элемент продуктивности формируется раньше, и дополнительное питание после цвете-

Таблица 4

Степень реализации потенциальной продуктивности (%) колоса и ее элементов (1989—1991 гг.)

Комбинация	Продуктивность колоса		Число зерен с колоса		Масса 1000 зерен	
	F ₁	F ₁ —P	F ₁	F ₁ —P	F ₁	F ₁ —P
Заря × Минская	74,7	1,9	87,6	3,2	85,3	-0,4
Родина × St109	85,9	12,5	95,9	6,3	89,6	7,9
Минская × Белорусская 80	81,7	7,2	92,1	6,7	88,7	0,9
Fero × St109	79,0	5,4	93,8	6,1	84,2	0,3
Московская 35 × Яра	87,8	9,4	94,7	7,4	94,0	4,5
Московская 35 × St109	75,1	-1,6	90,0	0,6	84,3	-1,7
Заря × Белорусская 80	81,7	8,4	92,9	0,6	87,5	3,2
Яра × Родина	82,5	5,9	94,4	4,9	87,5	1,9
Fero × Заря	75,3	2,5	87,2	2,5	86,8	1,0

Примечания: 1. Здесь и в табл. 5 и 6 F₁—P — разность данных по гибриду F₁ и средних данных по родителям. 2. Ввиду отсутствия выраженной специфики года для краткости приведены средние по 3 годам.

ния уже не может значительно его увеличить. Ради краткости мы опускаем данные о реакции колоса на пинцировку. О ней можно судить по степени реализации потенциальной продуктивности, так как реакция на пинцировку является обратной ей величиной. Она у гибридов меньше, чем у родительских форм, что свидетельствует опять-та-

ки о лучшем снабжении колоса гибридов метаболитами. Опережающий рост снабжения колоса метаболитами по сравнению с ростом потенциальной продуктивности подтверждает коэффициент обеспеченности ее вегетативной массой побега (табл. 5). У гибридов он заметно выше, чем у родителей. Это значит, что донорно-акцепторные отноше-

Таблица 5

Соотношение массы зерна колоса и вегетативной массы побега (1989—1991 гг.)

Комбинация	Коэффициент использования массы побега		Коэффициент обеспеченности потенциальной продуктивности вегетативной массой		Коэффициент хозяйственной эффективности	
	F ₁	P	F ₁	P	F ₁	P
Заря × Минская	0,64	-0,02	1,22	0,04	39,0	-0,67
Родина × St109	0,68	0,04	1,24	0,04	43,2	0,10
Минская × Белорусская 80	0,69	0,04	1,24	0,13	42,8	3,91
Fero × St109	0,66	0,01	1,25	0,07	41,3	0,45
Московская 35 × Яра	0,72	0,08	1,28	0,05	44,2	5,42
Московская 35 × St109	0,71	0,0	1,22	-0,01	39,3	-2,63
Заря × Белорусская 80	0,71	0,03	1,17	0,05	41,3	0,70
Яра × Родина	0,66	0,04	1,25	0,07	43,2	2,47
Fero × Заря	0,67	-0,01	1,17	0,01	41,1	1,43

ния в системе вегетативная масса — развивающееся зерно у первых менее напряженные, чем у последних.

Помимо гетерозиса вегетативной массы побега, имеет значение и более эффективная работа гибридного растения во время налива зерна. Об этом свидетельствует более высокий коэффициент использования массы побега (табл. 5).

Коэффициент хозяйственной эффективности — скорее хозяйственная, нежели физиологическая характеристика. Масса зерна сопоставляется здесь с массой соломы, которая не отражает ни запаса метаболитов, ни фотосинтетических потенциалов или, во всяком случае, отражает их очень косвенно. Можно констатировать, что выход зерна у гибридов выше, чем у родителей; это косвенно свидетельствует о повышенной эффективности продукционных процессов.

Растения, эффективно работающие во время налива зерна, видимо, должны характеризоваться повышенным уровнем аттракции, меньшими энергетическими затратами на нее, большей интенсивностью фотосинтеза, более высоким уровнем реутилизации. Из всего перечисленного, по имеющимся материа-

лам, поддается оценке только уровень реутилизации. Его рассчитывали по следующей формуле:

$$\frac{(M_{пфз} - M_{пфз}) - (M_{пс} - M_{пс}) - (M_{пфз} - M_{пфз}) - M_{пс}}{M_{пфз} - M_{пфз}} \times 100, \%$$

где $M_{пс}$ — масса побега в фазу полной спелости; $m_{пс}$ — масса зерна в фазу полной спелости; $M_{пфз}$ — масса побега в фазу ПФЗ; $m_{пфз}$ — масса зерна в фазу ПФЗ.

Поскольку отмечено значительное влияние года на уровень реутилизации, соответствующие данные приведены за каждый год (табл. 6).

Только в 1990 г. гибриды заметно превосходили родительские формы по этому показателю. В другие годы различий не наблюдалось или они были незначительными. Можно отметить некоторое преимущество в уровне реутилизации только у таких гетерозисных гибридов, как Родина×St109 (в 1989 г.) и Московская 35×Яра (в 1991 г.).

Наиболее высокая степень реализации потенциальной продуктивности и соответственно наименьшая реакция на пинцировку, наибольшие коэффициенты использования массы побега, обеспеченности по-

Таблица 6
Доля вегетативной массы, затраченная на реутилизацию (%)

Комбинация	1989 г.		1990 г.		1991 г.	
	F_1	$F_1 - \bar{P}$	F_1	$F_1 - \bar{P}$	F_1	$F_1 - \bar{P}$
Заря×Минская	60,4	-4,3	51,0	-0,2	57,0'	-2,1
Родина×St109	65,8	7,8	55,6	1,8	58,9	0,4
Минская×Белорусская 80	65,6	1,0	55,1	7,8	61,7	2,1
Fero×St109	63,4	1,9	53,8	2,4	56,3	-3,6
Московская 35×Яра	67,0	-0,4	61,5	16,1	64,2	4,5
Московская 35×St109	61,4	-0,8	69,3	13,8	56,9	1,6
Заря×Белорусская 80	73,7	0,1	55,6	4,8	62,4	1,8
Яра×Родина	54,5	-2,2	54,9	8,7	61,7	-0,4
Fero×Заря	64,6	1,7	51,5	-1,7	60,9	-1,6
НСР ₀₅		2,6		4,8		1,9

Коэффициенты корреляции гетерозиса продуктивности колоса с разностью морфофизиологических показателей, F_1 —Р 1989—1991 гг.)

Коррелируемые показатели	Степень реализации потенциальной продуктивности	Коэффициент			Уровень реутилизации
		использования массы побега	обеспеченности вегетативной массой	хозяйственной эффективности	
Гетерозис реальной продуктивности	0,78**	0,68**	0,47*	0,84***	0,24
Гетерозис потенциальной продуктивности	0,64**	0,56*	0,39	0,71**	0,29

тениальной продуктивности вегетативной массой, хозяйственной эффективности, как правило, свойственны гибридам с высоким уровнем гетерозиса: Родина×St109, Мinskая×Белорусская 80, Московская 35×Яра, Яра×Родина. Депрессивные гибриды не отличаются по этим характеристикам от родителей либо даже уступают им (превосходят по реакции на пинцировку).

Обобщенную характеристику связи гетерозиса продуктивности колоса с проанализированными выше показателями дают коэффициенты корреляции (табл. 7). При расчете коэффициентов корреляции использовались средними из трех лет. От отрицательных величин избавлялись, как указано выше.

Выявлена довольно тесная связь гетерозиса продуктивности колоса с рассматриваемыми показателями (коэффициент корреляции с реакцией на пинцировку численно равен таковому со степенью реализации потенциальной продуктивности, но с обратным знаком), за исключением, как это и ожидалось, уровня реутилизации. При этом связь гетерозиса потенциальной продуктивности с указанными признаками менее тесная, чем гетерозиса реальной

продуктивности, поскольку первый определяется только частью вегетационного периода.

Косвенным свидетельством лучшего снабжения развивающегося колоса метаболитами у гибридов служит ослабление конкуренции между числом зерен и массой 1000 зерен, в основе которой лежит недостаток метаболитов и которая часто выражается в отрицательной корреляции между этими элементами [3, 6, 12]. Коэффициенты корреляции у гибридов за годы опыта составили: 0,64*, 0,51*, 0,29 (депрессивные комбинации исключены), а у родительских форм —0,02, —0,20, —0,18.

Наконец, еще одна особенность, связанная с гетерозисом. Кажется очевидным, что реализация потенциальной продуктивности должна определяться обеспеченностью ее вегетативной массой. На самом деле достаточно тесная связь между ними обнаруживается ежегодно только у гибридов: коэффициенты корреляции за 3 года составили 0,73*, 0,65* и 0,91***, в то время как для родительских сортов —0,34, 0,38 и 0,87***. Это еще раз свидетельствует (косвенно) о большей эффективности использования гибридами ве-

гетативной массы побега для создания зерновой массы.

Изучение динамики площади листьев в течение двух лет также показало преимущество гетерозисных гибридов над родителями. Это очень существенно, так как листовая поверхность оказывает сильное влияние на формирование продуктивности колоса. Коэффициенты корреляции продуктивности колоса и суммарной (за все фазы) площади листовых пластинок составили в 1989 и 1990 гг.: для реальной продуктивности гибридов — 0,90*** и 0,96***, родителей — 0,85*** и 0,93***; для потенциальной — соответственно 0,85** и 0,67**, 0,89*** и 0,90***.

В нашем опыте площадь активной поверхности листовых пластинок достигла максимальных значений к фазе колошения (табл. 8), что отвечает результатам других исследований [8, 14, 17]. После этой фазы начиналось интенсивное отмирание листьев нижних и средних ярусов. Площадь ассимиляционной поверхности листовых пластинок в 1989 г. из-за весенней засухи была меньше, чем в 1990 г., в среднем на 26 %. Однако из-за сильного развития болезней в 1990 г. отмечалось ее сильное сокращение, так что к фазе молочной спелости различия не превышали 6 %.

Гибриды, проявившие гетерозис по продуктивности колоса (Роди-

Таблица 8

Разность ассимиляционной поверхности (см²) листьев главного побега у гибридов F₁ и родительских форм в среднем в 1989 г. (числитель) и 1990 г. (знаменатель)

Комбинация	Кущение	Выход в трубку	Колошение	Цветение	ПФЗ	Молочная спелость
Заря×Минская	-1,3	1,5	1,8	3,5	2,2	-1,4
	-0,9	0,5	2,0	0,1	2,9	-1,0
Родина×St109	-0,3	1,8	2,1	3,4	5,0	2,9
	-0,4	1,7	4,3	4,9	5,4	7,0
Минская×Белорусская 80	1,3	0,2	1,5	2,2	2,3	3,4
	0,9	0,5	3,3	-0,6	3,5	6,2
Fero×St109	-0,7	1,3	5,3	4,5	2,0	-2,2
	-0,7	1,9	3,6	-0,8	0,0	-2,3
Московская 35×Яра	-1,3	-1,9	1,8	2,1	4,6	5,6
	-1,6	-0,7	2,6	5,9	3,6	7,3
Московская 35×St109	-0,5	3,5	0,5	-0,9	-2,6	-4,1
	0,1	-2,1	1,5	-1,3	-3,1	-4,8
Заря×Белорусская 80	0,5	-1,4	0,5	1,2	0,4	1,7
	0,4	-2,5	1,1	0,4	2,3	4,5
Яра×Родина	-1,0	1,2	4,0	4,2	8,0	9,8
	-1,0	1,4	4,0	3,5	5,7	8,3
Fero×Заря	0,9	1,1	-2,0	-1,0	-2,1	-2,9
	-0,2	0,3	0,7	-0,6	-3,5	-3,7
НСР ₀₅	2,2	3,4	5,5	7,0	4,5	2,2
	3,2	0,6	7,6	3,2	3,5	3,1

на \times St109, Минская \times Белорусская 80, Московская 35 \times Яра, Яра \times Родина), стабильно превосходили родительские формы по средней площади активной листовой поверхности, напротив, депрессивные комбинации уступали им по данному показателю. При этом преимущество гетерозисных гибридов выявлялось только после фазы выхода в трубку, что видно на рисунке, где представлена в качестве примера динамика активной листовой поверхности гетерозисного и депрессивного гибридов вместе с их родительскими формами. Становится ясным, почему гетерозис не затронул такого рано формирующегося элемента, как число колосков (табл. 1). Понятно также, почему гетерозис продуктивности колоса, обязанный первому периоду вегетации (когда преимущество гибридов по площади листьев невелико), уступает гетерозису, сформировавшемуся во время развития зерна. Понятна и более тесная связь суммарной листовой поверхности с реальной продуктивностью колоса, нежели с потенциальной.

Выводы

1. Гетерозис по урожайности гибридов F_1 яровой пшеницы в условиях Центрального района Нечерноземной зоны связан с увеличением продуктивной кустистости и продуктивности главного колоса. Гетерозис продуктивности главного колоса больше зависит от числа зерен, чем от их крупности.

2. Гетерозис продуктивности главного колоса обусловлен гетерозисом вегетативной массы побега, площади листовых пластинок, большей эффективностью продукционных процессов в период налива зерна, более высокой обеспеченностью колоса метаболитами. Увеличение по-

следней опережает рост потенциальной продуктивности.

3. Гетерозис потенциальной продуктивности колоса гибридов F_1 яровой пшеницы (удвоенная продуктивность колоса, у которого в фазу цветения удалены колоски одной из сторон) формируется до цветения (гетерозис 1-й половины вегетации). Гетерозис, сформировавшийся в более поздний период, может быть определен как разность гетерозиса реальной и потенциальной продуктивности колоса (гетерозис 2-й половины вегетации).

4. Гетерозис потенциальной продуктивности колоса, так же как гетерозис реальной продуктивности, лучше проявляется в благоприятные для растений годы и зависит главным образом от гетерозиса потенциального числа зерен в колосе.

5. Уровень гетерозиса продуктивности колоса 1-й половины вегетации меньше, чем 2-й, что объясняется постепенностью нарастания различий продукционных процессов у гибридов и их родителей, достигающих максимума ко времени налива зерна. По этой же причине гетерозис не распространяется на такой показатель, как число колосков в колосе.

6. Имеются достаточно четкие различия между гибридами по соотношению уровня гетерозиса 1-го и 2-го периодов вегетации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аникеев В. В., Кутузов Ф. Ф. Новый способ определения листовой поверхности у злаков.— Физиол. раст., 1961, т. 3, с. 375—377.— 2. Боровиц С. Принципы и методы селекции растений.— М.: Колос, 1984.— 3. Гамзикова О. И., Калашник Н. А. Генетика признаков пшеницы на фонах питания.— Новосибирск: Наука, 1988.— 4. Гетерозис.— М.: Агропромиздат, 1987.— 5. Кершанская О. И., Беденко В. П., Уразалиев Р. А. О некоторых морфофизиологических показа-

телях продукционного процесса у гетерозисных гибридов озимой пшеницы.— С.-х. биология, 1983, № 9, с. 9—13.— 6. Колесников И. М. Прогноз селекционной ценности гибридных комбинаций и эффективность отбора из второго гибридного поколения мягкой яровой пшеницы.— Автореф. канд. дис.— М.: ТСХА, 1981.— 7. Коновалов Ю. Б. Налив зерна у различных сортов яровой пшеницы.— Изв. ТСХА, вып. 6, 1958, с. 17—30.— 8. Коновалов Ю. Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя.— М.: Колос, 1981.— 9. Коновалов Ю. Б., Тарарина В. В. Использование новых показателей для морфофизиологической характеристики сортов яровой пшеницы разных лет селекции.— Изв. ТСХА, 1987, вып. 5, с. 58—65.— 10. Коновалов Ю. Б., Сидоренко В. С. Гетерозис и эффективность налива зерна у гибридов ярового ячменя.— Изв. ТСХА, 1990, вып. 1, с. 51—59.— 11. Корнев Г. В. Биохимическое обоснование сроков и способов уборки хлебов.— Киев: Урожай, 1967.— 12. Натрова Э., Смочек Я. Продуктивность колоса зерновых культур.— М.: Колос, 1983.— 13. Неттевич Э. Д. Проблема использования гетерозиса у мягкой

яровой пшеницы и пути ее решения.— Автореф. докт. дис.— М., 1974.— 14. Тарарина В. В. Морфофизиологические особенности сортов яровой пшеницы разных лет селекции в Центральном районе Нечерноземной зоны РСФСР.— Автореф. канд. дис.— М.: ТСХА, 1989.— 15. Федин М. А. Генетика пшеницы и гетерозис.— М.: Колос, 1979.— 16. Хатаб М. Н. Уровень гетерозиса озимой пшеницы в зависимости от родительских пар при гибридизации.— Автореф. канд. дис.— Киев; 1991.— 17. Цыганков В. И. Использование морфофизиологических показателей для целей селекции яровой пшеницы в условиях Западного Казахстана.— Автореф. канд. дис.— М.: ТСХА, 1990.— 18. Шахбазов В. Г. Новое о механизмах и прогнозировании гетерозиса.— Частная генетика растений, 1989, т. 2, с. 122—123.— 19. Brindra J.— Ceskoslov. Adad. Semedelska, 1984, Roc. 73, s. 26—28.— 20. Jiang C., Cockersham C. C., Moll R. H.— Crop Sci., 1990, vol. 30, p. 44—49.— 21. Sharma S., Singh K., Singh I.— Indian J. Genet. Plant Breed., 1989, vol. 49, p. 59.

Статья поступила 28 февраля 1992 г. c99,100

SUMMARY

Heterosis in F_1 of soft spring wheat was studied in the Central area of Non-chernozem zone using traditional and new characters, including potential ear productivity which is equal to double weight of the ear grain in which 1/2 of spikelets were removed in the blooming stage. Heterosis of potential ear productivity is due to growing period before flowering. Heterosis of the following period was determined as the difference between real and potential productivity. Distinctions between combinations as to relationship of the levels of heterosis in productivity of the ear that was formed before blooming and after it have been found. A number of morphophysiological specificities causing the heterosis of ear productivity have been determined.