

Наследование основных элементов продуктивности и параметров адаптивности у диаллельных гибридов яровой мягкой пшеницы

© 2024. Л. В. Волкова✉, О. С. Амунова

ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, г. Киров, Российская Федерация

В условиях Кировской области проведено сравнительное изучение 20 гибридных популяций F_2 , F_3 , F_4 , созданных по полной диаллельной схеме, и 5 родительских форм яровой мягкой пшеницы по признакам продуктивности и адаптивности. В контрастные по тепло- и влагообеспеченности 2020–2022 гг. (гидротермический коэффициент 1,07–1,44) у родительских форм и гибридов выявлено доминирующее влияние генотипа на признак «масса 1000 зерен», условий среды – на признаки «число зерен в колосе» и «урожайность». В группе гибридов отмечено возрастание доли взаимодействия «генотип × среда» по всем показателям. Наблюдали переопределение корреляционных связей между признаками в зависимости от влияния лимитирующих факторов, а также ежегодную смену рангов гибридных комбинаций как по средним значениям признаков, так и по проявлению гетерозиса и депрессии. Приведена характеристика исходных сортов и гибридных популяций по параметрам пластичности и стабильности, изучены закономерности наследования адаптивных реакций. Реакция на условия среды по признаку «число зерен в колосе» наследовалась в основном по промежуточному типу, большинство высокопластичных генотипов получены с участием сортов Маргарита и Линия 2, низкопластичных – с участием Саратовская 29. Процентное распределение типа реакции признака «масса 1000 зерен» происходило в сторону увеличения числа высокопластичных комбинаций, по урожайности – соответственно распределению родительских форм. Включение в скрещивания исходной формы Карбалыкская 98 повышало у гибридов коэффициент регрессии признака «масса 1000 зерен», сорта Маргарита – признака «урожайность». Выявлена высокая сходимость среднего уровня признаков, уровня гетерозиса и значений коэффициента пластичности в гибридных популяциях, и относительная независимость показателя «фенотипическая стабильность» (S , %). Пластичность урожайности в значительной степени зависела от пластичности признака «число зерен в колосе», при этом большее влияние оказывали материнские компоненты. В результате исследований выделены лучшие комбинации, из которых предпочтительнее вести отборы на основные элементы продуктивности и параметры адаптивности при селекции яровой мягкой пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., сорт, гибридная комбинация, число зерен в колосе, масса 1000 зерен, урожайность, комбинационная способность, гетерозис, пластичность, стабильность

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого (тема № FNWE-2022-0007).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Волкова Л. В., Амунова О. С. Наследование основных элементов продуктивности и параметров адаптивности у диаллельных гибридов яровой пшеницы. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2024;25(3):340–354. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.3.340-354>

Поступила: 11.04.2024

Принята к публикации: 21.05.2024

Опубликована онлайн: 26.06.2024

Inheritance of the main elements of productivity and adaptability parameters in diallelic hybrids of spring soft wheat

© 2024. Lyudmila V. Volkova✉, Oksana S. Amunova

Federal Agricultural Research Centre of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

In the conditions of the Kirov region, there was conducted a comparative study of 20 hybrid populations of F_2 , F_3 , F_4 , created according to a complete diallel scheme, and 5 parent forms of spring soft wheat by the traits of productivity and adaptability. In contrast in terms of heat and moisture supply in 2020–2022 (hydrothermal coefficient 1.07–1.44) in parental forms and hybrids the dominant influence of the genotype on the trait "weight of 1000 grains", environmental conditions on the trait "number of grains per spike" and "yield" was revealed. In the group of hybrids, an increase in the proportion of "genotype × environment" interaction was noted in all indicators. There was a redefinition of correlations between traits depending on the influence of limiting factors, as well as an annual change in the ranks of hybrid combinations both in terms of average values of traits and in the manifestation of heterosis and depression. The characteristics of the initial varieties and hybrid populations according to the parameters of plasticity and stability are given, the patterns of inheritance of adaptive reactions are studied. The reaction to environmental conditions based on the "number of grains per spike" trait was inherited mainly by an intermediate type, most high-plastic genotypes were obtained with the participation of 'Margarita' and 'Liniya 2' cultivars, low-plastic ones with the participation of the Saratovskaya 29 cultivar. The percentage distribution of the type of reaction of the "weight of 1000 grains" trait occurred towards an increase in the number of high-plastic combinations, by the yield – according to the

distribution of parent forms. The inclusion of the original 'Karabalykskaya 98' form in crosses increased the regression coefficient of the "1000 grain weight" trait in hybrids, and the 'Margarita' cultivar increased the "yield" trait. The high convergence of the average level of traits, the level of heterosis and the values of the plasticity coefficient in hybrid populations, and the relative independence of the indicator "phenotypic stability" (S, %) were revealed. Yield plasticity largely depended on the plasticity of the "number of grains per spike" trait, while the maternal components had a greater influence. As a result of the research, the best combinations have been identified, from which it is preferable to conduct selections for the main elements of productivity and adaptability parameters in the selection of spring soft wheat.

Keywords: *Triticum aestivum* L., cultivar, hybrid combination, number of grains per ear, weight of 1000 grains, yield, combinative ability, heterosis, plasticity, stability

Acknowledgements: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of Federal Agricultural Research Centre of the North-East named N.V. Rudnitsky (theme No. FNWE-2022-0007).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors stated no conflict of interest.

For citation: Volkova L. V., Amunova O. S. Inheritance of the main elements of productivity and adaptability parameters in diallelic hybrids of spring wheat. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2024;25(3):340–354. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2024.25.3.340-354>

Received: 11.04.2024

Accepted for publication: 21.05.2024

Published online: 26.06.2024

По прогнозам экспертов ФАО¹, из-за увеличения населения планеты и роста потребления к 2050 году следует нарастить глобальное производство продовольствия на 60 % в основном за счет повышения урожайности. При этом производство пшеницы уже к 2030 году необходимо увеличить как минимум на 50 % [1]. Несмотря на общий положительный тренд, межгодовые колебания урожаев становятся все выше, что в целом рассматривается как негативное явление. Объясняется это двумя основными причинами: с ростом потенциальной продуктивности сортов снижается их устойчивость; частота периодов с экстремальными погодными условиями в мире значительно возрастает [2, 3]. Полностью компенсировать влияние «капризов погоды» на эффективность растениеводства за счет техногенных средств очень трудно или практически невозможно, поэтому необходима разработка и совершенствование методов адаптивной селекции [4, 5]. При этом подчеркивается важность сочетания в одном генотипе продуктивности и экологической стабильности [6].

Стабильность результирующего признака достигается за счет компенсации одних элементов продуктивности другими. Генетические линии, отобранные по относительной стабильности урожайности, могут обладать высокой фенотипической пластичностью ее элементов, поэтому изучение степени вариабельности основных показателей продуктивности в разных средах имеет огромное значение [7, 8]. Вторым

важным моментом в селекции на экологическую устойчивость является выбор исходного материала для скрещиваний, который основывается на анализе адаптивных реакций [9]. Установлено, что способность реагировать на средовые сигналы обусловлена генетически, т. е. пластичность фенотипических признаков может передаваться по наследству [10, 11]. Это подтверждается историей создания сортов интенсивного типа [12].

Генетическая основа пластичности может быть независимой от среднего значения признаков [13]. Некоторыми авторами показана возможность комбинирования показателей высокой адаптивности и продуктивности в одном генотипе [14, 15]. Вместе с тем имеются сообщения о том, что высокая фенотипическая вариабельность признаков в различных средах может ограничивать урожай, поскольку для производства и поддержания пластической реакции требуется много энергии [7, 16]. Рекомбинация генетически разнородных по уровню признаков и адаптивным реакциям форм по схеме диаллельных скрещиваний позволяет создавать гибридные популяции, несущие весь фонд генов и их сочетаний. Оценка адаптивной и комбинационной способности исходного материала, а также степени проявления репродуктивного и адаптивного гетерозиса у гибридов поможет понять механизмы передачи признаков и возможного их сочетания для увеличения резерва продуктивности и выносливости к стрессовым условиям среды.

¹Ганенко И. Агросектор замедляется. ОЭСР-ФАО обновили сельскохозяйственный прогноз. *Агроинвестор*. 2022;(9). URL: <https://www.agroinvestor.ru/analytics/article/38763-agrosector-zamedlyaetsya-oesr-fao-obnoviliselskokhozyaystvennyy-prognoz/>

Цель исследования – определение комбинационной способности исходных сортов яровой мягкой пшеницы, изучение наследования продуктивности и адаптивных реакций у диаллельных гибридов; выделение гибридных комбинаций, сочетающих высокую продуктивность с пластичностью и фенотипической стабильностью.

Научная новизна – в специфичных для Кировской области условиях вегетационного периода изучены сорта и гибридные популяции яровой мягкой пшеницы по элементам продуктивности и адаптивным реакциям, получены уникальные, перспективные для селекции генотипы.

Материал и методы. Исследования проводили на опытном поле ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока (г. Киров) с участием 20 гибридных популяций, полученных по полной схеме диаллельных скрещиваний. В качестве родительских форм использовали сорта: Линия 2 (Россия, Иркутская обл.), Саратовская 29 (Россия, Саратовская обл.), Карабалыкская 98 (Казахстан), Маргарита (Россия, Ульяновская обл.), Баженка (Россия, Кировская обл.). Гибридизацию проводили в 2018 г., гибридное поколение F₁ выращивали в 2019 г., полевые исследования родительских сортов и гибридных популяций F₂, F₃, F₄ выполняли соответственно в 2020...2022 гг. Размещение вариантов систематическое, в двух повторениях, площадь делянок 0,5 м², норма высева 300 всхожих семян/м². Посев проводили сеялками СКС-6-10, уборку – вручную с подсчетом количества продуктивных стеблей. После обмолота определяли урожайность, число зерен в колосе, массу 1000 зерен.

Для статистической обработки данных использовали корреляционный и двухфакторный дисперсионный анализы². Оценку эффектов общей комбинационной способности (ОКС) признаков у родительских форм проводили согласно методическим рекомендациям В. Г. Вольфа с соавт.³. Вклад факторов в формирование урожайности определяли по Н. А. Плохинскому⁴. Параметры пластичности (b_i) и стабильности (S, %) определяли по S. A. Eberhart, W. A. Russel⁵, истинный гетерозис – согласно

методике Д. С. Омарова⁶. Частоту гетерозиса оценивали как отношение комбинаций с гетерозисом к общему числу комбинаций.

Погодные условия в годы проведения исследований существенно различались по температурному режиму и количеству осадков. Вегетационные периоды 2019 и 2020 гг. (ГТК⁷ = 1,30 и 1,38 соответственно) в целом были благоприятными для формирования высокой урожайности пшеницы. Условия 2021 г. (ГТК = 1,07) отличались теплой и жаркой погодой в течение всего периода от посева до созревания, с дефицитом осадков в критический период развития (выход в трубку – колошение), что явилось причиной снижения зерновой продуктивности растений. Аномально холодная и влажная погода мая 2022 г. замедлила наступление начальной фазы развития растений и спровоцировала развитие корневых гнилей, что привело к изреживанию всходов. Вегетативный период развития пшеницы характеризовался избытком осадков и недостатком эффективных температур, генеративный период – жаркой засушливой погодой. Гидротермический коэффициент в целом за вегетацию 2022 года составил 1,44. Таким образом, лимитирующие урожайность факторы в большей мере проявлялись в период закладки зерен в колосе, в меньшей степени – в период налива зерна.

Результаты и их обсуждение. Основной особенностью адаптивной селекции является ее экологическая и региональная направленность, поэтому необходим учет лимитирующих урожайность факторов. Доля вклада генотипа в конкретный признак определяет успех селекции в самых «узких» местах – отборах из ранних гибридных поколений. Наличие сильных взаимодействий генотипа со средой приводит к смещению рангов в изучаемом наборе сортов и вызывает большие затруднения у селекционеров, поскольку отбор в одних условиях не может обеспечить преимущества в других. Актуальным также является вопрос – влияет ли гетерозиготное состояние организма на приспособительные возможности по сравнению с исходными родительскими формами?

²Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.

³Вольф В. Г., Литун П. П., Хавелова А. В., Кузьменко Р. И. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности. Харьков, 1980. 76 с.

⁴Плохинский Н. А. Руководство по биометрии для зоотехников. М.: Колос, 1969. 256 с.

⁵Eberhart S. A., Russel W. A. Stability parameters for comparing varieties. Crop Sci. 1966;(6(1)):36–40.

⁶Омаров Д. С. К методике учета и оценки гетерозиса у растений. Сельскохозяйственная биология. М.: Колос, 1975. С. 123–127.

⁷Мировой агроклиматический справочник. Сост. Г. Т. Селянинов и др. Л.-М.: Гидрометеоздат, 1937. 428 с.

У изучаемых родительских форм наибольшую долю в фенотипической вариации признака «число зерен в колосе» имела среда, однако влияние генотипа и его взаимодействие со средой также были существенными. Показатель «масса 1000 зерен» на 81,0 % обус-

лавливался влиянием генотипа, варьирование по годам отсутствовало. Значительная изменчивость среднего группового значения признака «урожайность» ($CV = 34,3 \%$) показала определяющую роль внешней среды, влияние генотипа было незначимым (табл. 1).

Таблица 1 – Сезонная вариабельность признаков у родительских форм и гибридов яровой мягкой пшеницы /

Table 1 – Seasonal variability of traits in parental forms and hybrids of spring soft wheat

Признак / Trait	Значение признака / Meaning of trait				CV, %	Вклад фактора, % / Contribution of factor, %		
	2020 г.	2021 г.	2022 г.	среднее / average		A	B	A×B
	F ₂	F ₃	F ₄					
Число зерен в колосе, шт. / Number of grains per spike, pcs.	<u>33,6</u> 34,4	<u>23,2</u> 22,8	<u>22,4</u> 23,1	<u>26,4</u> 26,8	<u>19,7</u> 21,2	<u>7,3*</u> 6,0	<u>75,2*</u> 67,0*	<u>8,0*</u> 12,6*
Масса 1000 зерен, г / Weight of 1000 grains, g	<u>43,0</u> 44,6	<u>43,0</u> 42,9	<u>43,0</u> 43,5	<u>43,0</u> 43,3	<u>0,0</u> 2,1	<u>81,0*</u> 56,8*	<u>0,0</u> 6,8*	<u>7,1</u> 18,6*
Урожайность, г/м ² / Grain yield, g/m ²	<u>426,2</u> 460,7	<u>243,8</u> 244,4	<u>196,4</u> 215,6	<u>288,9</u> 306,9	<u>34,3</u> 35,6	<u>11,0</u> 7,4*	<u>59,2*</u> 69,0*	<u>12,5</u> 10,9*

Примечания: числитель – среднее групповое значение у сортов (n = 5), знаменатель – среднее групповое значение у гибридных популяций (n = 20); фактор А – генотип, фактор В – среда, А×В – взаимодействие «генотип×среда»; * значимо при $p \leq 0,05$ /

Notes: numerator – the average group value of the varieties (n = 5), denominator – the average group value in hybrid populations (n = 20); factor A – genotype, factor B – environment, A×B – interaction "genotype×environment"; * significant at $p \leq 0.05$.

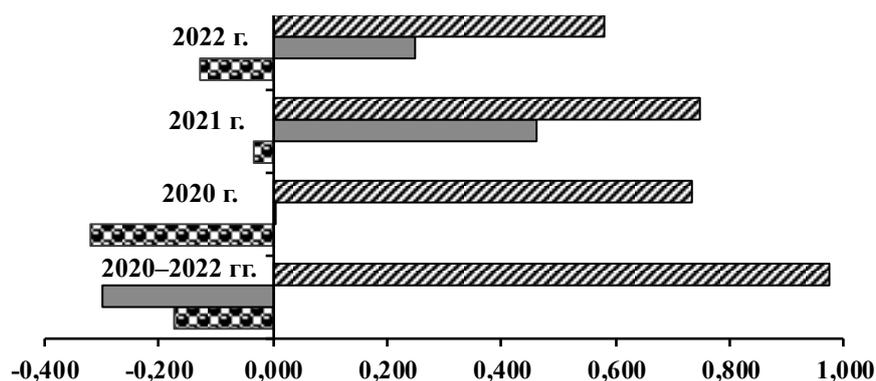
В группе гибридов влияние генотипа на признак «масса 1000 зерен» было несколько ниже, чем у родителей, влияние среды – значимо выше. Повторяемость признака в трех смежных поколениях была достоверно высокой ($r = 0,53 \dots 0,79^*$, n = 20). Число зерен в колосе и урожайность в большей степени зависели от погодных условий (67,0...69,0 %), чем от генотипа (6,0...7,4 %); наблюдали значительные изменения рангов генотипов по данным признакам в зависимости от смены лимитирующих факторов. Коэффициент корреляции между поколениями F₂, F₃, F₄ изменялся от слабо положительных до достоверно отрицательных значений ($r = 0,39 \dots -0,49^*$). Обращает на себя внимание более значимое влияние взаимодействия «генотип×среда» у гибридов по сравнению с родителями, т. е. отборы на разных фонах могут иметь неодинаковую эффективность. Так, парная связь показателя «число зерен в колосе» между поколениями F₃ (лимитирующий фактор – засуха в период формирования колоса) и F₄ (переувлажнение, грибные болезни) принимала достоверно отрицательное значение. Таким образом, если условия отклонены от оптимальных, отбор лучших гибридных популяций по этому признаку может стать безрезультатным.

Изменения условий в вегетативную фазу развития растений послужили причиной сдвигов

корреляций внутри триады признаков «число зерен в колосе», «масса 1000 зерен», «урожайность». Связь урожайности и массы 1000 зерен у родительских сортов была высокой во все годы исследований, что подтверждается достоверными значениями генотипической корреляции ($r_g = 0,973^*$). Корреляционная связь между признаками «урожайность» и «число зерен в колосе» в отдельных случаях была слабая положительная, связь средних значений – слабая отрицательная (рис. 1).

В гибридных популяциях второго и четвертого поколений структура корреляционных связей была схожей: в относительно засушливый 2021 год связь признаков «урожайность» и «масса 1000 зерен» возростала, «урожайность» и «число зерен в колосе» – снижалась (рис. 2).

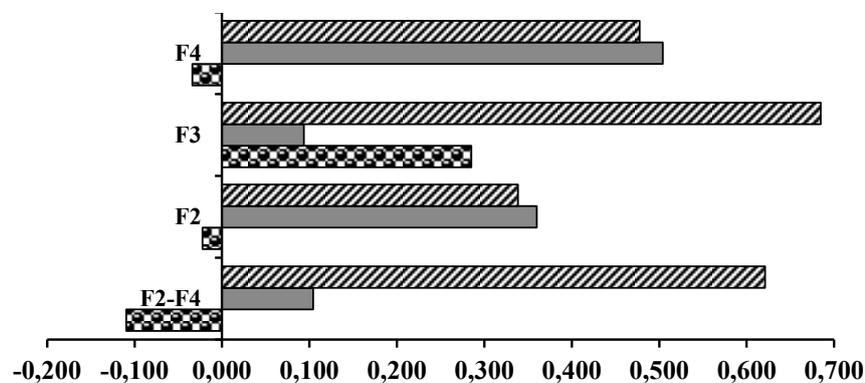
Достоверная положительная связь между признаками «урожайность» и «озерненность колоса» отмечена лишь в поколении F₄, а генотипическая связь (между средними трехлетними значениями) была очень слабая. Парные фенотипические корреляции между признаками «число зерен в колосе» и «масса 1000 зерен» были незначимыми, т. е. в рамках анализируемых популяций в конкретных средовых условиях данные признаки формировались независимо друг от друга, и отборы по одному из них не сопровождалась бы изменением другого.



	2020-2022 гг.	2020 г.	2021 г.	2022 г.
▨ Урожайность - масса 1000 зерен / Yield - weight of 1000 grains	0,973	0,732	0,747	0,581
■ Урожайность - число зерен в колосе / Yield - number of grains per spike	-0,299	0,004	0,461	0,249
▣ Число зерен в колосе- масса 1000 зерен / Number of grains per spike - weight of 1000 grains	-0,175	-0,319	-0,032	-0,128

Рис. 1. Корреляционные связи (r) между признаками у родительских сортов яровой мягкой пшеницы ($n = 5$, значения $r \geq 0,878$ достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$) /

Fig. 1. Correlation connections (r) between traits in parental varieties of spring soft wheat ($n = 5$, r values ≥ 0.878 are significant at a significance level of $p \leq 0.05$)



	F2-F4	F2	F3	F4
▨ Урожайность - масса 1000 зерен / Yield - weight of 1000 grains	0,621	0,339	0,685	0,478
■ Урожайность - число зерен в колосе / Yield - number of grains per spike	0,104	0,360	0,094	0,504
▣ Число зерен в колосе- масса 1000 зерен / Number of grains per spike - weight of 1000 grains	-0,110	-0,022	0,285	-0,034

Рис. 2. Корреляционные связи (r) между признаками у гибридных популяций яровой мягкой пшеницы в ряду поколений ($n = 20$, значения $r \geq 0,444$ достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$) /

Fig. 2. Correlation connections (r) between traits in hybrid populations of spring soft wheat in a series of generations ($n = 20$, r values ≥ 0.444 are significant at a significance level $p \leq 0.05$)

Таким образом, хотя «число зерен в колосе» и расценивается как важный признак повышения урожайности, его селекционное улучшение может потребовать большего времени из-за высокой паратипической составляющей и слабой повторяемости в потомстве. В некоторых источниках сообщается, что связь этого признака с урожайностью носит криволинейный характер. Это позволяет предположить, что стратегия повышения продуктивности за счет увеличения озерненности колоса может быть не всегда успешной [17]. Отборы по фенотипу в неблагоприятной среде приведут к получению специфически приспособленных генотипов, которые могут не проявить себя и быть выбракованы в дальнейшем. Селекцию на высокую озерненность колоса целесообразнее проводить в более поздних поколениях в типичные, либо благоприятные по метеоусловиям годы. С другой стороны, высокая положительная связь массы 1000 зерен с урожайностью во всех поколениях гибридов, а также достоверная генотипическая корреляция указывают на возможность эффективного проведения отборов на крупность

зерна, начиная с поколения F₂. На возможность проведения отборов по признакам, обладающим высокой наследуемостью, указывают Э. Д. Неттевич с соавт. [18].

Одним из решающих условий успеха селекционной программы является подбор для гибридизации сортов, которые должны обладать значительным разнообразием по анализируемым признакам. Скрещивание двух генотипов, обладающих контрастирующими величинами признаков «число зерен в колосе» и «масса 1000 зерен», считается результативной стратегией в повышении потенциальной продуктивности. Немаловажное значение имеет способность передавать признаки потомству, т. е. обладать высокой комбинационной способностью. Вариансы ОКС, как отклонение среднего значения признака гибридов с общим родительским компонентом от общего среднего по всем гибридам, характеризуют ценность сорта как источника признака. Высокие константы ОКС обычно свидетельствуют об аддитивном эффекте генов (табл. 2).

Таблица 2 – Продуктивность и общая комбинационная способность (ОКС) родительских сортов яровой мягкой пшеницы (среднее за 2020–2022 гг.) /

Table 2 – Productivity and general combining ability (GCA) of parental varieties of spring soft wheat (average for 2020–2022)

Сорт / Cultivar	Число зерен в колосе / Number of grains per spike		Масса 1000 зерен / Weight of 1000 grains		Урожайность / Grain yield	
	шт. / pcs.	ОКС / GCA	г / g	ОКС / GCA	г/м ² / g/m ²	ОКС / GCA
Линия 2 / 'Liniya' 2	24,6	0,115	41,6	-1,192	263,9	-2,667
Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	25,3	-0,491	44,3	-0,255	330,9	-7,667
Карабалыкская 98 / 'Karabalykская 98'	28,7	0,095	44,5	1,145*	304,0	6,415
Маргарита / 'Margarita'	25,5	-0,280	45,5	1,383*	327,2	25,972
Баженка / 'Bazhenka'	27,8	0,587*	39,0	-1,059	217,8	-22,086
Среднее по опыту / Average by the experiment	26,4	0	43,0	0	288,8	0
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	4,0	3,770	2,8	1,110	-	-

* Значимо при p ≤ 0,05) / It is significant at p ≤ 0.05

В группе родительских сортов достоверные парные различия по признакам «число зерен в колосе» отмечены между Карабалыкская 98 и Линия 2, «масса 1000 зерен» значимо ниже остальных родительских форм сформировали сорта Баженка и Линия 2. Из-за высокого влияния средовых факторов не удалось определить значимых различий по урожайности, относи-

тельно высокими значениями характеризовались Саратовская 29, Маргарита и Карабалыкская 98 (на 5,3...14,6 % выше среднего в опыте). Высокий уровень признаков не всегда определял высокую комбинационную способность. Наибольшую ОКС по озерненности колоса показал сорт Баженка, по массе 1000 зерен – Маргарита и Карабалыкская 98, по урожай-

ности – Маргарита. Несмотря на высокие значения урожайности и массы 1000 зерен исходного сорта Саратовская 29, прямые и обратные гибриды с его участием, как правило, уступали остальным гибридным комбинациям. Реципрокный эффект, согласно анализу вариантов элементов продуктивности, был незначимым ($F = 1,92...2,09$), что говорит об одинаковом вкладе материнских и отцовских компонентов в формирование признаков.

Основной задачей комбинационной селекции является получение материала, не уступающего по селективируемым признакам лучшим родителям. Принято считать, что гибриды с положительным гетерозисом в первом поколении имеют преимущество в последующих. Видимый фенотипический эффект в F_1 является результатом действия очень сложных разнородных генетических процессов, при этом в каждом отдельном случае в основе гетерозиса могут лежать разные генетические вариации. Нельзя игнорировать роль взаимодействия «генотип×среда», поскольку в различных условиях среды тип наследования в конкретной гибридной комбинации может изменяться в широких пределах [19]. Поэтому с точки зрения практической селекции самоопылителей и при поиске лучших сочетаний для гибридизации важно не только выделить высокогетерозисные комбинации в первом поколении, но и определить те из них, у которых преимущество над родителями сохраняется в генерациях, из которых проводятся отборы.

Количество комбинаций, у которых величина признака «число зерен в колосе» была выше, чем у родительских форм, варьировало от 30 до 45 % в зависимости от поколения, средний процент превышения над лучшим родителем составил 7,0...26,4 % с максимумом – в первом и минимумом – в третьем поколениях. Отмечена сильная изменчивость проявления гетерозиса или депрессии при смене поколений в каждой отдельной комбинации (табл. 3).

Из 20 изучаемых комбинаций лишь одна сохраняла стабильное превосходство над родителями по признаку «число зерен в колосе» в течение четырех лет – Линия 2×Маргарита (на 0,7...22,3 %). Доля рекомбинантов, превосходящих исходные формы по массе 1000 зерен, составила 20...40 %, средний процент превышения над лучшим родителем – 3,3...7,2 %. Максимальный уровень гетерозиса также

наблюдали в поколении F_1 , минимальный – в F_3 . За годы изучения не найдено ни одной комбинации со стабильным превышением над лучшей родительской формой. Если по значениям массы 1000 зерен отмечали высокую повторяемость признака, то по уровню гетерозиса наблюдали значительную смену рангов в поколениях $F_1...F_4$. Высокая сходимость эффектов гетерозиса по массе 1000 зерен была между F_2 и F_4 ($r = 0,615^*$). В результате оценок выделялась лишь одна комбинация Маргарита × Карабалыкская 98, образованная при скрещивании крупнозерных генотипов и отличающаяся максимальной средней массой 1000 зерен (48,1 г), а также гетерозисом в трех смежных поколениях – F_2, F_3, F_4 (3,5...7,0 %).

Гетерозис по числу зерен в колосе не коррелировал с гетерозисом по массе 1000 зерен ($r = -0,10...0,16$), что дает возможность их сочетания. Для выделения лучших комбинаций использовали показатель суммы рангов, который характеризует уровень гетерозиса по двум независимым признакам во всех средах: Линия 2 × Маргарита, Маргарита × Баженка, Саратовская 29 × Маргарита, Маргарита × Карабалыкская 98 ($\Sigma = 58...66$).

Количество комбинаций, превышающих исходные формы по урожайности, составило в F_2 и F_3 – 30 %, в F_4 – 60 %, средний уровень превышения над лучшим родителем соответствовал 19,6, 12,8 и 9,9 % соответственно. При смене поколений обнаружены значительные различия по проявлению гетерозиса у одних и тех же комбинаций. Стабильно высокое превышение над лучшим родителем по урожайности в $F_2...F_4$ наблюдали в гибридной популяции Маргарита × Карабалыкская 98.

Если вопросам наследования признаков продуктивности уделяется достаточно большое внимание, то закономерности наследования адаптивных реакций до сих пор остаются малоизученными. Под пластичностью обычно понимают способность количественного признака изменяться в ответ на изменение окружающей среды. Считается, что пластичные генотипы должны иметь преимущество в приспособленности перед генотипами, которые не способны изменять свои фенотипы. Весьма актуальным считается вопрос, приводит ли скрещивание и селекция к увеличению или уменьшению пластичности признаков, а также вопрос о том, как пластичность отдельных слагаемых продуктивности влияет на изменчивость урожайности.

Таблица 3 – Изменение рангов гибридных популяций в ряду поколений яровой мягкой пшеницы по проявлению истинного гетерозиса ($H_{ист}$) /

Table 3 – The change in the ranks of hybrid populations in a number of generations of spring soft wheat by the manifestation of true heterosis (H_{true})

Сорт, гибридная популяция / Cultivar, hybrid population		Число зерен в колосе / Number of grains per spike				Масса 1000 зерен / Weight of 1000 grains				Σ
		F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	
♀ Линия 2 / 'Liniya 2'	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	13	4	19	3	4	2	20	13	78
	♂ Карабалькская 98 / 'Karabalykskaya 98'	20	16	20	11	1	10	10	8	96
	♂ Маргарита / 'Margarita'	7	2	2	9	7	8	6	17	58
	♂ Баженка / 'Vazhenka'	15	12	6	8	6	12	13	1	73
♀ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	17	1	10	6	13	19	19	16	101
	♂ Карабалькская 98 / 'Karabalykskaya 98'	19	19	14	10	17	14	14	4	111
	♂ Маргарита / 'Margarita'	1	10	15	5	11	5	15	3	65
	♂ Баженка / 'Vazhenka'	4	15	12	1	9	11	17	7	76
♀ Карабалькская 98 / 'Karabalykskaya 98'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	16	3	17	2	20	15	7	14	94
	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	6	9	11	19	19	3	16	6	89
	♂ Маргарита / 'Margarita'	9	7	18	16	10	4	3	5	72
	♂ Баженка / 'Vazhenka'	2	11	8	20	18	7	12	15	93
♀ Маргарита / 'Margarita'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	14	6	4	13	5	17	9	18	86
	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	5	17	7	15	14	6	5	12	81
	♂ Карабалькская 98 / 'Karabalykskaya 98'	12	8	13	14	15	1	1	2	66
	♂ Баженка / 'Vazhenka'	8	13	1	17	3	9	2	9	62
♀ Баженка / 'Vazhenka'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	10	5	3	18	2	16	4	11	69
	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	18	20	5	7	16	18	18	19	121
	♂ Карабалькская 98 / 'Karabalykskaya 98'	11	14	16	12	12	13	8	10	96
	♂ Маргарита / 'Margarita'	3	18	9	4	8	20	11	20	93
Максимальное значение $H_{ист}$, % (ранг 1) / Maximum value of H_{true} , % (rank 1)		52,3	23,5	15,3	41,7	12,3	7,0	6,7	4,2	-
Среднее значение $H_{ист}$, % / The average value of H_{true} , %		26,4	9,1	7,0	9,9	7,2	3,6	3,3	3,6	-
Частота $H_{ист}$, % / The frequency of H_{true} , %		35,0	35,0	30,0	45,0	20,0	40,0	25,0	25,0	-

Примечание: жирным шрифтом выделены комбинации с гетерозисом по отношению к лучшему родителю /
Note: Combinations with heterosis in relation to the best parent are highlighted in bold

Коэффициенты регрессии (b_i) по признаку «число зерен в колосе» у родительских сортов Линия 2 и Саратовская 29 были значимо ниже единицы, что говорит о низкой отзывчивости на среду. Сорта Маргарита и Баженка имели значения b_i , достоверно превышающие единицу. Анализ фенотипической стабильности показал, что для сортов Маргарита и Баженка

были характерны очень слабые отклонения от линии регрессии ($S \leq 2,5\%$), Линия 2 и Саратовская 29 – слабые ($5,0 \leq S \leq 2,5\%$), для сорта Карабалькская 98 – средние ($7,5 \leq S \leq 5,0\%$). Таким образом, по признаку «число зерен в колосе» родительские компоненты значительно различались типом реакции на среду (табл. 4).

Таблица 4 – Параметры пластичности (b_i) и стабильности ($S, \%$) основных компонентов продуктивности у родительских форм и гибридов яровой мягкой пшеницы (2020–2022 гг.) / Table 4 – Parameters of plasticity (b_i) and stability ($S, \%$) of the main components of productivity in parental forms and hybrids of spring soft wheat (2020–2022)

Сорт, гибридная популяция / Cultivar, hybrid population	Число зерен в колосе / Number of grains per spike		Масса 1000 зерен / Weight of 1000 grains		Урожайность / Grain yield		
	b_i	S	b_i	S	b_i	S	
Линия 2 / 'Liniya 2'	0,71*	2,51	0,29*	1,40	0,87*	2,53	
Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	0,67*	3,37	-0,45*	0,02	0,68	11,10	
Карабалыкская 98 / 'Karabalykская 98'	0,78	5,16	1,24	1,02	0,66	10,60	
Маргарита / 'Margarita'	1,31**	0,66	0,77	1,21	1,68**	2,90	
Баженка / 'Bazhenka'	1,31**	2,18	-1,87**	0,89	0,76	10,50	
♀ Линия 2 / 'Liniya 2'	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	0,89	16,03	5,29**	1,06	1,38	12,77
	♂ Карабалыкская 98 / 'Karabalykская 98'	0,82	11,20	1,62**	0,27	0,74*	2,87
	♂ Маргарита / 'Margarita'	1,77**	1,93	1,63	2,69	1,10	4,69
	♂ Баженка / 'Bazhenka'	1,03	1,26	0,88	2,48	0,65*	0,79
♀ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	1,29**	1,06	0,66	2,48	1,05	12,43
	♂ Карабалыкская 98 / 'Karabalykская 98'	0,54*	0,79	0,46	4,21	0,43*	1,73
	♂ Маргарита / 'Margarita'	1,10	6,54	2,97	4,42	1,04	23,11
	♂ Баженка / 'Bazhenka'	0,58	18,10	1,77	1,74	0,63	8,66
♀ Карабалыкская 98 / 'Karabalykская 98'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	1,21	8,57	0,54	0,88	1,29	7,91
	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	0,87	8,01	3,71**	0,37	0,41*	3,04
	♂ Маргарита / 'Margarita'	1,18**	0,38	1,34	1,32	1,15**	2,05
	♂ Баженка / 'Bazhenka'	1,10	11,16	2,97**	1,15	0,82	5,93
♀ Маргарита / 'Margarita'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	1,24**	1,52	-0,60	1,50	1,33	10,93
	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	0,82	5,74	1,50	1,44	0,88	13,16
	♂ Карабалыкская 98 / 'Karabalykская 98'	1,08	2,58	1,12	0,60	1,67**	6,09
	♂ Баженка / 'Bazhenka'	1,00	12,56	-0,54	1,92	1,48**	2,13
♀ Баженка / 'Bazhenka'	♂ Линия 2 / 'Liniya 2'	1,41	8,47	-0,93	2,83	1,25	10,05
	♂ Саратовская 29 / 'Saratovskaya 29'	0,51*	3,21	0,60	0,00	0,79	21,40
	♂ Карабалыкская 98 / 'Karabalykская 98'	1,01	0,40	1,24**	0,01	1,02	0,71
	♂ Маргарита / 'Margarita'	0,79	3,56	-1,22	2,82	1,26**	4,68

* Коэффициент регрессии (b_i) достоверно ниже 1; ** коэффициент регрессии (b_i) достоверно выше 1 (при $p \leq 0,05$) /

* Regression coefficient (b_i) is significantly lower than 1; ** regression coefficient (b_i) is significantly higher than 1 (at $p \leq 0.05$)

По числу зерен в колосе гибриды, образованные с участием компонента Линия 2, характеризовались большей отзывчивостью на условия: пять генотипов обладали средней реакцией (b_i значимо не отклонялось от единицы) и три комбинации относились к категории высокопластичных. Из восьми комбинаций с участием сорта Саратовская 29 две отнесены к экстенсивному типу, одна – к интенсивному. Гибриды

с сортом Карабалыкская 98 в целом характеризовались средней реакцией на среду, исключение составили две комбинации: Саратовская 29 × Карабалыкская 98 (экстенсивная форма) и Карабалыкская 98 × Маргарита (интенсивная форма). Результатом скрещиваний с сортом Маргарита стало получение трех высокопластичных по числу зерен в колосе комбинаций и пяти – со средней реакцией. Практически все

гибриды с участием сорта Баженка характеризовались средним откликом на условия среды, за исключением комбинации Баженка × Саратовская 29 (b_i значимо ниже 1). Таким образом, большинство высокопластичных по признаку «число зерен в колосе» генотипов получены

с участием сортов Маргарита и Линия 2, генотипов с низкой пластичностью – с участием сорта Саратовская 29. Общее распределение гибридов по типу реакций было следующим: 10 % – слабая; 70 % – средняя, 20 % – сильная (рис. 3).

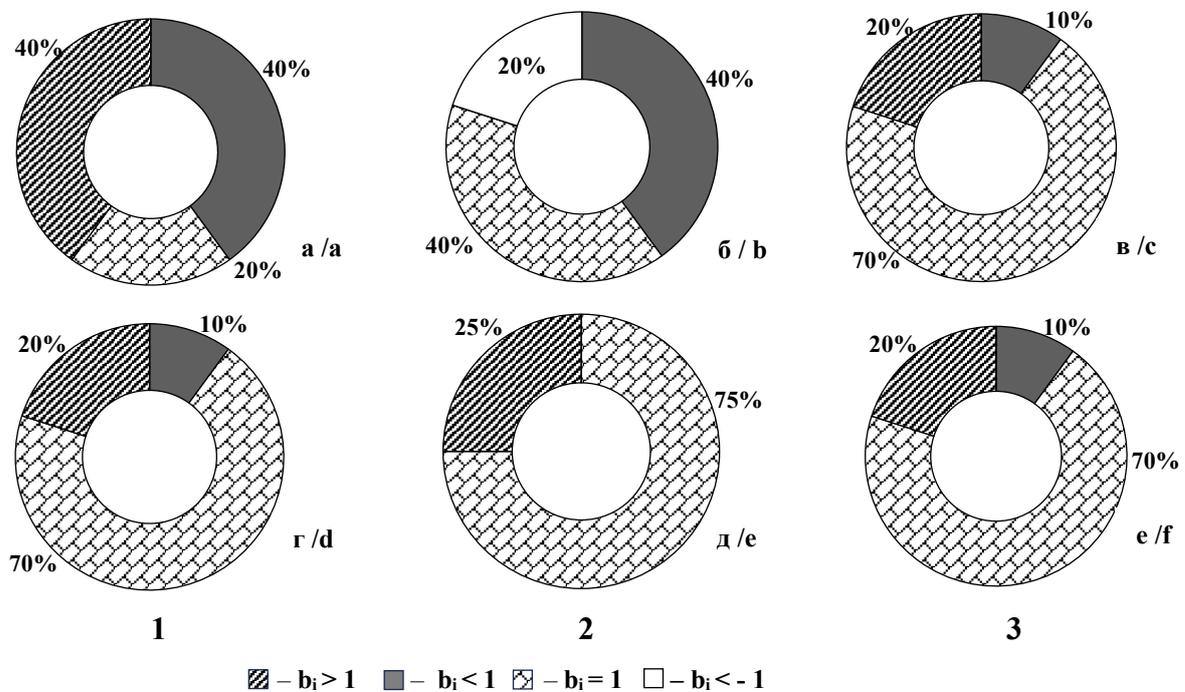


Рис. 3. Процентное распределение родительских форм ($n = 5$; а, б, в) и гибридных комбинаций ($n = 20$; г, д, е) яровой мягкой пшеницы по типу пластических реакций (b_i): 1 – число зерен в колосе; 2 – масса 1000 зерен; 3 – урожайность /

Fig. 3. Percentage distribution of parent forms ($n = 5$; a, b, c) and hybrid combinations ($n = 20$; d, e, f) of spring soft wheat by type of plastic reactions (b_i): 1 – number of grains per spike; 2 – weight of 1000 grains; 3 – grain yield

По значениям параметра стабильности распределение гибридов произошло в сторону большего разнообразия и, как правило, в сторону уменьшения стабильности, при этом все интенсивные комбинации имели высокую фенотипическую стабильность ($S \leq 2,5\%$): Линия 2 × Маргарита, Маргарита × Линия 2, Саратовская 29 × Линия 2, Карабалыкская 98 × Маргарита.

Среди родительских сортов не обнаружено генотипов с интенсивной реакцией по признаку «масса 1000 зерен». Сорта Карабалыкская 98 и Маргарита имели адекватный отклик на среду, Линия 2 характеризовалась слабой реакцией, Саратовская 29 и Баженка сформировали более высокий уровень признака при ухудшении условий выращивания (обратный наклон линии регрессии). Большинство гибридов (75 %) характеризовались средним откликом на среду. Получено пять гибридных комбинаций (25 %) с коэффициентом регрессии достоверно

выше единицы: Линия 2 × Саратовская 29, Линия 2 × Карабалыкская 98, Карабалыкская 98 × Саратовская 29, Карабалыкская 98 × Баженка, Баженка × Карабалыкская 98. Необходимо отметить, что скрещивание с сортом Карабалыкская 98, обладающим самым высоким в данном опыте значением b_i , позволило получить гибриды с повышенной фенотипической пластичностью признака «масса 1000 зерен». Компоненты Линия 2 в прямых и Саратовская 29 в обратных скрещиваниях также повышали пластичность признака. В трех комбинациях с участием сорта Баженка, имеющего достоверно отрицательное значение b_i (Маргарита × Баженка, Баженка × Маргарита, Баженка × Линия 2), наблюдали наследование схожего типа реакции. Все сорта и гибриды по признаку «масса 1000 зерен» имели слабые и очень слабые отклонения от линии регрессии, что характеризует их как фенотипически стабильные формы.

По урожайности исходные формы Линия 2 и Маргарита значимо различались между собой по уровню реакции на условия выращивания, при этом сохраняли высокую фенотипическую стабильность ($5,0 \leq S \leq 2,5$ % – слабые отклонения от линии регрессии). Остальные сорта характеризовались средней отзывчивостью с высоким разбросом значений во времени и пространстве ($S \geq 10,0$ – очень сильные отклонения от линии регрессии). Получены четыре высокопластичные по урожайности комбинации (20 % от общего числа гибридных комбинаций) и все – с участием сорта Маргарита. Две из них отличались высокой фенотипической стабильностью: Карабалыкская 98 × Маргарита и Маргарита × Баженка. Комбинации экстенсивного типа Линия 2 × Карабалыкская 98, Линия 2 × Баженка, Саратовская 29 × Карабалыкская 98, Карабалыкская 98 × Саратовская 29 образованы от сортов со слабой или средней реакцией по всем параметрам. Сорт Баженка отличался тем, что обладал высокой компенсаторной способностью элементов продуктивности: в благоприятных условиях формировал большее число зерен в колосе, но низкую массу 1000 зерен, в неблагоприятных – наоборот, пластичность результирующего признака была близка к единице. Гибриды от сорта Баженка обладали большим разнообразием пластических реакций. Распределение гибридов по типу реакций пластичности (b_i) соответствовало распределению родителей. По фенотипической стабильности (S , %) гибриды характеризовались гораздо большим разнообразием – от очень слабых до очень сильных отклонений от линии регрессии.

Анализ корреляций показал достоверную связь показателей b_i урожайности и числа зерен в колосе ($r = 0,508$), и отсутствие связи с массой 1000 зерен ($r = -0,117$). На показатель пластичности урожайности в большей степени оказывали влияние материнские компоненты ($r = 0,495$), чем отцовские ($r = 0,234$). Коэффициенты регрессии числа зерен в колосе материнских форм и регрессии урожайности гибридов также были тесно связаны ($r = 0,473$). Таким образом, использование высокоотзывчивых по числу зерен в колосе сортов в качестве материнских форм оказывало положительное влияние на уровень реакции по признаку «урожайность» у потомства.

Большой практический интерес представляет изучение взаимоотношений комбинационной и адаптивной способности, что позволяет глубже понять механизмы передачи этих признаков потомству. Средние значения признаков, как правило, были положительно связаны с комбинационной способностью у сортов и

уровнем гетерозиса у гибридов, а также с коэффициентом b_i (табл. 5).

Гибриды с гетерозисом по числу зерен в колосе и урожайности характеризовались более высоким уровнем и пластичностью этих признаков, по массе 1000 зерен такой закономерности не отмечено. Выявлена относительная независимость показателя фенотипической стабильности (S) от среднего уровня признаков и адаптивных реакций у гибридов. Отмечена тенденция снижения значения b_i по признаку «число зерен в колосе», значений b_i и ОКС по признаку «урожайность» с повышением показателя S , % у родительских сортов.

В результате изучения рекомбинантов $F_2 \dots F_4$ по продуктивности и адаптивной способности выделены лучшие комбинации, из которых предпочтительнее проводить отборы – их высокий уровень урожайности сочетался с репродуктивным и адаптивным гетерозисом. При этом более перспективными считали гибриды с положительным гетерозисом по b_i и отрицательным – по S . Все они превышали исходные формы по урожайности, три комбинации превосходили лучшего родителя по коэффициенту регрессии, четыре – по фенотипической стабильности (табл. 6).

Конкретный способ, с помощью которого генотипы формируют высокий уровень результирующего признака в различных условиях среды, можно описать как стратегию их адаптивности. Исследование показывает, что отобранные гибриды имеют разный уровень пластических реакций как по урожайности, так и по двум ее составляющим.

Гибридная комбинация Линия 2 × Саратовская 29, образованная от скрещивания экстенсивных по всем изучаемым признакам родителей с низкой ОКС урожайности, отличалась самой высокой отзывчивостью на условия среды по признаку «масса 1000 зерен» (размах изменчивости составил 39,2...46,4 г, $b_i = 5,29$ – адаптивный гетерозис). Это привело к повышению уровня и пластичности урожайности, но вместе с тем к снижению ее фенотипической стабильности.

При скрещивании контрастных по крупности зерна, урожайности и адаптивным реакциям сортов Линия 2 и Маргарита был получен высокоурожайный гибрид с массой 1000 зерен (43,0...46,2 г), который выделился максимальным гетерозисом и значением признака «число зерен в колосе» (29,9 шт.), а также высокой отзывчивостью этого признака ($b_i = 1,77$). Реакция на среду по урожайности наследовалась по промежуточному типу и сопровождалась снижением фенотипической стабильности.

Таблица 5 – Коэффициенты корреляции между значениями признаков, параметрами адаптивности и комбинационной способностью (уровнем гетерозиса) сортов (гибридов) яровой мягкой пшеницы / Table 5 – Correlation coefficients between the values of traits, adaptability parameters and combinational ability (level of heterosis) of varieties (hybrids) of spring soft wheat

Параметр / Parameter	Среднее значение признака / Average value of trait	b_i	S
<i>Число зерен в колосе / Number of grains per spike</i>			
b_i	$\frac{0,224}{0,575^{**}}$	-	-
S	$\frac{0,550}{-0,049}$	$\frac{-0,689}{-0,257}$	-
ОКС / GCA	$\frac{0,556}{-}$	$\frac{0,378}{-}$	$\frac{0,054}{-}$
Гетерозис / Heterosis	$\frac{-}{0,712^{**}}$	$\frac{-}{0,693^{**}}$	$\frac{-}{-0,073}$
<i>Масса 1000 зерен / Weight of 1000 grains</i>			
b_i	$\frac{0,790}{0,233}$	-	-
S	$\frac{-0,162}{-0,050}$	$\frac{0,366}{-0,220}$	-
ОКС / GCA	$\frac{0,838}{-}$	$\frac{0,721}{-}$	$\frac{0,080}{-}$
Гетерозис / Heterosis	$\frac{-}{0,331}$	$\frac{-}{-0,042}$	$\frac{-}{0,157}$
<i>Урожайность / Grain yield</i>			
b_i	$\frac{0,340}{0,652^{**}}$	-	-
S	$\frac{-0,080}{-0,107}$	$\frac{-0,718}{0,116}$	-
ОКС / GCA	$\frac{0,736}{-}$	$\frac{0,742}{-}$	$\frac{-0,503}{-}$
Гетерозис / Heterosis	$\frac{-}{0,827^{**}}$	$\frac{-}{0,669^{**}}$	$\frac{-}{-0,273}$

Примечания: числитель – родители, знаменатель – гибриды; **значимо при $p \leq 0,01$ / Notes: numerator – parents, denominator – hybrids; **it is significant at $p \leq 0,01$

Таблица 6 – Характеристика лучших гибридных комбинаций яровой мягкой пшеницы по урожайности, уровню адаптивного и репродуктивного гетерозиса / Table 6 – Characteristics of the best hybrid combinations of spring soft wheat according to grain yield, level of adaptability and reproductive heterosis

Гибридная комбинация / Hybrid population	Урожайность, г/м ² / Grain yield, g/m ²	Гетерозис истинный, % / True heterosis, %		
		урожайность / grain yield	b_i	S
Линия 2 × Саратовская 29 / 'Liniya 2' × 'Saratovskaya 29'	377,8	+2,1	+58,6	+15,0
Линия 2 × Маргарита / 'Liniya 2' × 'Margarita'	333,3	+2,2	-34,5	+61,7
Карабалыкская 98 × 'Линия 2' / 'Karabalykская 98' × 'Liniya 2'	334,7	+10,0	+48,3	-25,4
Карабалыкская 98 × Маргарита / 'Karabalykская 98' × 'Margarita'	358,4	+9,5	-31,5	-80,7
Маргарита × Карабалыкская 98 / 'Margarita' × 'Karabalykская 98'	391,3	+19,6	-0,59	-42,5
Баженка × Линия 2 / 'Bazhenka' × 'Liniya 2'	281,6	+6,7	+43,7	-4,3

Сорта Карабалыкская 98 и Линия 2 значимо различались по средним значениям признаков «число зерен в колосе» и «масса 1000 зерен», по показателю b_1 (слабая и средняя реакция на среду) и по фенотипической стабильности. Гибридная популяция Карабалыкская 98 × Линия 2 характеризовалась стабильно крупным зерном (42,8...43,8 г), гетерозисом по числу зерен в колосе в F_2 и F_4 и урожайности, бóльшей, чем у родителей, стабильностью и пластичностью урожайности.

Наиболее высокопродуктивные гибриды получились при скрещивании сорта интенсивного типа Маргарита и сорта со средней реакцией Карабалыкская 98. Обе исходные формы имели достоверно высокую ОКС по массе 1000 зерен и положительную – по урожайности. Прямые и обратные гибриды с их участием формировали урожайность соответственно на 19,6 и 9,5 % выше лучшего родителя и обладали более высокой фенотипической стабильностью. Значение коэффициента регрессии урожайности было ниже, чем у исходного сорта Маргарита, но достоверно выше единицы. Гибридная популяция Маргарита × Карабалыкская 98 сформировала максимальную в опыте урожайность, массу 1000 зерен (47,6...49,0 г), отличалась гетерозисом по массе 1000 зерен в трех последовательных поколениях, начиная с F_2 .

Материнская форма Баженка характеризовалась высокой ОКС и положительной отзывчивостью на условия среды по числу зерен в колосе, в то же время достоверно отрицательными значениями b_1 по массе 1000 зерен. Образованный с экстенсивным сортом Линия 2 гибрид превышал лучшего родителя по озерненности колоса и урожайности, пластические реакции наследовались по промежуточному типу с сохранением отрицательного знака по массе 1000 зерен.

Заключение. В результате изучения родительских форм и гибридных популяций трех последовательных поколений F_2 , F_3 , F_4 яровой мягкой пшеницы выявлено достоверно высокое влияние генотипа на признак «масса 1000 зерен», условий среды – на «число зерен в колосе» и

«урожайность». В группе гибридов отмечено возрастание доли взаимодействия «генотип × среда» по всем показателям. В зависимости от проявления лимитирующих факторов отмечено переопределение корреляционных связей между признаками, а также ежегодная смена рангов гибридных комбинаций как по средним значениям признаков, так и по проявлению гетерозиса и депрессии. Высокой ОКС по числу зерен в колосе обладал сорт Баженка, по массе 1000 зерен и урожайности – сорта Маргарита и Карабалыкская 98. Выделены гибридные комбинации, сохраняющие превосходство над лучшим родителем вне зависимости от условий: Линия 2 × Маргарита (число зерен в колосе), Маргарита × Карабалыкская 98 (масса 1000 зерен, урожайность). Приведена характеристика исходных сортов и гибридов по параметрам пластичности и стабильности, изучены закономерности наследования адаптивных реакций. Пластичность признака «число зерен в колосе» наследовалась, как правило, по промежуточному типу, большинство высокопластичных генотипов получены с участием сортов Маргарита и Линия 2, генотипов с низкой пластичностью – с участием сорта Саратовская 29. Распределение по типу реакции признака «масса 1000 зерен» происходило в сторону увеличения его пластичности, признака «урожайность» – соответственно распределению родительских форм. Включение в скрещивания исходной формы Карабалыкская 98 повышало коэффициент регрессии по массе 1000 зерен, сорта Маргарита – по урожайности. Выявлена высокая сходимость среднего уровня признаков, уровня гетерозиса и значений коэффициента пластичности в гибридных популяциях, а также относительная независимость показателя фенотипической стабильности (S , %). Пластичность урожайности в значительной степени зависела от пластичности признака «число зерен в колосе», при этом бóльшее влияние оказывали материнские компоненты. В результате исследований выделены лучшие комбинации, из которых предпочтительнее вести отборы.

Список литературы

1. Tshikunde N. M., Mashilo J., Shimelis H., Odindo A. Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): A review. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1428. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01428>
2. Новохатин В. В., Шеломенцева Т. В., Драгавцев В. А. Новый комплексный подход к изучению динамики повышения адаптивности и гомеостатичности у сортов мягкой яровой пшеницы (на примере длительной истории селекции в Северном Зауралье). *Сельскохозяйственная биология*. 2022;57(1):81–97. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2022.1.81rus> EDN: DAYGED

3. Жученко А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. М.: Изд-во Агрорус, 2008. Т. I. 816 с.
4. Прянишников А. И. Научные основы адаптивной селекции в Поволжье. М.: РАН, 2018. 96 с.
Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=35335295> EDN:UVHAAQ
5. Рыбась И. А. Повышение адаптивности в селекции зерновых культур. Сельскохозяйственная биология. 2016;51(5):617–626. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.617rus> EDN: WZJQEN
6. Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія, 1997. 372 с.
7. Nikotra A. B., Atkin O. K., Bonser S. P., Davidson A. M., Finnegan E. J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M. D., Richards C. L., Valladares F., Van Kleunen M. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. Trends in Plant Science. 2010;15(12):684–692. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
8. Laitinen R. A. E., Nikoloski Z., Genetic basis of plasticity in plants. Journal of Experimental Botany. 2019;70(3):739–745. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery404>
9. Моргунов А. И., Наумов А. А. Селекция зерновых культур на стабилизации урожайности. М.: ВНИИТЭИагропром, 1987. 60 с.
10. Steinger T., Roy B. A., Stanton M. L. Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. Journal of Evolutionary Biology. 2003;16(2):313–323. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00518.x>
11. Andreou G. M., Messer M., Tong H., Nikoloski Z., Laitinen R. A. E. Heritability of temperature-mediated flower size plasticity in *Arabidopsis thaliana*. Quantitative Plant Biology. 2023;4:e4. DOI: <https://dx.doi.org/10.1017/qpb.2023.3>
12. Новохатин В. В. Обоснование генетического потенциала у интенсивных сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Сельскохозяйственная биология. 2016;51(5):627–635. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.627rus> EDN: WZJQEX
13. Kusmec A., Srinivasan S., Nettleton D., Schnable P. S. Distinct genetic architectures for phenotype means and plasticities in *Zea mays*. Nature Plants. 2017;3:715–723. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0007-7>
14. Чернова В. Л., Скрипка О. В., Подгорный С. В., Самофалов А. П., Громова С. Н. Сравнительная оценка урожайности, массы 1000 и натурной массы зерна сортов озимой мягкой пшеницы по параметрам экологической пластичности и стабильности. Аграрная наука. 2022;(6):76–79. DOI: <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2022-360-6-76-79> EDN: SXXERF
15. Тулякова М. В., Баталова Г. А., Салтыков С. С., Пермякова С. В. Урожайность и адаптивная способность образцов овса пленчатого в условиях Кировской области. Таврический вестник аграрной науки. 2023;(1(33)):125–134. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.7898532> EDN: IHSVJI
16. Zhai Yi., Lv Y., Li X., Wu W., Bo W., Shen D., Xu F., Pang X., Zheng B., Wu R. A synthetic framework for modeling the genetic basis of phenotypic plasticity and its costs. New Phytologist. 2014;201(1):357–365. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12458>
17. Bustos-Korts D., Hasan A. K., Reynolds M., Calderini D. Combining high grain number and weight through a DH-population to improve grain yield potential of wheat in high-yielding environments. Field Crops Research. 2013;145:106–115. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.01.015>
18. Негтевич Э. Д., Сергеев А. В., Лызлов Е. В. Селекция яровой пшеницы, ячменя и овса (в Нечерноземной зоне). М.: Россельхозиздат, 1970. 192 с.
19. Хотылева Л. В., Кильчевский А. В., Шапуренко М. Н. Теоретические аспекты гетерозиса. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(4):482–492. DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ16.174> EDN: WMUFWX

References

1. Tshikunde N. M., Mashilo J., Shimelis H., Odindo A. Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): A review. Frontiers in Plant Science. 2019;10:1428. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01428>
2. Novokhatin V. V., Shelomentseva T. V., Dragavtsev V. A. A novel integrative approach to study the dynamics of an increase in common spring wheat adaptivity and homeostaticity (on the example of breeding programs in the Northern Trans-Ural). *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2022;57(1):81–97. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.1.81rus>
3. Zhuchenko A. A. Adaptive crop production (ecological and genetic foundations). Theory and practice. Moscow: *Izd-vo Agrorus*, 2008. Vol. I. 816 p.
4. Pryanishnikov A. I. The scientific foundations of adaptive breeding in the Volga region. Moscow: *RAN*, 2018. 96 p. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=35335295>
5. Rybas' I. A. Breeding grain crops to increase adaptability. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* = Agricultural Biology. 2016;51(5):617–626. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.617rus>
6. Kil'chevskiy A. V., Khotyleva L. V. Ecological plant breeding. Minsk: *Tekhnologiya*, 1997. 372 p.

7. Nikotra A. B., Atkin O. K., Bonser S. P., Davidson A. M., Finnegan E. J., Mathesius U., Poot P., Puruganan M. D., Richards C. L., Valladares F., Van Kleunen M. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*. 2010;15(12):684–692. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
8. Laitinen R. A. E., Nikoloski Z., Genetic basis of plasticity in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2019;70(3):739–745. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery404>
9. Morgunov A. I., Naumov A. A. Breeding of grain crops to stabilize yields. Moscow: *VNIITElagroprom*, 1987. 60 p.
10. Steinger T., Roy B.A., Stanton M. L. Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *Journal of Evolutionary Biology*. 2003;16(2):313–323. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00518.x>
11. Andreou G. M., Messer M., Tong H., Nikoloski Z., Laitinen R. A. E. Heritability of temperature-mediated flower size plasticity in *Arabidopsis thaliana*. *Quantitative Plant Biology*. 2023;4:e4. DOI: <https://dx.doi.org/10.1017/qpb.2023.3>
12. Novokhatin V. V. The theoretical justification of intensive genetic potential of the varieties of soft wheat. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2016;51(5):627–635. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.5.627rus>
13. Kusmec A., Srinivasan S., Nettleton D., Schnable P. S. Distinct genetic architectures for phenotype means and plasticities in *Zea mays*. *Nature Plants*. 2017;3:715–723. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0007-7>
14. Chernova V. L., Skripka O. V., Podgornyy S. V., Samofalov A. P., Gromova S. N. Comparative estimation of productivity, 1000-kernel weight and grain nature weight of the winter common wheat varieties according to the parameters of ecological adaptability and stability. *Agrarnaya nauka = Agrarian science*. 2022;(6):76–79. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2022-360-6-76-79>
15. Tulyakova M. V., Batalova G. A., Saltykov S. S., Permyakova S. V. Productivity and adaptive ability of filmy oat samples under conditions of the Kirov region. *Tavricheskiy vestnik agrarnoy nauki = Taurida herald of the agrarian sciences*. 2023;(1(33)):125–134. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.7898532>
16. Zhai Yi., Lv Y., Li X., Wu W., Bo W., Shen D., Xu F., Pang X., Zheng B., Wu R. A synthetic framework for modeling the genetic basis of phenotypic plasticity and its costs. *New Phytologist*. 2014;201(1):357–365. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12458>
17. Bustos-Korts D., Hasan A. K., Reynolds M., Calderini D. Combining high grain number and weight through a DH-population to improve grain yield potential of wheat in high-yielding environments. *Field Crops Research*. 2013;145:106–115. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.01.015>
18. Nettevich E. D., Sergeev A. V., Lyzlov E. V. Breeding of spring wheat, barley and oats (in the Non-Chernozem zone). Moscow: *Rossel'khozizdat*, 1970. 192 p.
19. Khotyleva L. V., Kilchevskiy A. V., Shapurenko M. N. Theoretical aspects of heterosis. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(4):482–492. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.18699/VJ16.174>

Сведения об авторах

✉ **Волкова Людмила Владиславовна**, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru,
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0837-8425>, e-mail: volkovkirov@mail.ru

Амунова Оксана Сергеевна, кандидат биол. наук, научный сотрудник, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого», ул. Ленина, 166 а, Киров, Российская Федерация, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0001-8560-840X>

Information about the authors

✉ **Lyudmila V. Volkova**, PhD in Biology, senior researcher, Head of the Laboratory, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, 166a, Lenin str., Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru, **ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-0837-8425>, e-mail: volkovkirov@mail.ru

Oksana S. Amunova, PhD in Biology, researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N. V. Rudnitsky, 166a, Lenin str., Kirov, Russian Federation, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru,
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8560-840X>

✉ – Для контактов / Corresponding author