

УДК 633.12:631.524

Т. А. АНОХИНА¹, Е. И. ДУБОВИК¹, Р. М. КАДЫРОВ¹, Е. М. ЧИРКО²

ХАРАКТЕРИСТИКА АДАПТИВНОСТИ И ЗЕРНОВОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ТЕТРАПЛОИДНЫХ СОРТОВ И ОБРАЗЦОВ ГРЕЧИХИ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО МОРФОТИПУ РАСТЕНИЯ

¹Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию

²Брестская областная сельскохозяйственная опытная станция НАН Беларуси

(Поступила в редакцию 27.10.2010)

Известно [1], что в сем. *Poligonaceae* ряд видов имеют как диплоидные, так и тетраплоидные формы (например *F. cymosum*). Это характерно и для гречихи посевной (*Fagopyrum esculentum Moench*), вовлечение полиплоидных форм которой позволяет решать вопросы продуктивности этой культуры иначе, чем на диплоидном уровне. Это обусловлено тем, что искусственная полиплоидизация у гречихи является достаточно эффективным приемом получения селекционно значимых форм. Почти полувековой опыт белорусской селекции гречихи позволяет заключить, что селекцию автополиплоидов можно рассматривать как этап в логической схеме селекционных методов проработки исходного материала: формирование морфологических особенностей сорта фенотипическим отбором; улучшение урожайных свойств сортовой популяции или гибрида; полиплоидизация.

Применение данной схемы и ее модификаций позволило белорусским ученым создать около десятка автотетраплоидных сортов гречихи, которые достаточно успешно возделываются в Беларуси благодаря своей крупнозерности, меньшей по сравнению с диплоидными сортами осыпавости, высоким технологическим качествам зерна. Кроме того, обсуждаемые нами сорта являются отличными медоносами, обеспечивающими высокий выход качественного товарного меда. Однако использование полиплоидов в селекции показало, что их потенциальные возможности в наибольшей степени реализуются при достаточном увлажнении и высокой культуре земледелия как в Беларуси [2], так и за ее пределами [3].

Несмотря на достигнутые успехи селекции по созданию высокоурожайных сортов тетраплоидной гречихи, гомеостаз плодообразования у них сохраняется на уровне диплоидных сортов. Влияние погодных условий на формирование урожайности зерна даже у современных диплоидных сортов очень высок и зависит от зоны возделывания и условий вегетационного периода [4].

В настоящее время селекция сортов гречихи направлена на создание высокопродуктивных форм различного морфотипа растения, при этом изучение механизмов адаптивного комплекса тетраплоидных сортов в конечном итоге является исходной предпосылкой для научного обоснования методов их селекции.

Цель исследований – изучение стабильности и гомеостатичности тетраплоидных сортов, различающихся по габитусу растения.

Материалы и методы исследования. Конкурсное сортоиспытание проводили в 2006–2009 гг. в селекционном севообороте экспериментальной базы «Зазерье», которая располагается в центральной части Республики Беларусь. Почва участка дерново-подзолистая легкосуглинистая. Предшественник – озимая рожь на зерно. Внесение удобрений из расчета $N_{45}P_{60}K_{90}$. Калийные удобрения вносили осенью. Зяблевую вспашку проводили в первой половине сентября, другие технологические приемы возделывания – согласно отраслевому регламенту [5].

Конкурсное сортоиспытание закладывали в четырехкратной повторности, размещение делянок рендомизированное. Учетная площадь делянки 20 м². Учитываемый признак – урожайность зерна в фазу побурения 85–90% зерен (плодов).

Статистическую обработку проводили методом дисперсионного анализа [6]. Индекс стабильности (ИС), показатель уровня стабильности сорта (ПУСС), показатель потенциала урожайности оценивали по Э. Д. Неттевичу [7, 8], размах урожайности – по В. А. Зыкину [9], среднее квадратичное отклонение (σ) и коэффициент вариации (V) рассчитывали по Б. А. Доспехову [6], гомеостатичность (Ном) и селекционную ценность (Sc) – по В. В. Хангильдину [10]. Год с максимальным проявлением признака и с самым высоким уровнем индекса среды (I) принят за оптимальный (opt), в нашем отрезке времени это 2009 г., с минимальным проявлением и с наименьшим значением индекса среды – лимитированный (lim), т. е. 2006 г. При расчете показателей ИС и ПУСС в качестве стандарта взят сорт Илия, который возделывается в Беларуси с 1998 г. и является стандартом в группе тетраплоидных сортов гречихи в Государственном сортоиспытании Республики Беларусь.

Наряду с оценкой урожайности оценивали признаки ее составляющих, такие как высота растений перед уборкой, масса плодов с растения и масса 1000 плодов, а также выполненность плодов [этот показатель определяется как отношение количества выполненных плодов к общему количеству завязавшихся].

Метеорологические условия в годы исследований носили разнообразный характер: от близких к средним многолетним до чрезмерно увлажненных, что позволило дать относительно объективную оценку изученным сортам, исходя из сложившихся внешних условий среды, обусловленных, прежде всего, гидротермическим режимом. Индекс условий среды (I) по годам изменялся от –10,2 до +10,8. Положительное значение индекса условий формирует благодаря полной реализации потенциальных возможностей генотипов в данных условиях, и наоборот, очень высокие отрицательные индексы являются следствием низкого адаптивного потенциала изучаемых сортов и образцов.

Наиболее благоприятным для гречихи был 2009 г. На протяжении практически всего периода вегетации температура мало отличалась от средней многолетней и практически не выходила за уровень 25–26 °С. Это способствовало тому, что пыльца не перегревалась и не становилась стерильной, как часто происходит в годы с высоким температурным режимом. Кроме того, во время вегетационного периода количество осадков либо находилось на уровне средней многолетней, либо превышало ее, что крайне важно для растений гречихи, особенно полиплоидных сортов. Конец августа и сентябрь были достаточно теплыми (температура на 2,0–2,5 °С превышала среднюю многолетнюю) и не слишком влажными (количество осадков составило 38–67% от нормы). Все это позволило завязаться и налиться достаточно большому количеству плодов у сортов гречихи, а также дало возможность убрать сформированный урожай без существенных потерь.

Результаты и их обсуждение. Эволюция гречихи посевной происходила прежде всего на диплоидном уровне, поэтому несомненный интерес представляет выяснение вопроса: насколько полиплоидизация повышает ее адаптивность и агрономическую ценность. Однако в своих исследованиях мы ограничились лишь сравнительной характеристикой двух сортов гречихи: диплоидного Анита Белорусская и тетраплоидного Илия, общим для которых является то, что оба сорта давно возделываются в производственных посевах, имеют индетерминантный морфотип и одновременно являются стандартами в своей группе пloidности в Государственном сортоиспытании Республики Беларусь. Анализ показателей, характеризующих гомеостатичность сорта и стабильность урожайности зерна, показал, что по данным показателям тетраплоидный сорт Илия несколько уступает диплоидному сорту, но существенно превосходит последний по потенциальной урожайности. Средняя за последние четыре года урожайность тетраплоидного сорта была выше по сравнению с диплоидным на 2,4 ц/га, или на 9,2%, что является статистически значимой величиной. Принимая во внимание увеличение реализации потенциальной урожайности, а также другие достоинства тетраплоидных сортов, мы полагаем, что селекция полиплоидов

у гречихи имеет несомненный интерес как в целях создания системы сортов гречихи разнопланового использования, так и для увеличения валовых сборов зерна гречихи в республике.

Использование двухфакторного дисперсионного анализа в целях определения существенности вкладов генотипа (сорта и селекционные образцы), а также влияния внешних условий и взаимодействия между ними на фенотипическую изменчивость тетраплоидных популяций гречихи выявило существенность влияния фактора А – «год», доля его влияния составила 94,6%. Как видно из данных, приведенных в табл. 1, средние квадраты фактора А значительно превосходят средние квадраты фактора В – «генотип». Это свидетельствует о преобладающей доле средовых эффектов по годам испытания и о значимости их влияния на фенотипическую изменчивость урожая. Значение сорта (образца) в изученном наборе как отдельного фактора в формировании урожайности культуры невелика и составляет всего 1,3%. Невысоко и взаимодействие факторов А и В, оно находится на уровне 2,4%. Это свидетельствует о недостаточности резерва дальнейшего повышения урожайности и возможностей ее стабилизации при неблагоприятных погодных факторах за счет использования только имеющегося набора сортов и селекционных образцов. Таким образом, становится очевидным, что изучаемый набор сортов и образцов тетраплоидной гречихи практически одинаково реагирует на меняющиеся условия внешней среды, что обуславливает необходимость создания образцов, принципиально различающихся по реакциям на внешние условия. Это жизненно важно для селекции гречихи в Беларуси и особенно актуально в связи с тем, что в последние годы стало почти нормой наличие резких колебаний погоды в течение одного сезона возделывания.

Т а б л и ц а 1. Значимость и вклад факторов в формирование урожайности зерна гречихи по данным двухфакторного дисперсионного анализа, 2006–2009 гг.

Источники варьирования	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F _ф	F ₀₅	Вклад фактора, %
Общее	21355,8	271	–			
Повторения	30,6	3	–			
Год (А)	20205,4	3	6735,1	4081,9	2,70	94,6
Генотип (В)	281,1	16	17,6	10,6	1,85	1,3
Взаимодействие (АВ)	506,4	48	10,5	6,4	1,49	2,4
Остаток	322,3	201	1,7			1,7

Одной из причин низкой стабильности урожайности тетраплоидных сортов, отличающихся длительным цветением и периодом плодообразования, по сравнению с более скороспелыми диплоидными сортами, является слабо выраженная способность к повторному использованию питательных веществ, депонированных в тканях вегетативных органов для налива семян. Эти вещества растения гречихи могут использовать в продукционном процессе для обеспечения ростовой функции отдельных органов, что служит физиологической основой пластичности. А. П. Лаханов с соавт. [4] считают, что относительно высокий уровень реутилизации веществ вегетативных органов и использование их в процессе налива семян наблюдается у дружно созревающих генотипов. Детерминация ростовых процессов рассматривается как одна из составляющих повышения стабильности в качестве дополнительного источника и биологического буфера формирования урожайности зерна. Последнее в некоторой степени имеет место и в селекции тетраплоидных сортов.

Анализ двух равновеликих групп тетраплоидных образцов гречихи, сформированных по типу габитуса растения, показал, что детерминация ростовых процессов в апикальных меристемах у автотетраплоидных популяций повышает их гомеостатичность, селекционную ценность и некоторые другие показатели по сравнению с образцами индетерминантной группы (табл. 2). Лишь три индетерминантные популяции превысили стандарт Илия по показателю селекционной ценности, в то время как в группе детерминантных образцов таких популяций было 6, или в 2 раза больше. Следовательно, селекция с применением модификаций метода отбора является перспективной именно в изученной группе детерминантных образцов, принимая во внимание и значение ПУСС.

Т а б л и ц а 2. Адаптивные свойства сортов и образцов тетраплоидной гречихи, среднее 2006–2009 гг.

Сорт, образец	Средняя урожайность, ц/га	Размах урожайности (lim-opt), ц/га	Размах урожайности (d), %	Реализация потенциальной урожайности, %	Дисперсия (σ)	Коэффициент варьирования (V), %	Индекс стабильности (ИС)	Гомеостатичность (Hom)	Селекционная ценность (Sc)	ПУСС
<i>Индетерминантный морфотип</i>										
Александрина	25,4	14,8–33,9	56,3	74,9	84,9	36,3	0,70	3,66	11,09	62,4
Марта	28,3	15,7–37,5	58,1	75,5	109,6	37,0	0,76	3,50	11,88	70,1
Танюша	28,0	15,2–38,3	60,3	73,1	129,3	40,6	0,69	2,98	11,11	67,8
Анастасия	27,6	17,4–36,7	52,3	75,2	101,5	36,5	0,78	3,91	13,09	66,8
К–630	27,4	17,4–36,2	51,9	75,7	87,9	34,2	0,80	4,26	13,17	77,1
К–632	28,2	18,4–37,1	50,4	76,0	101,3	35,8	0,79	4,21	13,99	79,3
К–633	27,9	15,4–36,9	58,3	75,6	115,0	38,4	0,73	3,38	11,64	71,5
Илия, стандарт	28,5	16,4–38,9	57,8	73,3	120,3	38,6	0,74	3,28	12,02	100
<i>Детерминантный морфотип</i>										
Лена	28,1	17,6–38,6	54,4	72,8	92,9	34,3	0,82	3,92	12,81	80,9
Алина	28,8	17,8–36,7	51,5	78,5	87,9	32,6	0,88	4,67	13,97	89,0
К–639	26,8	14,1–35,9	60,7	74,7	116,5	40,3	0,67	3,05	10,53	63,0
К–641	29,5	19,1–40,2	52,3	73,4	121,8	37,4	0,79	3,75	14,02	81,8
К–643	28,5	17,7–36,6	51,6	77,9	90,2	33,3	0,86	4,52	13,78	86,0
К–649	28,2	16,4–37,8	56,6	74,6	104,3	36,2	0,78	3,64	12,23	77,1
К–642	28,8	17,2–37,0	53,5	77,8	87,7	32,5	0,89	4,46	13,39	90,0

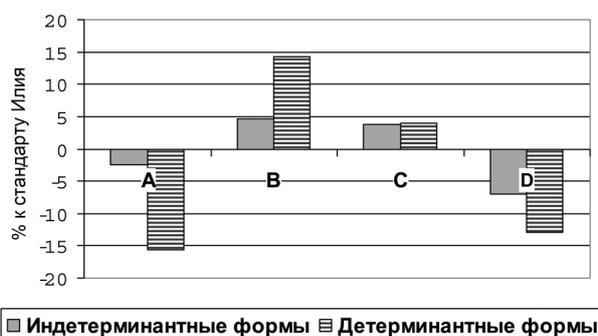
На автополиплоидном уровне сохраняются как положительные, так и отрицательные особенности детерминантного морфотипа, одной из которых является зависимость плодообразования от температурного режима. При оптимальных температурах плодообразование протекает интенсивно, а в условиях недостатка тепла, особенно при дефиците влаги, его темп снижается. Тем не менее в среднем за четыре года минимальная урожайность по группе детерминантных сортов составила 17,2 ц/га, или на 0,8 ц/га (4,9%) выше, чем у группы индетерминантных сортов, т. е. имеется тенденция к повышению не только верхнего, но и нижнего порога урожайности, последнее очень важно для стабилизации урожайности зерна гречихи.

Вне всякого сомнения, оценка каждого из изучаемых сортов и образцов в условиях полевого опыта объективна для конкретных условий возделывания. Изменение уровней отдельных факторов либо в лимитирующую, либо в оптимальную сторону неизбежно приведет к смене рангов сортов. Это является следствием различной потенциальной продуктивности и нормы реакции генотипа на условия внешней среды. Как считает В. В. Хангильдин с соавт. [10], оценка сортов с помощью регрессионной модели Эберхарта и Рассела не дает полной и объективной характеристики сравниваемым генотипам, поскольку в оценке участвуют три параметра: коэффициент регрессии, среднее квадратичное отклонение и средняя урожайность сорта. Использование же для показателя общей гомеостатичности сорта (Hom) позволяет оценивать генотипы сортов и образцов по одному параметру. Мы разделяем это мнение и считаем, что в селекции гречихи основным фактором увеличения урожайности является именно повышение устойчивости к неблагоприятным условиям внешней среды, т. е. гомеостатичности.

В случае, если пластичность сорта отражает изменчивость признака и свойств (в нашем случае это урожайность зерна) в соответствии с изменением внешних условий произрастания, гомеостаз ограничивает эту изменчивость в той мере, в какой это необходимо для постоянства функций организма.

В наших исследованиях максимальную гомеостатичность показал детерминантный тетраплоидный сорт Алина, другие детерминантные образцы имели средний уровень показателя (Hom), который тем не менее был в целом выше, чем у стандарта.

В группе индетерминантных сортов и образцов лишь две гибридные популяции – К–632 и К–630, а также сорт Анастасия имели показатель гомеостатичности выше индетерминантного стандарта Илия, что существенно сужает возможность выбора родоначальной популяции



Элементы продуктивности у растений различных морфотипов по отношению к стандарту Илия, среднее по группам за 2006–2009 гг.: А – высота растений, В – масса 1000 плодов, С – масса плодов с растения, D – выполненность плодов на растении

мorfотипов показал, что они имеют сходную тенденцию отличий от стандарта Илия, но у группы детерминантных популяций отличия более существенны по сравнению с группой индетерминантных форм.

Комплекс упомянутых выше признаков оказывает несомненное влияние на значимость селекционной ценности того или иного образца. Например, высота стеблей у детерминантных популяций существенно ниже как по отношению к стандарту, так и к группе индетерминантных образцов (рисунок), что оказывает положительное влияние на снижение полеглости посевов гречихи, которое приводит к существенным потерям зерна, особенно при уборке. В прижатом к земле стеблестое нарушается обмен воздуха, ухудшается равномерность распределения солнечной радиации, из-за чего уменьшается продуктивность фотосинтеза и, как следствие, снижается озерненность растений и качество плодов. Поэтому снижение высоты у детерминантных форм гречихи – это в целом положительное явление при возделывании культуры.

Обращает на себя внимание и существенное увеличение массы 1000 плодов детерминантных образцов, которое возросло по сравнению с индетерминантными более чем в 2 раза (по отношению к стандарту) и достигает у отдельных форм 46,9 г. Однако увеличение их крупности несущественно повлияло на озерненность отдельного растения. В среднем за четыре года отмечена лишь тенденция к увеличению показателя массы зерна с растения вне зависимости от морфотипа последнего.

По нашему мнению, основной причиной неустойчивой селекционной ценности образцов, находившихся в исследовании, является пониженный гомеостаз плодообразования в популяциях, поименованных в табл. 2, по сравнению со стандартом Илия. В целом соотношение выполненных плодов по отношению к завязавшимся (выполненность) у детерминантных форм ниже по сравнению с индетерминантными. Поэтому повышение таких показателей, как индекс стабильности и N_{om} , в дальнейшем будет во многом зависеть от целенаправленной селекции на увеличение показателя выполненности плодов у образцов тетраплоидной гречихи.

Нами также было установлено, что селективировать индетерминантные формы, имеющие рецессивный ген d в своей популяции, в качестве сортов традиционного морфотипа совершенно не целесообразно. Так, из гибридной популяции Дождик \times (Дюймовочка \times Белорусский детерминант) были выделены как детерминантные, так и индетерминантные растения. Из первых была сформирована популяция К–642, из вторых – К–650. Сравнение показателей последнего образца с детерминантным, которые в данном сравнении рассматриваются в качестве стандартного варианта, в силу чего ПУСС, учитывающий не только свойство стабильности, но и урожайности, взят за 100, показало, что индетерминантная популяция существенно уступила по показателям адаптивности образцу К–642 (табл. 3).

для последующей селекции. Названные образцы имели в своей группе и самые высокие показатели селекционной ценности и ПУСС.

Поскольку проанализированные сорта и образцы формируют урожайность на уровне стандарта Илия, то возникает вопрос о путях их дальнейшей селекционной проработки с целью повышения семенной продуктивности как индетерминантных, так и детерминантных популяций.

Анализ элементов продуктивности растения, в той или иной степени определяющих урожайность ценоза, в нашем случае таких количественных признаков, как масса плодов с растения, их выполненность, а также высота стебля, у образцов детерминантного и индетер-

Т а б л и ц а 3. Сравнительная адаптивность родственных популяций, различающихся по морфотипу растений, 2006–2009 гг.

Признак	Образец	
	детерминантный, К-642	индетерминантный, К-650
Средняя урожайность (X), ц/га	28,8	26,4
Пределы урожайности (lim-opt), ц/га	17,2–37,0	14,4–35,2
Размах урожайности, %	53,5	59,1
Реализация потенциальной урожайности, %	77,8	75,0
Дисперсия (σ)	87,7	101,7
Коэффициент вариации (V), %	32,5	38,3
Индекс стабильности (ИС)	0,89	0,69
Гомеостатичность (Ном)	4,46	2,61
Селекционная ценность (Sc)	13,39	10,80
ПУСС	100	63,3

При выделении индетерминантных форм сформировать в процессе селекционной проработки конкурентоспособный сортообразец оказалось достаточно проблематичным, так как у популяции К-650 наблюдается увеличение размаха урожайности на фоне снижения как нижнего, так и верхнего ее предела. Кроме того, для такой популяции характерно существенное снижение показателя Ном, который в 1,7 раза ниже, чем у родительской популяции. Полученный результат ставит под сомнение использование индетерминантных растений, выделенных из гибридных детерминантных автотетраплоидных образцов для последующего селектирования из их потомств индетерминантных автотетраплоидных сортов.

Выводы

1. Тетраплоидные сорта и образцы гречихи в целом отличаются от диплоидных, в частности от сорта Анита Белорусская, потенциально более высокой урожайностью, однако у них необходимо существенно повысить нижний порог этого показателя. Последнее снизит как размах варьирования урожайности, так и коэффициент вариации. Это позволит усилить гомеостатичность тетраплоидных сортов и образцов, повысить показатель ПУСС и тем самым улучшить их адаптивность.

2. Отличие таких показателей, как высота, масса 1000 плодов, их масса с растения, а также выполненность плодов на растении, выражено у детерминантных форм по отношению к стандарту более существенно, что позволяет селектировать в дальнейшем сорта с ограниченным ростом с положительным комплексом хозяйственно полезных признаков.

3. В селекции тетраплоидных сортов необходимо сосредоточить усилия не только на получении высокопродуктивных форм, но и на создании форм, минимально различающихся по реакции на изменяющиеся условия среды, что позволит формировать более адаптивные популяции.

4. Использовать в селекционном процессе индетерминантные морфотипы, выделяющиеся в автотетраплоидных детерминантных популяциях гибридного происхождения, нецелесообразно в силу их низкой гомеостатичности.

Литература

1. Гречиха. Генофонд и селекция крупяных культур / Н. В. Фесенко [и др.]; под ред. В. А. Драгавцева – СПб.; ГНЦ РФ ВИР, 2006. – Т. 5: Теоретические основы селекции растений. – 196 с.
2. Д у б о в и к, Е. И. Новые сорта гречихи и технологии их возделывания / Е. И. Дубовик, Т. А. Анохина // Белорус. сел. хоз-во. – 2009. – № 4. – С. 30–31.
3. Characteristics of tetraploid summer buckwheat line Hokkai № 3 developed in Hokkaido / Н. Funatsuki [et al.] // Proc. 6th Int. Symp. on Buckwheat Japan. – 1995. – Vol. 1. – P. 305–309.
4. Оценка экологической пластичности и адаптивности формирования урожайности зерна у сортов гречихи / А. П. Лаханов [и др.] // Докл. РАСХН. – 2001. – № 1. – С. 6–9.
5. Организационно-технические нормативы возделывания сельскохозяйственных культур: сб. отраслевых регламентов / под. ред. В. Г. Гусакова. – Минск, 2005. – С. 99–107.

6. Д о с п е х о в, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
7. Н е т т е в и ч, Э. Д. Повышение эффективности отбора яровой пшеницы на стабильность урожайности и качество зерна / Э. Д. Неттевич, А. И. Моргунов, М. И. Максименко // Вестн. РАСХН. – 1985. – № 1. – С. 66–73
8. Н е т т е в и ч, Э. Д. Влияние условий возделывания и продолжительности изучения на результаты оценки сорта на урожайность / Э. Д. Неттевич // Вестн. РАСХН. – 2001. – № 3. – С. 34–38.
9. Селекция яровой пшеницы на адаптивность: результаты и перспективы / В. А. Зыкин [и др.] // Докл. РАСХН. – 2000. – № 2. – С. 5–7.
10. Х а н г и л ь д и н, В. В. Гомеостаз компонентов урожая зерна и предпосылки к созданию модели сорта яровой пшеницы / В. В. Хангильдин, И. Ф. Шаяхметов, А. Г. Мардамшин // Генетический анализ количественных и качественных признаков растений. – Уфа, 1979. – С. 5–39.

T. A. ANOKHINA, E. I. DUBOVIK, R. M. KADYROV, E. M. CHIRKO

**CHARACTERISTICS OF ADAPTABILITY AND GRAIN PRODUCTIVITY
OF TETRAPLOID VARIETIES AND SAMPLES OF BUCKWHEAT
DIFFERED BY PLANT MORPHOTYPE**

Summary

The analysis of fifteen varieties and breeding samples of buckwheat has shown that most of tetraploid populations have a high potential of grain yield, however, not all of them ensure sufficiently high stability of the given characteristic in changeable environment, what is reflected in a sharp reduction of the yield level in less favourable years. It is necessary to select not only high-productive varieties, but also to develop populations with high homeostasis of fruit formation, especially it is required for forms with determinate type of plant.