

УДК 633.11:321:631.523.11

## ВЛИЯНИЕ КОМПЛЕМЕНТАЦИИ ГЕНОВ ГИБРИДНОГО НЕКРОЗА НА КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ В ПЕРВОМ ПОКОЛЕНИИ ГИБРИДОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

ПУХАЛЬСКИЙ В. А., КОСАРЕВА Г. А.

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

Широкое распространение генов гибридного некроза в генотипах сортов яровой пшеницы вызывает необходимость получения информации о влиянии названных генов на характер наследования количественных признаков гибридами первого поколения.

Это особенно важно для работы по созданию гибридной пшеницы. Имеющиеся данные [1, 2, 6, 8, 9, 11—15] свидетельствуют о редукции многих признаков пшеничного растения в результате комплементации генов гибридного некроза. В то же время в литературе нет сведений о влиянии генов ингибиторов гибридного некроза на выраженность количественных признаков в  $F_1$  межсортовых гибридов.

В задачу наших исследований входило изучение особенностей наследования различных количественных признаков у гибридов  $F_1$  яровой мягкой пшеницы в связи с отягощенностью их генами гибридного некроза.

### Методика исследований

Работа выполнена на кафедре генетики, селекции и семеноводства полевых культур Тимирязевской академии в 1972—1974 гг. Полевые опыты закладывали на полях селекционного севооборота Селекционно-генетической станции им. П. И. Лисицына. Скрещивания проводили по типу топкроссов. Гибриды получали при ограниченно-свободном опылении под пергаментными изоляторами по методике КНИИСХ [3]. Посев гибридного материала и родительских форм во все годы исследования проводили вручную на метровых полосах. Гибриды  $F_1$  в зависимости от наличия гибридных зерен высевали в 2- и 3-кратной повторностях. Площадь делянки 0,15 м<sup>2</sup>. Гибридные потомства и родительские формы размещали по методу полной рендомизации. В период вегетации проводили фенологические наблюдения и отмечали время проявления первых признаков гибридного некроза. Количественные признаки (высоту растений, структуру урожая) определяли по общепринятым методикам.

Тип наследования изучаемых признаков у гибридов устанавливали по отношению к средней родительской форме ( $\bar{P}$ ). Гетерозисными и депрессивными считались гибриды, которые существенно отличались от  $\bar{P}$ . Экспериментальные данные обрабатывали методом дисперсионного анализа [10].

### Результаты и обсуждение

В течение 1972—1974 гг. было изучено 126 комбинаций скрещивания. В наших экспериментах гетерозис наиболее часто проявлялся по числу члеников колосового стержня, массе 1000 зерен, числу развитых

колосков в главном колосе, высоте растений, массе зерна с растения, массе зерна и числу зерен с главного колоса. По этим признакам чаще проявлялась и депрессия (табл. 1).

Таблица 1

Характер наследования количественных признаков у межсортовых гибридов яровой мягкой пшеницы (число комбинаций)

Признаки	1972 г.*			1973 г.			1974 г.		
	тип наследования								
	гетерозис	промежуточный	депрессия	гетерозис	промежуточный	депрессия	гетерозис	промежуточный	депрессия
Высота растений	4	18	—	9	41	2	9	34	4
Продуктивная кустистость	1	21	—	4	46	2	2	40	5
Длина колосового стержня	4	18	—	7	40	5	6	36	5
Число члеников колосового стержня	6	15	1	9	42	1	13	32	2
Число развитых колосков в колосе	4	18	—	5	44	3	14	29	4
Число зерен в главном колосе	—	21	1	2	46	4	3	41	3
Масса зерна с главного колоса	3	19	—	4	45	3	11	32	4
Число зерен с растения	1	21	—	10	39	3	6	38	3
Масса зерна с растения	2	20	—	11	38	3	9	35	3
Масса 1000 зерен	5	17	—	8	41	3	13	31	3

\* Пять комбинаций, растения которых имели симптомы гибридного некроза уже в фазу 2—3 листьев, погибли.

С целью изучения причин депрессии и установления влияния комплементарного эффекта генов  $Ne_1$  и  $Ne_2$  на характер наследования признаков все гибриды  $F_1$  были разделены на три группы в зависимости от типа скрещиваний. В группу  $Ne_1 \times 0$ ,  $Ne_2 \times 0$  входили гибриды, полученные от скрещиваний компонентов, один из которых содержал в генотипе ген  $Ne$  в доминантном состоянии, генотип другого был свободен от данных генов. Гибриды группы  $Ne_1 \times Ne_1$ ,  $Ne_2 \times Ne_2$  были получены при скрещивании сортов с одноименными генами гибридного некроза.  $Ne_1 \times Ne_2$ ,  $Ne_2 \times Ne_1$  — группа некротических гибридов. К последней были отнесены также гибридные потомства, имевшие в  $F_1$  нормальный фенотип, но в  $F_2$  давшие расщепление на фенотипически некротические и нормальные. Отсутствие симптомов некроза в  $F_1$  связано с влиянием гена-ингибитора на взаимодействие комплементарных генов  $Ne_1$  и  $Ne_2$  [2, 7]. Нами были обнаружены и комбинации, в  $F_1$  которых растения различались по симптомам гибридного некроза. В рядке наряду с некротическими были и нормальные растения. При пересеве последних в  $F_2$  установлена их гибридная природа. Различия в фенотипах растений  $F_1$ , очевидно, связаны с гетерогенностью сортов (в частности, Хоку 212, Одесская 13) по данным генам. Указания на гетерогенность некоторых сортов по генам некроза имеются и в литературе [4, 5].

В 1974 г., наибольшее число комбинаций, проявивших депрессию по ряду изученных признаков, было отмечено в группе  $Ne_1 \times Ne_2$  (табл. 2). Гибриды Лютесценс Г23672  $\times$  Marquillo, Хон 243  $\times$  Балаганка, Скала  $\times$  Балаганка признаки гибридного некроза проявили в  $F_1$  и по всем признакам существенно уступали  $\bar{P}$ . Гибриды, у которых симпто-

мы некроза в  $F_1$  отсутствовали, а в  $F_2$  имело место расщепление на фенотипически некротические и нормальные растения, по большинству признаков проявили промежуточное наследование, а по некоторым и гетерозис. Депрессия по высоте растений, числу развитых колосков в колосе и массе зерна с главного колоса в этой группе комбинаций была обнаружена у гибрида Полтавка (к-9245)  $\times$  Балаганка. Четыре гибрида, проявившие депрессию по некоторым признакам, отмечены и в группах  $Ne_1 \times 0$ ,  $Ne_2 \times 0$ . По продуктивной кустистости уступали средней родительской форме гибриды Лютеценс 30/65  $\times$  Балаганка и Хлудовская  $\times$  Marquillo. Депрессивность этих гибридов, возможно, связана с плохой комбинационной способностью родительских форм по упомянутому признаку. По длине колосового стержня депрессию проявили гибриды Теремок  $\times$  Кода II и Теремок  $\times$  Балаганка (табл. 2). Сорт Теремок принадлежит к виду *T. compactum* var. *eginaceum* и характеризуется коротким и плотным колосом. Депрессия в этом случае, очевидно, связана с доминированием по длине колосового стержня вида *T. compactum*.

Таблица 2

Характер наследования количественных признаков в  $F_1$  в зависимости от типа скрещиваний, 1974 г. (число комбинаций)

Признаки	Тип скрещиваний								
	$Ne_1 \times 0; Ne_2 \times 0$			$Ne_1 \times Ne_1; Ne_2 \times Ne_2$			$Ne_1 \times Ne_2; Ne_2 \times Ne_1$		
	гетерозис	промежуточный	депрессия	гетерозис	промежуточный	депрессия	гетерозис	промежуточный	депрессия
Высота растений	2	27	—	2	3	—	5	4	4
Продуктивная кустистость	1	26	2	—	5	—	1	9	3
Длина колосового стержня	1	26	2	2	3	—	3	7	3
Число членников колосового стержня	8	21	—	2	3	—	3	8	2
Число развитых колосков в колосе	8	21	—	3	2	—	3	6	4
Число зерен в главном колосе	2	27	—	—	5	—	1	9	3
Масса зерна с главного колоса	8	21	—	—	5	—	3	6	4
Число зерен с растения	3	26	—	—	5	—	3	7	3
Масса зерна с растения	5	24	—	1	4	—	3	7	3
Масса 1000 зерен	10	19	—	3	2	—	—	10	3

В то же время в группе  $Ne \times 0$  отмечено наибольшее число гетерозисных гибридов. Большинство гибридов, полученных от скрещивания сортов, содержащих гены гибридного некроза, с сортами, генотипы которых свободны от данных генов, проявили по изучаемым признакам промежуточный характер наследования. Такой же характер наследования признаков имел место у гибридов, принадлежащих к группе  $Ne_1 \times Ne_1$ ;  $Ne_2 \times Ne_2$ . Аналогичная картина наследования признаков была получена и в предыдущие годы изучения — 1972 и 1973.

Таким образом, анализ характера наследования количественных признаков показал, что гибриды, у которых эффект комплементации генов  $Ne$  проявляется уже в  $F_1$ , по всем изучаемым признакам относятся к депрессивным. Гибриды, у которых эффект взаимодействия генов  $Ne_1$  и  $Ne_2$  подавляется геном-ингибитором и как результат этого в  $F_1$  отсут-

ствуют симптомы гибридного некроза, по изучаемым признакам проявляют промежуточный характер наследования, а иногда и гетерозис (рис. 1). Так, в 1972 г. гибриды  $F_1$  Полтавка (к-9164)  $\times$  Балаганка и Ноэ  $\times$  Балаганка фенотипически не отличались от  $F_1$  комбинаций Саратовская 39  $\times$  Балаганка, Безоска  $\times$  Балаганка и Лена  $\times$  Marquillo, хотя в  $F_2$  имело место выщепление некротических фенотипов. Различия по количественным признакам между этими гибридами и средней родительской формой такие же, как у гибридов, не отягощенных комплементарным эффектом генов Ne (табл. 3).

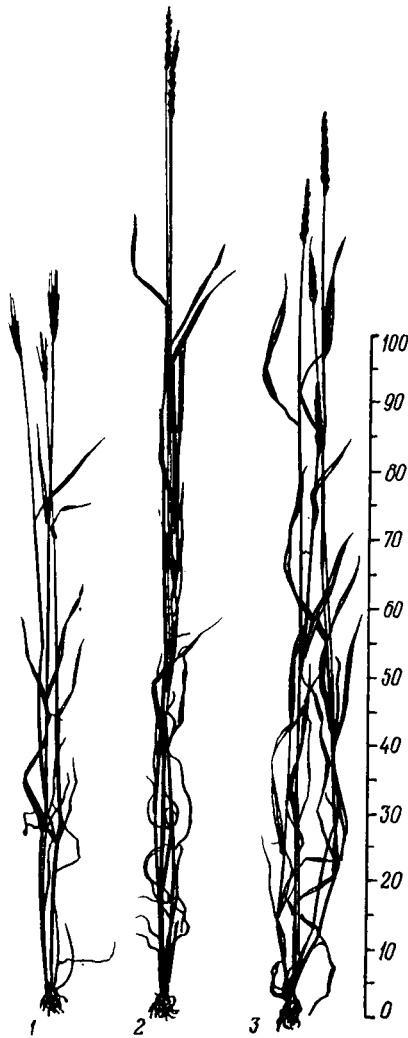


Рис. 1. Проявление эффекта гетерозиса в  $F_1$  (2) при скрещивании генотипов  $pe_1 pe_1 Ne_2 Ne_2$  (1)  $\times$   $Ne_1 Ne_1 pe_2 pe_2 I_2 I_2$  (3).

ний, продуктивной кустистости, числу зерен и массе зерна с растения отмечен у гибрида Саратовская 39  $\times$  Балаганка. Превышение по таким признакам, как число и масса зерна с растения, составило соответственно 152,6\*\*\* и 153,3%\*\* (табл. 4). По продуктивной кустистости гетерозис достигал 141,7%\*\*\*, а по высоте растений — 114,0%\*. У гибрида Безоска  $\times$  Балаганка гетерозис был отмечен только по числу членков колосового стержня (108,4%\*). По остальным признакам растения  $F_1$  существенно не отличались от средней родительской формы.

Например, масса 1000 зерен растений комбинации Полтавка (к-9164)  $\times$  Балаганка по отношению к среднему родителю составила 100,1% Ноэ  $\times$  Балаганка — 106,8, Саратовская 39  $\times$  Балаганка — 96,8, Безоска  $\times$  Балаганка — 88,7 и Лена  $\times$  Marquillo — 127,8%. По массе зерна с растения наблюдалась идентичная картина. Отношение массы зерна с растения  $F_1$  комбинации Ноэ  $\times$  Балаганка к средней родительской форме равнялось 126,1%, Полтавка (к-9164)  $\times$  Балаганка — 100,7, Саратовская 39  $\times$  Балаганка — 119,7, Безоска  $\times$  Балаганка — 101,2, Лена  $\times$  Marquillo — 109,4%. Несколько уступал средней родительской форме гибрид Полтавка (к-9164)  $\times$  Балаганка по числу и массе зерна с главного колоса. Хуже, чем у среднего родителя, эти два признака были у  $F_1$  гибрида Лена  $\times$  Marquillo (табл. 3). Существенно превосходило среднюю родительскую форму  $F_1$  гибрида Лена  $\times$  Marquillo по массе 1000 зерен (127,8%\*\*).

В 1973 г. растения  $F_1$  комбинаций Полтавка (к-9164)  $\times$  Балаганка и Ноэ  $\times$  Балаганка почти по всем изученным признакам превосходили среднюю родительскую форму (табл. 3). Масса зерна с растения у  $F_1$  гибрида Полтавка (к-9164)  $\times$  Балаганка составила 123,8%, число зерен с растения — 112, а масса зерна с главного колоса 109,8% к величине этих показателей у среднего родителя. Существенных отличий от среднего родителя не обнаружено и у гибрида Ноэ  $\times$  Балаганка. Подобная картина наблюдалась у  $F_1$  гибрида Лена  $\times$  Marquillo. Эффект гетерозиса по высоте расте-

Характеристика межсортовых гибридов F<sub>1</sub> яровой мягкой пшеницы по некоторым признакам в 1972 и 1973 гг.

Показатель	Высота растений, см	Продуктивная кустистость, шт.	Длина колосового стержня, см	Число члеников колосового стержня, шт.	Число развитых колосков в главном колосе, шт.	Число зерен с колоса, шт.	Масса зерна с колоса, г.	Число зерен с растения, шт.	Масса зерна с растения, г	Масса 1000 зерен, г
Полтавка (к-9164) × Балаганка										
1972 г.										
F <sub>1</sub>	109,8	3,8	11,2	18,8	18,4	36,0	1,04	113,3	2,80	24,71
$\bar{P}$	109,4	3,4	11,2	19,0	18,3	42,3	1,17	113,4	2,78	26,68
% к $\bar{P}$	100,4	111,8	100,0	98,9	100,5	85,1	88,9	99,9	100,7	100,1
1973 г.										
F <sub>1</sub>	90,6	2,3	9,5	17,4	16,0	34,0	1,12	68,3	2,03	29,57
$\bar{P}$	84,4	2,2	9,4	17,5	16,0	34,5	1,02	61,0	1,64	27,82
% к $\bar{P}$	107,3	104,5	101,1	99,4	100,0	98,6	109,8	112,0	123,8	106,3
Ноз × Балаганка										
1972 г.										
F <sub>1</sub>	111,2	3,9	11,1	19,2	18,2	43,2	1,22	127,7	3,19	24,98
$\bar{P}$	117,1	3,6	10,6	18,4	17,6	38,9	1,01	109,1	2,53	23,40
% к $\bar{P}$	95,0	108,3	104,7	104,3	103,4	111,0	120,8	117,0	126,1	106,8
1973 г.										
F <sub>1</sub>	93,2	3,0	9,5	17,5	16,1	35,1	0,99	84,0	2,15	25,60
$\bar{P}$	84,2	2,8	9,0	16,9	15,4	34,0	0,96	72,5	1,92	26,15
% к $\bar{P}$	110,7	107,1	105,6	103,6	104,5	103,2	103,1	115,9	112,0	97,9
Саратовская 39 × Балаганка										
1972 г.										
F <sub>1</sub>	109,8	3,8	10,0	18,4	17,9	43,6	1,11	120,9	2,73	22,58
$\bar{P}$	102,5	3,2	10,0	17,8	17,2	41,0	1,06	99,9	2,28	23,33
% к $\bar{P}$	107,1	118,8	100,0	103,4	104,1	106,3	104,7	121,0	119,7	98,8
1973 г.										
F <sub>1</sub>	92,3	3,4	8,9	16,8	16,1	36,6	1,19	97,2	2,76	27,80
$\bar{P}$	81,0	2,4	8,4	16,4	15,2	34,3	1,08	63,7	1,80	28,65
% к $\bar{P}$	114 0*	141,7***	106,0	102,4	105,9	106,7	110,2	152,6***	153,3**	97,0
Безоска × Балаганка										
1972 г.										
F <sub>1</sub>	109,3	3,5	11,2	19,4	18,3	37,6	0,96	108,4	2,45	22,60
$\bar{P}$	106,4	3,2	10,8	18,8	17,4	37,7	1,04	98,8	2,42	25,48
% к $\bar{P}$	102,7	109,4	103,7	106,0	105,2	99,7	92,3	109,7	101,2	88,7
1973 г.										
F <sub>1</sub>	92,1	2,4	9,5	18,1	16,4	33,8	1,09	66,6	2,08	31,21
$\bar{P}$	81,6	2,5	9,1	16,7	15,1	32,7	0,96	61,6	1,66	27,80
% к $\bar{P}$	112,9	96,0	104,4	108,4*	108,6	103,4	113,5	108,1	125,3	112,3

Показатель	Высота растений, см	Продуктивная кустистость, шт.	Длина колосового стержня, см	Число членков колосового стержня, шт.	Число развитых колосков в главном колосе, шт.	Число зерен с колоса, шт.	Масса зерна с колоса, г	Число зерен с растения, шт.	Масса зерна с растения, г	Масса 1000 зерен, г
Лена × Marquillo										
1972 г.										
F <sub>1</sub>	96,3	3,0	9,0	18,1	17,6	39,2	1,06	96,2	2,57	26,72
$\bar{P}$	98,6	3,2	9,4	17,9	17,5	47,4	1,13	114,6	2,35	20,90
% к $\bar{P}$	97,7	93,8	95,7	101,1	100,6	82,7	93,8	83,9	109,4	127,8**
1973 г.										
F <sub>1</sub>	85,6	2,4	8,2	15,8	14,8	39,2	1,13	78,8	2,08	26,42
$\bar{P}$	78,7	1,9	7,8	16,8	15,5	38,4	1,08	61,7	1,62	26,95
% к $\bar{P}$	108,8	126,3	105,1	94,0	95,5	102,1	104,6	127,7	128,4	98,0

Если F<sub>1</sub> комбинаций Ноэ × Балаганка и Полтавка (к-9164) × Балаганка не проявили гетерозис ни по одному признаку, то у гибридов Гирка (к-9141) × Балаганка, местный сорт Горьковской области × Балаганка и Гирка (к-25567) × Балаганка, относящихся также к группе Ne<sub>1</sub> × Ne<sub>2</sub>, он наблюдался (табл. 4).

Так, у F<sub>1</sub> гибрида Гирка (к-9141) × Балаганка гетерозисный эффект отмечен почти по всем изучаемым признакам, только по продуктивной кустистости и массе 1000 зерен в F<sub>1</sub> превосходство было несущественным. Наибольшим был гетерозисный эффект по массе зерна с растения (145,4%\*\*), по массе зерна с главного колоса (129,6%\*\*) и числу зерен с растения (126,7%\*).

В комбинации местный сорт Горьковской области × Балаганка в F<sub>1</sub> гетерозис обнаружился по массе зерна и числу зерен с растения (соответственно 136,4\*\*\* и 130,0%\*\*), массе зерна с главного колоса (116,7%\*), продуктивной кустистости (116,7%\*) и высоте растений (106,7%\*). По длине колосового стержня, числу членков колосового стержня, числу развитых колосков в главном колосе, числу зерен с главного колоса и массе 1000 зерен F<sub>1</sub> незначительно превзошло уровень P.

У гибрида Гирка (к-25567) × Балаганка эффект гетерозиса проявился в F<sub>1</sub> по массе зерна с растения (139,4%\*), числу развитых колосков в главном колосе (111,7%\*\*), числу членков колосового стержня (109,5%\*\*\*), длине колосового стержня (109,8%\*\*\*), высоте растений (109,8%\*). По другим изучаемым признакам растения данной комбинации также превосходили среднего родителя, но достоверно от него не отличались (табл. 5).

Гетерозис по некоторым признакам наблюдался у гибридного потомства F<sub>1</sub> Коллективная × Marquillo, Тарская 2 × Балаганка, Хлудовская × Балаганка. В комбинации Коллективная × Marquillo гибриды проявили гетерозис по массе зерна с растения (129,6%\*\*), массе 1000 зерен (112,6%\*), числу развитых колосков в главном колосе (114,0%\*\*\*), числу членков колосового стержня (110,7%\*\*\*), длине колосового стержня (109,2%\*) и высоте растений (105,5%\*); в комбинации Тарская 2 × Балаганка — по числу зерен (130,4%\*\*) и массе зерна с растения (133,6%\*\*), Хлудовская × Балаганка — по массе зерна с главного колоса, массе 1000 зерен, числу и особенно по массе зерна с растения (137,5%\*\*).

Характеристика межсортовых гибридов F<sub>1</sub> яровой мягкой пшеницы по некоторым признакам в 1974 г.

Показатель	Высота растения, см	Продуктивная кустистость, шт.	Длина колосового стержня, см	Число члеников колосового стержня, шт.	Число развитых колосков в главном колосе	Масса зерна с колоса, г	Число зерен с колоса, шт.	Число зерен с растения, шт.	Масса зерна с растения, г	Масса 1000 зерен, г
F <sub>1</sub>	127,0	3,4	10,8	18,8	17,9	1,27	41,1	110,2	3,17	28,73
$\bar{P}$	113,7	3,0	9,8	17,6	16,3	0,98	35,8	87,0	2,18	25,62
% к $\bar{P}$	111,7**	113,3	110,2**	106,8**	109,8**	129,6**	114,8**	126,7*	145,4**	112,1
F <sub>1</sub>	132,1	4,2	11,1	19,2	18,5	1,47	43,4	138,6	4,23	30,52
$\bar{P}$	123,0	3,6	10,8	18,6	17,5	1,26	39,6	106,6	3,10	29,08
% к $\bar{P}$	106,7*	116,7*	102,3	103,2	105,7	116,7*	109,6	130,0**	136,4**	105,0
F <sub>1</sub>	124,1	3,5	10,1	18,4	17,2	1,1	36,9	100,5	2,76	27,39
$\bar{P}$	113,0	3,2	9,2	16,8	15,4	0,96	33,8	80,4	1,98	25,34
% к $\bar{P}$	109,8**	109,4	109,8*	109,5***	111,7**	115,6	109,2	125,0	139,4*	108,1
F <sub>1</sub>	125,5	3,6	10,7	17,6	17,1	1,42	37,2	110,9	3,94	35,95
$\bar{P}$	119,0	3,2	9,8	15,9	15,0	1,32	37,2	94,7	3,04	31,92
% к $\bar{P}$	105,5*	112,5	109,2*	110,7***	114,0***	107,6	100,0	117,1	129,6**	112,6*
F <sub>1</sub>	120,8	3,8	10,6	18,6	18,1	1,25	43,4	134,1	3,58	26,55
$\bar{P}$	116,8	3,4	10,4	18,6	17,4	1,14	39,8	102,8	2,68	26,28
% к $\bar{P}$	103,4	111,8	101,9	100,0	104,0	109,6	109,0	130,4**	133,6**	101,0
F <sub>1</sub>	133,9	3,6	11,5	18,6	17,7	1,49	43,1	116,9	3,59	31,90
$\bar{P}$	128,6	3,3	11,5	18,4	16,6	1,21	38,3	95,0	2,61	28,42
% к $\bar{P}$	104,1	109,1	100,0	101,1	106,6	123,1**	112,5	123,0*	137,5**	112,3*

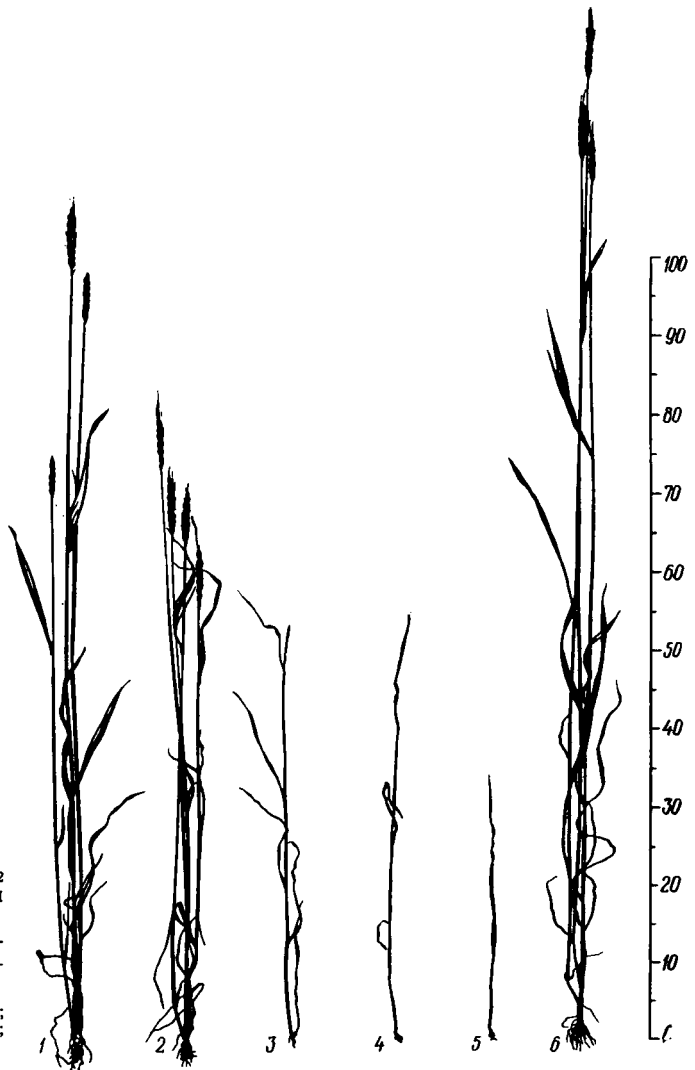
Характеристика межсортовых гибридов F<sub>1</sub> яровой мягкой пшеницы по некоторым признакам в 1973 и 1974 гг.

Показатель	Высота растения, см	Продуктивная кустистость, шт.	Длина колосового стержня, см	Число члеников колосового стержня, шт.	Число развитых колосков в колосе, шт.	Число зерен в главном колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г	Число зерен с растения, шт.	Масса зерен с растения, г	Масса 1000 зерен, г
Хоку 212×Балаганка, 1973 г.										
F <sub>1</sub>	69,0	2,6	7,1	16,7	12,0	16,0	0,13	34,0	0,25	7,4
$\bar{P}$	79,7	2,4	9,0	17,0	15,4	35,4	0,97	63,8	1,64	26,0
% к $\bar{P}$	86,6*	108,3	78,9***	98,2	77,9**	45,2***	13,4***	53,3**	15,2***	28,5***
Скала×Балаганка, 1974 г.										
F <sub>1</sub>	95,7	2,4	8,7	17,7	14,6	18,2	0,17	39,3	0,33	8,7
$\bar{P}$	115,6	3,4	9,6	17,2	16,6	38,6	1,13	102,5	2,75	27,1
% к $\bar{P}$	82,8***	70,6***	90,6*	102,9	88,0***	47,2***	15,0***	38,3***	12,0***	32,1***
Хон 243×Балаганка 1973 г.										
F <sub>1</sub>	68,7	1,3	7,6	16,3	12,2	17,4	0,11	19,5	0,13	6,7
$\bar{P}$	77,0	2,4	8,8	16,8	15,2	34,7	0,91	63,8	1,54	24,4
% к $\bar{P}$	89,2	54,2***	86,4***	97,0	80,3***	50,1***	12,1***	30,6***	8,4***	27,4***
1974 г.										
F <sub>1</sub>	80,2	1,9	7,8	15,9	11,8	11,4	0,09	18,7	0,15	7,9
$\bar{P}$	114,4	3,4	10,3	17,3	16,3	41,2	1,18	105,4	2,81	26,9
% к $\bar{P}$	70,1***	55,9***	75,7***	91,9***	72,4***	27,7***	7,6***	17,7***	5,3***	29,4***
Лютеценс Г-23672×Magquillo 1973 г.										
F <sub>1</sub>	65,8	1,6	6,4	14,6	10,5	10,5	0,11	17,0	0,17	10,6
$\bar{P}$	86,6	2,5	8,5	15,8	15,0	32,8	1,24	64,0	2,10	33,0
% к $\bar{P}$	76,0***	64,0***	75,3***	92,4*	70,0***	32,0***	8,9***	26,6***	8,1***	32,1***
1974 г.										
F <sub>1</sub>	90,4	2,7	8,1	16,1	12,8	11,4	0,12	29,3	0,33	11,0
$\bar{P}$	115,4	3,2	9,1	15,8	14,8	35,2	3,52	88,8	2,77	31,3
% к $\bar{P}$	78,3***	84,4	89,0*	101,9	86,5***	32,4***	3,4***	33,0***	11,9***	35,1***



Рис. 2. Расщепление в  $F_2$  гибридной комбинации Лютесценс Г-23672  $\times$  Marquillo на некротические и нормальные растения:

1 — сорт Лютесценс Г-23672;  
2—5 — гибридные растения;  
6 — сорт Marquillo.



Данные табл. 3—4 показывают, что при разных комбинациях скрещивания гетерозис проявлялся по одному-двум, нескольким или целому ряду признаков. Чаще всего гибриды  $F_1$  достоверно превосходили среднюю родительскую форму по числу и массе зерна с растения, массе зерна с главного колоса, массе 1000 зерен. Выявлен ряд гибридов в  $F_1$ , имеющих нормальный фенотип, а в  $F_2$  расщепляющихся на фенотипически некротические и нормальные. Наличие в  $F_1$  у таких гибридов нормального фенотипа, по-видимому, связано с подавлением геном-ингибитором  $F_2$  эффекта комплементации генов  $Ne_1$  и  $Ne_2$ . Результаты изучения характера наследования некоторых признаков позволяют сказать, что эти гибриды также не отличаются от нормальных и в ряде случаев для установления генотипа по генам  $Ne$  необходимым является анализ  $F_2$ .

Гибриды, проявившие в  $F_1$  признаки гибридного некроза, как показано в табл. 5, имеют невысокую продуктивность и почти по всем изучаемым признакам значительно отстают от среднего родителя. Так, в 1973 г. гибрид Хоку 212  $\times$  Балаганка не проявил депрессии только по продуктивной кустистости и числу члеников колосового стержня. Наиболее сильная депрессия в этой комбинации наблюдалась по массе зерна с главного колоса (13,4% \*\*\*), с растения (15,2% \*\*\*) и массе 1000 зерен (28,5% \*\*\*). Число зерен в главном колосе гибрида составляло

45,2%\*\*\* по отношению к средней родительской форме, а число зерен с растения — 53,3%\*\*. Растения комбинации Хон 243 × Балаганка не обнаружили депрессии по высоте растений и числу члеников колосового стержня. В то же время наблюдалась глубокая депрессия по массе зерна с растения (8,4%\*\*\*), с главного колоса (12,1%\*\*\*) и массе 1000 зерен (27,4%\*\*\*). Первое поколение гибрида Лютесценс Г-23672 × Мар-

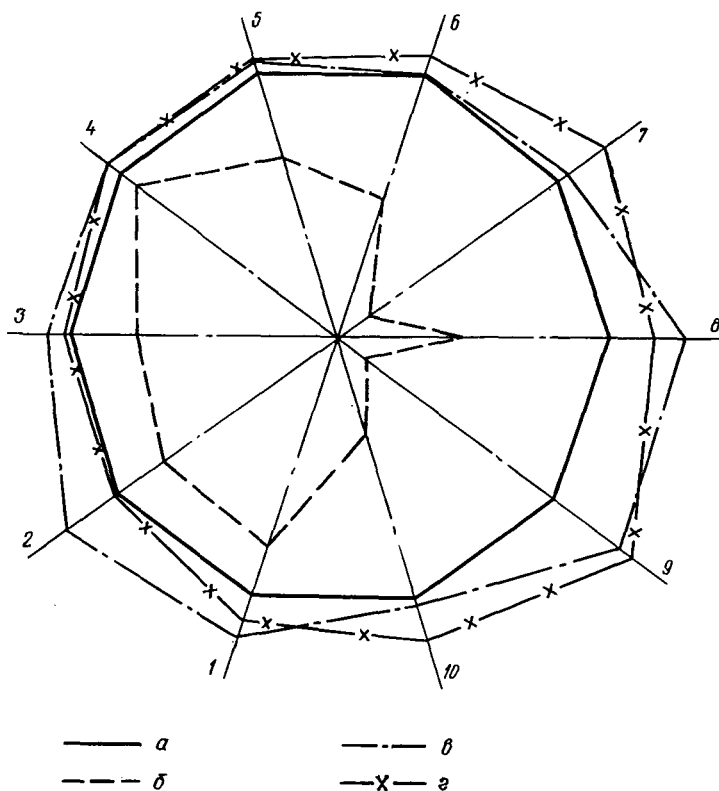


Рис. 3. Характеристика  $F_1$  яровой мягкой пшеницы по группам скрещивания (% к  $\bar{P}$ ), 1973 г.

1 — высота растения; 2 — продуктивная кустистость; 3 — длина колосового стержня; 4 — число члеников колосового стержня; 5 — число продуктивных колосков; 6 — число зерен с главного колоса; 7 — масса зерна с главного колоса; 8 — число зерен с растения; 9 — масса зерна с растения; 10 — масса 1000 зерен; a — средний родитель; б —  $Ne_1 \times Ne_2$ ; в —  $(Ne_1 + I) \times Ne_2$ ; г —  $Ne \times O$ ;  $Ne_1 \times Ne_1$ ;  $Ne_2 \times Ne_2$ .

quillo было хуже средней родительской формы по всем изучаемым признакам: масса зерна с растения равнялась 0,17 г, что составляло 8,1%\*\*\* от величины этого показателя у среднего родителя, масса зерна с главного колоса — 0,11 г (8,9%\*\*\*), масса 1000 зерен — 10,6 г (32,1%\*\*\*).

В 1974 г. для  $F_1$  некротических гибридов также была отмечена депрессия почти по всем изученным признакам (табл. 5). Достоверно не отличались от средней родительской формы гибриды Скала × Балаганка и Лютесценс Г-23672 × Marquillo по числу члеников колосового стержня, а последний и по продуктивной кустистости. У всех комбинаций наибольшая депрессия, как и в 1973 г., наблюдалась по массе зерна с растения, с главного колоса и массе 1000 зерен. Величина последнего показателя в  $F_1$  Скала × Балаганка была 8,7 г, Хон 243 × Балаганка — 7,9 и Лютесценс Г-23672 × Marquillo — 11,0 г, масса зерна с растения — соответственно 0,33; 0,15 и 0,33 г. И все же такие комбинации

могут быть использованы в селекционном процессе, поскольку в  $F_2$  имеет место выщепление нормальных растений (рис. 2).

Из рис. 3, 4, 5, где представлены данные в среднем по трем группам гибридов по отношению к средней родительской форме, можно видеть, что в группу, обладающую комплементарным эффектом, входило в 1973 г. 3 гибрида, в группу, где эффект комплементации подавлялся геном-ингибитором, — 8. Самую многочисленную группу составляли гибриды, полученные по схеме  $Ne_1 \times 0$ ,  $Ne_2 \times 0$  или  $Ne_1 \times Ne_1$  и  $Ne_2 \times Ne_2$  — 41. Характер поведения некротических гибридов мало изменялся по годам (рис. 3 и 4). Как в 1973, так и в 1974 гг. они проявили депрессию

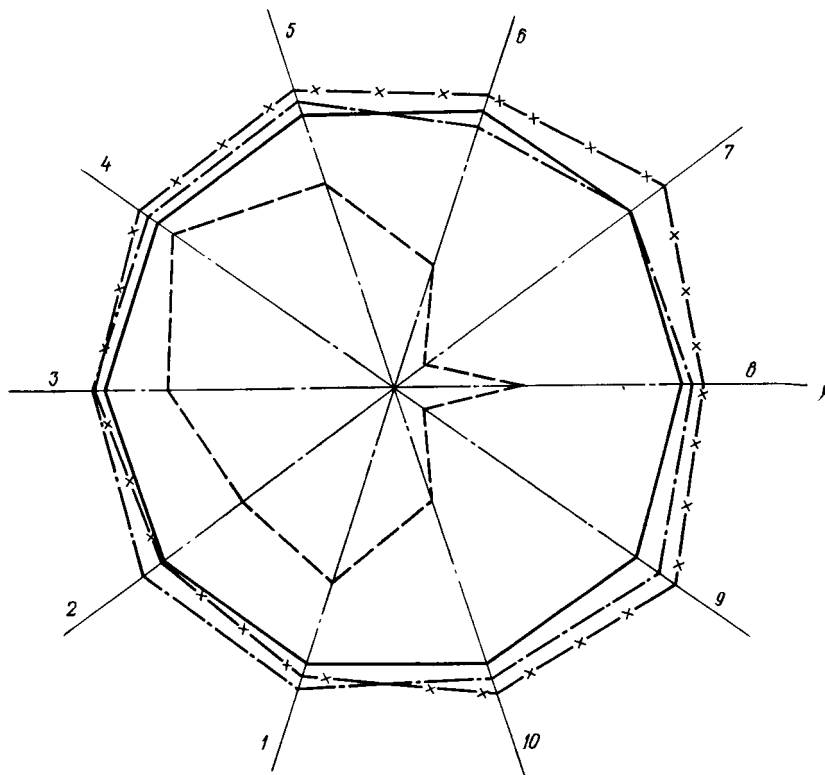


Рис. 4. Характеристика  $F_1$  яровой мягкой пшеницы по группам скрещивания (% к Р), 1974 г.  
Обозначения те же, что на рис. 3.

по 10 изучаемым признакам; глубокая депрессия была отмечена по числу и массе зерна с главного колоса и с растения, и массе 1000 зерен. По высоте растений, продуктивной кустистости, длине колосового стержня и числу зерен с растения гибриды  $(Ne_1 + J_2) \times Ne_2$  превосходили как среднего родителя, так и гибриды от скрещивания сортов, один из которых несет ген  $Ne$ , а другой свободен от данных генов, или от сортов с одинаковыми генами гибридного некроза (рис. 3). В последнем случае у гибридов были больше, чем у среднего родителя и гибридов с геном-ингибитором, число зерен и масса зерна с главного колоса, масса зерна с растения и масса 1000 зерен.

В 1974 г. (рис. 4) в группу с  $Ne_1 \times Ne_2$  входило также 3 гибрида; группу с геном-ингибитором составляли 10 гибридов; в группу с  $Ne \times 0$  или  $Ne_1 \times Ne_1$  и  $Ne_2 \times Ne_2$  были объединены 34 гибрида. Несколько отставали от среднего родителя по числу зерен с главного колоса гибриды с геном-ингибитором, по другим признакам они или превосходили сред-

него родителя или были на том же уровне. Наибольшее превышение по массе зерна с главного колоса, числу зерен и массе зерна с растения и массе 1000 зерен отмечалось у нормальных гибридов.

В среднем за 1973—1974 гг. гибриды с геном-ингибитором имели некоторое превосходство перед средней родительской формой и нормальными гибридами (полученными по схеме  $Ne \times 0$  или  $Ne_1 \times Ne_1$  и  $Ne_2 \times Ne_2$ ) по высоте растений, продуктивной кустистости, длине коло-

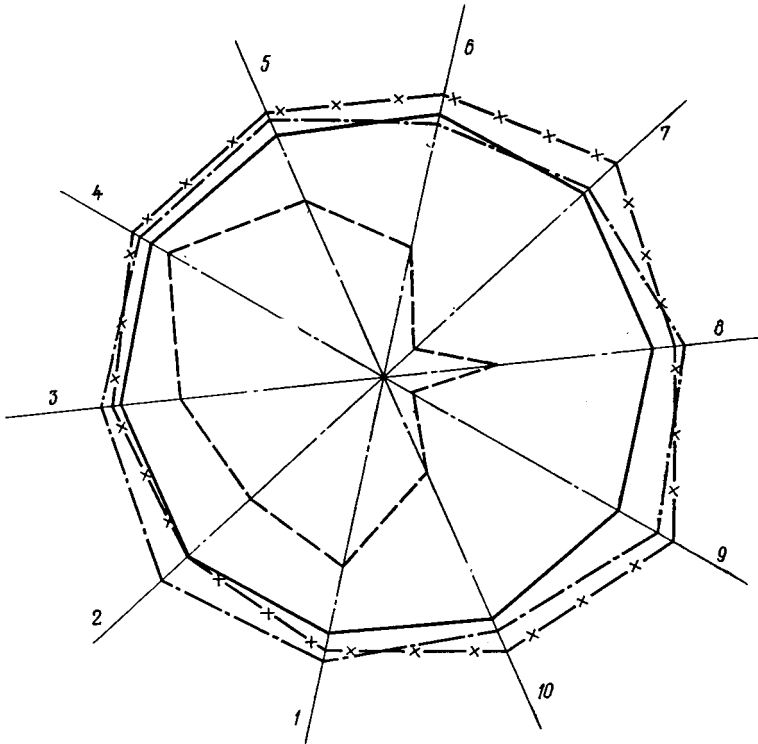


Рис. 5. Характеристика  $F_1$  яровой мягкой пшеницы по группам скрещивания (% к Р), 1973—1974 гг. Обозначения те же, что на рис. 3.

сового стержня и числу зерен с растения (рис. 5). Относительно высокими были число и масса зерна с главного колоса, масса зерна с растения и масса 1000 зерен у нормальных гибридов.

### Выводы

1. Комплементарный эффект действия генов гибридного некроза выражается в сильной депрессии количественных признаков у гибридов  $F_1$ . Наиболее глубокая депрессия наблюдалась по массе зерна с растения (9,9% к средней родительской форме), массе зерна с главного колоса (10,6%), массе 1000 зерен (30,4%), числу зерен с растения (33,5%) и числу зерен с главного колоса (38,9%).

2. В случае подавления генами-ингибиторами комплементарного действия генов  $Ne$  и у гибридов  $F_1$  не наблюдалось депрессии по количественным признакам и они не отличались от гибридов, свободных от генов некроза, что следует учитывать в селекционной практике.

3. При отборе в некротических комбинациях (метод педигри) необходимо принимать во внимание наличие ингибиторных систем, приводящих к выщеплению некротических особей в потомстве растений с нормальным фенотипом.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Данаилов Ж., Пухальский В. А. Влияние генов гибридного некроза на проявление гетерозиса в  $F_1$  у гибридов мягкой яровой пшеницы. «Докл. ТСХА», 1972, вып. 180, ч. 2, с. 109—112. — 2. Лубнин А. Н. Наследование некоторых признаков и изучение гибридного некроза и хлороза при скрещивании различных сортов пшеницы. Автореф. канд. дис. Л., 1972. — 3. Лукьяненко П. П. Селекция высокопродуктивных низкостебельных сортов озимой пшеницы. «С.-х. биология», 1969, т. 4, № 4, с. 482—492. — 4. Мкртчян А. А., Бабаджанян Г. А., Агаджанян Э. Г. Летальные гены у пшеницы Дельфи. «Биолог. журн. Армении», 1972, т. 25, № 2, с. 98—101. — 5. Петросян Э. А. Гетерогенность некоторых сортов пшеницы по аллелям генов гибридного некроза. Тр. Арм. НИИЗ, сер. Пшеница, 1973, № 2, с. 16—22. — 6. Пираковский И. А. Изучение способов преодоления депрессии инцухта у ржи и гибридного некроза у пшеницы. Автореф. канд. дис. Харьков, 1972. — 7. Пухальский В. А. Генетические основы гибридного некроза. «Изв. ТСХА», 1975, вып. 2, с. 75—83. — 8. Пухальский В. А., Козленко Л. В. Гибридный некроз у пшеницы. «С.-х. биология», 1969, т. 14, № 1, с. 44—50. — 9. Пухальский В. А., Козленко Л. В. Влияние генов некроза на проявление депрессии у гибридов первого поколения при межсортных скрещиваниях пшеницы. «Генетика», 1970, т. 6, № 9, с. 16—22. — 10. Снедекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., Изд-во, с.-х. литературы и плакатов, 1961. — 11. Hermesen I. G. Th. "Euphitica", 1960, vol. 9, N 1, p. 141—172. — 12. Hermesen I. G. Th. "Euphitica", 1963, vol. 12, N 1, p. 1—16. — 13. Lupton F. G. M. "Euphitica", 1961, vol. 10, N 2, p. 209—224. — 14. Lupton F. G. M. "Euphitica", 1965, vol. 14, N 3, p. 331—351. — 15. Schmalz H. "Züchter", 1959, Bd 29, H. 5, S. 207—217.

*Статья поступила 8 декабря 1977 г.*

## SUMMARY

In 1972—1974 hybrid populations of the first filial generation of spring fort wheat of three genetic types were studied: 1—necrotic, 2—burdened by genes of hybrid necrosis which do not act because of the presence of the inhibitor gene  $I_2$ -Ne, 3—free from the genes of hybrid necrosis. In all 126 hybrid combinations have been studied. The complementary effect of the action of hybrid necrosis genes was expressed in heavy depression of the quantitative characteristics of the wheat plant. It has been shown that in case the complementary effect of hybrid necrosis genes is suppressed by inhibitor genes ( $I_2$ -Ne), no depression in the qualitative characteristics is found in  $F_1$ . This fact should be taken into consideration when necrotic combinations are involved into the process of selection.