

**Растениеводство**

УДК 633.11.631.527:613.92

DOI: <https://doi.org/10.31857/S2500-2627201943-7>**ПЛОСТРАНСТРЕССИИ ПРИ СЕЛЕКЦИИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ  
НА МОРОЗОСТОЙКОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ****А.И. Грабовец**, член-корреспондент РАН,  
**М.А. Фоменко**, доктор сельскохозяйственных наук*Федеральный Ростовский аграрный научный центр,  
346735, Ростовская область, Аксайский район, ул. Институтская, 1  
E-mail- grabovets\_ai@mail.ru*

*Представлены результаты (1985–2018 гг.) селекции озимой пшеницы на Дону с использованием трансгрессивной изменчивости в условиях черноземной степи с частыми морозами, недостаточным и неустойчивым увлажнением по годам. Технология селекции была общепринятой. Использовали педигри и балк-метод. Новым при закладке селекционного питомника был посев до 45 тыс. необмолоченными колосьями сконструированной сажалкой (чтобы исключить засорение при обмолоте колосьев), определение морозостойкости растений, прошедших закалку в поле в пучках, помещенных в полиэтиленовые пакеты в камеру низких температур, а также их жизнеспособности за трое суток после промораживания донским методом. Проанализирован большой объем исследований (более 11000 популяций): от  $F_1$  до окончания формообразования каждой. Подтверждено, что трансгрессия как итог рекомбинации наблюдается у популяций, родители которых не имеют крайней выраженности признака. Установлено, что популяции должны быть гетерогенными с продолжительным формообразованием. Это происходит в условиях, когда у их родителей очень мало общих генов и нет ограничения на рекомбинацию из-за очень больших различий компонентов. При наличии в  $F_1$  сверхдоминирования признака у многих изучаемых популяций можно прогнозировать появление трансгрессий (в нашем случае — по морозостойкости и продуктивности) с частотой в среднем 0,25–4,36%. При неполном и полном доминировании признака лучшего родителя, превышении его у родителей в  $F_2$  в среднем по популяции, промежуточном наследовании признаков в  $F_2$  они также возможны, но на порядок меньше, чем при сверхдоминировании. Этому должен сопутствовать больший объем проработки селекционного материала на первых этапах и наличие стрессов различного характера. Из 38 сортов, которые в разное время включили в Госреестр России, 29 были трансгрессивными рекомбинантами по зимостойкости и продуктивности. Все они выдерживают  $-18^\circ\text{C}$  на узле кущения.*

**PLYUSTRANSGRESSION IN WINTER WHEAT BREEDING ON FROST  
RESISTANCE AND PRODUCTIVITY****Grabovets A.I., Fomenko M.A.***Federal Rostov Agrarian Scientific Center, 346735,  
Rostovskaya oblast, Aksaiskiy raion, ul. Institutskaya, 1  
E-mail- grabovets\_ai@mail.ru*

*The results of breeding on the Don using transgressive variability during 1985 - 2018 are presented. The location is a chernozem steppe with frequent frosts, insufficient and unstable moistening over the years. The technology of breeding is common. Used pedigree and bulk method. New when laying a breeding nursery was sowing up to 45 thousand untreated ears of a designed planter (to eliminate weeding during threshing ears), determining the frost resistance of plants that have been hardened in the field, in bundles placed in plastic bags, in low temperatures, determining their viability for three days after freezing by the Don method. A large layer of studies ( more than 11,000 populations) was analyzed, starting with  $F_1$  and ending with the completion of formation for each. It is confirmed that transgression, the result of the recombination, is observed in populations whose parents do not have extreme severity of the trait. It is established that populations should be heterogeneous with long-term formation. This happens when parents have very few common genes, when there is no restriction on recombination due to too large differences in components. With the presence of overdominance in  $F_1$  in many studied populations, it is possible to predict the appearance of transgressions (in our case for frost-resistance and productivity) with an average frequency of 0.25-4.36%. With the incomplete and complete dominance of the trait of the best parent, the excess of parents in  $F_2$  on average over the population, intermediate inheritance in  $F_2$  traits are also possible, but an order of magnitude less than when overdominated. This should be accompanied by large volumes of study of the breeding material in the first stages and the pressure of stresses of various kinds. Of the 38 varieties that at various times included in the State Register of Russia, 29 were transgressive recombinants for winter hardiness and productivity. They all withstand minus  $18^\circ\text{C}$  on the tillering knot*

**Ключевые слова:** селекция, трансгрессия, популяция, гетерогенность, сверхдоминирование

**Key words:** breeding, transgression, population, heterogeneity, overdominance

Несмотря на общую тенденцию к потеплению климата, актуальна проблема сохранения морозостойкости у создаваемых новых сортов на уровне существующих коммерческих. Среди селекционеров укоренилось однозначное суждение о выведении таких генотипов только путем привлечения в скрещивания высокоморозостойких родителей [1–4 и др.]. При этом ряд исследователей [5,6 и др.] при изучении реципрокных популяций обнаружил положительное влияние высокозимостойкого компонента комбинации у гибридов

$F_1$ , другие отрицали воздействие материнской цитоплазмы на морозостойкость гибридов [7, 8 и др.]. Не было выделено рекордно зимостойких форм и при использовании обоих родительских генотипов с крайне высокой выраженностью признака [5,7 и др.]. Положительные трансгрессии по зимостойкости и продуктивности наблюдал Nilsson-Ehle H. (1912), при гибридизации эколого-географически отделенных генотипов это отмечали многие другие исследователи [6–9 и др.]. Имеются данные о достаточно редком проявлении

трангрессий при скрещивании родителя с максимальным значением признака с компонентом со средней его выраженностью [10, 11 др.]. В то же время показано, что при использовании обоих среднетемпературных продуктивных сортов у гетерогенных популяций с продолжительным во времени формообразованием при давлении условий среды появляются плюстрангрессии качественного и количественного характера, часто с выраженностью качественных признаков, близких к максимальным [12]. Однако существует мнение о случайности проявления трангрессий и только по ряду признаков [2, 13 и др.], поэтому нельзя прогнозировать их появление по селекционной ценности ранних поколений [14]. В то же время наши многолетние данные (1985-2018) свидетельствуют о такой возможности, что и послужило целью нашей публикации.

**Методика.** Исследования проводили в 1985-2018 гг. в Донском научно-исследовательском институте сельского хозяйства (сейчас Федеральный Ростовский аграрный научный центр) с озимой пшеницей в условиях черноземной степи с недостаточным и неустойчивым по годам увлажнением почвы. Из 10 лет 5-6 были засушливые, 3 – с благоприятным увлажнением, 2 – со средним. Климат региона континентальный с частыми морозами. Селекцию вели общепринятыми методами, используя при отборах способ педигри и балк-метод. Особенности селекции были посев селекционного питомника необмолоченными колосьями (чтобы исключить засорение при обмолоте) и большой объем проработки селекционного материала (до 45 тыс. генотипов). Трангрессию определяли по методике Воскресенской Г.С. и Шпота В.И. [15], морозостойкость – донским методом, изложенным в работе [16], с использованием камеры низких температур с температурой на узле кущения -18-19°C и экспозицией 20 часов. Растения промораживали в пучках, предварительно отобранных в поле после естественной закалки. Размораживание было естественным, стебли и корни отрезали на 3 см в обе стороны от узла кущения, затем переносили в чистый полиэтиленовый пакет и отращивали при 18-20 °С. Жизнеспособность определяли на 4-е сутки. К живым относили номера с нормально отросшим стеблем (до 1-2 см), к погибшим – неотросшие или с ложным отрастанием (стебель отрос, но прозрачный при просмотре на свет; точка роста погибла).

**Результаты и обсуждение.** Заняться этой проблемой нас побудила суровая зима 1972 г., когда температура на глубине узла кущения озимых культур доходила до -20°C. Выжили единичные линии. Вопреки общепринятым суждениям родители у одной из них были среднетемпературными. У линии СД 229/72 сохранилось 73,2% растений, у родителей Мироновской юбилейной – 49,5, у Ростовчанки – 46. Трангрессия одновременно проявилась и по урожайности (за счет большей массы зерна/растение, уборочного индекса и продуктивного кущения). Линия была названа Тарасовская 29 и находилась в производстве 20 лет.

Эта особенность при селекции на морозостойкость способствовала систематическим исследованиям с использованием сотен слабо-, средне- и высокозимостойких родителей. За 1985-2018 гг. были изучены 11550 популяций от F<sub>1</sub> до окончания у них формообразования. Комбинации выполняли по разным, часто реципрокным, схемам: высокозимостойкий (в/з) родитель х в/з, в/з х среднетемпературный (ср/з), в/з х слабозимостойкий (сл/з) и ср/з х ср/з. При использовании в популяциях только высокозимостойких родителей или слабозимостойких х высокозимостойкие (реципрокно)

трангрессий по морозостойкости не было. Комбинации со схемами в/з х ср/з и ср/з х ср/з оказались перспективными. При их изучении выявили определенную закономерность (табл.1).

**Табл. 1. Особенности распределения степени трангрессии по зимостойкости, среднее за 1985-2000 гг.**

Интервал по степени трангрессии, %	Особенности распределения рекомбинантов с трангрессиями по зимостойкости	
	популяции с родителями – высокозимостойкий/среднетемпературный	популяции с обоими среднетемпературными родителями
4-7,0	2	9
7,1-10,0	6	9
10,1-13,0	6	10
13,1-16,0	0	9
16,1- 19,0	0	7
19,1-20,9	0	1

У комбинаций с привлечением высоко- и среднетемпературных генотипов трангрессии были, но их степень в среднем за 15 лет достигала не более 13% усиления зимостойкости, а частота приближалась к единице. При скрещивании среднетемпературных форм степень трангрессии превышала 20% с частотой более 4%. Для таких комбинаций характерен более широкий спектр проявления трангрессий, в том числе и продуктивности. Поэтому из 38 сортов, которые в разное время включили в Госреестр России, 29 были трангрессивными рекомбинантами по зимостойкости. Все они выдерживают -18 °С на узле кущения.

Многолетнее изучение гибридов различных поколений у популяций со среднетемпературными родителями выявило ряд определенных закономерностей. Трангрессии по зимостойкости и продуктивности появлялись у гетерогенных популяций в основном при длительном формообразовательном процессе, наличии стрессовых факторов. У родителей должно быть как можно меньше общих генов и не должно быть ограничений на рекомбинацию из-за сильной удаленности генотипов исходных форм. При сверхдоминировании и неполном доминировании зимостойкости в F<sub>1</sub>, превышении родителей или промежуточном наследовании в F<sub>2</sub> у значительной части таких популяций появлялись плюстрангрессии по морозостойкости (при гетерозисе в F<sub>1</sub> – у 43% популяций, при промежуточном наследовании – у 18, неполном доминировании лучшего родителя – не более чем у 7). Об этом свидетельствуют итоги создания ряда сортов нового поколения в последние годы (2000-2018, табл. 2).

Константные линии этих сортов отобраны в основном в F<sub>5</sub>-F<sub>7</sub> ( хотя в разные годы у многих других популяций это было в F<sub>2</sub>-F<sub>3</sub>, у 5-6% популяций – в F<sub>7</sub>-F<sub>9</sub>). Высокая зимостойкость отмечена у сортов Октава 15, Былина Дона при сверхдоминировании этого признака в F<sub>1</sub>, а также у Донмиры при доминировании лучшего родителя в первом поколении.

За годы исследований максимальная частота проявления трангрессий по зимостойкости и степень ее усиления в среднем приходилась на F<sub>3</sub>-F<sub>5</sub>. Однако каждая популяция имела индивидуальные особенности.

**Табл. 2. Взаимосвязь между характером доминирования зимостойкости в F<sub>1</sub> и проявлением трансгрессий, среднее за 1990-2016 гг.**

Сорт	Степень доминирования зимостойкости в F <sub>1</sub>	Поколение отбора представленных сортов	Изучено семей	Зимостойкость новых сортов и их родителей, %**			Частота трансгрессии в популяции в поколении отбора, %
				сорт	♀	♂	
Вестница	hp=0,8 (НД) *	F6	200	87	70	47	5,0
Донмира	hp=1,0 (ПД Р лучш.)	F7	200	93	72	77	6,0
Октава 15	hp>1 (СД)	F5	120	88	63	56	7,5
Былина Дона	hp>1 (СД)	F5	120	85	76	69	4,2
Акапелла	hp>1 (СД)	F5	200	82	76	73	5,0
Богема	h=0,8 НД	F3	260	88	77	72	6,2

\* hp>1 – сверхдоминирование (СД, гетерозис), hp=0,8 – неполное (НД), hp=1,0 – полное (ПД) доминирование лучшего родителя.  
 \*\* Количество живых растений после промораживания в КНТ при -18°C на узле кущения с экспозицией 20 часов.

**Табл. 3. Наследование гибридами F<sub>1</sub>-F<sub>2</sub> массы зерна/растение, особенности формообразования и выделения трансгрессивных сортов у отдельных популяций, среднее за 1990-2012 гг.**

Популяция	Наследование массы зерна с растения		Частота трансгрессий, %					Поколение отбора сорта, внесенного в Госреестр РФ
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>5</sub>	F <sub>6</sub>	F <sub>7</sub>	
Бельчанка 5/Спартанка	ЧД	ПД	20,5	0,9	0,1	0	0	F <sub>3</sub> , Тарасовская 97
Соратница/Донщина	СД	Прев.	3,3	0,5	0	0	0	F <sub>4</sub> , Росинка тарасовская
1527/88/Альбатрос одесский	НД	Прев.	13,3	27,0	10,6	6,8	7,8	F <sub>3</sub> , Тарасовская остетая, F <sub>7</sub> , Северодонецкая юбилейная
1497/87/1501/88	СД	ЧД	2,5	3,9	5	0,5	1,2	-
1504/91/Альбатрос одесский	СД	НД	2,6	10,2	0,9	0	0	F <sub>3</sub> , Престиж
876/95/900/94	СД	ЧД	9,6	6,0	2,96	0	0	F <sub>3</sub> , Доминанта
Тарасовская 87/568/87	СД	ЧД	2,67	1,56	0	0	0	F <sub>3</sub> , Донэко
1122/93/Украинка одесская	СД	Прев.	20,0	15,6	0	0	0	F <sub>3</sub> , Августа, F <sub>4</sub> , Губернатор Дона

**Примечание:** СД -- сверхдоминирование, ЧД, НД и ПД – частичное, неполное и полное доминирование, Прев. – превышение родителей в среднем по популяции.

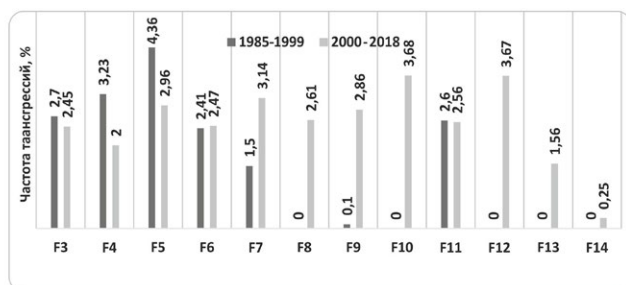
У выраженных гетерогенных популяций при длительном расщеплении морозостойкие трансгрессивные рекомбинанты были выделены в нескольких поколениях (табл.3). Естественно при скрещиваниях использовали и общепринятый метод привлечения высокозимостойкого компонента. Создана целая группа сортов (Боярыня, Пальмира 18, Донэра, Донская лира и другие) с зимостойкостью лучшего родителя, но с трансгрессией по продуктивности.

При селекции на продуктивность в качестве родителей привлекали в основном инорайонные средnezимостойкие высокоурожайные генотипы. Такое сочетание признаков у исходных компонентов оказалось наиболее результативным в нашей работе. По продуктивности они выгодно отличались от ранее используемого высокозимостойкого исходного материала интенсивностью ценоза, плотностью колоса, устойчивостью к фитопатогенам и др. В скрещивания привлекали только сорта, максимально приближенные по комплексу признаков к идиотипу планируемого сорта. Исследования вели од-

новременно по двум направлениям – зимостойкости и продуктивности.

В среднем за 1990-2012 гг. характер наследования массы зерна /растение – наиболее интегрального показателя при селекции к стрессам различного рода, был дифференцирован по степени доминирования; сверхдоминирование (гетерозис) наблюдали у 24% изученных 2105 популяций, частичное и неполное доминирование (промежуточное) – у 30%, полное доминирование лучшего родителя – у 14%, доминирование худшего родителя – у 5%, депрессию – у 27%. Как ни странно, в благоприятные годы число популяций с гетерозисом было меньшим, при засухах – большим. По всем изученным популяциям имеются полные данные также об особенностях наследования массы зерна/растение в F<sub>2</sub> и частоте проявления трансгрессий по этому признаку на протяжении всех поколений формообразования (табл. 3).

Таким образом, и по продуктивности также подтвердилась положительная взаимосвязь между харак-



**Частота (%) выщепления рекомбинантов, трансгрессивных по массе зерна/м<sup>2</sup> по поколениям, среднее по всем изученным популяциям, 1985-1999, 2000-2018 гг.**

тером доминирования признака в F<sub>1</sub>-F<sub>2</sub> и появлением у этих популяций трансгрессий в дальнейшем. Их число было максимальным при сверждоминировании признака в F<sub>1</sub> и превышении признака родителей в среднем по популяции в F<sub>2</sub>. При неполном доминировании количество популяций существенно снижалось (почти в 2,5 раза), при доминировании лучшего родителя их были единицы. При депрессии и наследовании массы зерна/растения по типу худшего родителя трансгрессии были крайне редки.

За 1985-1999 гг. пик по частоте проявления трансгрессий по продуктивности приходился на F<sub>3</sub>-F<sub>5</sub> (рис.). В сравнении с 2000-2018 гг. популяции предыдущего периода оказались менее гетерогенными. Во втором периоде при использовании более отдаленных в эколого-географическом отношении компонентов, в том числе и с генами *RHT(rht)*, рекомбинационный процесс был продолжительнее и смещался на более поздние поколения. Не исключено, что это произошло также за счет участвовавших повторных отборов среди неконстантных линий контрольного и конкурсных испытаний.

Показатель частоты трансгрессии при рекомбинации, зависящий от числа полигенов, контролирующих признак, свидетельствует о степени гетерозиготности популяции и о наличии трансгрессии по признаку. Не выявлена взаимосвязь между значениями частоты и степени трансгрессии (табл.4). Каждый признак продуктивности детерминирован множеством разных локусов в хромосомах, при их неаллельном взаимодействии получается одинаковый фенотипический эффект – полимерия, которая выражается в нашем случае в усилении признака. Высокое превышение значения массы зерна/растение над родителями могло быть как при высокой, так и при низкой частоте в поколении отбора. В зависимости от степени гетерогенности популяции, характера кроссинговера трансгрессивные рекомбинанты по продуктивности могут появляться в любом поколении, начиная с F<sub>2</sub>, а также несколько раз в процессе рекомбинации у одной популяции (табл. 3).

Таким образом, трансгрессии по морозостойкости (качественный признак) реальны при привлечении в скрещивания материала с ее выраженностью, меньшей филогенетического максимума. Последний обусловлен сложившейся ассоциацией генов в процессе филогенеза культуры в данной местности. Для получения трансгрессии нужен исходный материал, максимально приближенный к параметрам модели нового сорта по другим свойствам, у родителей должно быть как можно меньше общих генов, гетерогенная популяция должна характеризоваться длительным формообразованием, необходимы также данные о характере насле-

**Табл. 4. Частота и степень (%) проявления трансгрессий по массе зерна/растение, селекционный питомник, среднее за 2008-2013 гг.**

Сорт	Частота трансгрессии, % поколение						Степень трансгрессии в поколении отбора**, %
	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>5</sub>	F <sub>6</sub>	F <sub>7</sub>	F <sub>8</sub>	
Вестница	1,1	1,3	1,0***				17
Боярыня	1,94	4,0					13
Донмира	3,3	2,50	1,0	ИО*	6		27
Октава 15	2,0						12
Былина Дона	1,29	0,63	11,7				21
Акапелла	5,5	1,8	5,0				18
Богема	1,9						22
Пальмира 18	ИО	4,0	ИО	31,6	15	3,8	27

\*ИО – индивидуальный отбор. \*\*Степень трансгрессии у отобранной в селекционном питомнике линии (будущего сорта). \*\*\*Поколение отбора сорта.

дования признака в F<sub>1</sub>-F<sub>2</sub>, большой объем проработки селекционного материала, наличие стресс-факторов. Качественные признаки дают четкие границы при расщеплении. Таким путем можно прогнозировать появление у популяций трансгрессий по морозостойкости.

Трансгрессии по количественным признакам довольно трудно выявить из-за сложного характера наследования и непрерывной изменчивости. Поэтому изучение их в F<sub>1</sub>-F<sub>2</sub> позволило более целенаправленно управлять селекционным процессом. Трансгрессии обусловлены суммирующим действием полимерных генов.

Успех селекции связан с тщательным подбором среднезимостойких родителей с комплексом других свойств по продуктивности, максимально приближенных к идиотипу планируемого сорта.

**Литература**

1. Лукьяненко П.П. О методах селекции зимостойких сортов озимой пшеницы для степных районов Северного Кавказа // *Агробиология*. – 1962. – N 2. – С.169-176.
2. Saulesku N.N., Braun H.J. Winter wheat breeding// *Research Institute for cereals and industrial crops // Fundulea. – Romania. – 2007. – 228 p.*
3. Грицай Т.И., Беспалова Л.А. Результаты оценки морозостойкости новых сортов озимых зерновых культур // В Сб.: 100 лет на службе АПК: традиции, достижения, инновации. Краснодар, 2014. – С. 128-136.
4. Chipinsky R., Uhr Z. Study of frost resistance of common winter wheat varieties // *Trakia Journal of Sciences*. – 2014. – T.12. – 2. – P. 169-179.
5. Вареница Е.Т., Иванова С.В., Зимина Т.К. Зимостойкость гибридов пшеницы первого поколения в Нечерноземной зоне // *Вестник с.-х.науки*. – 1973. – N4. – С.27-33.
6. Кириченко Ф.Г., Нефедов А.В., Литвиненко Н.А. Создание интенсивных сортов озимой мягкой пшеницы степного экологического типа.// *Селекция озимой пшеницы на Юге Украины. Сб. научн. трудов ВСГИ*. – Одесса, 1980. – С.33-39.
7. Торбина И.В., Хакимова А.Г. Исходный материал

- для селекции озимой пшеницы // *Вестник российской сельскохозяйственной науки*. – 2018. – N 6. – С.34-38.
8. Ельніков М.І., Грідін М.М., Звягін Ф.Ф. Теоретичне обґрунтування, удосконалення та результати практичного використання методів селекції озимої пшениці на адаптивність // В сб. *Селекція польових культур*. – Харків, 2008. – С. 5-41.
9. Горлач А.А. Генетические аспекты селекции пшеницы на зимостойкость // Докл. Всесоюзного методического совещания. – Харьков^УНИИРСиГ, 1970. – С.27-28.
10. Абакуменко А.В. Пути и методы селекции озимой пшеницы // Сб. научн. трудов ВСГИ “Селекция озимой пшеницы на Юге Украины”, 1980. – С.68-74.
11. Федин М.А., Силис Д.Я. Генетические аспекты морозостойкости озимой мягкой пшеницы // *Вестник с.-х. науки*. – 1975. – N10. – С.61-67.
12. Grabovets A.I., Fomenko M. A. Some aspects of the winter wheat breeding for winter hardiness in the conditions of changing climate // *Russian Agricultural sciences*. – 2015. – V.41. – 1. – P.1-4.
13. Rugsley A.T. Control of development patterns in wheat through breeding // *Fourth Int. wheat Symp. (Missouri)*, 1973. – P.857-859.
14. Коновалов Ю. Б., Колесников И.М., Лошакова В.А. Прогнозирование селекционной ценности гибридных популяций яровой пшеницы в ранних поколениях // *Разработка селекционных и семеноводческих технологий*. – М., 1987. – С.19-25.
15. Воскресенская Г.С., Шнота В.И. Трансгрессия признаков у гибридов Brassica и методика количественного учёта этого явления // *ДАН СССР*. – 1967. – N7. – С.18-20.
16. Грабовец А.И. Усовершенствованные методы оценки морозо- и зимостойкости растений // *Селекция и семеноводство*. – 1983. – N2. – С.10-13.

**Поступила в редакцию 14.03.19**  
**После доработки 28.03.19**  
**Принята к публикации 05.04.19**