

Г. А. БАБАДЖАНЯН, Г. А. СААКЯН, Ж. Г. ХАЧАТРЯН

ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ВЫСОТЫ РАСТЕНИЙ ПРИ СКРЕЩИВАНИИ КОРОТКО- И ВЫСОКОСТЕБЕЛЬНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ T. AESTIVUM

Изучалось наследование количественного признака высоты растений у гибридов F_1 родительские формы которых являлись короткостебельными и обычными высокорослыми сортами мягкой пшеницы. В зависимости от наличия доминантных и рецессивных генов, ответственных за данный признак скрещиваемых сортов, в F_1 наблюдались различные вариации наследования признака высоты растений, начиная от типичного промежуточного до проявления гетерозиса.

В связи с интенсификацией сельского хозяйства роль короткостебельных сортов пшеницы постепенно повышается. В настоящее время выведение новых интенсивных сортов в основном осуществляется при использовании карликовых и полукарликовых форм пшеницы [5—7, 10, 16—23, 26—28]. Эти формы обладают генами карликовости, обуславливающими короткую соломинку, высокую отзывчивость к удобрениям, большой процент выхода зерна от общего урожая и т. д.

Исследование поведения генов карликовости в первом и в дальнейших поколениях имеет определенное теоретическое и практическое значение как для практической, так и для гетерозисной селекции.

Известно, что большое количество хромосом тем или иным путем влияет на высоту растений пшеницы [15]. По данным ряда авторов, гибриды F_1 по высоте стебля занимают промежуточное положение между родительскими формами [4, 12, 14, 17, 21]; не мало фактов доминирования и сверхдоминирования высокорослого родителя [8, 9, 13, 18, 22, 25, 29]; редко описываются гибриды, высота растений которых бывает ниже, чем у обоих родителей [1]

В последнее время в литературе появляются сообщения, в которых не разграничиваются понятия о селекционной и гибридной карликовости. Гены селекционной карликовости, как правило, действуют аддитивно, а гены гибридной карликовости—комплементарно.

Материал и методика. С целью изучения наследственной передачи признака короткостебельности в F_1 и установления числа факторов, контролирующих данный признак, в программу гибридизации наряду с обычными высокорослыми были включены отечественные и зарубежные карликовые и полукарликовые сорта, обладающие доминантными и рецессивными генами данной системы. В скрещиваниях в качестве материнских форм использовали следующие карликовые сорта озимых мягких пшениц: Том-rouce (Graecum) — Китай, Norin-10 — (Erythrosperrum) — Япония, Gaines (Grae-

сум) — США. Из яровых карликовых пшениц использовали: DWS 951 A₅ (Erythrospetum) — Родезия, DWS 696 A₇ (Graecum) — Родезия, S 844 I (Graecum) — Родезия СВ-151 (Erythrospetum) — Канада. Отметим, что Nогin-10 является биологически яровым сортом, но в наших условиях при весеннем посеве не колосится. Исходя из этого, указанный сорт скрещивали с озимыми сортами, и посевы проводили осенью, когда его рост и развитие проходили нормально. Посев гибридов F₁ и родительских компонентов проводили в трехкратной повторности по 10—15 растений в каждой. Расстояние между рядами 30 см, между растениями в ряду 10 см. В период вегетации проводили соответствующие фенологические наблюдения и измерения. Данные измерений обработаны биометрически.

Результаты исследований. Сравнительное изучение 51 озимого и ярового гибридов F₁ и их родительских форм показали, что в зависимости от подбора компонентов скрещивания в первом гибридном поколении наблюдались различные вариации наследования высоты растений, начиная от типичного промежуточного до проявления гетерозиса.

Типичное промежуточное наследование установлено в тех гибридных сочетаниях, где в качестве одного из родительских компонентов участвовали сорта, обладающие тремя доминантными генами карликовости. К примеру можно указать гибридные сочетания, где в качестве низкостебельного сорта участвовал озимый сорт Tom rouce (табл. 1).

В среднем по 11 гибридам F₁ с участием сорта Tom rouce отклонение от типичного наследования составляет всего лишь 1,7%. Типичное промежуточное наследование высоты растений наблюдалось также у всех яровых гибридов F₁, где в качестве одного из родительских компонентов участвовали низкостебельные яровые сорта DWS 951 A₅, DWS 696 A₇, СВ-151, S 844 I, обладающие тремя доминантными генами карликовости (табл. 2).

В среднем, по 18 яровым гибридам F₁ указанного типа установлено типичное промежуточное наследование высоты растений с отклонением всего на 0,3%. Нужно отметить, что только в редких случаях, как и у озимых гибридов с участием Tom rouce наблюдалось небольшое отклонение от полного типичного наследования. Эти данные показывают, что так называемые доминантные гены карликовости в гетерозиготном состоянии проявляют себя как полудоминантные, что больше соответствует действию генов, определяющих количественные признаки у растений (рис. 1).

Анализ данных измерения растений гибридов F₁, где в качестве одного из родителя участвовал низкостебельный сорт Nогin-10, обладающий тремя рецессивными генами карликовости, наблюдалась совершенно другая картина наследования высоты растений (табл. 1). В отличие от гибридов F₁, где в качестве одного из родительских сортов участвовали низкостебельные сорта, обладающие тремя доминантными генами, гибриды F₁ с участием Nогin-10 проявили различные вариации наследования высоты растений (рис. 1 и 2).

При скрещивании Nогin-10 с высокорослыми сортами (выше 120 см), не имеющими в своем генотипе ни одного гена низкостебельно-

Таблица 1

Наследование высоты растений в F_1 у озимых гибридов пшеницы (1973 г.)

Гибриды F_1	Высота растений, см				Высота растений, % к	
	♀	F_1	♂	средний родитель	среднему родителю	высокорослому родителю
Tom-pouceх × Varprize	57,2±2,4	94,5±0,9	134,2±1,0	95,7	99,1	70,0
Tom-pouceх × ВИР 463	57,2±2,4	88,1±1,5	114,7±0,4	86,0	102,2	85,5
Tom-pouceх × San-prospere	61,8±0,5	79,3±0,4	83,7±0,1	72,7	109,6	94,5
Tom-pouceх × Армянка	61,8±0,5	108,8±3,0	150,1±2,1	106,0	101,9	72,6
Tom-pouceх × Безостая 1	62,4±0,2	85,5±1,0	101,6±0,5	82,0	101,6	84,6
Tom-pouceх × Little loss	62,4±0,2	92,4±1,2	133,3±2,3	97,8	94,4	70,0
Tom-pouceх × Anda	63,0±1,5	83,8±3,2	109,0±2,0	86,0	102,3	76,9
Tom-pouceх × Сигюн II	63,0±1,5	99,0±1,2	138,0±0,5	100,5	99,0	72,4
Tom-pouceх × Турцикум 104	60,6±1,3	108,5±1,1	139,6±2,1	100,1	108,5	78,6
Tom-pouceх × Эритроспермум 15	60,6±1,2	97,7±1,4	135,5±2,1	98,0	100,0	74,0
Norin 10 × Васка	68,4±0,6	106,0±1,8	85,6±1,6	77,0	139,0	123,8
Norin × Big Fram	68,4±0,6	120,3±0,6	139,0±2,5	103,7	116,3	89,0
Norin × NS 64	64,3±2,1	100,1±4,0	75,4±0,4	70,0	142,8	132,6
Norin × San-prospere	64,3±2,1	90,0±1,7	78,1±2,1	71,2	126,7	115,3
Norin × Кавказ	64,7±0,8	98,5±1,3	100,0±2,4	82,3	120,0	98,5
Norin × Турцикум 104	64,7±0,8	114,2±2,4	135,3±3,0	100,0	114,2	83,7
Norin × Varprize	61,8±3,0	110,2±2,3	125,9±2,4	93,3	119,3	86,6
Norin × Пименка	64,2±1,0	114,0±0,7	131,5±2,4	97,8	116,3	87,0
Norin × Эритроспермум 15	64,2±1,0	111,0±1,9	129,5±0,5	97,0	114,5	85,4
Norin × Безостая 1	64,7±1,0	100,5±0,1	101,7±0,2	83,0	120,3	99,0
Norin × ВИР 463	64,7±1,0	111,7±0,2	109,6±0,8	87,1	128,5	102,0
Norin × Сигюн II	65,8±0,2	115,1±3,0	135,7±0,1	100,7	113,8	84,6
Norin × Prima	65,8±0,2	107,0±1,0	106,3±0,3	86,0	124,4	100,6
Gaines × Эритроспермум 15	83,3±1,3	119,0±4,2	135,5±1,5	109,4	109,0	87,4
Gaines × Арташати 42	83,3±1,3	134,1±0,9	150,0±0,0	116,6	115,0	89,3
Gaines × Мироновская 808	82,4±0,2	116,9±0,9	131,9±2,7	106,7	110,0	90,0
Gaines × Васка	82,4±0,2	94,3±1,2	83,3±1,8	82,8	113,2	113,2
Gaines × San-prospere	83,2±0,7	95,0±0,8	82,4±0,9	82,8	114,4	114,7
Gaines × Сигюн II	78,2±0,9	123,1±2,8	138,5±1,3	108,4	113,5	88,9
Gaines × Лютеценс 17	78,2±0,9	118,5±0,5	133,3±0,7	105,6	112,3	89,1
Gaines × Пименка	82,8±0,3	118,4±0,1	133,0±3,3	107,4	110,3	89,0
Gaines × Фуна	82,8±0,3	102,5±0,0	95,8±0,1	89,3	114,5	107,3
Gaines × Леукоспермум 22343	77,4±0,6	115,1±0,1	124,0±2,3	100,7	113,8	92,7

сти, гибриды F_1 по высоте растений превышали среднюю высоту обоих родительских форм на 14—19%. К таким гибридным сочетаниям относятся Norin-10 × Big Fram, Norin-10 × Турцикум 104, Norin-10 × Varprize и др. В сочетаниях, где компонентами скрещивания Norin-10 являлись сорта, обладающие 2—3 генами низкостебельности, наблюдалось как доминирование, так и сверхдоминирование высокорослости. Так, например, в гибридных сочетаниях, где компонентами Norin-10 служили сорта Кавказ, Безостая 1, ВИР 463, Prima, обладающие одним рецессивным геном низкостебельности (100—110 см), наблюдалось доминирование высокорослого родителя.

В гибридных сочетаниях Norin-10 × Васка, Norin-10 × N964, Norin-10 × San prospere, где компоненты Norin-10 имеют 2 гена низкосте-

Таблица 2

Наследование высоты растений в F₁ у яровых гибридов пшеницы (1972—73 гг.)

Гибриды F ₁	Высота растений, см				% к	
	♀	F ₁	♂	средний родитель	среднему родителю	высоко- рослому родителю
DWS 951 A ₅ × Лютесценс 1162	49,5 ± 1,5	84,1 ± 1,9	116,0 ± 1,1	82,7	101,6	72,5
DWS 951 A ₅ × Дельфи	49,5 ± 1,4	85,4 ± 2,5	120,5 ± 1,8	85,0	100,0	70,8
DWS 951 A ₅ × Прелюде	48,0 ± 0,7	79,8 ± 1,2	102,9 ± 1,3	75,5	105,6	77,5
DWS 951 A ₅ × Альбидум 210	48,0 ± 0,7	86,4 ± 0,9	123,5 ± 2,8	85,7	100,8	70,0
DWS 696 A ₇ × 7 cerroz	61,6 ± 1,4	67,7 ± 1,9	74,1 ± 2,0	67,6	100,0	83,1
DWS 696 A ₇ × Дельфи	61,6 ± 1,4	97,9 ± 3,0	125,3 ± 1,3	93,4	104,8	78,1
DWS 696 A ₇ × Альбидум 210	65,7 ± 0,1	100,6 ± 1,0	127,0 ± 4,5	96,1	103,5	79,1
DWS 696 A ₇ — 7 cerroz	65,7 ± 0,1	67,5 ± 1,8	85,7 ± 2,5	75,7	89,2	78,7
DWS 696 A ₇ — Sona 227	65,8 ± 0,1	68,6 ± 1,2	83,5 ± 1,2	74,6	91,9	82,1
DWS 696 A ₇ × Nadadores	65,8 ± 0,1	77,1 ± 0,6	92,7 ± 0,4	79,2	97,3	83,1
CB 151 × Альбидум 210	46,0 ± 0,5	88,2 ± 2,6	123,0 ± 1,5	84,5	104,8	72,0
CB 151 × Гарсас	46,0 ± 0,5	89,0 ± 1,6	132,0 ± 2,0	89,0	100,0	67,4
CB 151 × 7 cerroz	48,9 ± 0,9	68,8 ± 1,8	82,6 ± 1,0	65,7	104,3	83,1
CB 151 × Sona 227	48,9 ± 0,9	68,8 ± 1,0	80,5 ± 2,5	64,7	106,0	85,2
S 844 1 × Sonora 64	51,6 ± 1,0	63,8 ± 0,9	79,8 ± 1,0	65,7	97,1	80,0
S 844 1 × Лютесценс 10	50,1 ± 1,2	89,0 ± 1,2	120,0 ± 2,0	85,0	104,7	74,1
S 844 1 × 7 cerroz	50,1 ± 1,2	60,1 ± 3,2	77,8 ± 2,1	63,4	94,8	78,5

бельности (75—85 см), наблюдалось явление гетерозиса (115—123%) по высоте растений. Факты, установленные у гибридов F₁ с участием Nopin-10, наблюдались и в сочетаниях, где в качестве одного из родителей использовали низкостебельный сорт Gaines, обладающий двумя генами карликовости.

По данным зарубежных авторов почти все хромосомы с различной силой влияют на высоту растений пшеницы [15]. По характеру расщепления F₂ и последующих поколений установлено, что высота растений пшеницы определяется одним, двумя и тремя генами. Наряду с этим, упоминается о наличии генов ингибиторов [2, 3, 25, 31].

Для уточнения и определения числа факторов контролирующих признак короткостебельности использованных нами сортов были проведены серии гибридологических анализов второго поколения. При этом мы руководствовались тем, что в скрещиваниях при промежуточном или неполном доминировании количественных признаков, формулы фенотипического и генетического расщепления совпадают. Так, например, при обычном моногибридном скрещивании в потомстве F₂ вместо двух (3:1) получим 3 фенотипических класса, а при дигибридном и тригибридном скрещивании следующих 5 и 7 фенотипических классов: 1 + 4 + 6 + 4 + 1 = 16, 1 + 6 + 15 + 20 + 15 + 6 + 1 соответственно.

Результаты гибридологического анализа потомства F₂ гибридов CB 151 × Альбидум 210 и DWS 951 A₅ × Альбидум 210 показали расщепление, достоверно соответствующее тригибридному скрещиванию (табл.



Рис. 1. Слева направо: материнская форма Tom-rouse, гибрид F_1 , отцовская форма Турцикум 104.

Рис. 2. Слева направо: материнская форма Nogil-10, гибрид F_1 , отцовская форма Турцикум 104.

3), значение χ^2 суммарной выборки равно 4,62 и 10,52 при $P=0,50-0,75$ и $P=0,05-0,1$ соответственно.

Анализ расщепления потомства F_2 гибрида СВ 163—1 \times Альбидум 210 соответствовал дигибридному скрещиванию при $\chi^2=5,19$ $P=0,50-0,75$. В гибридной комбинации ППГ-186 \times Безостая 1 полученные соотношения соответствуют моногибридному скрещиванию с достоверностью $P=0,05-0,1$.

Результаты расщеплений гибридов F_2 , полученных от скрещивания низкостебельных и высокорослых сортов, показали, что высота растений пшеницы определяется 1—3 аддитивно, однозначно действующими генами, что соответствует существующим литературным данным.

В литературе имеются сведения о том, что все хромосомы, кроме 5Д, тем или иным путем влияют на высоту растений пшеницы. Подобные данные, по-видимому, получены при моносомных анализах, являющихся более точным методом, чем метод расщепления гибридов в поздних поколениях. По всей вероятности, на признак высоты растений влияют основные гены, выявляющиеся при гибридологиче-



Рис. 3. Слева направо: материнская форма Nogin-10, гибрид F_1 , отцовская форма Prima.

ских анализах и малые гены, которые усиливают или ослабляют действия основных генов, ответственных за данный признак.

На основании приведенного экспериментального материала можно прийти к следующим выводам:

Таблица 3

Распределение растений между классами по высоте в F_2

Центры классов, см	Теоретическое распределение, число	Фактическое распределение, число	Ожидаемое распределение, число (q)	Отклонение (d)	d^2	$\frac{d^2}{q}$
1	2	3	4	5	6	7

СВ 151 × Альбидум 210

46,5	1	0	2,67	-2,67	7,1	2,6
60,3	6	19	16,0	+3,0	9,0	0,56
76,9	15	40	40,0	0,0	0,0	0,0
90,8	20	52	53,4	-1,4	1,96	0,04
104,7	15	44	40,0	+4,0	16,0	0,4
118,6	6	13	16,0	-3,0	9,0	0,56
132,5	1	3	2,67	+0,33	1,08	0,48
Итого	64	171	170,74	0,0		4,64

$$\chi^2 = 4,64, \quad P = 0,50 - 0,75$$

1	2	4	4	5	6	7
DNS 951 A ₅ × Альбидум 210						
50,9	1	6,0	2,47	+3,53	12,2	4,8
64,0	6	12,0	14,82	-2,82	7,65	0,5
77,2	15	38,0	37,0	+1,0	1,0	0,02
90,4	20	50,0	49,40	+0,6	0,36	0,007
103,5	15	43,0	37,0	+6,0	36,0	0,9
116,7	6	9,0	14,82	-5,82	30,6	2,0
129,9	1	0,0	2,47	-2,47	5,76	2,3
Итого	64	158,00	158,09	0,0		10,52
				$\chi^2 = 10,52,$	$P = 0,05-0,10$	
СВ 163—1 × Альбидум 110						
86,7	1	17,0	10,62	+6,38	38,7	3,6
97,7	4	37,0	42,48	-5,48	30,0	0,71
108,3	6	60,0	63,72	-3,72	12,7	0,20
119,1	4	47,0	42,48	+4,52	20,3	0,44
129,9	1	9,0	10,62	-1,62	2,6	0,24
Итого	16	170	169,92	0,0		5,19
				$\chi^2 = 5,19,$	$P = 0,50-0,75$	
ППГ—185 × Безостая 1						
92,0	1	36,0	47,0	-11,0	121,0	2,5
106,4	2	93,0	94,0	-1,0	1,0	0,01
120,8	1	59,0	47,0	+12,0	144,0	3,0
Итого	4	188,0	188,0	0,0		5,51
				$\chi^2 = 5,51,$	$P = 0,05-0,1$	

Высота растений пшеницы определяется 1—3 однозначно влияющими основными генами, действие которых регулируется многочисленными малыми генами.

Характер наследования признака высоты растений в F_1 зависит от генетической структуры компонентов скрещивания.

Типичное промежуточное наследование наблюдается во всех гибридных сочетаниях, когда в качестве одного из родительского компонента использовались низкостебельные сорта, обладающие тремя доминантными генами карликовости.

Гибриды F_1 с участием низкостебельных сортов, обладающих тремя рецессивными генами, уклоняются в сторону высокорослых сортов, если в генотипе последних не имеются гены карликовости.

В гибридных сочетаниях с участием низкостебельных сортов, различающихся двумя рецессивными генами карликовости, как правило, наблюдается доминирование высокорослости.

Гетерозис по высоте растений чаще всего проявляется в сочетаниях, где компоненты скрещивания сходные, или различаются одним геном, определяющим данный признак.

Գ. Հ. ԲԱԲԱԶԱՆՅԱՆ, Գ. Ա. ՍԱՀԱԿՅԱՆ, Ժ. Հ. ԽԱԶԱՏՐՅԱՆ

ՑՈՐԵՆԻ ԲԱՐՁՐՈՒԹՅԱՆ ՀԱՏԿԱՆԻՇԻ ԺԱՌԱՆԳՄԱՆ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆ-
ՆԵՐԸ ԳԱՃԱՃ ԵՎ ԲԱՐՁՐԱՀԱՍԱԿ ՍՈՐՏԵՐԻ ԽԱԶԱԶԵՎՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հոդվածում բերված է բույսերի բարձրության հատկանիշի ժառանգման ուսումնասիրության տվյալները հիբրիդների F_1 և F_2 սերունդներում, որոնց ծնողական ձևերը հանդիսացել են փափուկ ցորենի գաճաճ և սովորական բարձրահասակ սորտերը:

Կախված խաչաձևվող սորտերի բարձրությունը պայմանավորող ռեցեսիվ կամ դոմինանտ գեների քանակից, հիբրիդների առաջին սերնդում նկատվել է բարձրության հատկանիշի ժառանգման տարբեր պատկերներ՝ սկսած տիպիկ միջանկյալ ժառանգումից մինչև գեր-դոմինանտման երևույթ: Հիբրիդոլոգիական անալիզի տվյալներից պարզվել է, որ ցորենի բարձրությունը պայմանավորված է 1—3 միատիպ գործող գլխավոր գեներով, որոնց գործունեությունը կարգավորվում է բազմաթիվ փոքր գեների կողմից:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ашок К. Дхоте. Селекция и семеноводство, 2, 1972.
2. Вавилов Н. И. Избранные труды, III, 69—129, Л., 1962.
3. Вавилов Н. И. Избранные произведения в двух томах, Л., 1967.
4. Гулкиян В. О., Гулян А. А. Биологический журнал Армении, 28, 4, 1970.
5. Дорофеев В. Ф. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства, 45, 2, 1971.
6. Дорофеев В. Ф., Удачин Р. А. Природа, 10, 1971.
7. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. М., 1971.
8. Карамышев Р. М. Сб. тр. аспирантов и молодых научных сотрудников ВИР, Л., 1966.
9. Кучутов П. В. Селекция и семеноводство, 12, 1937.
10. Лукьяненко П. П. Селекция и семеноводство, 2, 1971.
11. Лукьяненко П. П., Жогин А. Ф. и др. Селекция и семеноводство, 5, 1971.
12. Лукьяненко П. П. Сб. Селекция и сортовая агротехника озимой пшеницы, 13—24, М., 1973.
13. Неттевич Э. Д. Гетерозис в растениеводстве, 3—5, Л., 1968.
14. Пушкина Г. А. Бюл. Вес. Ин-тр растениеводства, 30, 1973.
15. Пшеница и ее улучшение, М., 1970.
16. Руденко М. И., Удачин Р. А. Вестник с-х наук, 4, 1969.
17. Росенкова В. Е. Сб. Проблемы экспериментальной генетики, 118—123, Минск, 1972.
18. Симинел В. Д. Сб. Генетика и селекция озимой пшеницы в Молдавии, Кишинев, «Картия Молдовянска», 63—93, 1969.
19. Товстик М. Г. Сб. Селекция и сортовая агротехника озимой пшеницы, 39—51, М., 1971.
20. Удачин Р. А. Сельское хозяйство за рубежом (растениеводство), 8, 1969.
21. Федин М. А. Доклады ВАСХНИЛ, 8, 1972.
22. Хотылева Л. В. Куденко Л. И., и др., Генетические и цитологические исследования ядерной и цитоплазматической наследственности, 97—102, Минск, 1973.
23. Якубцинер М. М. Сельское хозяйство за рубежом (растениеводство), 2, 1969.

24. Allan R. E., Vogel O. A. *Crop. Sci.*, 3, 6, 1963.
25. Allan R. E., Vogel O. A., Peterson C. L. *Crop. Sci.*, 8, 6, 1968.
26. Borlang N. E. *Frans New Jour. Acad. Sci.*, II, 3, 20, 1958.
27. Borojevic S. *Euphutica*, Suppl., 1, 143, 1968.
28. Briggie L. W., Vogel O. A. *Euphutica*, 1, 17, 1968.
29. Charman S. S., Mencial F. U. *Crop. Sci.*, 384—386, 11, 3, 1971.
30. Powell J. B., Schlehuber A. M. *Crop. Sci.*, 7, 5, 1967.
31. Zittle G., Vollega J. *Genet. agr.*, 25, 1—2, 1971.