Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
ФГАОУ ВО

РОССИЙСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ДРУЖБЫ НАРОДОВ

УДК - 633.11:631.524.7(567)

На правах рукописи

Аль-Азауи Нагам Маджид Хамид

ИРАКСКИЕ СОРТА КАК КОМПОНЕНТЫ ГИБРИДОВ С ГЕНОТИПАМИ АЛЛОЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В СЕЛЕКЦИИ НА КАЧЕСТВО

Специальность: 06.01.05 – селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

Диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук,
доцент О.Г. Семенов

Москва - 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ		7
1	**ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**	14
1.1	Современное состояние производства зерна пшеницы в Республике Ирак	14
1.1.1	Особенности производства зерна пшеницы в зависимости от климатических регионов страны	15
1.2	Методы и результаты, используемые иракскими генетиками в селекции пшеницы	16
1.3	Проблема вариабельности количественных и качественных характеристик урожая зерна пшеницы в связи с селекцией на продуктивность и качество	19
1.3.1.	Изменчивость хозяйственно-ценных количественных признаков	19
1.3.2	Методические подходы к решению проблемы качества зерна пшеницы	22
1.4	Генотипы аллоцитоплазматической пшеницы как доноры чужеродной цитоплазмы	25
1.4.1.	Аллоцитоплазматические гибриды (АЦПГ) как пример цитоплазматической наследственности и изменчивости	25
1.4.2	Цитоплазматическая наследственность	27
1.4.3	Хлоропластный геном и митохондриальный геном	30
1.5	Физиолого-генетические основы продуктивности	34

растений в связи с гетерозисным эффектом

1.5.1 Примеры различных объяснений генетической природы гетерозисного эффекта в современных научных источниках 34

1.5.2. Гипотезы гетерозиса 36

2 **ОБЪЕКТ, МЕТОДЫ И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ** 45

2.1 Объекты исследований 45

2.2. Методы исследований 46

2.2.1 Методы полевых исследовании 46

2.2.2 Программа гибридизации 2016 года 47

2.2.3 Лабораторный анализ структуры урожая растений 48

2.2.4 Морфобиологическая идентификация генотипов растений 48

2.2.5 Методика проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) 49

2.2.6 Проведение полимеразной цепной реакции (ПЦР) 50

2.2.7 Основные критерии количества и качества клейковины 51

2.3 Агроклиматические условия проведения исследований 52

3 **РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ** 65

3.1 Фенотипический характер проявления количественных и качественных характеристик современных иракских сортов, используемых в качестве отцовских форм – опылителей в зависимости от специфики внутренней 65

(генотипической) и внешней среды

3.1.1 Особенности аллельного состава генов, связанных с хлебопекарными качествами клейковины современных сортообразцов пшеницы из Ирака 65

3.1.2 Специфика сочетания генов, связанных с качеством клейковины, с генами признака мягкозерность / твердозерность (Pina D1) у иракских сортов, различающихся количеством и качеством клейковины 72

3.1.3 Уровень вариабельности элементов продуктивности иракских сортов в зависимости от условий вегетации (2015-2017 годы) 80

3.1.4 Содержание и качество клейковины в зерне пшеницы иракских сортов, интродуцированных в условиях Московского региона РФ 88

3.2 Характеристика генетического разнообразия генотипов АЦПГ, используемых в гибридизации с иракскими сортами в качестве материнских форм (доноров чужеродной цитоплазмы) 90

3.2.1 Генетические особенности форм АЦПГ как компонентов гибридизации 90

3.2.2 Уровень вариабельности элементов продуктивности у форм АЦПГ в зависимости от условий вегетации (2015-2017 годы) 94

3.3 Специфика сочетаний количественных и качественных характеристик гибридов (F_1 и F_2) и их родительских компонентов в связи с особенностями аллельного состава 99

генов, связанных с качеством клейковины

3.3.1 Гетерозисные эффекты у гибридов первого поколения, полученных в результате гибридизации иракских сортов с яровыми формами АЦПГ 99

3.3.2 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридов пшеницы второго поколения (F_2) как отражение комбинационной способности иракских сортов и форм АЦПГ в связи с характером аллельного состава генов иракских сортов 106

3.3.2.1 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридных растений второго поколения (F_2) первой группы 107

3.3.2.2 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридных растений второго поколения (F_2). Вторая группа гибридов (аллельный состав иракских сортов (5+10) 109

3.3.2.3 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридных растений второго поколения (F_2). Вторая группа гибридов (аллельный состав иракских сортов (5+10) 110

3.3.3 Особенности формирования качественных и количественных характеристик клейковины у гибридных растений (F_2) и их родительских форм в зависимости от состава генов, связанных с качеством клейковины 112

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 117

ВЫВОДЫ 118

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ 120

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 121

ПРИЛОЖЕНИЕ 136

ВВЕДЕНИЕ

Ирак является одной из наименее населенных стран на Среднем Востоке, но имеет наибольший сельскохозяйственный потенциал развития пшеницы. В течение последних 40 лет в аграрном секторе Ирака произошли кардинальные изменения. К ним относятся: земельная реформа, кооперативное и коллективное государственное сельское хозяйство, централизованное планирование и, наконец, частное владение. Ирак имеет около 11,0 млн. га пахотных земель, из которых используются 3,5 млн. га. 47% орошаемых земель и 53% засушливых земель Опасность сокращения водных ресурсов может привести к структурной перестройке сельскохозяйственного сектора **[**119**] .**

Междуречье (земли Ирака), древняя земля «близнецов» (Тигр и Евфрат), с его обильной землей, пресноводными ресурсами и разнообразным климатом во многом способствовало развитию человеческой цивилизации.
Сельское хозяйство всегда было основной экономической деятельности людей старого Междуречья и современного Ирака. Сельское хозяйство оставалось основой экономической деятельности страны в 1920-х -1930-х годах; однако его вклад в брутто внутреннего ВВП снизился до 42% в 1981 году и до 18% в 1990 году. Несмотря на это снижение 13% от общего количества рабочей силы продолжает заниматься сельским хозяйством, это больше, чем в любом другом секторе, за исключением сферы услуг.

Площадь земельных участков Ирака составляет 438 317 км^2, население - 22,8 млн. с плотностью 52 чел. на км^2. Доля пахотной земли составляет 12%, а сельское хозяйство в 2001 году обеспечило 6,1% ВВП. Более половины (53%) пахотных земель плодородны, почти все они расположены на северных возвышенностях; однако большая часть сельскохозяйственного производства приходится районы орошаемых равнин [77].

В течение десятилетия с 1977 года Ирак был самодостаточным государством в производстве зерновых, а импорт сельскохозяйственной продукции составлял 22% от общего объема импорта. Однако в последние

десятилетия Ирак превратился из преимущественного экспортера в импортера продовольствия. Этот сдвиг был вызван несколькими факторами: рост населения, повышение спроса в связи с улучшением уровня жизни, усиление индустриализации, миграция сельскохозяйственных рабочих в городские центры, а также в результате снижения продуктивности почв в связи со снижением качества мелиоративных работ по осушению земель в орошаемых районах юга [56].

Развитие сельского хозяйства в Ираке представляет собой сложную задачу в последние десятилетия. Потребности в продовольствии удваиваются по мере роста населения на уровне 3,0 % в год. По оценкам экспертов из 8 млн. га пахотных земель качественно обрабатываются в настоящее время только 4-5 млн. га. Увеличение финансирования исследований в области сельского хозяйства особенно важно в Ираке. Несмотря на большую зависимость иракского населения от уровня развития сельского хозяйства, государственные расходы на исследования, как правило, составляют менее 0,5 процента от валового внутреннего продукта в сельском хозяйстве, тогда как в промышленно-развитых странах - от 2 до 5 процентов.

Фермеры в Ираке вынуждены выращивать продукцию в неблагоприятных климатических условиях, имея ограниченные возможности преодоления засухи количеством способов для преодоления засухи, засоленности почв, борьбы с вредителями, дефицитом ресурсов и отсутствием современных технологий. В прошлом иракское производство зерновых резко сократилось из-за проблем, связанных с нарушением семеноводства, что привело к снижению качества семян и урожаев.

Низкое качество семенного материала в 1980-х и 1990-х годах привело к проблемам ухудшения фитосанитарной обстановки, снижению урожаев в связи с отсутствием необходимой техники обработки семян.

Показатели сельскохозяйственного сектора в Ираке в последние годы были низкими не только в результате экологических проблем (например, засухи), но также из-за плохого управления, неадекватного планирования и неэффективного

использования квалифицированных людских ресурсов. В связи с этим сельскохозяйственное профессиональное образование также нуждается в существенном улучшении.

В связи со сложившейся обстановкой в аграрной сфере Республики Ирак в настоящее время назрела необходимость коренных изменений комплекса проблем, связанных, в частности, с селекцией и семеноводством пшеницы. Особую остроту вызывает проблема дефицита новых сортов с высоким уровнем адаптации к специфическим условиям конкретных почвенно-климатических зон выращивания пшеницы в Ираке. Необходимы сорта с разнообразным специфическим сочетанием хозяйственно-биологических признаков, что позволит отобрать гибридные комбинации с оптимальным соотношением важнейших признаков, определяющих высоту и качество урожая.

Известно, что высокоурожайные сорта более чувствительны к почвенно-климатическим факторам, им свойственна большая амплитуда вариабельности величины и качества урожая по сравнению с менее урожайными. В связи с этим в неблагоприятных условиях среды, которые невозможно улучшить за счет коренной мелиорации и агротехники, особую ценность имеют сорта с высокой экологической устойчивостью, что позволяет им с достаточной полнотой реализовать и потенциальную продуктивность. Для создания таких сортов возникает необходимость иметь большое генетическое разнообразие геноисточников для синтеза генотипов с различным сочетанием специфических признаков, определяющих их адаптивность и качество в конкретных условиях почвенно-климатических зон выращивания культуры.

Генетическое разнообразие гибридных комбинаций обусловлено в значительной степени спецификой генетического сочетания не только за счет иракских сортов, но и благодаря участию в качестве материнских компонентов гибридизации аллоцитоплазматических форм пшеницы – доноров чужеродной цитоплазмы, влияющих на характер экспрессии ядерного генома.

В результате изучения специфики сочетания хозяйственно-ценных признаков у гибридов второго поколения в условиях Московского региона выделен ряд

ценных генотипов с оптимальным соотношение количественных и качественных характеристик урожая зерна, перспективных в дальнейшей селекционной работе на продуктивность, урожайность и качество в различных условиях Ирака и Нечерноземной зоны РФ.

Актуальность темы. В настоящее время особую остроту вызывает проблема дефицита новых сортов пшеницы с высоким уровнем адаптации к специфическим условиям в конкретных почвенно-климатических зонах её выращивания. Эта проблема актуальна как для Республики Ирак, так и для различных регионов РФ. В связи с этим необходимы сорта с разнообразным сочетанием хозяйственно-ценных признаков и их оптимальным соотношением, определяющим их продуктивность и качество урожая. Однако в процессе направленного отбора одних признаков и свойств наблюдается ослабление и ухудшением других, поскольку между ними часто существуют отрицательные корреляции.

Для создания таких сортов необходимо иметь большое разнообразие генетических источников различного происхождения для получения новых генотипов с различным сочетанием специфических признаков, определяющих их адаптивность и качество в конкретных условиях почвенно-климатических зон выращивания пшеницы в Республике Ирак и Нечерноземной зоны РФ, которые относятся к регионам рискованного земледелия**.** Поиск генотипов яровой пшеницы с хорошими характеристиками клейковины облегчается благодаря объединению методов молекулярного маркирования с методами традиционной селекции с одновременным учетом результатов анализа технологических свойств зерна.

Для расширения генетического разнообразия при гибридизации большой интерес представляют формы аллоцитоплазматической (АЦПГ) яровой пшеницы, особенность которых заключается в том, что у них генетическая ядерная система нормально (без ЦМС) функционирует в чужеродной цитоплазме. Эффект ядерно-цитоплазматических взаимодействий обусловливает уровень экспрессии ядерного генома у

создаваемых гибридов, что проявляется в расширении спектра генетической изменчивости, связанной с устойчивостью, продуктивностью растений и качественными характеристиками зерна.

Цель исследований - Выявление специфики сочетаний количественных признаков и качественных характеристик современных иракских сортов и получение новых генотипов для целевой селекции на качество путем гибридизации их с генотипами аллоцитоплазматической яровой пшеницы российской селекции.

Задачи исследований:

- изучить уровень вариабельности элементов продуктивности иракских сортов в зависимости от условий вегетации;
- выявить особенности сочетаний количественных и качественных характеристик клейковины иракских сортов при выращивании в условиях Нечерноземной зоны РФ;
- с использованием метода ПЦР провести у иракских сортов анализ аллельного состава генов, связанных с хлебопекарными качествами клейковины;
- определить специфику сочетания генов, связанных с качеством клейковины, с генами признака мягкозерность / твердозерность (Pina D1) у иракских сортов, различающихся количеством и качеством клейковины;
- провести оценку генетического разнообразия аллоцитоплазматических форм яровой пшеницы, используемых в гибридизации с иракскими сортами в качестве материнских форм;
- определить уровень гетерозисного эффекта гибридов первого поколения (F_1), полученных в результате гибридизации иракских сортов с формами аллоцитоплазматической пшеницы;

- изучить специфику сочетаний количественных и качественных характеристик клейковины зерна у гибридных растений второго поколения (F_2).

Научная новизна исследований. Впервые проведена идентификация и анализ репродуктивного потенциала современных иракских сортов яровой пшеницы в условиях Нечерноземной зоны РФ с использованием совокупности методов, выявлено генетическое разнообразие по аллельному составу генов качества клейковины (Glu-D1, Glu-A1) и гена твердозерности / мягкозерности (PinbD1); изучен характер взаимосвязей между аллельным состоянием генов и сочетанием количественных и качественных характеристик клейковины, а также элементами продуктивности, что отражает селекционную ценность изученных сортов.

Показана высокая результативность гибридизации форм аллоцитоплазматической яровой пшеницы российской селекции с современными иракскими сортами (в качестве отцовских форм) для получения рекомбинантных генотипов; изучены особенности проявления хозяйственно ценных признаков в гибридах F_1 и F_2 и получены оригинальные гибридные рекомбинанты (F_2) с разнообразным сочетанием уровня зерновой продуктивности и характеристик клейковины, свойственных сильным сортам пшеницы, которые представляют большую ценность для использования их в целевой селекции на качество.

Практическая значимость работы. Выделены уникальные иракские сорта-опылители яровой пшеницы (Сабербег и Фатих) и перспективные комбинации скрещивания иракских сортов с АЦПГ формами (РФ) для селекции на качество и продуктивность; на основе гибридных рекомбинантов (F_2) получен разнообразный исходный материал яровой пшеницы с новым сочетанием хозяйственно ценных признаков, способствующих реализации устойчивых урожаев с высоким качеством зерна как для условий Республики Ирак, так и для Нечерноземной зоны РФ

Методология и методы исследований. В качестве основных методологических подходов приняты полевой и лабораторный эксперименты для оценки различных сортов и гибридов первого и второго поколений пшеницы селекции Республики Ирак как источников разного сочетания аллей генов, отвечающих за количественные и качественные показатели содержания клейковины. Полевые и лабораторные исследования проводились с использованием общепринятых в селекционном процессе методов, а также различных методических рекомендаций. Оценка достоверности результатов проводилась и использованием методов дисперсионного анализа и математической статистики

Основные положения, выносимые на защиту:

- скрининг и ранжирование современных иракских сортов яровой пшеницы по состоянию гена твердозерности / мягкозерности (PinbD1) и генов (Glu-D1, Glu-A1), кодирующих синтез глютенинов;
- анализ зависимости качества клейковины (ИДК) выделенных групп сортов от аллельного состава генов *Glu-D1,Glu-A1*;
- результаты оценки сортов по зерновой продуктивности, крупнозерности и качеству зерна при выращивании в условиях Московского региона НЧЗ РФ;
- особенности проявления репродуктивных и вегетативных признаков у гибридов F_1 и F_2, созданных с участием АЦПГ форм яровой пшеницы и выделенных групп иракских сортов с разным сочетанием аллельного состава генов *Glu-D1*, *Glu-A1*;
- специфика сочетания количественных и качественных характеристик клейковины зерна у гибридных растений второго поколения;
- характеристика основных хозяйственно ценных признаков выделенных рекомбинантных форм яровой пшеницы как перспективного исходного материала для селекции на качество.

Степень разработанности темы. Приведенные результаты подтверждены большим объемом выполненных полевых и лабораторных исследований, установленными закономерностями, статистической обработкой экспериментальных данных, использованием современных и апробированных методов исследований в области генетики и селекции сельскохозяйственных культур.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Современное состояние производства зерна пшеницы в Республике Ирак

Стратегическая важность пшеницы как одного из основных источников питания людей заставила многие страны изменить экономическую политику, направив ее на повышение продуктивности и качества этой культуры, так как экономическая ситуация во многих странах ухудшилась из-за нехватки запасов пшеницы.

Республика Ирак давно известна среди производителей пшеницы; однако в конце пятидесятых годов прошлого века Ирак начал импортировать пшеницу из других стран в размере половины от необходимого количества (41% -50%). Потребность Ирака в пшенице, сформировавшаяся за последние тридцать лет, составляет около 4,6 млн. тонн в год.

По статистике организации ФАО от 2014 г., в республике Ирак отмечается устойчивое снижение темпов производства пшеницы: Ирак занял 38 место среди стран-производителей, где выращивание пшеницы составило 2,8 млн. т. за один год [155].

Эта тенденция снижения производства находится под наблюдением ученых, которые пришли к выводу, что одна из основных причин снижения - отсутствие сортов, характеризующихся хорошей продуктивностью, и устойчивостью к воздействию неблагоприятных погодных условий. Поэтому возникла потребность поиска новых научных методов с целью повышения

продуктивности (на единицу площади) и расширения посевных площадей пшеницы. Это основные задачи, которые в данное время стоят перед специалистами, занимающимися этой проблематикой. Особенностью сельского хозяйства страны является необходимость периодического перемещения производства одной местности в другую, что объясняется изменением из года в год количества осадков.

1.1.1 Особенности производства зерна пшеницы в зависимости от климатических регионов страны

Как уже сказано, республика Ирак является одним из значимых производителей пшеницы. С географической и климатической точки зрения страна практически делится на три региона: северный, средний и южный. Северный регион страны является одним из самых благоприятных для выращивания пшеницы, так как почвы там очень богатые, соответственно количество площадей под посевы относительно больше по сравнению с другими регионами. В связи с оптимальными условиями, продуктивность выращивания пшеницы в северных регионах страны составляет 70% от общего количества по всей стране. Это объясняется тем, что почва богата химическими элементами - фосфаты, сера и железо [144].

Плодородный слой почвы на посевных площадях в северном регионе в два раза больше, чем в центральных и южных регионах. Кроме того, отсутствие засоленности и наличие больших и ровных пахотных площадей облегчает использование сельскохозяйственной техники и оборудования. Что касается температуры, то погодные условия в северном регионе оптимальные для развития растений пшеницы от периода прорастания до периода зрелости.

В средних регионах условия неплохие, несмотря на то, что посевных площадей мало. В южных регионах страны основным препятствием является высокая засоленность почв. Более специфические проблемы связаны с

нарезкой каналов для орошении, что осложняет работу сельскохозяйственных машин в поле и требует больше затрат в отличие от северных районах. Кроме того, повышение температуры в южном регионе приводит к гибели проростков или к частичному прорастанию семян (низкой всхожести), высокая температура также приводит к гибели пыльцы во время цветения [180].

Оптимальным временем для посадки пшеницы во всех регионах республики Ирак является вторая половина ноября. Однако, если разделить регионы (север, центральный регион и юг страны), то картина выглядит следующим образом: самое хорошее время для северного региона – со второй половины октября по первую половину ноября, для центрального и южного региона – первая половина ноября. Главная задача – это завершение сева пшеницы до морозов. Морозы приводят к образованию кристаллов льда внутри клетки и разрыву клеточной стенки, останавливаются процессы жизнедеятельности в растении, клетка теряет воду, ткани и цитоплазма замерзают, в результате погибает сама клетка [91].

1.2 Методы и результаты, используемые иракскими генетиками в селекции пшеницы

Исследование роста потребности возрастающего населения в зерне пшеницы (Al-Ubaidi, Jaddou) показало, что годовая мировая потребность в пшенице в 2020 году составит около миллиарда тонн, в то время как на данный момент потребность не превышает 600 миллионов тонн [58]. Однако в Республике Ирак тенденция снижения производства пшеницы пока не преодолена.

Основной причиной снижения уровня производства пшеницы в Ираке, помимо социально-экономических особенностей второй половины двадцатого и начала двадцать первого века, является почти полное отсутствие современных сортов пшеницы с высоким генетическим

потенциалом и хорошей продуктивностью. В связи с этим возникла необходимость создания новых высокопродуктивных сортов, на основе которых можно было бы расширить посевные площади [58].

Многие исследователи в Ираке работают над решением данной проблемы. Так, в исследованиях AL-Dulaimi в результате гибридизации с участием ряда сортов пшеницы мягкой были получены новые гибриды, которые превосходили распространенные сорта по продуктивности. Наилучшие результаты были отмечены у гибридных растений, на основе которых был создан впоследствии высокопродуктивный сорт Ибаа-95, средняя урожайность которого составляет 4,5 т/га [57].

Путём применения традиционных методов селекции, как известно, были достигнуты значительные успехи в улучшении имеющихся сортов сельскохозяйственных растений. Однако такие методы зачастую не приводят к требуемым результатам, особенно по таким показателям, как качество зерна, устойчивость к осыпанию зерна и его качество, засухоустойчивость, а также устойчивость к засолению почвы и высоким температурам.

В ходе своих исследований Al-Ubaidi при создании новых сортов пшеницы использовали гамма-излучение для получения мутантных форм. В результате мутаций был получен сорт пшеницы, получивший название Ирак. [59].

Для того чтобы изучить некоторые генетические особенности ряда ценных фенотипических признаков, а также для анализа генетически обусловленных корреляций, рядом исследователей Baktash F.Y., Ibraihi M.A и Hamadi. J.H. был использован анализ коэффициентов наследственности - путевой анализ. В результате у ряда сортов был установлен уровень относительной доли генетической изменчивости в общей фенотипической вариации по ряду признаков [63,62].

Использование методов исследований и современных технологий, таких, как применение молекулярных маркеров белка в области селекции растений, позволяет улучшать экономические и биологические

характеристики растений и ускорять селекцию, сокращать время выращивания, искать новые источники для создания сортов пшеницы, адаптированных к суровым условиям окружающей среды, таким как засуха, жара и засоленность почв, вырабатывать устойчивость к болезням и т.д., а также обеспечивать высокую продуктивность с учетом характеристик почвы и климатических условий каждого региона.

Одним из важных критериев в селекционных программах, приводящим к улучшению способности пшеницы противостоять засухоустойчивости и полеганию, является высота растений [120].

В исследовании, проведенном ученым (AL-Dulaimi H. J. H.) с целью гибридизации нескольких сортов пшеницы мягкой, изученные им такие показатели как высота растений, количество зерен в колосе и вес 1000 зерен отражают высокий результат и качество сортов пшеницы. У сорта пшеницы Ибаа-95 высота 98 см и выше, вес 1000 зерен 43,1 г. Абигариб-3 дал самый высокий уровень числа зерен в колосе – 65,4 шт [57].

В отличие от других культур, пшеница имеет различные гены, содержащие более чем одну хромосомную группу, что способствует генетической вариабельности в результате гибридизации. Характеристика урожая зерна является одним из сложных количественных признаков в генетике. Кроме того пшеница не всегда проявляет желаемые результаты при гибридизации, поэтому для повышения продуктивности путем гибридизации необходим поиск новых методов в повышении урожая зерна [62].

В ходе исследования, проведенного иракским ученым (Al-Ubaidi) по созданию сортов пшеницы методами гибридизации и получения мутации путем облучения зерен пшеницы гамма-лучами и обработки быстрыми нейтронами. В результате работы он пришёл к выводу, что сорт «Ирак» отличается от других сортов, имея высокий уровень разнообразия по числу зерен в колосе и массе 1000 зерновок - 46,1 г, что позволяет получить 5,23 т зерна/га при выращивании на трех экспериментальных полях. Этот результат

обработки чистой линии (Максибак), излучением, что привело к мутации [59].

В ходе экспериментальных работ, проведенных иракскими учеными (Kadom M.N and Elsahookie M. M), использовался метод отбора по продуктивности колоса для двух сортов пшеницы (Ибаа-99 и Абигариб-3) с целью изучения продуктивности растений и увеличения потенциала генетических вариаций. Результаты отражают различия между двумя культурными сортами злаков в результате действия дополнительного гена - что приводит к увеличению количества зерен в колосе на 8%.

Это дает представление о методах повышения урожайности злаков. Исследователи подтверждают, что при использовании метода отбора можно получить много вариаций и повысить генетические возможности популяции растений [95].

1.3 Проблема вариабельности количественных и качественных характеристик урожая зерна пшеницы в связи с селекцией на продуктивность и качество

1.3.1 Изменчивость хозяйственно-ценных количественных признаков

Н.И. Вавилов неоднократно указывал на необходимость изучения влияния внешних условий на характер и величину изменчивости количественных признаков культурных растений. Особое внимание он уделял изучению взаимоотношения растений и среды, нормы реакции различных сортов на меняющиеся внешние условия. Выяснение этих вопросов имеет очень важное значение для теории и практики селекции, в частности при проведении отборов, оценке и браковке растений и их потомств [158,11,111]. Знание пределов варьирования хозяйственно полезных признаков необходимо также для изучения природы сорта, выявления потенциальных возможностей выражения признаков в разные по условиям годы.

Урожай растений в процессе своего формирования является производной от множества макро и микро морфологических признаков, образующихся на разных этапах развития растений [168]. Только детальное изучение отдельных признаков, пишет Писарев В.В., являющихся элементами комплексного признака - продуктивности, как в частности их наследственности, изменчивости, так и в частности их взаимосвязи, дает селекционеру возможность продуманно вести основную работу: выведение высокопродуктивних сортов. Для теории селекции на урожайность не безынтересно установить, какие элементы урожая в конкретных экологических условиях имеют наибольший удельный вес в формировании урожая [118,124] .Определенная географичность количественных признаков говорит о трудности совмещения в одном сорте максимального выражения данных признаков, слагающих урожай.

Под действием разнообразных внешних условий количественные признаки могут сильно варьировать, однако эти изменения не передаются по наследству и не влияют на генотип сорта [47,75,35]. Много внимания изучению изменчивости с применением методов математической статистики уделил . Известно, что эффективность отбора стоит в прямой зависимости с долей генотипической изменчивости признака в общей изменчивости популяции. Поэтому при работе с конкретной популяцией надо знать относительные доли генотипического и паротипического разнообразия [47, 35] чтобы еще до отбора быть уверенным в его успехе, оценить возможность генетического улучшения популяции.

В практической селекции при создании сортов, отвечающих требованиям интенсивного земледелия, важное значение имеет информация об изменчивости хозяйственно важных количественных признаков - одного из основных свойств растений о целю отбора нужных селекционеру биотипов [89,70].

Вопрос о среде и взаимодействии организма и среды является одним из важнейших разделов селекции. Изменения, вызванные условиями внешней

среды, могут совершенно маскировать генотип, т,е. паратипическая изменчивость может быть большей, чем генотипическая [27,60]. Поэтому в конкретных агроэкологических условиях селекционеру важно наметить объем признаков для отбора и определить значимость их фенотипического выражения как критерия отбора лучших генотипов. Продуктивность растения зависит от целого ряда морфо-физиологических признаков, но эта зависимость различна. В определенных условиях одни признаки оказывают решающее влияние на урожай, другие имеют второстепенное значение [26, 39, 107].

Н.И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости, он, в частности, писал: "... необходимо более планомерно, чем это делалось до сих пор, приступить к изучению влияния внешних условий на амплитуду изменчивости количественных признаков у разных видов родов". Большой вклад в изучении в изменчивости внес основоположник эволюционного учения Ч.Дарвин. Он отметил, что способность организмов к изменчивости является основным свойством, определяющим весь ход эволюции.

Дальнейшее изучение количественной изменчивости хозяйственно ценных признаков связано с работами [72, 139, 80, 124] в которых была разработана и выдвинута теория полигенного характера их генетического контроля. Для полигенных количественных признаков, согласно Мазару и Лернеру, характерны следующие особенности:

1. Степень выраженности полигенных признаков зависит от совокупного действия большого числа генов с малыми эффектами.

2. Гены, благоприятно воздействующие на хозяйственные признаки, часто находятся в одних группах сцепления с нежелательными соседними генами и образуют с ними блоки.

3. Количественные признаки в значительной мере подвержены модифицирующему влиянию условий внешней среды. Вследствие такого влияния возможна ситуация, когда особи с идентичным по данному признаку

генотипами будут совершенно несходным в отношении его фенотипического проявления или, наоборот, особи с различными генами будут выглядеть одинаково.

4. Расщепление в гетерогенных популяциях происходит по неопределенно большому числу локусов, влияющих на данный признак. В связи с этим эффект каждого отдельного гена незначителен, что делает невозможным выделение дискретных классов и затрудняет проведение генетического анализа.

1.3.2 Методические подходы к решению проблемы качества зерна пшеницы

В настоящее время перед селекционерами стоит важная проблема создания новых сортов, сочетающих высокий уровень урожайности с широкой адаптивностью к разнообразным почвенно-климатическим условиям. Для реализации этой программы важную роль играет наличие источников генетического разнообразия. В то же время по данным Комитета сельскохозяйственного продовольствия Объединенных Наций (ФАО) к настоящему времени уже утеряно до 75% генетического. разнообразие видов, имеющих сельскохозяйственное значение. Утрачено [111,107,64].

В период с 1955 по настоящее время производство зерна пшеницы постоянно увеличивалось от 0,5 % до 2,0% в год. В основе всех программ производителей зерна стояла главная цель – повысить уровень урожайности. [89,93,54].

В связи с этим одним из ценных методов селекции для создания генотипов с широкой генетической изменчивостью является рекомбиногенез. Новые рекомбинантные генотипы, полученные в результате гибридизации и сочетающие ценные свойства, представляют важный генетический ресурс для селекции новых сортов пшеницы [92].

По данным ряда исследователей отмечено, что сорта пшеницы, выращиваемые в различных частях мира, отличаются как по содержанию, так

и по количеству белка. При этом количественные характеристики белка в значительной степени варьируют в зависимости от факторов среды, а качественные характеристики более устойчивые и зависят от наследственных генетических особенностей сорта. Создание сортов с хорошими хлебопекарными свойствами является важнейшей задачей селекционеров. Качество хлебной продукции зависит от клейковины [72].

Главная задача селекционной работы с пшеницей заключается в улучшении качества, зародышевой плазмы сорта с тем, чтобы создавать сорта с высокими хлебопекарными свойствами, то есть, чтобы клейковина была высокого качества. Клейковина состоит из двух групп проламина - глиадинов и глютенинов. Глютеины состоят из комплекса субъединиц низкой и высокой молекулярной массы (LMW и HMW) и составляют около 30-40 % белка [70,80,124].

Качество пшеничной муки для производства хлеба зависит от вязкоупругих свойств теста, на которые влияет количество и качество белков, состоящих из двух классов – мономерных глиадинов и полимерных глютенинов. Сырая клейковина представляет собой вязкоупругое белковое вещество, полученное после вымывания крахмальных гранул из теста пшеничной муки. Качество клейковины является показателем потенциала качества выпечки из пшеницы. В связи с этим необходимы объективные и надежные методы определения физических свойств сырой клейковины. Содержание сырого белка для большинства сортов пшеницы от 17 до 35 % при 14 % влажности зерна [69,53,174,71,123].

Существенно связаны с технологическими качествами мягкой пшеницы высокомолекулярные (HMW) субъединицы глютена. Глютен состоит из отдельных полипендитных субъединиц; большая часть изменений состава глютена может быть связана с количеством и составом белков, особенно с их высокомолекулярными субъединицами (HMW-GS). Эта группа белков была подробно исследована в течение последних десятилетий двадцатого тысячелетия **[**148,149,150,159,55,172,138**].**

Было обнаружено, что вариабельность HMW-GS в гексаплоидной пшенице контролируется комплексными локусами Glu-1, расположенными в длинных плечах каждой гомологичной группы хромосом 1 (Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1) [150,161].

Мягкая пшеница различных генотипов имеет 3-5 HMW субъединиц глютенина. Такие изменения количества субъединиц обусловлены наличием специфических молчащих генов, неработающих неактивных генов, возникших в результате мутаций в ранее работавшем гене. Гены 1Ау молчат во всех сортах мягкой пшеницы, а гены 1Ах проявляются только в некоторых сортах. Основным маркером белка, связанного с хорошим качеством пшеницы, является пара субъединиц HMW Dx5+Dy10 в локусах Glu-D1, тогда как аллельная комбинация Dx2+Dy12 ассоциирована с низким качеством клейковины. Субъединицы глютенина можно разделить на две основные группы:

1 - с высокомолекулярной массой – HMW;

2- с низкомолекулярной массой – LMW-GS.

Это разделение основано на различиях в подвижности макромолекул глютенина в электрофорезе в SДS-полиакриламидном геле (SДS-PAGE). При разных локусах, расположенных на длинных плечах хромосом 1-й группы - код для HMW-GS Glu-A1, Glu-B1 и Glu-D1 [150,151, 108, 116].

Тест электрофореза SDS-PAGE является обычным методом, используемым для разделения белковых компонентов. Это позволяет разделять субъединицы от белков клейковины, обнаруживая субъединицы глютонина HMW-GS. На основе молекулярных исследований установлено, что высокомолекулярные глютелины (HMW-GS) оказывают наибольшее влияние на реологические свойства качества теста и хлеба. В частности было установлено, что аллели 1 и 2* Glu-A1 положительно влияют на качество хлеба по сравнению с нулевым аллелем. Аллели 5+10 Glu-D1 обусловливают более высокую прочность теста, тогда как аллели 2+12 низкое качество) [150, 101, 113, 135, 181].

В дальнейшем была проведена оценка влияния каждой аллели HMW-GS с дальнейшей статистической оценкой каждой аллели. Основной компонент эндосперма - крахмал содержит 25% амилозы и 75% амилопектина. Соотношение амилозы / амилопектина оказывает влияние на конечное качество пищевых продуктов из зерна пшеницы, в частности таких пищевых продуктов как хлеб, макароны, лапша, галеты **[**150,152,104,112**].**

Восковая пшеница почти не содержит амилозы, что приводит к изменению свойств крахмала, что расширяет ассортимент использования муки этих сортов не только для использования в пищевой отрасли, но также и в других отраслях. В настоящее время созданные восковые линии пшеницы (Wx) подробно изучены в селекционных программах на основе идентификация аллелей, обусловливающих это свойство [145,178].

1.4 Генотипы аллоцитоплазматической пшеницы как доноры чужеродной цитоплазмы

1.4.1 Аллоцитоплазматические гибриды (АЦПГ) как пример цитоплазматической наследственности и изменчивости

В процессе исследования основные методы цитоплазматической наследственности подразделяются на три группы:

1 - реципрокные скрещивания с изучением фенотипических проявлений у гибридов;

2 - включение ядра одного сорта или вида в цитоплазму другого сорта или вида путем многократных возвратных скрещиваний (беккроссирования);

3 - использование ядерных факторов, непосредственно связанных с действием цитоплазмы.

Реципрокное скрещивание как метод изучения цитоплазматической наследственности дает достаточно хорошие результаты. В литературе имеются данные, полученные почти на всех культурах, которые свидетельствуют, что реципрокные гибриды, особенно в первом поколении, в значительной степени отличаются друг от друга. У таких гибридов характер

цитоплазматической наследственности определяется свойствами материнской формы. Нередко материнская форма оказывает более сильное влияние на гибридное потомство. Существенные различия обнаружены при анализе таких важных признаков, как основные элементы продуктивности, продолжительность вегетационного периода, жизнеспособность семян [43] Причина большего влияния материнской формы по сравнению с отцовской на формирование тех или иных признаков у гибрида может заключаться в наличии собственных систем, несущих генетическую информацию в пластидах и митохондриях, присутствующих в цитоплазме [44]. У большинства растений пластиды и митохондрии наследуются по материнской линии. Цитоплазма оказывает большое влияние на развитие гибридов по таким признакам, как раннеспелость, высота растения, высота закладывания початков у кукурузы, устойчивость к экстремальным температурам, к патогенам, к полеганию.

Установлена связь цитоплазмы с наследованием хозяйственно ценных признаков, таких как цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС). При изучении молекулярно-генетических характеристик ппДНК митохондрий в связи с проявлением признака ЦМС у высших растений (кукурузы, сорго, подсолнечника и др.) была выявлена четкая корреляция между типом ЦМС. [165,37,133].

Аллоцитоплазматические гибриды пшеницы представляют собой новый синтезированный тип растений. В процессе многократных возвратных скрещиваний (беккроссов) получаются гибриды, у которых ядро функционирует в чужеродной цитоплазме (самофертильные аллоцитоплазматические гибриды, АЦГ). В общих чертах методика получения АЦЦГ заключается в следующем. На первом этапе у формы-донора цитоплазмы в начале цветения удаляют пыльники и опыление производят пыльцой, взятой от формы-донора ядра. На втором этапе полученную новую форму аналогичным образом вновь опыляют пыльцой от донора ядра. Эту операцию повторяют многократно, и в результате ядерный

материал замещается на 99 %. Таким образом, АЦПГ несут в себе генетическую информацию, полученную как от донора ядра, так и от донора цитоплазмы.

Считается, что при перекрестном опылении близко- и дальнеродственных особей вредные рецессивные аллели переходят в гетерозиготное состояние и не оказывают отрицательного воздействия на потомство. Такой способ скрещивания обеспечивает адаптивную пластичность и большую жизнеспособность гибридов. При инбридинге (самоопылении особей) напротив, нередко проявляется снижение жизнеспособности, урожайности, устойчивости к заболеваниям, что объясняется образованием гомозигот и преобладанием в них аллелей рецессивных генов.

1.4.2 Цитоплазматическая наследственность

Как правило, все модели эволюционных и селекционных процес- сов строятся на основе изменений ядерных (хромосомных) генов под воздействием мутации или отбора. При этом практически полностью игнорируется роль изменчивости цитоплазматических генов.

Со времени переоткрытия менделевских законов наследования стало ясно, что некоторые типы изменчивости не подчиняются этим законам: появление различных результатов в реципрокных скрещиваниях, расщепления в первом гибридном поколении, нарушения свободного комбинирования генов и т.д. [43,26,106,160]. При анализе некоторых реципрокных скрещиваний, например, у пшеницы (внутривидовых и межвидовых) и кукурузы (межсортовых, межлинейних и сортолинейнах), в ряде случаев у гибридов F_I, полученных от прямых и обратных скрещиваний, обнаруживаются существенные различия.

Они касаются таких важных признаков, как продолжительность вегетационного периода, жизнеспособность семян, высота растений, устойчивость к полеганию и болезням, а также развитие основных элементов продуктивности. Поскольку вклад цитоплазматической изменчивости в общую генотипическую изменчивость по селекционным признакам

оценивается в 20-25 % [13] все это указывает на определенную роль и значимость цитоплазмы в количественном наследовании признаков.

Явление цитоплазматической наследственности было открыто в 1909 г. немецкими генетиками Корренсом и Бауэром, которые пришли к выводу, что как биологическое явление оно не укладывается в менделевские законы и не может быть объяснено хромосомной теорией наследственности. Обнаружение ДНК в органоидах цитоплазмы явилось крупным событием в изучении цитоплазматической наследственности.

Развитие цитоплазматической наследственности до 60-х годов сдерживалось следующими причинами: неопределенность цитоплазматических факторов наследственности; отсутствие статистических закономерностей расщепления; невыявленность групп сцепления; неравномерность вклада материнской и отцовской форм в цитоплазматическую наследственную информацию при материнском типе наследования [23].

Цитоплазматическая наследственность характеризуется немен-делевским расщеплением, что указывает на цитоплазматическую локализацию соответствующих детерминантов [43]. Однако неменделевское расщепление может быть обусловлено и рядом фактов, заведомо локализующихся в хромосомах, в частности, превращением рецессивного аллеля в доминантный, изменением аллеля под влиянием другого аллеля, анеуплоидной, митотической рекомбинацией.

Таким образом, для цитоплазматической наследственности характерны следующие черты:

- неменделевское расщепление признаков протекает как в процессе мейоза, так и в процессе митоза;

- расщепление нехромосомно наследуемых различий в митозе происходит в гетерокарионе, следствием чего является рекомбинация или пересортировка нехромосомно и хромосомно наследуемых признаков, отличащих компоненты гетерокариона;

- нерегулярное расщепление при митозе происходит непосредственно после скрещивания двух противоположных фенотипов.

Физико-химические исследования ДНК цитоплазматических органелл показали ее специфические отличия от ядерных ДНК [6, 7]. С открытием способности цитоплазматических ДНК к репликации и трансформации фактически подтвердились гипотезы о частичной генетической автономии ряда цитоплазматических органелл, способных к самовоспроизведению и мутированию. Но хотя цитоплазма наряду с ядром и участвует в передаче наследственных свойств, значение их в этом процессе неравноценно [109,127]. Геномы хлоропластов и митохондрий кодируют ключевые энергетические процессы клетки - фотосинтез и дыхание, следовательно, изменения в этом генетическом коде могут проявляться на всех уровнях организации живого организма. Как известно, большинство цитоплазматических мутаций не только не сопровождаются усилением адаптивных свойств, но, напротив, или летальны, или значительно снижают приспособленность организма к определенным условиям существования или даже уменьшают плодовитость или продуктивность особей. Так, мутации мужской стерильности делают невозможным воспроизведение потомства в условиях самоопыления у высших растений, а пластомные мутации хлорофиллдефективности приводят к потере способности к автотрофному существованию [12].

В ходе эволюции живых организмов роли ядерной и цитоплазматической наследственности менялись: при переходе от низших форм живого к высшим значение последней постепенно утрачивалось[34,29].

В последнее время накапливаются данные об изменении свойств и признаков растений под действием чужеродных цитоплазм и о совместном ядерно-цитоплазматическом контроле синтеза структурных и ферментных белков, различных метаболитов клетки и др. Ряд исследователей [75,126] подчеркнули необходимость изучения взаимодействия ядерных и цитоплазматических генов в наследовании признаков.

Для решения этой проблемы необходим поиск новых подходов к изучению аспектов взаимодействия ядерных и органельных геномов. Особенно актуален поиск маркёрных генов и признаков, позволяющих вычленить эффект изменчивости, обусловленный каждой из генетических систем в их взаимодействии.

Как известно, генетическая информация цитоплазмы локализована в органеллах - хлоропластах и митохондриях. Хотя объем этой информации по сравнению с ядерной невелик, она играет важную, роль в процессе жизнедеятельности растений уже в силу ее уникальности.

1.4.3. Хлоропластный геном и митохондриальный геном

Хлоропласты представляют собой полуавтономные структуры, в процессе развития и функционирования которых осуществляется считывание (транскрипция) как их собственного, так и ядерного геномов. Хлоропласты высших растений и водорослей содержат ДНК, кодирующую рибосомную, транспортную и информационную рибонуклеиновые кислоты.

Хлоропластная ДНК не связана с гистонами и не содержит модифицированного 5 – метилцитозина, характерного для ядерного ДНК [36]. Известно, что хлоропластная ДНК кодирует 16s , 23s и 5s – рРНК по меньшей мере 30 тРНК [166] большую субъединицу рибулозобисфосфаткарбоксиилазы (полипептид, находящийся в мембране тилакоидов, который наследуется по материнской линии) [102], и небольшое количество полиаденилированной РНК с неизвестной функцией. . Хлоропластная ДНК высших растений кодирует также 4,5s – рРНК, локализованную в большой субчастице хлоропластной рибосомы [166]. Однако 90 % кодирующих последовательностей цепи ДНК хлоропластов еще не расшифровано, известно, что транскрипция идет с обеих цепей ДНК.

Наличие последовательностей ДНК в митохондриальном или ядерном геномах свидетельствует о том, что в эволюции имел место процесс обмена генетической информацией (перенос генов) между различными

компартментами эукариотической клетки. Однако механизм переноса генов пока не известен. Более прямой перенос ДНК может иметь место при физическом контакте (слиянии) разных типов органелл. Предполагают, что в дивергенции перенесенных нуклеотидных последовательностей наряду с рекомбинацией большую роль играют также точковые мутации.

В понимании механизмов экспрессии генов у прокариот достигнуты большие успехи. Что же касается генов органелл эукариотической клетки, то исследования регуляции их экспрессии только начинаются.

В хлоропластах содержатся свои рРНК и, по всей вероятности, полный набор своих тРНК, которые участвуют в экспрессии генома органеллы. Продолжая исследовать на молекулярном уровне хлоропластный геном и РНК, участвующие в его экспрессии, можно надеяться выяснить его роль в процессах роста и развития самого хлоропласта, а также во взаимоотношениях с другими генетическими системами в растительной клетке.

Митохондриальный геном. Исследования митохондриального генома начались в 1963 г., когда в митохондриях были выявлены ДНК – содержащие структуры. С момента открытия собственной кольцевой ДНК в составе митохондрий интенсивно исследуются вопросы ее изменчивости в связи с необходимостью разработки способов генетической классификации растительных таксонов.

В организмах разных таксономических групп выявлено большое разнообразие форм структурно-функциональной организации митохондрального генома. В частности, митохондриальный геном высших растений отличается большими размерами по сравнению с другими группами эукариот и значительной вариабельностью размеров в пределах близких таксономических групп (видов, родов, семейств). Более того, геном митохондрий высших растений устроен значительно сложнее, чем у животных [2]. Если у животных размер митохондриальной ДНК составляет15-18 тыс.п.н., у грибов и дрожжей –18-108 тыс.п.н., то у высших

растений размер митохондриального генома колеблется в пределах от 180 до 2400 тыс. п.н [166]. Митохондрии, подобно хлоропластам, полиплоидны и содержат 10-60 копий ДНК.

Объем генетической инфрмации, содержащейся в митохондриях, значительно меньше, чем требуется для кодирования всех белков, входящих в ее состав. Считается, что митохондриальной ДНК кодируется 7-10 % митохондриальных белков. Остальные белки синтезируются в рибосомах цитоплазмы по информации, поступающей из ядра, а затем переносятся в митохондрии и встраиваются в их мембраны [131]. Не исключено, что митохондриальные гены участвуют в регуляции биосинтеза митохондриальнах компонентов, определяя и временной фактор, когда клетка должна приступить к их воспроизведению [115]. Митохондриальная ДНК содержит кодирующие последовательности рРНК белков, тРНК, субъединиц цитохрома С-оксидазы, АТФазного комплекса, цитохрома b [166] . В процесс взаимодействия ядра и митохондрий вовлечена постоянно действующая регуляторная система, включающая белки, кодируемые ядерными генами и синтезируемые в цитоплазме, которые затем транспортируются в митохондрии. К ним относятся многие белки митохондриальных мембран, растворимые белки матрикса, в том числе ферменты цикла трикарбоновых кислот, ряд ферментов репликации и транскрипции митохондральной ДНК, процессинга мРНК и трансляции индивидуальной мРНК в митохондриях [115]. В генетической системе митохондрий были обнаружены уникальные особенности, отличающие ее от геномов про- и эукариот. В отличие от кода ядерного, называемого стандартным, код митохондрий получил название классического. Здесь четко прослеживается правило: если в триплетах последние нуклеотиды имеют пуриновые основания, то кодируется одна аминокислота, если пиримидиновые – то другая [131]. По сравнению с другими геномами клетки, в митохондриях обнаружен повышенный уровень рекомбинационных процессов. Далее, в состав митохондриального генома клеток высших

растений, наряду с высокомолекулярной хромосомной ДНК, входят видоспецифические наборы небольшого размера кольцевых и линейных плазмиподобных ДНК (ппДНК), которые обладают свойствами автономного репликона [110] .

К настоящему времени установлено, что взаимодействие органелл с ядром не ограничивается обменом на ферментном уровне. Возможен также прямой перенос генетического материала (обмен участками ДНК) между органеллами и ядром [103] подтверждение этому можно найти в симбиотической гипотезе происхождения эукариотических клеток. В ядерных геномах целого ряда видов растений обнаружены последовательности митохондриальных и хлоропластных ДНК, что дает возможность митохондриям и хлоропластам самим не синтезировать эти последовательности. Однако, хотя разнородность ДНК внутри эукариотической клетки можно считать установленным фактом, до сих пор не удалось проследить перенос последовательностей ядерных ДНК ни в хлоропласты, ни в митохондрии, ни из митохондрий в хлоропласты [117]. Предполагается, что ДНК плазмидного типа, обнаруживаемая в митохондриях растений и не имеющая гомологичных последовательностей с митохондриальной хромосомой, поступает из ядра в форме, способной к репликации.

Наличие ДНК в органеллах находится под постоянным ядерным контролем. Так, при утрате ДНК в органеллах в ядро поступает информация в виде определенного гена, включающегося в ядро и начинающего в нем функционировать. В результате может произойти делеция предкового гена-дублера из митохондриальной или пластиной ДНК ядра [117].

Таким образом, хлоропласты и митохондрии являются не автономными, а полуавтономными клеточными структурами, которые для своего развития и функционирования нуждаются в транскриптах как со своего собственного генома, так и с ядерного. Это предопределяет

необходимость сигнальных связей между этим органоидами и ядром, а также четкой координации их взаимодействия.

Итак, цитоплазматические изменения могут регулировать частоту определенных ядерных аллелей посредством влияния на процессы мутирования, рекомбинации, преимущественном участии в оплодотворении гамет, несущие те или иные генетические факторы. Это могло сыграть определяющую роль в эволюции высших растений в том случае, когда возникал новый цитоплазматический фон, способный воздействовать на направление изменчивости ядерных генов [12].

1.5 Физиолого-генетические основы продуктивности растений в связи с гетерозисным эффектом

1.5.1 Примеры различных объяснений генетической природы гетерозисного эффекта в современных научных источниках

Изучение и использование гетерозиса является наиболее существенным практическим достижением генетики. Использование гибридов первого поколения сыграло решающую роль в увеличении урожайности ряда с.х. культур. Использование гибридов F_1, обусловлено не только усиленным вегетативным ростом и явлением «истинного гетерозиса», но и возможностями успешного комбинирования наиболее важных хозяйственных признаков у гибридных растении.

В связи с этим изучение эффекта специфического комбинирования при скрещивании различных генотипов имеет важное практическое и теоретическое значение.В литературе имеется различная информация о превосходстве гибридов первого поколения по отношению к средним значениям родительских форм. Встречается такие информации о превосходстве гетерозиса у гибридов по ряду компонентов урожая в различных комбинациях скрещиваний [98,73,76,61,146,81,153].

Ряд исследователей отмечает специфику гибридных комбинаций, когда у родительских компонентов со схожими показателями проявляется эффект

гетерозиса и в тех случаях, когда родительские формы имеют различия по одному или нескольким признакам. Однако при подборе компонентов гибридизации необходимы генетические различия родительских пар. Существуют такие примеры успешного сочетание родительских пар, различающихся по таким биологическим признакам, как озамость и яровость, или сочетание одного компонента - твердая пшеница с красным зерном, с другим компонентам – мягкая пшеница с белым зерном [77,105,141,129,94,143,65].

Эффект применения гетерозиса при скрещивании стародавних сортов с современными, а также короткостебельных с длинностебельными сортами находит применение в работах селекционеров, связанных с гетерозисом [143].

Отмечена также такая закономерность, как снижение гетерозиса при гибридизании родительских форм, которые характеризуются высоким потенциалом урожайности, что авторы связывают с однотипностью генов у родительских форм в гомозиготном состоянии. Ряд авторов отмечает зависимость характера проявление гетерозиса от генетических различий родительских пар. Разработка стратегических задач селекции, связанных с повышением эффективности гибридной селекции, связана с использованием маркеров RELP и RAPD [86,94,143].

Генетическая природа гетерозиса обсуждается уже почти столетие. Классические генетические гипотезы сводятся в основном к двум гипотезам - гипотезы доминирования и сверхдоминирования. В частности ряд авторов подтверждают на основе опытов гипотезу доминирования [28,88,167,177].

Ряд авторов связывают гетерозис с эффектом эпистаза. Некоторые авторы предполагают, что на уровне популяций все виды генетических эффектов составляют генетическую основу гетерозиса. Несмотря на значительное количество исследований молекулярный механизм гетерозиса остается открытым. Известно, что гибридная сила F_1 значительно отличается от таковой у родительских пар, что связано с изменением экспрессии генов у

гибридов. В связи с этим при разработке селекционных программ необходимо учитывать общие и специфические эффекты гетерозиса при изучении комбинационной способности родительских пар [179,134,136,67, 140,164].

Для ускорения селекционных процессов на гетерозис целесообразно также учитывать такие генетически параметры, как информация о происхождении родительских форм, генетическая характеристика количественных и качественных признаков, а также информацию о биологических маркерах, отражающих важнейшие хозяйственно-биологические свойства. данные [173, 90].

1.5.2. Гипотезы гетерозиса

С развитием интенсивного земледелия появилась возможность регулировать основные факторы среды, от которых зависит урожайность посевов. Однако при этом в пересчете на гектар посевов значительно возрастают затраты средств на удобрения, мелиорацию, механизацию, укрепление материально - технической базы земледелия. Поэтому, чтобы дополнительные затраты окупались в короткие сроки и с большим экономическим эффектом, необходимо создавать сорта с высоким биологическим потенциалом продуктивности: устойчивые к биотическим и абиотическим стрессам, с высокой фотосинтетической активностью, устойчивые к полеганию, приспособленные к механизированному выращиванию, более отзывчивые к высокому агрофону.

Гетерозис – явление, характеризующееся тем, что при скрещивании разных видов, сортов и инбредных линий, гибриды первого поколения по ряду признаков и свойств превосходят родительские формы [23]. Эти признаки и свойства заключают в себе увеличение жизнеспособности, плодовитости устойчивости к болезням, вредителям, часто наблюдаемые у гибридов первого поколения [49].

Поэтому некоторые исследователи [97,78] предложили различать три основных типа гетерозиса в зависимости от характера признаков, по которым он проявляется: соматический, выражающийся в более мощном развитии вегетативных частей гибридного организма; репродуктивный, представляющий более мощное развитие репродуктивных органов и повышенную урожайность семян и плодов гибрида; адаптивный, основанный на его повышенной приспособленности, конкурентности и повышенной жизненности [83]. Подразделял гетерозис на эугетерозис (адаптивный), отражающий повышенную жизнеспособность и плодовитость гибридных организмов, и на гетерозиса пышного развития (избыточный), обозначающий большую мощность гибридных организмов или отдельных его органов. Однако в некоторых работах [43,28] справедливо отрицают такое деление и противопоставление друг другу типов гетерозиса, так как возникновение гетерозиса имеет одну основу и подобная терминология отражает только проявление гетерозиса по отдельным элементам или свойствам растения [41,44].

Другие исследователи дают более широкое определение гетерозиса, считая, что превосходство гибридов над родительскими формами может проявляться в самых разнообразных признаках – морфологических, биохимических, физиологических.

В настоящее время под термином гетерозис в самом широком смысле слова понимают все положительные эффекты, ведущие к превосходству гибридов первого поколения (F_1) над родительскими формами [10]. В генетике гетерозис подразделяют на истинный, гипотетический, конкурсный, а также соматический, репродуктивный и адаптивный.

Опыт мировой селекции сельскохозяйственных культур доказал экономическую эффективность гетерозиса. Использование лучших по своей продуктивности гетерозисных гибридов сельскохозяйственных растений обеспеивает увеличение урожайности на 15-30 % и более, поэтому использование эффекта гетерозиса является в настоящее время весьма

важным приемом увеличения производства сельскохозяйственной продукции. Кроме того, гетерозиготные гибриды более устойчивы к болезням и вредителям, а также к неблагоприятным условиям внешней среды. Они отличаются большей скороспелостью, лежкостью, высокими вкусовыми и другими хозяйственно – ценными признаками [4,84].

Согласно современным представлениям, построение единой целостной теории, объясняющей гетерозисные явления у всех живых существ, невозможно, поскольку в каждом отдельном сучае их можно объяснить различными причинами и, прежде всего, многообразием и сложностью взаимодействия генетических, цитоплазматических, физиологических и биохимических факторов [14]. В целом же гетерозис – это количественные изменения фенотипа, вызываемые гетерозиготностью при благоприятной комбинационной способности родительских форм. Причиной этих изменений являются вновь возникающие физикохимические свойства гибридного генома, которые вызывают изменения динамики биологических процессов в организме и проявляются в ускорении процессов активации генов роста и развития и в повышении гомеостаза организма на всех этапах онтогенеза [49].

Идея о возникновении механизмов повышения жизнеспособности организма при гибридизации в условиях благоприятной комбинационной способности давно привлекала пристальное внимание исследователей. Явление гетерозиса было предсказано более 200 лет назад Кельрейтером (членом Петербургской академии наук), однако наука все еще не в состоянии объяснить природу и механизмы гетерозиса и депрессии у растений и животных. Уже в середине XVIII века, в работах Кельрейтера были описаны яркие примеры гетерозиса у растительных гибридов. Этот этап можно считать лишь предисторией изучения проблемы гетерозиса, так как имеющиеся сведения не были объединены общей идеей [1]. Однако именно в этот период впервые было сформировано понятие "гибридная сила" и предложены практические приемы получения и использования гибридных

семян табака и друтих культур. Тогда же было показано, что гибридная сила – биологически нормальное явление, а также, что близкородственные скрещивания вредны. В последующем, в работе Ч. Дарвина "Действие перекрестного опыления и самоолыления в растительном мире" (18760, было сформулировано представление о дифференцировке половых элементов и о благоприятном влиянии происшедшей дифференциации (генетической) на жизнеспособность, плодовитость и размерные признаки, обусловленные взаимодействием дифференцированных элементов организма.

Успехи генетики в начале XX века и последующее бурное развитие молекулярной генетики открыли возможности для решения проблемы гетерозиса. В связи этим был разработан целый ряд гипотез, объясняющих механизмы гетерозиса. Подробному разбору гипотез гетерозиса посвящен ряд современных обзоров [22,40,44,4,52,84,99].

Ниже приводится краткое изложение главных из них.

Генетические гипотезы гетерозиса.

Гипотеза доминирования. Согласно этой гипотезе, предложенной [74,125, 122]. Гетерозис обусловлен взаимодействием большого числа генов. При скрещивании, дающем эффект гетерозиса, неаллельные доминантные гены, обусловливающие повышенную жизненность организма, объединяются в гибриде и подавляют действие слабых рецессивных генов, т.е. при скрещивании генотипов AAbbcc и aaBBCC гибрид AaBbCc проявляет гетерозис. В основе этой гипотезы лежит принцип, согласно которому гетерозис проявляется в результате накопления (аккумуляции) во многих локусах благоприятных доминантных аллелей.

Гетерозисный эффект объясняется:

1) подавляющим действием доминантных факторов в отношении вредных рецессивов, являющихся разновидностью аллельного взаимодействия;

2) аддитивным эффектом доминантных факторов и собственно мультипликатным генным эффектом;

3) неаллельным взаимодействием (эпистазом), особенно при специфической комбинационной способности родительских линий.

Гипотеза сверхдоминирования. Предложенная в начале XX века независимо друг от друга [162,87] гипотеза, предполагает, что проявление гетерозиса обусловлено гетерозиготностью генотипа, т.е. гетерозигота нмеет превосходство над обеими гомозиготами. Обе аллели выполняют в гетрозиготе несколько различные роли, дополняя при этом друг друга, и, следовательно, сверхдоминантность рассматривается как межаллельная комплементация. Согласно этой гипотезе, гибриды в большей мере, чем родители, гетерозиготны не только по вредным, но и по нормальным генам.

Принято считать, что гетерозиготность по всем генам благоприятствует мощному развитию, или гетерозису в большей степени, чем гомозиготность по каждой из исходных аллелей одной пары генов [96].

Несмотря на кажущееся противоречие обеих гипотез, они взаимно не исключают друг друга. В последующих генетических объяснениях учитываются также взаимодействия аллелей и неаллелей, например, в теории физиологического равновесия Рендля [154]. Структурные перестройки хромосом - уравновешенный зугетерозис Добжанского [83] и собственные возможности соматических взаимодействий в онтогенезе.

Гипотеза генетического баланса. была разработанная [41] и явилась логическим продолжением двух предыдущих. Она основывается на том, что у особей конкретного вида в результате естественного отбора выработалась сбалансированная генетическая система, контролирующая процесс онтогенеза и обеспечивающая воспроизведение фенотипа. У самоопыляющихся видов отбор воздействует на гомозиготы. Генетический баланс образуется в пределах каждого генотипа, поэтому сам диплоидный организм и его гаметы сбалансированы. При перекрестном оплодотворении в популяциях естественный отбор действует, в первую очередь, на гетерозиготы, в результате чего именно у них складывается оптимальный

генный баланс, обеспечивающий протекание онтогенеза и поддержание генетического полиморфизма .

Превосходство гибридов над родительскими формами проявляется не только в росте, который является лишь частным случаем гетерозиса, но и в самых разнообразных признаках - морфологических, биохимических, физиологических. Выработанный в ходе отбора определенный баланс многих наследственных факторов с разнонаправленным действием определяет величину любого признака каждой родительской формы. У гибридных потомков, получаемых при скрещивании различающихся по своей наследственности родительских линий, имеет место изменение их генетического баланса, сопровождающееся изменением большей части признаков. Это может служить причиной наблюдаемых отклонений при сравнении с признаками родительских форм.

Еще раньше [79,127,128] попытку связать гетерозис с цитоплазмой клетки. Согласно этому представлению, в результате инбридинга более однородным и гомогенным становится не только генетическое вещество ядра, но также и плазма клетки, что может быть причиной инцухтдепрессии. При гибридизации эта гомогенность плазмы снова устраняется, в результате чего проявляется гетерозис. Поскольку многочисленными исследователями установлено, что степень проявления гетерозиса зависит от направления скрещивания, очевидно, что при инбридинге и гетерозисе надо считаться и с влиянием цитоплазмы [154,43,38] в опытах с гибридной пшеницей наблюдали взаимодействие между ядром и цитоплазмой, приводящее, в отдельных случаях к повышению продуктивности, и определяемое авторами как ядерноплазменный гетерозиса.

Физиолого-биохимические и биохимимческие исследования природы гетерозиса.

Теория генетического баланса явилась фундаментом, на котором возникли различные варианты современной молекулярно – биологической концепции гибридной силы. В начале 50-х годов XX века появляется

несколько работ, рассматривающих проблему гетерозиса с позиций биохимической генетики. В результате возникли три основные гипотезы: гипотеза биохимического обогащения, гипотеза об активации генов при гетерозисе и цитобиофизическая гипотеза.

Гипотеза биохимического обогащения.

Исходной точкой рассуждений было признание в качестве главной причины гетерозиса более широкая приспособляемость гетерозиготных организмов к изменяющимся условиям существования. Было предположено, что благоприятные последствия скрещивания обусловлены расширением набора ферментов, катализирующих одни и те же реакции, но слегка различающихся по своим свойствам. Эта гипотеза была принята многим авторами [19,45,18,50].

Так, рассматривая rererозис с биохимической точки зрения исследователи [19,44,50] определили это явление как усиление метаболических троцессов у гибридных особей благодаря биохимическому обогащению гибридной зиготы. Современные физиолого-биохимические гипотезы объясняют гетерозис взаимодополняемостью факторов биохимического характера, возникающих как следствие комплементации между полипетидными цепями.

Существует мнение,что гетерозис гибридов обусловлен определенным типом обмена веществ, связанным с различной активностью ферментов окислительно-восстановительного комплекса родительских форм [3]. При этом гетерозисный уровень активности ферментов может быть непосредственно связан с регуляцией процессов синтеза и распада (комплементация на уровне метаболических процессов), а не с изменением их структуры. По мнению авторов, гетерозис возникает на основе скрещивания родительских пар, обладающих биохимической и физиологической разнокачественностью, которая передается по наследству и выражается в типе обмена веществ.

***<u>Гипотеза об активации генов при гетерозисе</u>*.** Уже в конце 50-х начале 60-х годов XX века многими авторами в СССР, США, Венгрии, Болгарии и в других странах было установлено, что в тканях гетерозисных растений содержится больше нуклеиновых кислот, суммарной РНК, а в некоторых случаях-ДНК [25,142,22,75,36].

Установлено, что влияние специфической функции клетки на активность ее ґенетического аппарата осуществляется за счет имеющихся в цитоплазме метаболитов, концентрация которых зависит от уровня функциональной активности и которые обладают способностью инактивировать или, напротив, активировать вещества – репрессоры, синтезируемые регуляторными генами. Уровень активности ґенетического аппарата – количественный параметр его деятельности по претворению в жизнь наследственного кода ДНК – в высшей степени зависит от регуляторно обусловленных изменений специфической функции клетки и, в конечном счете, от влияния внешней среды.

С точки зрения академика В.Г. Конарева, эффект гетерозиса определяется активацией гена или комплекса генов и относится к категории явлений, прямо или косвенно связанных с механизмами генетической регуляции развития признаков. Различия между родительскими формами сводятся лишь к различной активности функционирующих генов в идентичных участках генома. При анализе результатов исследований гетерозисных гибридов была отмечена их способность к усиленному росту, связанная с повышенной митотической активностью [30,21].

Подобное явление сопряжено с активацией транскрибирующей и репликативной функции ДНК информационной РНК [8,52]. Усилением синтеза рибосомальной информационной РНК [48]. Предполагается, что одной из причин гетерозисного эффекта может быть сбалансированность синтеза разных фракций РНК и особенно иРНК. Прямое отношение к регуляции генной активности при гетерозисе имеет и характер белкового обмена непосредственно связанного с транскрипцией и трансляцией.

Цитобиофизическая гипотеза. Биофизический аспект гетерозиса в сравнении с физиолого-биохимическим относительно менее разработан. Первые экспериментальные исследования по биофизической генетике гетерозиса относятся к началу 40-х годов XX века. Поскольку формирование эффекта гетерозиса происходит на уровне взаимодействия гомологичных хромосом и на клеточном уровне, многие авторы изучали особенности в биоэнергетике гетерозисных гибридов [154,33,66,24,130,51,49,52].

Предполагают, что между дифференцированными гомологичными хромосомами происходит обмен электрическими зарядами, что также приводит к взаимной активации генов. Кроме того, накопление клеточными ядрами фракции РНК и кислых белков и увеличение общего электрического заряда приводит к активации процессов транскрипции, трансляции и общей репарационной способности при внешних повреждающих воздействиях. Это направление в настоящее время интенсивно исследуется.

Таким образом, как видно из короткого обзора исследований по гетерозису, пока не существует общей физиолого-биохимической теории. Тем не менее, среди современных гипотез наиболее широкое распространение получила гипотеза биохимического обогащения. Но как отмечает [44], генетические гипотезы не могут быть противопоставлены физиолого-биохимическим, поскольку физиолого-биохимические процессы находятся под контролем наследстенных механизмов и, в конечном счете, взаимодополняемость биохимическими факторами, происходящая при гибридизации, обусловлена генетической комплементацией.

Как известно, ядро не является единственным органоидом, осуществляющим генетический контроль клетки. Установлено, что другие органеллы, такие как хлоропласты и митохондрии, имеют свой генетический аппарат и, следовательно, контролируют осуществление определенных процессов в клетке [154,171,126,13]. Поэтому уровень гетерозиса определяется конкретной комбинацией наследственных факторов, и не следует искать какую-то одну единственную причину его проявления [9,11].

Изучение разных аспектов генетической автономности отдельных генетических систем (ядро-пластиды-митохондрии), а также особенностей их взаимодействия имеет не только теоретическое значение, но и находит практическое приложение в физико-химической и сельскохозяйственной биологии, биотехнологии, генетике и селекции.

2. ОБЪЕКТ, МЕТОДЫ И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Объект исследований

Объектом исследования служила коллекция из тринадцати современных сортообразцов мягкой пшеницы – Аль-Муруж, Фатих, Аль-Ращид, Шам-6, Ибаа-99, Тамуз-3, Абигариб-3, Ирак, Ибаа-95, Тахади, Максибак, Сабербег и одного сорта твёрдой пшеницы – Фарах (табл. 1).

Таблица1- Общая характеристика иракских сортов.

№ п/п	Сорт	Учреждение-оригинатор	Метод создания (селекции)	***Урожай (средний) т/га	Разновидность
1	Фарах	С.х.станция*	Отбор из гибридных популяций	4.5	Leucurum Al. (T.durum Desf.)
2	Аль-Муруж	С.х.станция*	Отбор из гибридных популяций	4.5	Ferrugineum Al.
3	Фатих	Центр с.х. исследований	Отбор из гибридных популяций	3.7	Erythrospermum
4	Аль-Рашид	С.х. станция*	Мутантная форма	4.0	Ferrugineum Al.
5	Шам-6	Центр с.х. исследований	Интродукция	3.5	Erythrospermum
6	Ибаа-99	Центр«Ибаа»**	Отбор из гибридных популяций	5.1	Erythrospermum
7	Тамуз-3	С.х.станция*	Мутантная форма	4.9	Ferrugineum Al.
8	Абигариб-3	Центр с.х. исследований	Отбор из гибридных популяций	3.9	Erythrospermum
9	Ирак	С.х.станция*	Мутантная форма	5.2	Erythrospermum
10	Ибаа-95	Центр«Ибаа»**	Интродукция	4.5	Erythrospermum
11	Тахади	Центр с.х. исследований	Отбор из гибридных популяций	4.5	Ferrugineum Al.
12	Максибак	С.х. станция*	Отбор из гибридных популяций	5.5	Erythrospermum
13	Сабербег	С.х. станция*	Отбор из гибридных популяций	4	Ferrugineum Al.

*Сельскохозяйственная станция Министерства Науки и Техники Республики Ирак
**Центр сельскохозяйственных исследований «Ибаа» Республики Ирак
***Урожай в условиях Республики Ирак

Данные сорта созданных в государственных сельскохозяйственных учреждениях республики Ирак, и четырнадцати генотипов аллоцитоплазматической яровой пшеницы (АЦПГ) мягкой из коллекции АТИ РУДН. До посева иракские семена прошли фитопатологическую экспертизу в Отделе защиты растений филиала ФГБУ (Россельхозцентр) по Московской области **(**Московская область, Ленинский р-н, Видное, Старонагорная ул.).

Десять образцов АЦПГ с цитоплазмой Secale cereale (№№ 20, 23, 26, 32, 37, 38, 42, 43, 44 и 46), три из них (№№ 23, 26 и 38) - гибриды с озимым сортом Заря, два образца (№3 и №25) с цитоплазмой *Triticum timopheevii* L. и два образца (№48 и №50) – с цитоплазмой *Aegilops ovata* L.

На основе комплексного изучения тринадцати иракских сортов с использованием молекулярного маркирования были выделены морфобиотипы на основании аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины. В частности были сформированы следующие три специфические группы морфобиотипов.

- Первая группа с аллельным составом генов (5+10) и 2* - Фатих, Тамуз-3, Абигариб-3, Ирак, Максибак;
- Вторая группа – с аллельным составом генов (5+10) - Аль-Рашид, Ибаа-99, Ибаа-95;
- Третья группа – с аллельным составом генов (2+12) - Фарах, Аль-Муруж, Шам-6, Тахади, Сабербег.

2.2 Методы исследований

2.2.1 Методы полевых исследовании

Полевые опыты (наблюдения и анализ структуры урожая растений). Экспериментальные посевы проводились на Полевой станции МСХА им К.А. Тимирязева в период с 2015 года по 2017 год; в 2015 году ручным посевом в коллекционном питомнике были высеяны тринадцать иракских

сортов и четырнадцать генотипов АЦПГ пшеницы мягкой из коллекции АТИ РУДН.

Посевы проведены вручную на делянках шириной один метр с использованием маркера-бороздильника и посевной линейки. Каждый сорт включал 20 рядков с расстоянием между рядками 15 см, число зерновок в каждом рядке - 90 штук. Сроки посева – последняя декада апреля месяца.

Полевые наблюдения включали:

- Фенологические наблюдения, фиксация основных фаз развития растений;
- Оценку состояния растений в процессе их вегетации: продолжительность вегетационного периода от появления всходов до фазы колошения и полной спелости зерна;
- Оценка устойчивость к полеганию (по 10-балльной системе);
- Камеральный анализ структуры урожая - не менее 25 растений.

2.2.2 Программа гибридизации 2016 года

Программа гибридизации включала десять иракских сортов (девять сортов мягкой пшеницы и одного твёрдой) в качестве отцовских форм и четырнадцать генотипов АЦПГ *T.aestivum* L. в качестве материнских форм. В 2016 году в результате гибридизации были созданы двадцать гибридных комбинаций (табл.2).

Таблица 2 – Программа гибридизации 2016 года

№ гибридной комбинации	Гибридная комбинация
Гибрид № 1	Secale cereale (32) × Фатих
Гибрид № 2	Secale cereale (32) × Сабербег
Гибрид № 3	Secale cereale (37) × Фатих
Гибрид № 4	Secale cereale (37) × Сабербег
Гибрид № 5	(Secale cereale (38) ×Заря) × Ибаа-99
Гибрид № 6	Secale cereale (42) × Шам-6
Гибрид № 7	Secale cereale (43) × Аль-Рашид
Гибрид № 8	Secale cereale (44) × Фарах
Гибрид № 9	Secale cereale (46) × Шам-6

Гибрид № 10	Aegilops ovata (48) × Ирак
Гибрид № 11	Aegilops ovata (50) × Ирак
Гибрид №12	Aegilops ovata (50)× Ибаа-95
Гибрид № 13	T. timopheevii (25) × Сабербег
Гибрид № 14	T. timopheevii (3) × Ирак
Гибрид № 15	Secale cereale (20)× Ибаа-99
Гибрид № 16	Secale cereale (20)× Абигариб-3
Гибрид № 17	Secale cereale (20) × Сабербег
Гибрид № 18	(Secale cereale ×Заря) (23)× Максибак
Гибрид № 19	(Secale cereale ×Заря) (26) × Сабербег
Гибрид № 20	Triticum timopheevii (25) × Фатих

Полученные гибридные семена в 2016 году были высеяны в Ираке 12.11.2016 года для создания гибридов F_1. 10.05.2017 года убрали гибриды первого поколения и 15.05.2017 гибриды высеяны в условиях московского региона для создания гибридов второго поколения, 27.08.2017 года осуществлена уборка гибридов второго поколения.

2.2.3 Лабораторный анализ структуры урожая растений

Определение элементов структуры урожая растений и анализ элементов продуктивности проводили по общепринятым методикам с определением следующих показателей:

- высота растений (см);
- длина междоузлий (см);
- длина главного колоса (см);
- количество колосков в главном колосе (шт.);
- количество зерен в главном колосе (шт.);
- масса зерен с главного колоса (г);
- масса 1000 семян (г).

2.2.4 Морфобиологическая идентификация генотипов растений

Морфобиологическая идентификация включала изучение:

1. ***Биологических особенностей*** - быстрота роста от всходов до колошения и от колошения до полного созревания; фенология – продолжительность различных периодов вегетации; степень устойчивости к полеганию. Идентификацию проводили согласно Классификатора рода *Triticum* L., составленного М.М. Якубцинером, А.А.Филатенко и др. в 1977 году.

2. ***Хозяйственно-важных признаков*** - определение продуктивности колоса и других элементов продуктивности в соответствии с общепринятыми методиками (масса 1000 семян и др.).

3. ***Изучение микроструктуры зерновок*** в связи с аллелями твердозерности - микроструктурный анализ (электронная микроскопия) проводили на поперечных сколах зерновок (средняя часть зерновок). Исследование проводили в ЦКП (НОЦ) РУДН на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM – 6490LV при 30kV, детекторе SEM, размере электронного пучка 30, в высоком вакууме. Пробы покрывались слоем платины.

2.2.5 Методика проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР)

Выделение ДНК

<u>Методика проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР)</u>

Выделение ДНК осуществлялось CTAB-методом приведенным ниже:

1) поместить в эппендорфы молодые проростки;
2) добавить 200 μl CTAB, предварительно разогретого до 65°C;
3) растереть содержимое пестиком;
4) добавить 250 μl 2×CTAB и 450 μl H_2O ;
5) перемешивать переворачиванием 30 раз;
6) поставить в водяную баню на 65°C с качалкой на 80 на 1,5-2 часа при периодическом переворачивании пробирок вручную;
7) охладить до комнатной температуры;

8) добавить 600 *µl* хлороформ-изоамила (24:1) (до крышки);
9) перемешивать переворачиванием 30 минут, пока водная фракция не станет молочно-белой;
10) открутить 10 минут на 3 000 *rpm;*
11) отобрать надосадочную жидкость в чистую;
12) открутить 10 минут на 3 000 *rpm*;
13) перенести водную фракцию в чистую пробирку, оставив мусор на дне;
14) добавить 700 *µl* изопропанола (2/3 объёма);
15) перемешивать переворачиванием 30 раз;
16) открутить 15 минут на 13 400 *rpm*;
17) изопропанол слить;
18) добавить 70% этанол 100 *µl;*
19) открутить 10 минут на 13 400 *rpm*;
20) этанол слить;
21) повторить пп. 18-20;
22) сушить;
23) добавить 15 *µl* ТЕ буфера.

2.2.6 Проведение полимеразной цепной реакции (ПЦР)

Наличие локуса высокомолекулярного глютенина с комбинацией субъединиц 5+10 или 2+12 определялось с помощью праймеров: *Dx5F, DxF, DxR.*

Состав реакционной смеси при проведении ПЦР (приведены финальные концентрации реактивов) на 25 µl:

Буфер	1x
dNTP	0.*2 mM*
$MgCl_2$	1,5 *mM*
Dx_F праймер	0.3 *µM*
Dx5_F праймер	0.1 *µM*

Dx_R праймер	0.4 *μM*
ДНК	50-100 нг
Tag-полимераза	1 *unit*

Программа для амплификации:

начальная денатурация: 95 ^{o}C, 5 мин;

32 цикла: Денатурация: 95 ^{o}C, 30 сек;

отжиг праймеров: 65 ^{o}C, 30 сек;

элонгация: 72 ^{o}C, 2 мин;

конечная элонгация: 72 ^{o}C, 7 мин;

хранение: 4 ^{o}C.

Детекция результатов проводилась в 2% агарозном геле в *1xTBE* буфере.

2.2.7 Основные критерии количества и качества клейковины

Определение содержания сырой клейковины в муке из мягкой пшеницы проводилось механизированным способом согласно ГОСТ Р 52189-2003, используемым при анализе зерна источника (Мука пшеничная. Общие технические условия). Показатели качества пшеничной хлебопекарной муки.

Градация по клейковине (массовая доля сырой клейковины из муки, %,):

Сорт хлебопекарной муки:

Экстра – не менее 28,0%;

Высший – не менее 28,0%;

Крупчатка – не менее 30%;

Первый – не менее 30%;

Второй – не менее 25,0%;

Обойная – не менее 20%.

При этом качество клейковины ИДК должно быть не ниже второй группы (Классификационные нормы, используемые Центральной лабораторией Госкомиссии по сортоиспытанию с/х культур для характеристики сортов пшеницы по хлебопекарным качествам).

Сильные пшеницы:

отличный улучшитель - не менее 34,0 %,

хороший улучшитель - не менее 32,0 %,

удовлетворительный улучшитель - не менее 30,0%.

При этом качество клейковины (ИДК) 45 - 75 ед.шк.

Ценные пшеницы - не менее 27,0 %, ИДК 45 45 - 85 ед.шк.,

Пшеницы филлеры:

хороший - не менее 25,0 %, ИДК 35 - 90 ед.шк.,

удовлетворительный - не менее 23,0%, ИДК 20-100 ед.шк,

Слабые пшеницы - не менее 18,0 %, ИДК 0-120 ед.шк.

Оценка «силы» муки на основании показателя набухания (навеска муки 0,5 г) проводилась путем оценки седиментационного осадка (мл) при определенной крупности помола (сито шелковое № 43) [161]:

очень сильная – более 60 мл;

сильная 60-40 мл;

средняя 40-20 мл;

слабая – менее 20 мл.

Показатель седиментации муки определялся по методике лаборатории технологии зерна НИИСХ ЦРНЗ.

Определение истинного гетерозиса у гибридов F_1**:**

$$\text{Гетерозис}\,\% = \frac{F1 - HP}{HP} \times 100$$

Математическая обработка полученных экспериментальных результатов проводилась с использованием «Статистического пакета анализа данных в *MS Excel* 2010».

2.3 Агроклиматические условия проведения исследований

2015 год. Погодно-климатические условия вегетационного периода 2015 года были благоприятными для роста и развития растений яровой пшеницы (табл. 3, рис.1). В частности, весь май месяц, и во второй и третьей

декаде июня было отмечено значительное превышение количества осадков по сравнению со среднемноголетними данными.

В первой декаде мая количество выпавших осадков составило 18,2 мм, что выше средне-многолетних данных за этот период (17,0 мм) на 1,2 мм. Во второй декаде мая количество выпавших осадков составило 50,0 мм, это выше средне-многолетних данных за этот период (18,0 мм) на 32,0 мм. В третьей декаде мая количество выпавших осадков составило 35,7 мм, средне-многолетние данные за этот период составили 20,0 мм, а превышение выпавших осадков составило 15,7 мм.

Таблица 3 - Показатели влажности за весенне-летний период 2015 года (Метеорологическая обсерватория имени В.А. Михельсона)

Месяц	апрель			май			июнь			июль			август		
	декада			декада			декада			декада			декада		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Сумма осадков по декадам 2015 год (мм)	20,4	11,2	11,2	18,2	50,0	35,7	0,7	55,4	36,8	29,4	19,8	69,0	1,1	11,6	5,2
Средние многолетние осадки (мм)	12,0	13,0	15,0	17,0	18,0	20,0	22,0	23,0	25,0	28,0	29,0	27.0	26,0	25,0	26,0

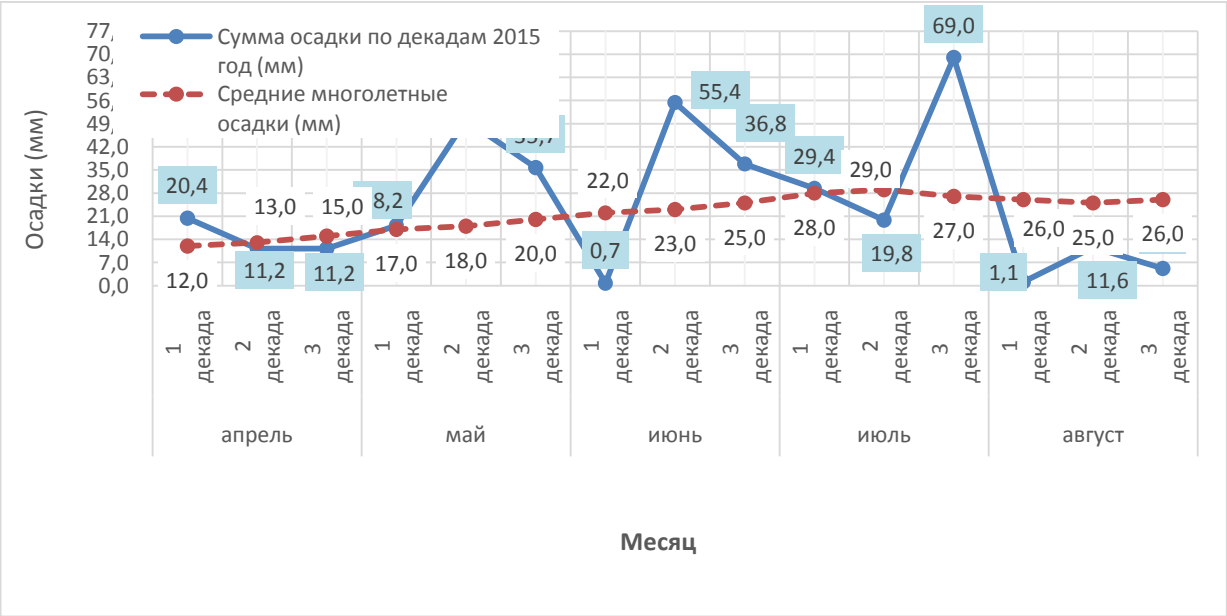


Рисунок 1 - Показатели влажности за весенне-летний период 2015 года

В первой декаде июня количество выпавших осадков составило 0,7 мм, что на 21,3 мм ниже средне-многолетних данных (22,0 мм). Во второй декаде июня количество выпавших осадков составило 55,4 мм, это выше средне-многолетних данных за этот период (23,0 мм) на 32,4 мм. В третьей декаде июня количество выпавших осадков составило 36,8 мм, что выше средне-многолетних данных за этот период (25,0 мм) на 11,8 мм.

Температурный режим в первой декаде мая составил 11,9 °С, что превышает средне-многолетний уровень (10,0 °С), на 1,9 °С. Во второй декаде мая температурный режим составил 12,3 °С, что соответствует средне-многолетнему уровню (12,0 °С). В третьей декаде мая средняя температура была 18,4 °С, и превысила средне-многолетний уровень (13,5 °С) на 4,9 °С (табл.4 и рис.2).

Эти условия определили возможность хорошего развития растений пшеницы в фазу выход в трубку – стеблевание и дальнейшее сохранение этого уровня развития в июне месяце из-за большого количества осадков, выпавших в третьей декаде мая, а также во второй и третьей декаде июня и значительно превысивших средне-многолетние данные. В этот период температурный режим в июне месяце также был благоприятен, т.к. он практически лишь незначительно (не выше 3,4 °С) превышал средне-многолетние данные.

Колошение было отмечено у разных генотипов в период с 19 по 26 июня.

Таблица 4 - Показатели температуры за весенне-летний период 2015 года (Метеорологическая обсерватория имени В.А. Михельсона)

Месяц	**Апрель**			**Май**			**Июнь**			**июль**			**Август**		
	1 декада	2 декада	3 декада	1 декада	2 декада	3 декада	1 декада	2 декада	3 декада	1 декада	2 декада	3 декада	1 декада	2 декада	3 декада
Сред. Т° по декадам 2015 год (°С)	3,14	5,5	9,9	11,9	12,3	18,4	17,4	18,0	18,7	19,9	15,9	19,1	19,6	16,5	17,2
Средние многолетные температуры °С	2,0	4,0	7,5	10,0	12,0	13,5	14,0	16,5	17,5	17,6	18,0	17,7	17,4	16,5	15,0

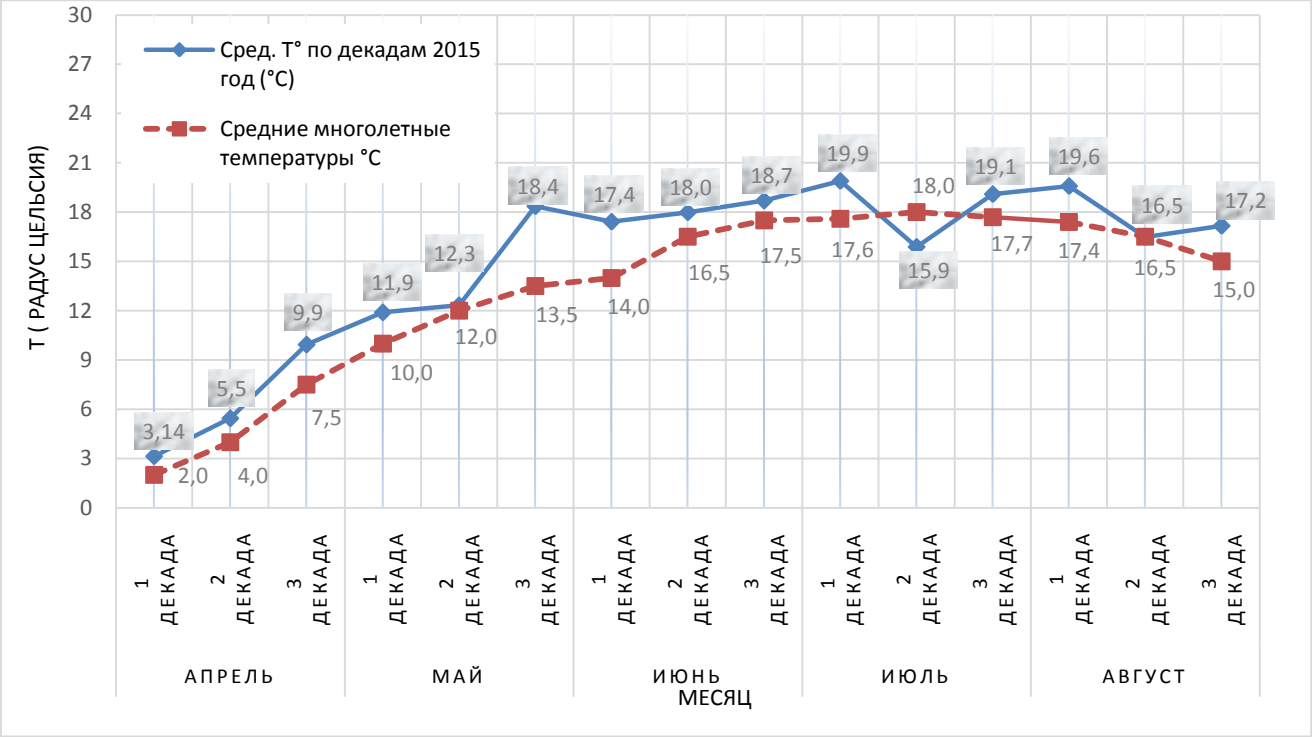


Рисунок 2 - Показатели температуры за весенне-летний период 2015 года

В июле месяце налив зерна проходил в благоприятных условиях: в первой декаде июля количество выпавших осадков составило 29,1 мм, что выше средне-многолетних данных за этот периода (28,0 мм) на 1,1 мм, а температура составила 19,9 °С и превысила средне-многолетний уровень (14,0 °С) на 5,9 °С. Во второй декаде июля количество выпавших осадков составило 19,8 мм, что ниже средне-многолетних данных за этот период (29,0 мм), на 9,2 мм, а температура составила 15,9 °С, что ниже средне-многолетнего уровеня (18 °С) на 2,1 °С. В третьей декаде июля количество выпавших осадков составило 69,0 мм, это выше средне-многолетних данных за этот период (27,0 мм) на 42,0 мм, а температура составила 19,1 °С, это выше средне-многолетнего уровня (17,7 °С) на 1,4 °С.

Эти условия благоприятны для налива зерна, несмотря на избыточное количество осадков за июль месяц.

2016 год в МСХА. Погодно-климатические условия вегетационного периода 2016 года были благоприятными для роста и развития растений яровой пшеницы (табл. 5, рис. 3). В частности, в мае месяце во второй и

третьей декаде было отмечено значительное превышение количества осадков по сравнению со средне-многолетними данными.

В первой декаде мая количество выпавших осадков составило 1,3 мм, что на 13,7мм ниже средне-многолетних данных (15мм). Во второй декаде мая количество выпавших осадков составило (20,2мм), это выше средне-многолетних данных за этот период (19 мм) на 1,2 мм. В третьей декаде мая количество выпавших осадков составило 33,7 мм, средне-многолетние данные за этот период составили 20,0 мм, а превышение выпавших осадков составило 13,7 мм.

Таблица 5 - Показатели влажности за весенне-летний период 2016 года (Метеорологическая обсерватория имени В.А. Михельсона)

Месяц	**Март**			**Апрель**			**Май**			**Июнь**			**Июль**			**Август**		
Декада	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Суммы Осадков (мм)	38.6	2.5	4.9	8.1	13.3	10.8	1.3	20.2	33.7	21.7	28.9	1.1	23.2	61.5	23.6	24.9	96.8	30.3
Осадки (мм) (Средние многолетние)	11	11	13	15	14	15	15	19	20	27	29	22	35	30	26	28	23	29

В первой декаде июня количество выпавших осадков составило 21,7мм, что на 5,3 мм ниже средне-многолетних данных (27 мм). Во второй декаде июня количество выпавших осадков составило 28,9мм, что на 0,1мм ниже средне-многолетних данных (29 мм). В третьей декаде июня количество выпавших осадков составило 1,1 мм, что на 20,9 мм ниже средне-многолетних данных (22 мм).

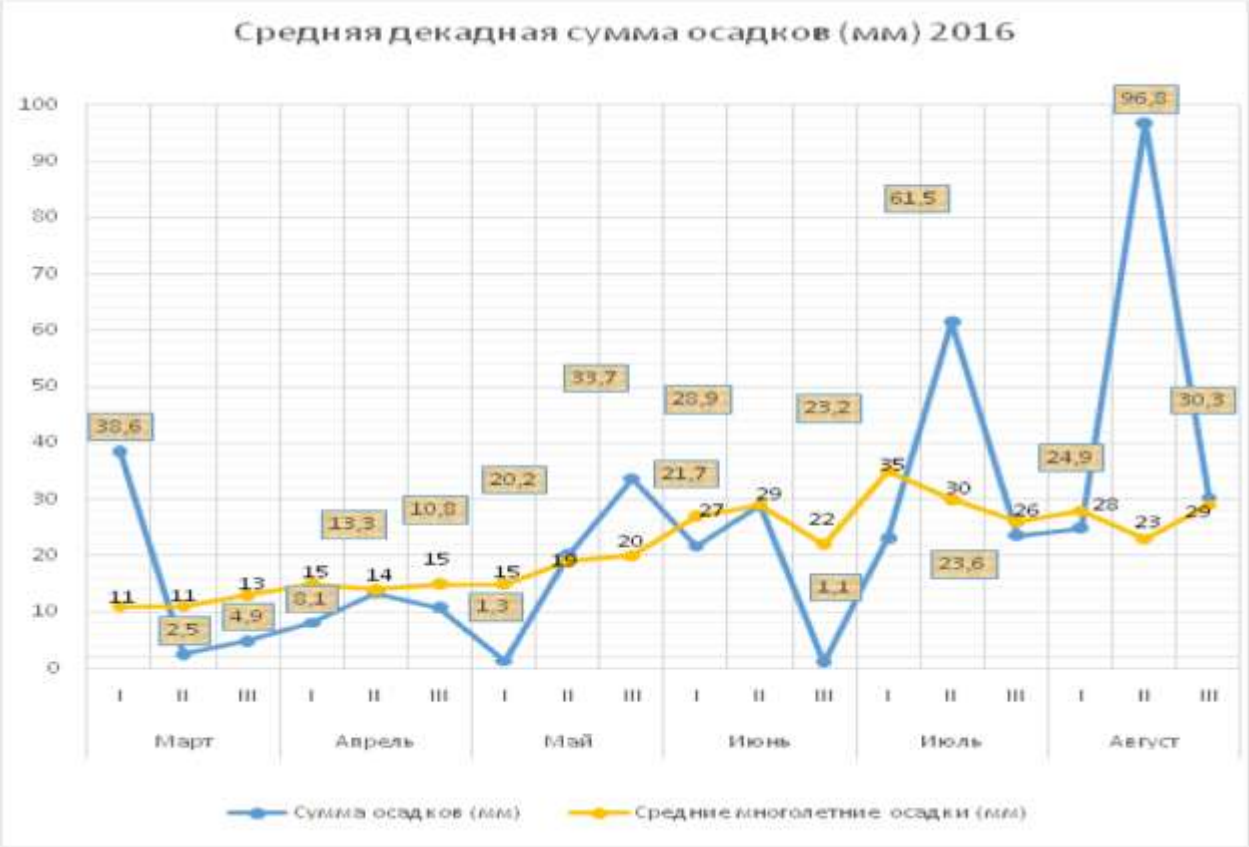


Рисунок 3 - Показатели влажности за весенне-летний период 2016 года

Температурный режим в первой декаде мая составил 14,7 °С, что превышает среднемноголетний уровень (11,9 °С), на 2,5 °С. Во второй декаде мая составил 12,8 °С, что на 0,3 °С. ниже средне-многолетний уровень (13,1°С), В третьей декаде мая средняя температура была 17,3 °С, и превысила средне-многолетний уровень (14,3 °С) на 3°С (табл. 6 и рис. 4).

Эти условия определили возможность хорошего развития растений пшеницы в фазу выход в трубку–стеблевание и дальнейшее сохранение этого уровня развития в июне месяце, из-за большого количества осадков, выпавших в третьей декаде мая, а также во второй и третьей декаде июня и значительно превысивших средне-многолетние данные.

Таблица 6 - Показатели температуры за весенне-летний период 2016 года (Метеорологическая обсерватория имени В.А. Михельсона)

Месяц	**Март**			**Апрель**			**Май**			**Июнь**			**Июль**			**Август**		
Декада	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Средняя Температура (С°)	1.4	-0.3	0.7	6.2	8.5	10.2	14.7	12.8	17.3	13.6	18.4	22.6	19.2	21.6	21.9	21.6	17.9	16.0
Средняя многолетняя температура	-4.5	-2.6	0.5	3.6	5.7	8.3	11.9	13.1	14.3	15.9	16.5	17.8	18.0	18.6	18.3	18.3	16.6	15.3

Рисунок 4 - Показатели температуры за весенне-летний период 2015 года

В июле месяце налив зерна проходил в благоприятных условиях: в первой декаде июля количество выпавших осадков составило 23,2 мм, что ниже средне-многолетних данных за этот периода (35 мм) на 11,8 мм, а температура составила 19,2 °С и превысила среднемноголетний уровень (18,0 °С) на 1,2°С. Во второй декаде июля количество выпавших осадков

составило 61,5 мм, что выше средне-многолетних данных за этот период (30 мм), на 31,5 мм, а температура составила 21,6°С, что выше средне-многолетнего уровеня (18,6 °С) на 3 °С. В третьей декаде июля количество выпавших осадков составило 23,6 мм, это ниже средне-многолетних данных за этот период (26 мм) на 2,4 мм, а температура составила 21,9 °С, это выше средне-многолетнего уровня (18,3 °С) на 3,6 °С.

2017 год в МСХА. Погодно-климатические условия вегетационного периода 2017 года были благоприятными для роста и развития растений яровой пшеницы (табл. 7, рис. 5). В частности, в мае месяце в первой и во второй декаде и третьей декаде июня было отмечено значительное превышение количества осадков по сравнению со среднемноголетними данными **.**В первой декаде мая количество выпавших осадков составило 37,2 мм, что выше среднемноголетних данных за этот периода (15 мм) на 22,2 мм, а температура составила 9,9 °С, что ниже среднемноголетнего уровня (11,9 °С) на 2°С. Во второй декаде мая количество выпавших осадков составило 25,4 мм, что выше среднемноголетних данных за этот период (19 мм) на 6,4 мм, а температура составила 9,4°С, что ниже среднемноголетнего уровеня (13,1 °С) на 3,7 °С. В третьей декаде мая количество выпавших осадков составило 15,8 мм, это ниже среднемноголетних данных за этот период (20 мм) на 4,2 мм, а температура составила 13,6 °С, это ниже среднемноголетнего уровня (14,4 °С) на 0,8 °С **.**

Таблица 7 - Показатели влажности за весенне-летний период 2017 года (Метеорологическая обсерватория имени В.А. Михельсона)

Месяц	**Март**			**Апрель**			**Май**			**Июнь**			**Июль**			**Август**		
Декада	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Суммы Осадков (мм)	11.2	10	37.5	23	22.4	29.4	37.2	25.4	15.8	22	24.8	68.4	56	39.3	7.4	10.7	8.2	57.9
Осадки (мм) (Средние многолетние)	11	11	13	15	14	15	15	19	20	27	29	22	35	30	26	28	23	29

Рисунок 5 - Показатели температуры за весенне-летний период 2017 года

В первой декаде июня количество выпавших осадков составило 22 мм, что на 5 мм ниже среднемноголетних данных (27 мм). Во второй декаде июня количестьво выпавших осадков составило 24,8 мм, это ниже средне-многолетних данными за этот период (29 мм) на 4,2 мм. В третьей декаде июня количество выпавших осадков составило 68,4 мм, что выше средне-многолетних данных за этот период (22 мм) на 46,4 мм.

Температурный режим в первой декаде мая составил 9,9 °С, что ниже средне-многолетний уровень (11,9 °С), на 2 °С. Во второй декаде мая температурный режим составил 9,4°С, что ниже среднемноголетнему уровню (13,1°С), на 3,7°С. В третьей декаде мая средняя температура была 13,6 °С, что ниже среднемноголетнего уровня (14,3 °С) на 0,7 °С, (табл. 8 и рис. 6).

Таблица 8 - Показатели температуры за весенне-летний период 2017 года (Метеорологическая обсерватория имени В.А. Михельсона

Месяц	Март			Апрель			Май			Июнь			Июль			Август		
Декада	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Средняя Температура (Т°)	2.7	3.2	1.7	5.8	2.7	7.6	9.9	9.4	13.6	12.4	15.2	15.4	15	18.4	20	19.9	20.9	16.0
Температура (Средние многолетние)	-4.5	-2.6	0.5	3.6	5.7	8.3	11.9	13.1	14.3	15.9	16.5	17.8	18.0	18.6	18.3	18.3	16.6	15.3

Рисунок 6 - Показатели температуры за весенне-летний период 2015 года

В первой декаде июля количество выпавших осадков составило 56 мм, что выше среднемноголетних данных за этот периода (35 мм) на 21 мм, а температура составила 15°С и превысила среднемноголетний уровень (18,0 °С) на 3°С.Во второй декаде июля количество выпавших осадков составило 39,3 мм, что выше среднемноголетних данных за этот период (30 мм), на 9,3 мм, а температура составила 18,4°С, что ниже среднемноголетнего уровеня

(18,6 °С) на 0,2 °С. В третьей декаде июля количество выпавших осадков составило 7,4 мм, это ниже среднемноголетних данных за этот период (26 мм) на 18,6 мм, а температура составила 20 °С, это выше средне-многолетнего уровня (18,3 °С) на 1,7 °С.

2016 года в условиях Ирака. Погодно-климатические условия вегетационного периода 2016 года были благоприятными для роста и развития растений яровой пшеницы (табл.9, рис.7). В частности, весь январь и февраль месяц, было отмечено значительное превышение количества осадков по сравнению со средне-многолетними данными.

В январе количество выпавших осадков составило (35,9 мм), что выше средне-многолетних данных за этот период (18,8 мм) на 17,1 мм. и в феврале количество выпавших осадков составило 33,8 мм, что выше средне-многолетних данных за этот период (18,1) на 15,7мм.

В марте количество выпавших осадков составило 20,5 мм, что на12,6 мм ниже среднемноголетних данных (33,1 мм).

Таблица 9 - Показатели влажности за январь и февраль 2016 года года в условиях Республики Ирак (Ирак. Метеорологическая обсерватория)

Месяц	**Октябрь**	**Ноябрь**	**Декабрь**	**Январь**	**Февраль**	**Март**	**Апрель**	**Май**
Суммы Осадков (мм)	0	0,1	16,8	35,9	33,8	20,5	18,4	2,3
Осадки (мм)(Средние многолетние)	1,1	4,3	20	18,8	18,1	33,1	37,3	5,6

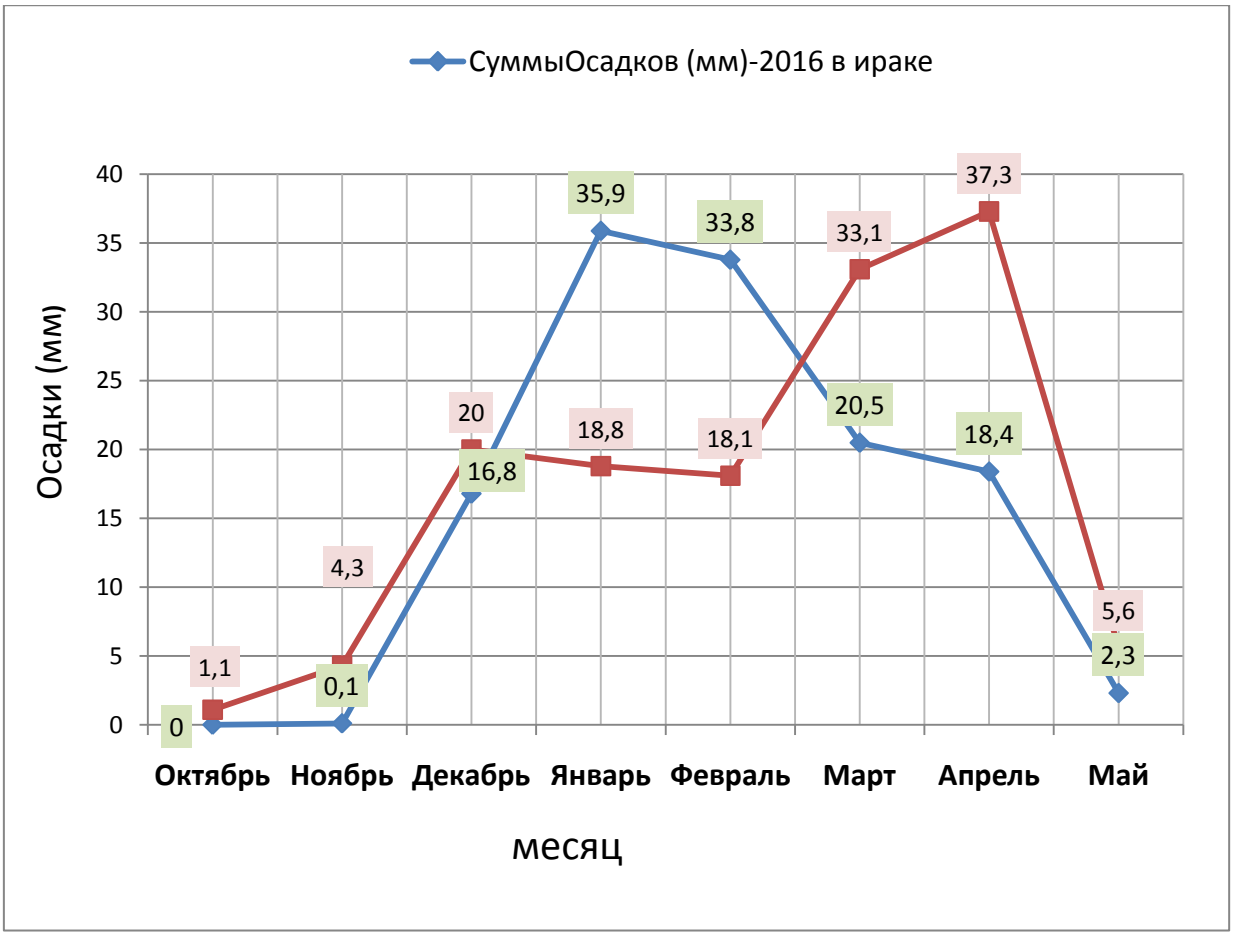


Рисунок 7 - Показатели осадков за январь и февраль 2016 года.

Температурный режим в январе составил 15,7 °С, что превышает среднемноголетний уровень (11,6 °С), на 4,1 °С (табл. 10 и рис. 8).

Эти условия определили возможность хорошего развития растений пшеницы в фазу выход в трубку – стеблевание и дальнейшее сохранение этого уровня развития в феврале месяце, из-за большого количества осадков. В этот период температурный режим в феврале месяце также был благоприятен, т.к. он практически лишь незначительно (не выше 2,2 °С) превышал среднемноголетние данные.

Таблица 10 - Показатели температуры за январь и февраль 2016 года в условия республика Ирак (Ирак. Метеорологическая обсерватория)

Месяц	**Октябрь**	**Ноябрь**	**Декабрь**	**Январь**	**Февраль**	**Март**	**Апрель**	**Май**
СредняяТемпе ратура(С°)	27,9	17,9	11,8	15,7	18,7	20	25,7	30,7
Средняя многолетняя температура	11,8	14,4	10,7	11,6	16,5	9,4	11,6	18

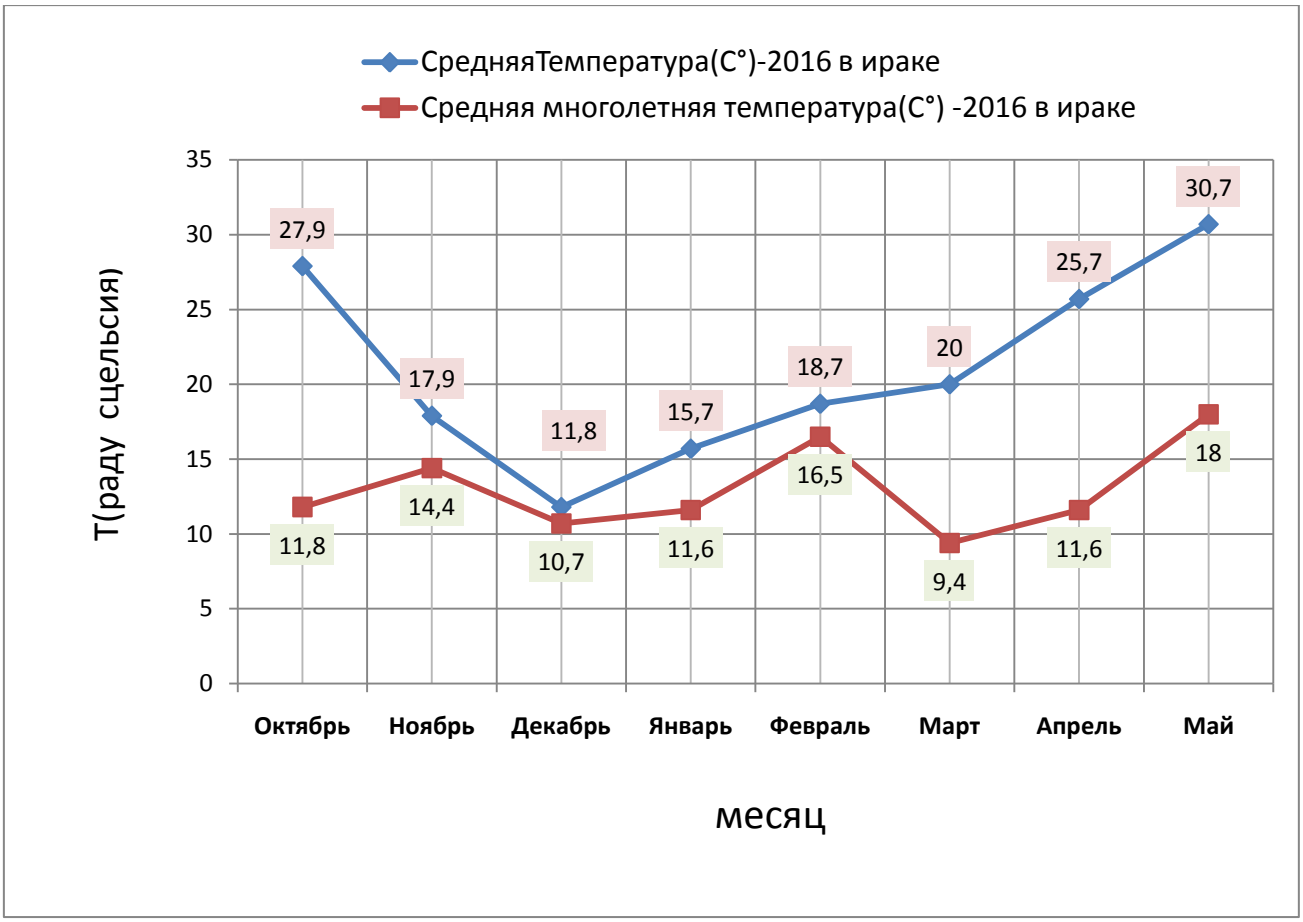


Рисунок 8 - Показатели температуры за январь и февраль 2016 года

В февраль месяце налив зерна проходил в благоприятных условиях: в февраль количество выпавших осадков составило 33,8 мм, что выше средне-многолетних данных за этот периода (18,1 мм) на 15,7 мм, а температура составила 18,7°С и превысила среднемноголетний уровень (16,5°С) на 2,2 °С. Эти условия благоприятны для налива зерна, несмотря на избыточное количество осадков за февраль месяц.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Фенотипический характер проявления количественных и качественных характеристик современных иракских сортов, используемых в качестве отцовских форм–опылителей в зависимости от специфики внутренней(генотипической) и внешней среды.

3.1.1 Особенности аллельного состава генов, связанных с хлебопекарными качествами клейковины современных сортообразцов пшеницы из Ирака

Главные аспекты белковой проблемы – это состояние и качество белков как структурной основы клейковины, формирующей важнейшие технологические свойства муки. Хлебопекарные качества муки зависят от белково-протеиназного и углеводно-амилазного комплексов.

Белково-протеиназный комплекс включает белки муки, протеолитические ферменты, гидролизующие их, а также активаторы и ингибиторы протеолиза. Состояние комплекса является основным фактором, обусловливающим «силу» муки. О нем судят по количеству и качеству клейковины и структурно-механическим свойствам теста Белки принято делить на четыре фракции по способности растворяться в различных растворителях (по Осборну): солерастворимые – глобулины (9,4%), водорастворимые – альбумины (16,2%), спирторастворимые – проламины (у пшеницы – глиадины) (34,2%) и щелочерастворимые – глютелины (у пшеницы – глютенины) (37,6%). Цифры по фракционному составу приведены для хлебопекарной муки высшего сорта. Альбумины и глобулины играют важную роль в процессе роста растений [175]. Главную же технологическую роль в хлебопекарном производстве имеют водонерастворимые фракции белка, так называемые, запасные белки — глиадины и глютенины. Именно эти фракции формируют клейковину при замесе теста. Глютенин является основой, а глиадин — ее склеивающим

началом. Анализ закономерностей генетически обусловленной изменчивости этих белков имеет важное значение для создания сортов с высоким качеством зерна [32,21,170,31].

Значительное влияние на хлебопекарные качества пшеницы оказывают глютенины, поскольку они определяют эластичность клейковины, при этом наибольшее значение имеет состав высокомолекулярной фракции этих белков. Таким образом, композиция глютенина, в особенности высокомолекулярной фракции, определяет силу клейковины, ее эластичность и упругость.

В связи с этим цель нашей работы заключалась в анализе аллельных вариантов белков, влияющих на хлебопекарный комплекс коллекционных сорто-образцов пшеницы из Ирака, и оценка их как генетических источников для использования в селекции на качество зерна. Поскольку данные сорта были изучены в условиях Нечерноземной зоны России, некоторые отобранные сортообразцы могут быть использованы в гибридизации в процессе селекции на качество в условиях Нечерноземной зоны РФ.

Известно, что фракция высокомолекулярных глютенинов оказывает наибольшее влияние на хлебопекарные качества зерна. В нашей работе использовалась балльная оценка этих качеств клейковины, определяемых аллелями Glu [150]. Ранее исследователями была выявлена взаимосвязь между присутствием определенных субъединиц высокомолекулярных глютенинов и силой теста, измеряемой SDS-седиментацией объема теста [150]. Основываясь на этом, была разработана балльная оценка каждого аллельного состояния высокомолекулярных глютенинов [169].

Чем выше балл присваивался тому или иному аллелю, тем более существенное влияние он оказывал на хлебопекарные качества (табл.11). Соответственно самые высокие хлебопекарные качества соответствуют наибольшей величине (4 балла – при наличии субъединиц HMW 5+10).

Таким образом, с помощью данной классификации можно оценить хлебопекарные свойства сорта пшеницы путем сложения трех аллелей

экпресирующихся в его генотипе. Однако данная оценка говорит лишь о потенциальных качествах сорта, поскольку хлебопекарные свойства во многом зависят также и от условий окружающей среды, агротехники, степени повреждения зерна клопом-черепашкой и от ряда других факторов.

Таблица 11 - Бальная оценка хлебопекарных качеств, пределяемых аллелями *Glu-1* (http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/gluten/index.htm)

Балл	**Хромосома, аллель**			**Балл**	**Хромосома, аллель**			**Балл**	**Хромосома, аллель**		
	1A	*1B*	*1D*		*1A*	*1B*	*1D*		1A	1B	1D
4	-	-	5+10	3	-	7+8	-	1	*null*	-	-
3	1	-	-	3	-	13+16	-	1	-	7	-
3	2*	-	-	2	-	7+9	-	1	-	6+8	-
3	-	17+18	-	2	-	-	2+12	1	-	20	-

Как можно видеть, наивысший балл 4 соответствует аллелю, экспрессирующему субъединицы 5+10. Поэтому основным белковым маркером для хлебопекарных качеств пшеницы является пара высокомолекулярных глютенинов – Dx-5+Dy-10 в локусе Glu-D1, тогда как альтернативную комбинацию Dx2+Dy12 обычно связывают с низким качеством клейковины [69,161,116].

Улучшение качества клейковины, связанное с присутствием комбинации субъединиц высокомолекулярного глютенина 5+10, обусловлено, в основном, присутствием дополнительного остатка цистеина в Dx-5-субъединице по сравнению с Dx-2-субъединицей. Цистеин, по сравнению с другими аминокислотами, способствует формированию большего числа дисульфидных связей, что способствует формированию полимеров с большим количеством разветвлений и количеством взаимосвязей. В зависимости от аллельного состояния генов, влияющих на хлебопекарные качества, сорто-образцы из Ирака были объединены в три группы (табл. 2-4).

Из 13 тринадцати изученных сортообразцов восемь имели аллельное состояние GluD1 5+10. Сорта Аль-муруж, Шам-6, Тахади и Сабербег характеризовались генотипом 2+12. Группа 5+10 оказывает существенное влияние на время замеса теста, его прочность и значение SDS-седиментации по сравнению с субъединицей 2+12 [136,135]. У различных генотипов пшеницы выделяют 3-5 субъединиц высокомолекулярных глютенинов. Аллельные варианты GluA1a и GluA1b, кодирующие субъединицы 1 и 2* соответственно, оказывают положительное влияние на хлебопекарные качества (3 балла), нуль-аллель имеет оценку 1 балл [150, 156].

Таблица 12 - Содержание и качество клейковины в зерне сорто-образцов пшеницы из Ирака с аллельным состоянием Glu-D1 5+10 и субъединицей Glu-A1 - 2*

Показатели количества икачества клейковины,урожай, 2015		**Сорта**				
		Фатих*	**Тамуз-3***	**Абигариб-3***	**Ирак***	**Максиба ***
		3	7	8	9	12
Хромосома, аллель	A1	2*	2*	2*	2*	2*
	B1	-	-	-	-	-
	D1	5+10	5+10	5+10	5+10	5+10
Содержание клейковины %	сырой	35,3	33,5	34,4	31,5	32,2
	сухой	11,3	11,0	11,0	10,2	9,9
ИДК, ед.шк.		86,5	79,3	90,6	84,0	90,3
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 78-102	II 78-102	II 78-102	II 78-102	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		первый сорт>30 %	первый сорт>30%	первый сорт>30%	первый сорт>30%	первый сорт>30 %
Ценная	по кол-ву	отл. улучш	хор. улучш	отл. улучш	удв. улучш.	хор. улучш
	по кач-ву	хор. филлер	ценная	удв. филлер	ценная	хор. филлер
	в целом	хор. филлер	ценная	удв. филлер	ценная	хор. филлер
Седиментация,мл		36	42	37	32	30
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Средняя 40-20	Сильная 60-40	Средняя 40-20	Средняя 40-20	Средняя 40-20

*мягкая пшеница

Первая группа включала сорта (табл.12), генотип которых содержит

аллельный вариант высокомолекулярных глютенинов 5+10 – Dx-5 + Dy-10 в локусе Glu-D1, а также субъединицу 2* в локусе Glu-A1.

Сорта в этой группе отличаются высоким содержанием клейковины (от 31,5% до 35,3%), характерным для сильных сортов пшеницы, а качество клейковины у всех пяти сортов (по результатам ИДК) – лишь II-ой группы. Общая хлебопекарная оценка: к категории ценных сортов отнесены два сорта – Тамуз-3 и Ирак, к категории хороших филлеров – два сорта - Фатих и Максиба и один сорт Абигариб-3 – удовлетворительный филлер.

Вторая группа (табл. 13) включала сорта, сочетающие вариант Glu-D1 5+10 и субъединицу 1 в локусе Glu-A1.

Таблица 13 - Содержание и качество клейковины в зерне сортообразцов пшеницы из Ирака с аллельным состоянием Glu-D1 5+10 и субъединицей Glu-A1 - 1

Показатели количества и качества клейковины,урожай,2015		**Сорта**		
		Аль-Рашид*	**Ибаа-99***	**Ибаа-95***
		4	6	10
Хромосома, аллель	A1	1	1	1
	B1	-	-	-
	D1	5+10	5+10	5+10
Содержание Клейковины%	сырой	28,6	22,1	25,6
	сухой	7,6	8,4	8,3
ИДК, ед.шк.		68,4	48,4	80,6
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	I 43-77	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		Высший сорт>28%	не ниже второго	не ниже второго
Ценная	по кол-ву	ценная	слабая	хор. филлер
	по кач-ву	сильн.	сильн.	ценная
	в целом	ценная	слабая	хор. филлер
Седиментация,мл		23	30	30
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Средняя 20-40	Средняя 20-40	Средняя 20-40

Качественная характеристика клейковины (по ИДК) у сортообразцов второй группы следующая: два сорта (Аль-Рашид и Ибаа-99 отнесены к I-ой группе качества, тогда как третий сорт Ибаа-95 – ко II-ой группе качества.

Общая оценка сортов этой группы по количеству и качеству клейковины: сорт Аль-Рашид – ценный сорт; Ибаа-95 – хороший филлер, а третий сорт этой группы (Ибаа-99) имеет характеристики слабого сорта пшеницы.

К третьей группе отнесены сорта с альтернативной комбинацией аллелей Dx2 + Dy-12, которую обычно связывают с низким качеством клейковины (табл. 14).

Таблица 14 - Содержание и качество клейковины в зерне сорто-образцов пшеницы из Ирака с аллельным состоянием Glu-D1 2+12

Показатели количества и качества клейковины,урожай 2015		**Сорта**				
		Фарах**	**Аль-муруж***	**Шам-6***	**Тахади***	**Сабербег***
		1	2	5	11	13
Хромосома, аллель	A1	1	расщ	расщ	2*	2*
	B1	-	-	-	-	-
	D1	2+12	2+12	2+12	2+12	2+12
Содержание клейковины%	сырой	12,0	32,0	33,4	25,5	52,0
	сухой	2,0	10,6	10,9	8,7	17,2
ИДК, ед.шк.		35,9	91	91,9	56,1	103,4
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 20 -100	II 78-102	II 78-102	I 43-77	III
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		не соотв.	первый сорт>30%	первый сорт>30%	не ниже второго	не соотв.
Ценная	по кол-ву	не соотв.	хор.улучш	хор.улучш	хор. филлер	отл. улучш
	по кач-ву	хор. Филлер	удв. филлер	удв. филлер	сильн	слабая
	в целом	не соотв	удв. филлер	удв. филлер	хор. филлер	слабая
Седиментация,мл		25	40	32	32	53
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Средняя 20-40	Сильная 40-60	Средняя 40-20	Средняя 40-20	Сильная 40-60

*мягкая пшеница
**твёрдая пшеница

В соответствии с характеристикой аллельного состояния Glu-D1 2+12 к третьей группе отнесены пять сортов. В том числе, в эту группу включен единственный сорт твердой пшеницы Фарах с низким содержанием сырой клейковины – всего лишь 12,0%, качественные характеристики которого соответствуют второй группе. Особенностью двух мягких сортов этой

группы (Аль-муруж, Шам-6) является высокое содержание клейковины (32,0% и 33,4%), а общая оценка качества – удовлетворительный филлер.

Два других сорта этой группы (Тахади и Сабербег) представляют пример контрастного соотношения величины содержания клейковины и ее качества. В частности, очень высокое содержание клейковины у сорта Сабербег (52,0%) сочетается с ее низким качеством (ИДК), характерным для слабых сортов пшеницы. Содержание клейковины у второго сорта - Тахади в два раза ниже (25,5%), однако качественные характеристики клейковины относятся к категории сильных сортов. На основе скрининга аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины, с учетом результатов анализа содержания и качества клейковины в зерне сортообразцов из Ирака проведен отбор для использования их в качестве доноров ценных признаков в целевой селекции пшеницы на качество.

Сортообразцы, отобранные на основании качественных и других признаков, были использованы как компонент гибридизации с генотипами аллоцитоплазматической яровой пшеницы, взятыми в качестве материнской формы как доноры чужеродной цитоплазмы. Среди них, в частности, - оригинальные генотипы вакси-пшеницы (Waxy-wheats) на цитоплазме *Secale cereale* L.

Итак, проведен анализ и отбор сорто-образцов пшеницы из Ирака с целью использования их в качестве доноров ценных признаков в целевой селекции пшеницы на качество, на основе скрининга аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины. Образцы современных иракских сортов мягкой пшеницы отличаются значительным разнообразием по содержанию и качеству клейковины.

Наибольшую ценность представляют пять сортов, генотип которых содержит аллельный вариант высокомолекулярных глютенинов Glu-D1 5+10 и субъединицу Glu-A1 - 2* (Фатих, Тамуз-3, Абигариб-3, Ирак и Максибак). Содержание клейковины в зерне этих сортов – на уровне сильных сортов пшеницы (от 31,5% - Ирак до 35,3% - Фатих), при этом качество

клейковины - не ниже второй группы.

У двух сортов (Саберберг и Тахади) отмечено удивительное сочетание аллельного состояния Glu-D1 2+12 (которое обычно связывают с низким качеством клейковины), с субъединицей 2* для локуса Glu-A1, которая определяет возможность повышения качественных характеристик клейковины.

В частности, очень высокое содержание клейковины у сорта Сабербег (52,0%) сочетается с ее низким качеством (ИДК), характерным для слабых сортов пшеницы. Содержание клейковины у второго сорта - Тахади в два раза ниже (25,5%), однако качественные характеристики клейковины относятся к категории сильных сортов.

3.1.2 Специфика сочетания генов, связанных с качеством клейковины, с генами признака мягкозерность / твердозерность (Pina D1) у иракских сортов, различающихся количеством и качеством клейковины

Известно, что качество зерна и муки – комплексный признак, имеющий количественное проявление и определяемый различными генами.

Стекловидность вместе с твердозерностью характеризует силу связи крахмальных зерен с белковыми включениями в эндосперме зерновки и способствует получению высококачественной муки высших сортов.

Твердозерная пшеница дает муку высокого качества, главным образом благодаря высокому содержанию белка и хорошему качеству клейковины. Поэтому по структуре эндосперма сорта пшеницы классифицируются на твердозерные и мягкозерные. Сорта пшеницы с высокой твердозерностью при помоле дают большое количество высококачественных крупок для получения муки высших сортов в производстве высококачественных хлебобулочных изделий из дрожжевого теста, тогда как мучнистые сортп дают мягкую крахмалистую муку [15].

Твердозерность является условным показателем структурно-механических свойств зерна. Она отражает особенности измельчения зерна и связана со структурой и прочностью эндосперма. Эндосперм твердозерной пшеницы разрушается преимущественно по границам клеток, поэтому мука получается крупитчатой. При измельчении мягкозерной пшеницы разрушение эндосперма происходит непосредственно по внутреннему содержимому клеток. В результате частицы муки имеют неправильную форму, содержат много мелких фрагментов клеток и даже отдельных крахмальных гранул.

Твердозерность находится под контролем локуса Ha, который отвечает за текстуру эндосперма зерна и считается важным генетическим фактором, влияющим на качественные признаки зерна, при этом мягкозерность является доминантным признаком.

Твердозерность зерна, его хрупкость определяют пуроиндолины – особые пептиды, образуемые зерновыми культурами в зависимости от генетических характеристик сорта. Сорта мягкой пшеницы различаются уровнем синтеза пуроиндолинов, тогда как сорта твердой пшеницы не обладают способностью синтезировать эти пептиды.

Пуроиндолины определяют твердость (хрупкость) эндосперма зерновок. Высокий уровень реактивности пептидов Pin – величина, зависящая от давления, температуры, атмосферных условий и других факторов, больше, чем другие группы веществ, определяют реологические и хлебопекарные свойства, в частности, такое свойство, как твердозерность.

Изучение генетического разнообразия пуроиндолинов у сортов пшеницы имеет важное значение в селекции культуры на качество – на улучшение мукомольных, хлебопекарных и кондитерских свойств зерна.

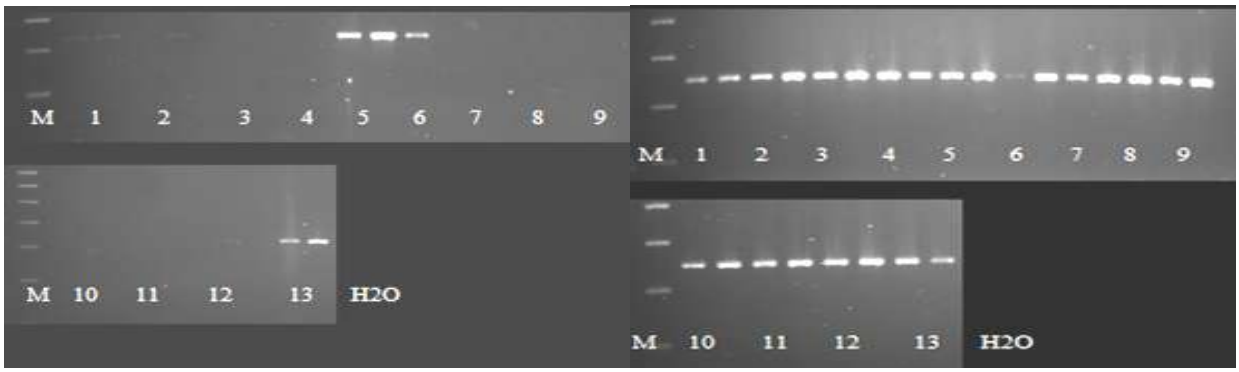
Текстура эндосперма зерна – важнейшая характеристика качества пшеницы. Все мягкие пшеницы высокого качества имеют твердозерную структуру эндосперма. В девяностых годах 20-го века было установлено, что белок friabilin, используемый в качестве маркера мягкозерности, состоит из

пуроиндолинов (puroindolines) и семейства белков мягкозерности (grainsoftnessproteinfamily, GSP-1) [121].

Пуроиндолины как поверхностно активные белки взаимодействуют с липидами мембран крахмальных зерен, образуя прослойку между ними и белковым матриксом зерна, и тем самым предохраняют крахмальные зерна от разрушения при размоле [100].

В зерне пшеницы содержание пуроиндолинов составляет 0,07-0,10 % от сухого вещества. Они относят к классу альбуминов, но легко растворяются в воде только после высвобождения из прочного липидно-белкового комплекса мембран крахмальных зерен [85].

При разделении SDS-электрофорезом выявлены две изоформы этого белка с очень близкой электрофоретической подвижностью — пуроиндолин a (PINA) и пуроиндолин b (PINB). Гены, кодирующие каждый из этих белков, оказались полностью сцепленными между собой в хромосоме 5DS [68].



Pin a **Pin b**

Рисунок 9 – Электрофореграммы пуроиндолинов а и в сортообразцов:
1- Фарах, ***2***-Аль-Муруж, ***3***- Фатих, ***4***-Аль-Рашид, ***5***- Шам-6, ***6***-Ибаа-99, ***7***- Тамуз-3, ***8***- Абигариб-3, ***9***-Ирак, ***10***- Ибаа-95, ***11***-Тахади, ***12***- Максибак, ***13***- Сабербег

Совместная работа генов Pina и Pinb обеспечивает формирование мягкой или твердой текстуры эндосперма [100].

В наших исследованиях при использовании доминантного ПЦР маркера на аллельное состояние гена PinaD1 амплификация наблюдается только для аллеля дикого типа PinaD1a, идентифицированного у

сортообразцов Шам-6 и Сабербег. Амплификация не наблюдалась у девяти сортообразцов, несущих нуль-аллель (PinaD1b), связанный с твердозерностью. Образец Ибаа-99 был гетерогенен по признаку мягкозерность / твердозерность (рис.9).

Для идентификации аллеля PinbD1b был использован CAPS маркер, разработанный Дивашуком с коллегами [20]. В результате наших исследований у 12 сортообразцов мягкой пшеницы из Ирака идентифицирован аллельный вариант PinbD1a, у которого рестрикция отсутствовала.

Следует отметить, что информации об аллелях генов пуроиндолинов, присутствующих в российских сортах пшеницы, практически нет. В коллекции пшеницы ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И.Вавилова (ВИР) имеются образцы — источники аллелей дикого типа обоих генов пуроиндолинов, а также мутантных генов Pina-D1b, Pinb-D1b, Pinb-D1c, Pinb-D1d, Pinb-D1e и Pinb-D1g (преимущественно, селекционные сорта яровой и озимой мягкой пшеницы, поступившие в разное время из США и Канады) [46].

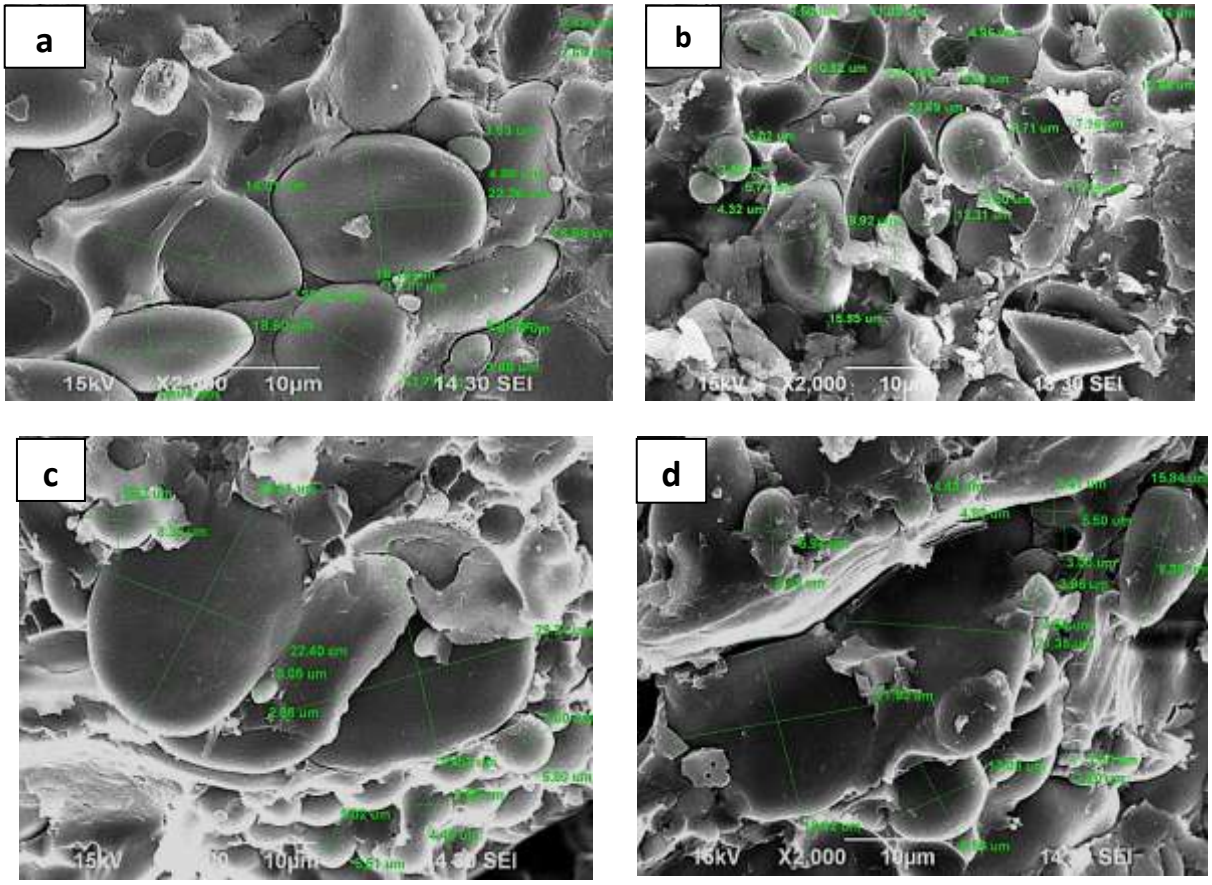
На основании изучения иракских сортов с использованием доминантного ПЦР-маркера для изучения аллельного состояния гена Pina-D1 значительный интерес представляют два сортообразца пшеницы мягкой – Сабербег и Шам-6, у которых отмечена амплификация по аллелю дикого типа Pina-D1a. Эти сортообразцы относятся к 3-ей группе изучаемых иракских сортов, выделенных на основании аллельного состава генов, связанных с низким уровнем качества клейковины (2+12). Оба выделенных сорта характеризуются высоким содержанием клейковины.

Среди всех из тринадцати изучаемых иракских сортов самое высокое содержание клейковины отмечено у сорта Сабербег – 52%, у второго сорта Шам-6 оно значительно ниже (33,4%), что также соответствует категории сильных сортов пшеницы.

Однако, качество клейковины у этих сортов низкое: у сорта Сабербег - III-я группа, а у сорта Шам-6 – II-я группа.

В связи с этим представляет интерес изучение микроструктуры эндосперма у этих двух сортов в сравнении с микроструктурой других иракских сортов, у которых аллель твердозерности не обнаружена.

Контрольным вариантом сравнительного изучения микроструктуры может служить микроструктура иракского сорта твердой пшеницы - Фарах, который на основании аллельного состава также входит в III-ю группу по аллельному составу генов (2+12) (рис. 10).

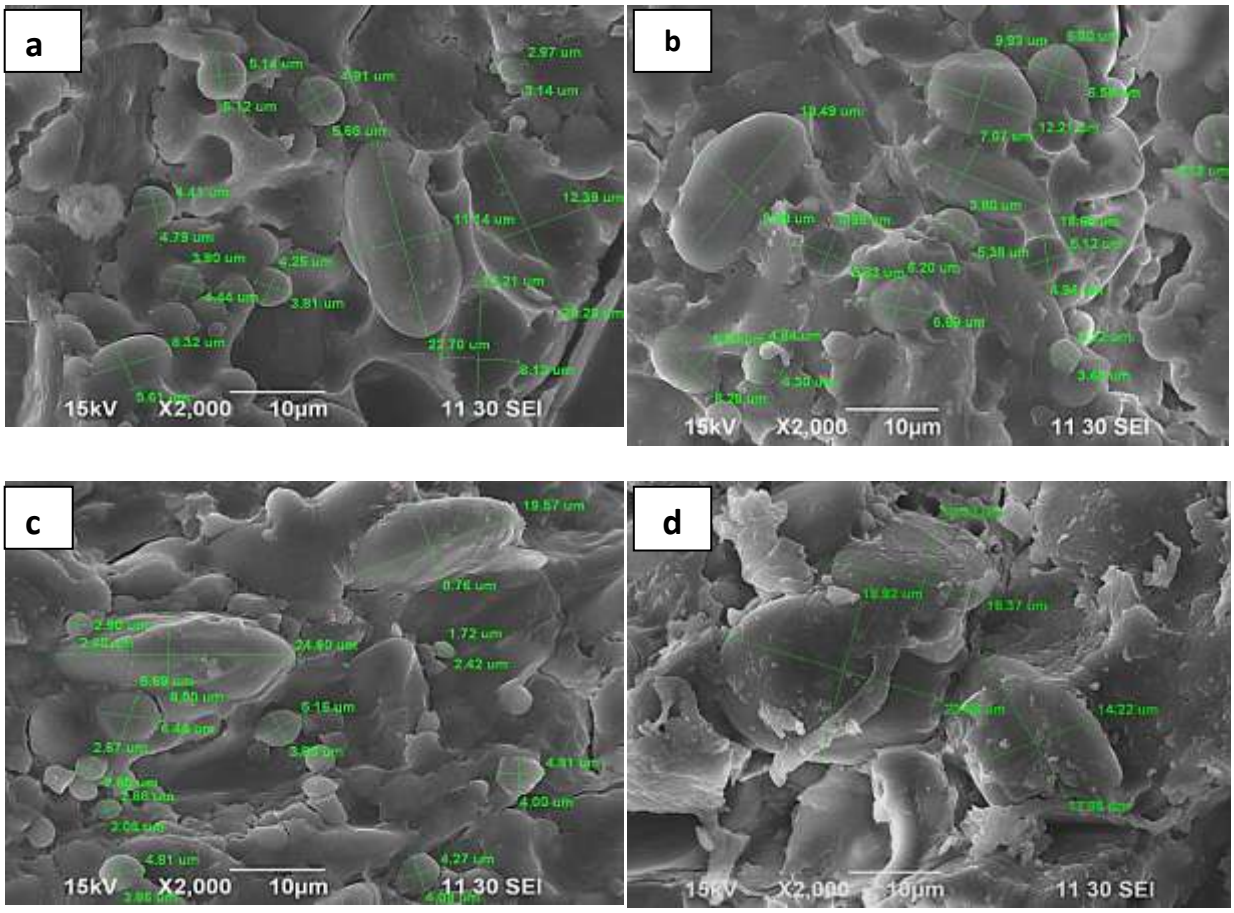


2015 год 2016 год

Рисунок 10 – Микроструктура скола эндосперма зерновок твердой пшеницы ***(T.durum). Сорт Фарах:***
a, b *– периферийная часть эндосперма;****c, d-*** *центральная часть эндосперма*

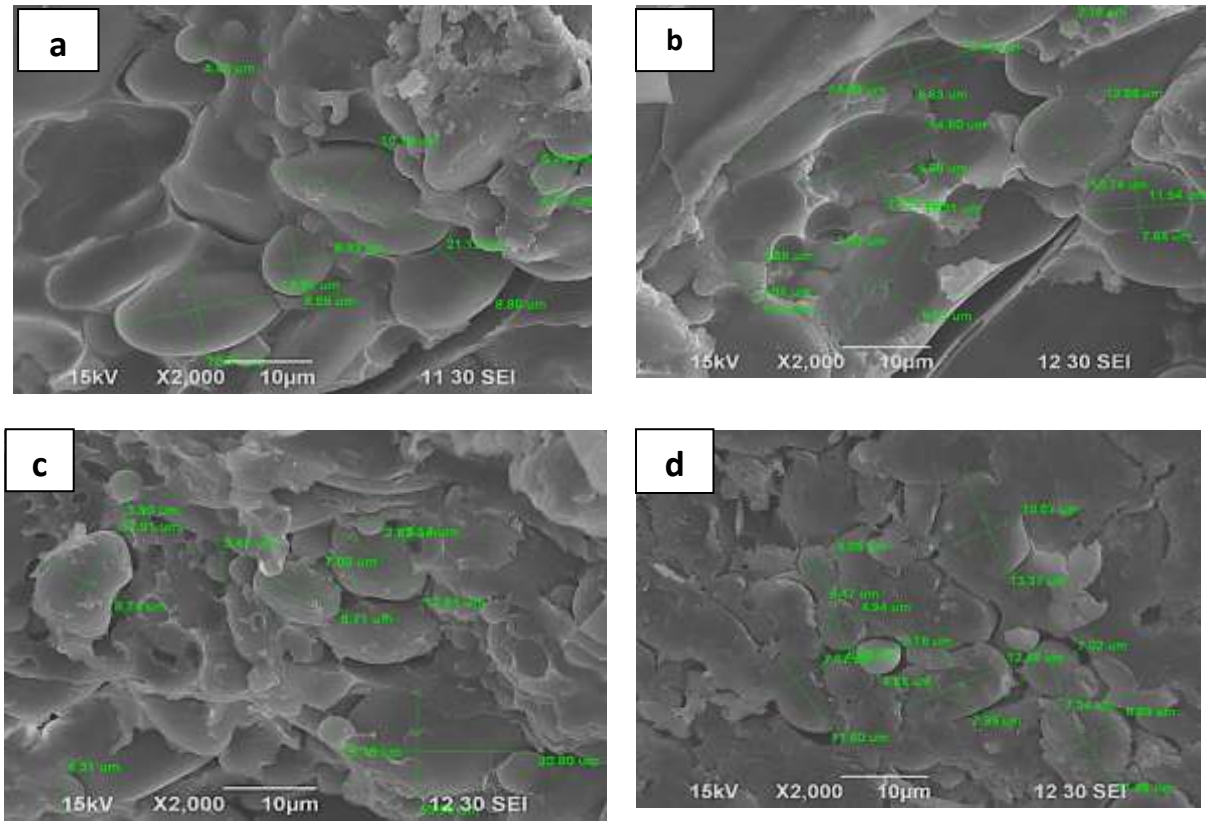
Известно, что сорта твердой пшеницы не обладают способностью синтезировать пептиды, обусловливающие твердозерность. Эта особенность нашла отражение в микроструктуре зерна пшеницы твердого сорта (*T.durum*) – Фарах (рис10).

В эндосперме твердой пшеницы Фарах четко прослеживаются крахмальные зерна тогда как крахмальные зерна эндосперма сортов мягкой пшеницы Сабербег (рис.11) и Шам-6 (рис. 12), у которых идентифицирован аллель дикого типа Pina D1a, белковая матрица заполняет все пустоты между крахмальными зернами, образуя сплошную массу эндосперма.



2015 год 2016 год

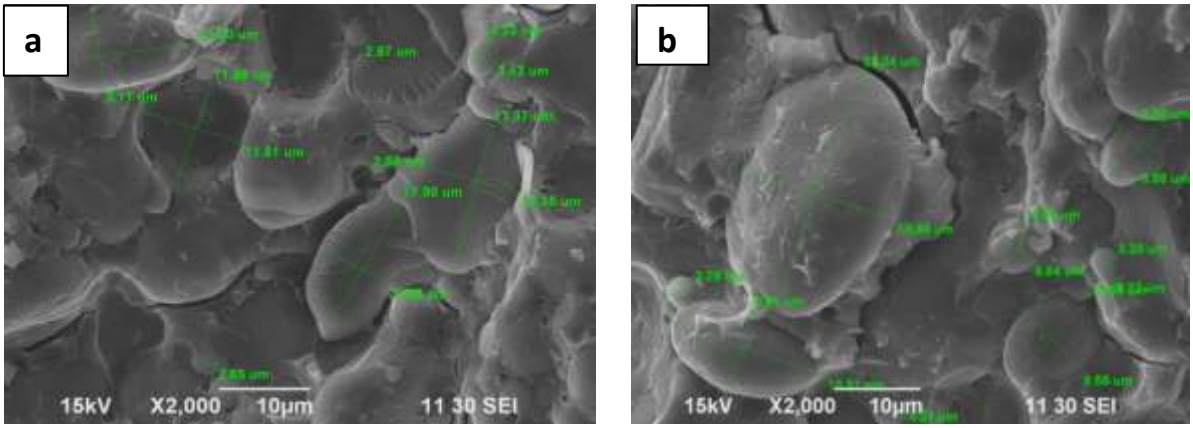
Рисунок 11 - Микроструктура скола эндосперма зерновок мягкой пшеницы.
Сорт Шам-6:
a, b *– периферийная часть эндосперма;* ***c, d-*** *центральная часть эндосперма*

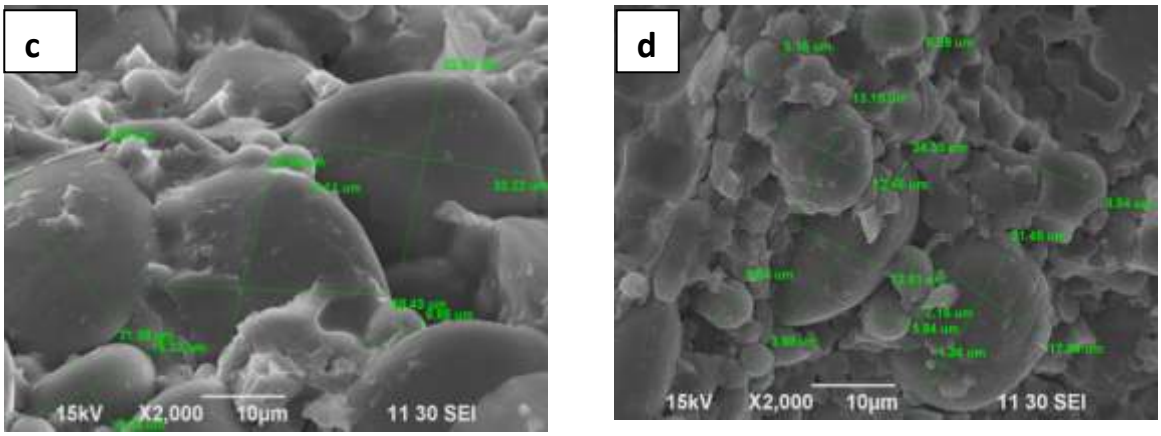


2015 год 2016 год

Рисунок 12 - Микроструктура скола эндосперма зерновок мягкой пшеницы.
Сорт Сабербег:
a, b *– периферийная часть эндосперма;* ***c, d****- центральная часть эндосперма*

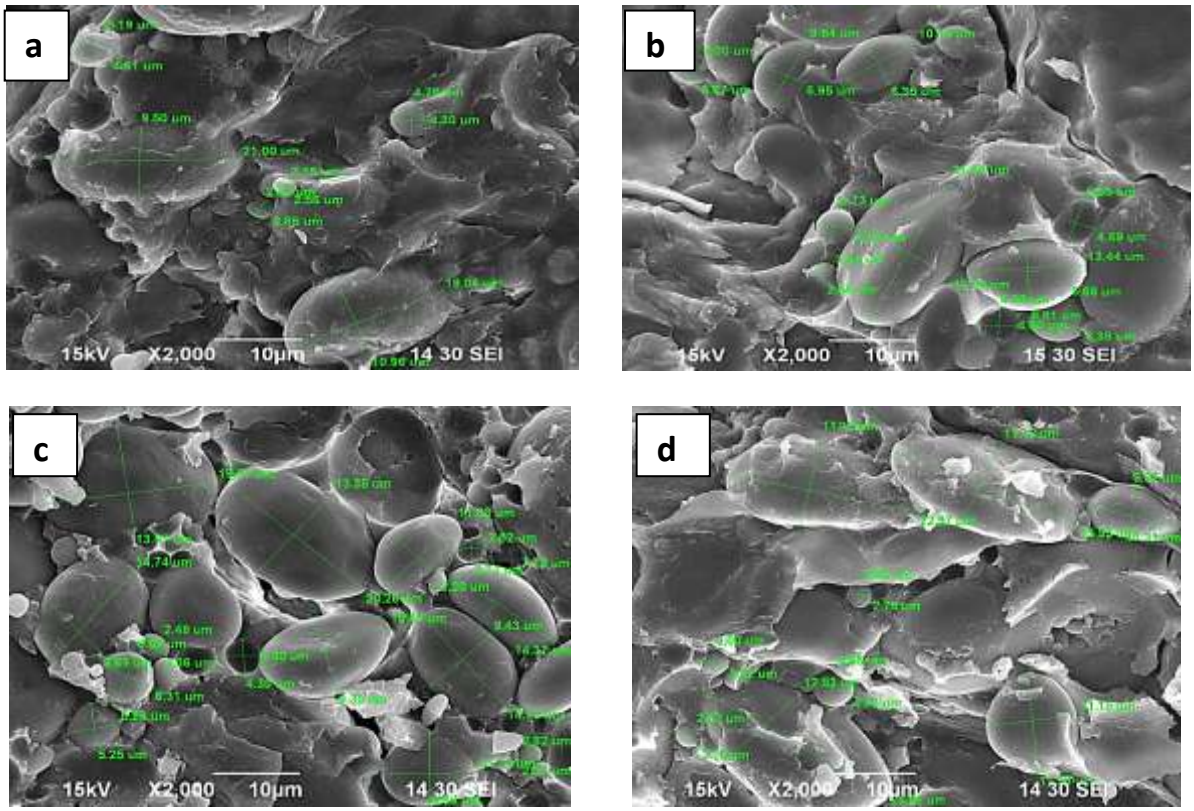
Характерной особенностью остальных двух сортов, также принадлежащих к третьей группе (2+12) Тахади (рис. 13) и Аль-Муруж (рис.14), у которых отсутствуют аллели твердозерности, является довольно четкое очертание крахмальных зерен несмотря на различия в содержании клейковины 25,0 % и 32,5 % у Тахади и Аль-Муруж соответственно.





2015 год 2016 год

*Рисунок 13 - Микроструктура скола эндосперма зерновок мягкой пшеницы.**Сорт Тахади**:*
***a, b** – периферийная часть эндосперма; **c, d**- центральная часть эндосперма*



2015 год 2016 год

Рисунок 14 - Микроструктура скола эндосперма зерновок мягкой пшеницы.
***Сорт Аль-Муруж**:*
***a, b** – периферийная часть эндосперма; **c, d**- центральная часть эндосперма*

3.1.3. Уровень вариабельности элементов продуктивности иракских сортов в зависимости от условий вегетации (2015-2017 годы)

Основная конечная задача селекции заключается в создании сорта с максимально возможным уровнем продуктивности с учетом специфики почвенно-климатической зоны, для которой создается сорт.

Поскольку формирование продуктивности растений происходит в процессе воздействия большого числа средовых факторов, то реализация продуктивности растений зависит от их ответных реакций, которые в свою очередь определяются генетическими особенности сорта.

Формирование продуктивности пшеничного растения происходит на протяжении всего онтогенеза, начиная с первых этапов, и затрагивает все признаки и свойства растений.

Изучение зерновой продуктивности у современных сортов Ирака, выращенных в условиях Нечерноземья РФ, представляет значительный интерес для оценки уровня адаптационных возможностей. При сравнении значимости сортов, отличающихся по ширине адаптации, ряд исследователей отдают предпочтение узкоспециализированным сортам, приспособленным к специфическим местным условиям [17] (рис.15).

Рисунок 15 – Состояние посевов яровой аллоцитоплазматической пшеницы и иракских сортов (в МСХА 2016 года)

В частности, он отмечает, что поскольку основным критерием степени адаптивности сорта и агроценоза в растениеводстве является их продуктивная урожайность, то нет оснований абсолютизировать преимущество сортов с широкой географической адаптацией по сравнению с сортами, приспособленными только к местным условиям, поскольку только узкоспециализированные сорта и гибриды обеспечивают наибольшую продуктивность.

Оценка уровня фенотипической изменчивости иракских сортов осуществлена путем сравнительного изучения вариабельности основных элементов урожая растений в 2015, 2016 и 2017 годах в условиях Нечерноземья РФ и приведена по группам в (табл.15 , табл.16 , табл.17).

Таблица 15 - Особенности формирования основных элементов продуктивности у пяти иракских сортов (первая группа) в условиях Московского региона (МСХА) – 2015-2017 годы

N n/n	Элементы продуктив-ности	Годы	Сорта					В среднем по всем сортам
			Фатих	Тамуз-3	Абигариб-3	Ирак	Максибак	
1	Длина колоса, см	2015	9,2±0, 3	8,7±0,1	9,3±0,3	9,5±0,2	×	9,2±0,2
		2016	9,9±0,3	8,4±0,2	8, 9±0,4	9,8±0,3	9,8±0,2	9,8±0,3
		2017	7,6±0,1	8,9±0,2	8,1±0,2	9,2±0,3	11,6±0,5	9,1±0,3
2	Масса колоса, г	2015	3±0,2	2,8±0,1	2,5±0,1	2,6±0,1	×	2,6±0,1
		2016	2,2±0,2	2,0±0,2	1,9±0,2	2,1±0,2	2,2±0,1	2,2±0,2
		2017	1,8±0,2	1,6±0,1	1,7±0,1	1,4±0,1	3,3±0,05	2±0,1
3	Количество колосков в колосе, шт	2015	16,5±0,3	19,5±3,9	15,4±0,4	17±0,5	×	17±1,3
		2016	16,9±0,5	15,2±0,6	15±0,7	14,9±0,6	15,2±0,3	15,1±0,5
		2017	14,1±0,3	15,1±0,3	13,4±0,2	16,8±0,4	10,4±0,4	14±0,3
4	Число зёрен в колосе, шт	2015	35,2±2,1	50±1,7	44,2±2,1	40,1±2,5	×	40,1±2,1
		2016	51±3,2	42,8±1,9	41,6±3,8	42,2±4,6	45,9±2,1	44,1±3,1
		2017	44±2,2	49,3±1,9	48,4±2	22,8±1,5	52±1,1	43,3±1,7
5	Масса зерен с колоса, г	2015	2,0±0,1	2,1±0,1	1,8±0,1	1,7±0,1	×	1,7±0,1
		2016	1,6±0,1	1,5±0,1	1,4±0,1	1,5±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1
		2017	1,4±0,1	1,2±0,1	1,4±0,1	0,9±0,1	3±0,04	1,6±0,1
6	Масса 1000 зерен, г	2015	56,8	42	43,0	44,9	×	44,9
		2016	31,2	34,4	32,8	37,6	35,1	36,4
		2017	31,8	24,3	28,9	39,5	55,5	36

× - не высевали

Важным компонентом, определяющим зерновую продуктивность сорта, как известно, является масса зерна с одного колоса, которая определяется озерненностью колоса, которая, в свою очередь, зависит от числа колосков в колосе и фертильности в них цветков, а также от крупности зерновок (массы 1000 зерен).

Хорошее сочетание хозяйственно-ценных признаков установлено у двух иракских сортов первой группы – у сорта Фатих и Тамуз-3. Так, у сорта Фатих в условиях 2015 года масса 1000 зерновок составила 56,8 г, а средняя масса зерна с одного колоса в 2015 году составила 2,0 г (табл.14).

Тамуз-3 также характеризуется высокими характеристиками таких показателей, как средняя масса зерна с одного колоса – 2,1 г (2015 г.) и 1,2 г (2017 г.), число зерновок с колоса у этого сорта 50 шт (2015 г.) и 43 шт (2015г.), а по числу колосков в колосе в условиях 2015 года имеет самый высокий показатель - 19, 5шт, а в последующие два года, поскольку колебания этого признака не было, оно составило 13 шт (рис.16).

Таблица 16 -Особенности формирования основных элементов продуктивности у трех сортов (вторая группа) Ирака в условиях Московского региона (МСХА) – 2015-2017 годы

N n/n	Элементы продуктивности	Годы	Сорта			В среднем по всем сортам
			Аль-Рашид	Ибаа-99	Ибаа-95	
1	Длина колоса, см	2015	*17,0±0. 5	9,3±0,3	9,1±0,1	11,8±0,3
		2016	8,8±0,2	8,9±0,3	9,0±0,3	9,2±0,3
		2017	14,4±0,2	8,5±0,1	8,9±0,1	10,6±0,1
2	Масса колоса, г	2015	*5,7±0,3	3,2±0,2	3,1±0,1	4±0,2
		2016	2,1±0,1	2,1±0,1	2,1±0,2	2,1±0,1
		2017	2,8±0,04	2,2±0,1	2,1±0,1	2,4±0,1
3	Количество колосков в колосе, шт	2015	*19,2±0,4	15,9±0,4	16,8±0,2	17,3±0,3
		2016	15,8±0,4	16,1±0,4	16,3±0,4	16,1±0,4
		2017	22,4±0,5	17,5±0,3	16,1±0,2	18,7±0,3
4	Число зёрен в колосе, шт	2015	*80,6±2,1	47,8±2,1	48,2±1,1	58,9±1,8
		2016	44,1±1,9	44,6±2,3	50, 7±3,6	46,5±2,6
		2017	57,7±0,6	53,7±,8	47,8±1,6	53,1±3,4
5	Масса зерен с колоса, г	2015	3,8±0,2	2,5±0,1	2,4±0,1	2,9±0,1
		2016	1,6±0,1	1,6±0,1	1,5±0,2	1,6±0,1
		2017	2,4±0,05	1,7±0,1	1,6±0,1	1,9±0,1
6	Масса 1000 зерен, г	2015	*48,4	52,3	49,8	50,2
		2016	35,2	35,5	30,0	33,6
		2017	41,6	31,7	33,5	35,6

*- разреженный посев; ×- не высевали

Рисунок 16 - Морфологическая характеристика сорт №7 Тамуз-3 \15 мягкой пшеницы

Вторая группа сортов включает три современных иракских сорта (Аль-Рашид, Ибаа-99 и Ибаа-95), выделенных на основании характеристики, связанной с наличием у них аллельного состава генов (табл.16).

Отличительная особенность сортов этой группы заключается в высокой пластичности их реакции на благоприятные условия выращивания. В частности, в условиях разреженного ручного посева в 2015 году (30 зерновок на однометровый рядок) у сорта Аль-Рашид отмечено превышение

в 1,5–1,7 раза количественных характеристик элементов продуктивности по сравнению с обычным ручным посевом других сортов (90-95 зерновок). Так, средняя масса зерновок с одного колоса у сортов этой группы варьирует от 1,6 г (2016 г.) до 2,9 г (2015 г.), среднее число зерновок с одного колоса - от 46,5 шт (2016 г.) до 58,9 шт (2015 г.), а масса зерновок – с 33,6 г (2016 г.) до 50,2 г (2015 г.) (рис.17).

Рисунок 17 - Морфологическая характеристика сорт №4 Аль-Ращид\15 мягкой пшеницы

Третья группа включает пять иракских сортов с аллельным составом генов, связанных с качеством клейковины 2+12 (табл 17).

Таблица 17 - Особенности формирования основных элементов продуктивности у пяти иракских сортов (третья группа) в условиях Московского региона (МСХА) – 2015- 2017 годы

N n/n	Элементы продуктивности	Годы	Сорта					В среднем по всем сортам
			Фарах	Аль-Муруж	Шам-6	Тахади	Сабербег	
1	Длина колоса, см	2015	8,9±0,3	9,6±0,2	9,3±0,3	×	×	9,3±0,3
		2016	8,9±0,4	8,0±0,2	7,5±0,2	8,4±0,2	8,2±2,3	8,2±0,3
		2017	10±0,2	9,3±0,2	7,4±0,2	11±0,3	10,7±0,3	9,7±0,2
2	Масса колоса, г	2015	4,1±0,3	2,8±0,2	3,2±0,1	×	×	3,4±0,2
		2016	2,7±0,1	1,7±0,1	1,5±0,1	1,9±0,1	1,04±0,1	1,7±0,1
		2017	3,6±0,2	2,1±0,1	1,6±0,03	3,03±0,1	2,8±0,1	2,6±0,1
3	Кол-во колосков в колосе, шт	2015	19,4±0,5	14±0,4	16,4±0,3	×	×	16,6±0,4
		2016	19,3±0,4	11,3±0,3	13,1±0,4	14,4±0,3	12,8±0,3	14,2±0,4
		2017	18,8±0,5	14,5±0,4	15,2±0,3	11±0,4	10±0,9	14±0,5
4	Число зёрен в колосе, шт	2015	60±2,7	38,1±2,2	50,2±2,5	×	×	49,4±2,5
		2016	43,3±1,5	31,7±1,9	33,9±1,4	44,7±2,2	27,4±1,5	36,2±1,8
		2017	54,6±2,2	48,2±1,6	45,1±2,1	56,6±2,4	48,5±1,2	50,6±2
5	Масса зерен с колоса, *г*	2015	3,2±0,2	2,1±0,2	2,5±0,1	×	×	2,6±0,2
		2016	2,03±0,1	1,2±0,1	1,1±0,1	1,5±0,1	0,7±0,1	1,3±0,1
		2017	2,8±0,2	1,8±0,1	1,3±0,05	2,8±0,1	2,4±0,1	2,2±0,1
6	Масса 1000 зерен, г	2015	53,3	55,1	49,8	×	×	52,7
		2016	46,8	36,6	33,4	32,8	25,4	35
		2017	51,3	37,3	28,8	49,5	49,5	43,3

×- не высевали

Общая особенность этих сортов – различный уровень варьирования элементов продуктивности в условиях выращивания в 2015 – 2017 годы. Так, наименьшая амплитуда колебания количественных характеристик отмечена у такого признака как длина колоса. Среднесортовая величина этого признака варьирует от 8,7 см (2016 год) до 9,7 см (2017 год). Незначительные колебания характерны также и для признака количество колосков в колосе – 14,0 шт (2017 год) и 16,6 (2015 год). Важнейший признак – крупность зерновок (масса 1000 зерен), как известно, характеризуется высокой сортовой константностью и связан с влиянием доминантных, эпистатических и аддитивных факторов. Этот признак в полной мере отражает сортовые характеристики и имеет большое значение в мукомольном производстве (оказывает влияние на выход муки).

Варьирование сортов третьей группы по крупности зерновок в зависимости от условий вегетации и, особенно, от условий в период налива зерна отражает в значительной степени погодные условия. Известно, что наиболее благоприятные условия для налива зерна были в 2015 году, в отличие от 2016 и 2017 годов с избыточным количеством влаги в фазу формирования и налива зерна.

Среднесортовая характеристика в третьей группе крупности зерновок (масса 1000 семян) в 2015 году достигает весьма значительной величины – 52,7 г, тогда как в 2016 и 2017 годах крупность зерновок значительно ниже и составляет 35 г (2016 год) и 43,3 (2017 год). Среди сортов этой группы выделяется единственный сорт, принадлежащий к другому виду – *T. durum* – сорт твердой пшеницы Фарах. Характерной особенностью этого сорта является высокий уровень константности признака – крупность зерновок с низким уровнем варьирования по годам – 53,5 (2015 год); 46,8 (2016 год) и 51,3 (2017 год) (рис.18) .

Рисунок 18 - Морфологическая характеристика твердой пшеницы **(*T.durum*.L). сорт №1 Фарах**

Итак, по основным признакам, которые определяют продуктивность растений, выделяется среднеспелый сорт твердой пшеницы Фарах с

высокими характеристиками продуктивности, которые носят устойчивый характер в различные годы выращивания.

В целом, по совокупности количественных характеристик элементов продуктивности все девять иракских сортов мягкой пшеницы при репродукции их в условиях Нечерноземья РФ относятся к категории продуктивных сортов. Однако результаты сравнительного изучения девяти сортов мягкой пшеницы не дают основания для выделения сортов на основе характеристики элементов продуктивности в связи с незначительными различиями этих характеристик, а также в связи с наличием компенсационного эффекта в процессе формирования элементов продуктивности, когда при интенсивном формировании элементов на предыдущем этапе органогенеза снижаются количественные характеристики элемента, который формируется в последующий период органогенеза (рис.19).

Рисунок 19 - Морфологическая характеристика мягкой пшеницы сорт №13 Саберьег

3.1.4. Содержание и качество клейковины в зерне пшеницы иракских сортов, интродуцированных в условиях Московского региона РФ

Одним из важнейших показателей, характеризующим качественные достоинства сорта, является содержание и качество клейковины.

Среди девяти сортов мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) выделяются семь сортов, у которых содержание сырой клейковины свыше 28% и колеблется от 31,5% (Ирак) до 35,3% (Фатих). Лишь два сорта имеют низкое содержание клейковины Ибаа-99 (22,1%) и Ибаа-95 (25,6%) (табл. 18).

На основании результатов анализа качество клейковины (ИДК) изучаемых иракских сортов пшеницы относится к I и II группе соответственно ГОСТу Р54478-2011. Выделяются два сорта, у которых этот показатель качества относится к I группе – сорт Аль-Рашид и сорт Ибаа-99. На основании количественной и качественной оценки клейковины сорта распределяются следующим образом: «ценная» – сорта Аль-Рашид, Тамуз-3 и Ирак; «хороший филлер» - Фатих, Ибаа-95; «удовлетворительный филлер» - Аль-Муруж, Шам-6, Абигариб-3 и «слабая» - Ибаа-99.

Результаты оценки качества клейковины у изучаемых десяти сортов на основе метода седиментации - набухание (объем осадка муки в растворе кислоты), характеризуют девять сортов, в том числе сорт твердой пшеницы Фарах, как сорта «средние» по этому косвенному показателю, тогда как сорт Тамуз-3 и Аль-Муруж из девяти сортов мягкой пшеницы по показателю седиментации относится к «сильной» группе.

Поскольку зона возделывания твердой яровой пшеницы располагается между 18 и 45 градусами северной и южной широты, в районах с сухим и жарким климатом, содержание клейковины в зерне твердой пшеницы колеблется в широких пределах (сырой клейковины от 16 до 58%, сухой от 5 до 28%) в зависимости от сорта, места и условий выращивания [11]. Клейковина твердой пшеницы по физическим свойствам резко отличается от мягкой тем, что она в большинстве случаев короткорвущаяся, очень упругая,

менее эластичная и вязкая. Поэтому содержание сырой клейковины в зерне твердой пшеницы сорта Фарах в условиях Нечерноземья РФ оказалось наименьшим - 12%, а сухой – всего 2%. По количеству клейковины сорт Фарах не соответствует ГОСТ Р52189-2003, а по качеству он может быть использован как филлер (табл. 18).

Таблица 18 - Содержание и качество клейковины в зерне пшеницы современных иракских сортов, интродуцированных в условиях Нечерноземья РФ (2015 год)

Показатели количества и качества клейковины, урожай 2015год		**Сорта**									
		Фарах	**Аль-муруж**	**Фатих**	**Аль-Рашид**	**Шам-6**	**Ибаа-99**	**Тамуз-3**	**Абига-риб-3**	**Ирак**	**Ибаа-95**
Содер-жание клейко-вины %	сырой	12,0	32,0	35,3	28,6	33,4	22,1	33,5	34,4	31,5	25,6
	сухой	2,0	10,6	11,3	7,6	10,9	8,4	11,0	11,0	10,2	8,3
ИДК, ед.шк.		35,9	91	86,5	68,4	91,9	48,4	79,3	90,6	84,0	80,6
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 20-100	II 78-102	II 78-102	I 43-77	II 78-102	I 43-77	II 78-102	II 78-102	II -102 78	II -102 78
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины		не соотв.	первый сорт>30 %	первый сорт>3 0%	высший сорт>2 8%	первый сорт>3 0%	не ниже второг о	первый сорт>3 0%	первый сорт>3 0%	перв ый сорт >30%	не ниже вто-рого
Ценная	по коли-честву	не соотв.	хор. улучш	отл. улучш	ценная	хор. улучш	слабая	хор. улучш.	отл. улучш	удовл . улуч ш.	хор. филл ер
	по каче-ству	хор. филле р	удовл. филлер	хор. филлр	сильн.	удовл. филлер	сильная	ценная	удовл. филлер	цен-ная	ценн ая
	в целом	не соотв.	удовл. филлер	хор. филлер	ценная	удовл. филлер	слабая	ценная	удовл. филлер	ценна я	хор. филл ер
Седиментация,мл		25	40	36	23	32	30	42	37	32	30
Соответствие нормам по значениям седиментации		Средня я 40-20	Сильная 60-40	Средн. 40-20	Средня я 40-20	Средн. 40-20	Средн. 40-20	Силь-ная 60-40	Средн. 40-20	Сред н 40-20	Сред н. 40-20

По совокупности количественных характеристик элементов продуктивности все девять иракских сортов мягкой пшеницы при репродукции их в условиях Нечерноземья РФ относятся к категории продуктивных сортов. Однако, результаты сравнительного изучения девяти сортов мягкой пшеницы не дают основания для выделения сортов на основе характеристики элементов продуктивности в связи с незначительными различиями этих характеристик, а также в связи с наличием

компенсационного эффекта в процессе формирования элементов продуктивности, когда при интенсивном формировании элементов на предыдущем этапе органогенеза снижаются количественные характеристики элемента, который формируется в последующий период органогенеза

Установлено значительное разнообразие иракских сортов по содержанию и качеству клейковины. Семь сортов мягкой пшеницы из девяти выделяются высоким содержанием клейковины (от 28,6% до 35,3%). Среди них три сорта сочетают это свойство с высоким качеством клейковины (Фатих, Аль-Рашид и Тамуз-3). Выделяются также два интродуцированных сорта селекции Центра сельскохозяйственных исследований «Ибаа» с низким содержанием клейковины Ибаа-95 (25,6%) и Ибаа-99 (22,1%), что, очевидно, связано с национальной спецификой потребительских требований к зерну.

3.2 Характеристика генетического разнообразия генотипов АЦПГ, используемых в гибридизации с иракскими сортами в качестве материнских форм – доноров чужеродной цитоплазмы

3.2.1. Генетические особенности форм АЦПГ как компонентов гибридизации

Известно, что фенотипическое проявление генетической информации основано на процессах генетической транскрипции и трансляции, которая подвержена влиянию внутренней и внешней для организма среды, поэтому целесообразно рассматривать проявление фенотипических эффектов как результат взаимодействия генов с факторами внутриклеточной среды, что формирует в итоге специфику генетической среды организма.

Впервые зависимость признаков от генетической среды было показано Четвериковым [17].

В связи с этим важной задачей расширения потенциальных возможностей *T.aestivum* является поиск новых геноисточников

изменчивости, в основе происхождения которых лежит изменчивость, связанная с созданием принципиально новых генотипических систем.

Примером таких систем является ядерно-цитоплазматическое взаимодействие у созданных генетических систем пшеницы, что представляет перспективный путь создания новых генетических источников хозяйственно-ценных признаков. Известно, что генетические системы цитоплазмы контролируют наследование ряда признаков и являются потенциальными «вкладчиками» в генотипическую изменчивость у цветковых растений [176,132].

Замещение пшеничной цитоплазмы на инородную, принадлежащую представителям различных видов пшеницы (*T.timopheevii*), эгилопса (*Ae.ovata*), ржи (*S.cereale*), обусловливает формирование специфики внутренней генотипической среды.

В связи с этим создание и изучение новых ядерно-цитоплазматических гибридных форм на основе генотипов АЦПГ (доноры цитоплазмы) с использованием в качестве отцовских форм иракских сортов имеет практический и теоретический интерес, в качестве геноисточников ряда хозяйственно-ценных признаков, связанных, в первую очередь, с качеством зерна.

Разнообразие созданных гибридов обусловлено не только благодаря иракским сортам-опылителям, но и в связи с использованием в качестве материнских форм (доноров цитоплазмы) 14 форм аллоцитоплазматической яровой пшеницы (табл. 19).

Для создания новых гибридов с иракскими сортами было использовано 14 форм АЦПГ в качестве материнских форм с целью создания новых гибридов на чужеродной цитоплазме. Эти формы АЦПГ были выбраны из двух групп АЦПГ, различающихся по степени из анализа.

Первая группа, состоящая из пяти генотипов АЦПГ, была подробно изучена с использованием молекулярных маркеров, отражающих качественны характеристики клейковины. В эту группу входят две формы

АЦПГ на цитоплазме T.timopheevii и три формы с цитоплазмой *S.cereale*, в том числе две формы - на *S.cereale* с озимым сортом Заря. Для состава этой группы характерно значительное генотипическое разнообразие, отражающее результаты молекулярного маркирования (табл.19).

Вторая группа включает девять генотипов, в том числе семь генотипов с цитоплазмой *S.cereale* и два – с цитоплазмой *Ae.ovata*. Для второй группы характерно преобладание форм АЦПГ с цитоплазмой *S.cereale* – семь генотипов из девяти. Характерная особенность этой группы - высокая зерновая продуктивность и устойчивость к полеганию.

Таблица 19 - Характеристика генетических особенностей форм АЦПГ, используемых в качестве материнских форм при создании гибридов с иракскими сортами

№ п/п	№ вар. АЦПГ	Тип цитоплазмы АЦПГ	Разновидность	Биологические особенности, маркеры
Первая группа доноров цитоплазмы*				
1	25	*T.timopheevii*	Эритроспермум	Rht-8 Xgwm 261 (174) + TaCM4
2	3	*T.timopheevii*	Эритроспермум	Xgwm 261 (165) + замещение + TaCM4 + 4F/4R
3	20	*S. cereale*	Лютесценс	Xgwm 261 (174) + 4F /4R
4	23	*S.cereale×Заря*	Эритроспермум	Xgwm 261 (192) + Wx + (5+10+2*) + 4F/4R
5	26	*S.cereale×Заря*	Эритроспермум	Xgwm 261 (174) + Wx; крупнозерность + 4F/4R
Вторая группа доноров цитоплазмы**				
6	32	*S. cereale*	Лютесценс	высокая продуктивность; клейковина I группа
7	37	*S. cereale*	Ферругинеум	устойчив к полеганию
8	38	*S.cereale×Заря*	Лютесценс	устойчив к полеганию
9	42	*S. cereale*	Мильтурум	устойчив к полеганию
10	43	*S. cereale*	Лютесценс	устойчив к полеганию
11	44	*S. cereale*	Ферругинеум	продуктивный колос
12	46	*S. cereale*	Лютесценс	абсолютно безостая; высокая продуктивность; клейковина II группа
13	48	*Ae.ovata*	Ферругинеум	2-я группа качества клейковины (ИДК)
14	50	*Ae.ovata*	Ферругинеум	1-я группа качества клейковины (ИДК)

*основная первая группа (30 генотипов), из которой отобраны для гибридизации пять форм АЦПГ;

** дополнительная вторая группа (22 формы), из которой для гибридизации отобраны девять генотипов: АЦПГ S. cereale - 7 генотипов; АЦПГ Ae. ovata – 2 генотипа;

Изучаемые четырнадцать форм АЦПГ (табл.19) – используемые как материнские формы гибридизации, были распределены в соответствии с принадлежностью каждого иракского сорта-опылителя к одной из трех групп, согласно аллельному составу генов, связанных с качеством клейковины (1-я - 5+10+2*; 2-я - 5+10; 3-я - 2+12). Две формы АЦПГ (№ 25 и № 37) являются материнскими компонентами двух гибридных комбинаций с различными иракскими сортами, которые относятся к различным группам сортов в зависимости от аллельного состава генов (1-я и 3-я группы). Поэтому результаты анализа продуктивности растений с участием двух форм АЦПГ (№ 25 и № 37) представлены повторно, согласно принадлежности иракского сорта-опылителя к первой и третьей группе сортов.

Проблемы соотношения потенциальной продуктивности к экологической устойчивости в селекции пшеницы при отборе по фенотипу в целом имеют важное теоретическое и практическое значение, в то же время они весьма затруднены в связи с сопряженностью изменчивости отдельных признаков. В частности, для высокоурожайных сортов характерна повышенная чувствительность к почвенно-климатическим факторам, а также более широкая амплитуда вариабельности величины и качества урожая.

В связи с этим сорта с высокой потенциальной продуктивностью , обеспечивающие высокую урожайность в благоприятных условиях среды, сильнее реагируют на их изменения, резко снижая урожайность в неблагоприятных условиях. Поэтому отбор генотипов, устойчивых к широкому ряду экологических факторов, приводит к созданию сортов с пониженной урожайностью.

Важное значение при этом имеет необходимость учитывать особенности влияния биологических и хозяйственных признаков на формирование потенциальной продуктивности и устойчивости, а также специфический характер генотипической и экологической вариабельности этих признаков.

3.2.2. Уровень вариабельности элементов продуктивности у форм АЦПГ в зависимости от условий вегетации (2015-2017 годы)

Анализ продуктивности различных форм АЦПГ, используемых в качестве доноров цитоплазмы, осуществлен с целью изучения комбинационной способности при их скрещивании с иракскими сортами. Анализ структуры урожая форм АЦПГ характеризует уровень их вариабельности в зависимости от условий вегетации. В связи с этим анализ варьирования продуктивности растений (масса зерна с 1-го колоса) характеризует специфику форм АЦПГ как компонентов гибридизации.

Таблица 20 - Особенности формирования основных элементов продуктивности материнских форм АЦПГ первой группы гибридов

N n/n	***Элементы продукт.***	***Год и пункт репродукции***	***№ генотипа АЦПГ и тип цитоплазмы***			
			3 T. timopheevii	***20 S. cereale***	***23 S. ereale×Заря***	***25 T. timopheevii***
1-	Длина колоса, см	2015, МСХА	8,1±0,8	8,0±1,4	8,1±1,0	9,5±1,0
		2016, МСХА	8,3±0,3	10,4±0,2	8±0,1	10±0,4
		2016, Ирак*	11,8±0,4	14,2±0,6	12,1±0,2	12,1±0,3
2-	Масса колоса, г	2015, МСХА	1,8±0,5	1,6±0,7	2,1±0,7	2,2±0,3
		2016, МСХА	1,2±0,1	2,1±0,1	1,7±0,1	1,8±0,1
		2016, Ирак*	2,4±0,2	2,5±0,2	2,4±0,1	2±0,1
3-	Кол-во колосков в колосе, шт	2015, МСХА	13,3±1,8	14,1±2,1	13,4±1,8	14,7±1,5
		2016, МСХА	14,8±0,3	17,8±0,2	14,3±0,3	15,4±0,3
		2016, Ирак*	21,2±0.6	25,6±0,8	21,7±0,3	19,6±0,3
4-	Число зёрен в колосе, шт	2015, МСХА	29,1±6,3	29,0±9,0	33,0±8,8	34,6±4,5
		2016, МСХА	29±1,3	46±1,8	33,5±1,0	37,8±2,0
		2016, Ирак*	44,4±2,8	67,4±3,7	47,3±1,4	37,6±1,1
5-	Масса зерен с колоса, *г*	2015, МСХА	1,5±0,4	1,3±0,6	1,7±0,6	1,8±0,3
		2016, МСХА	1±0,1	1,7±0,1	1,4±0,1	1,3±0,1
		2016, Ирак*	1,7±0,1	2,0±0,2	2±0,1	1,5±0,1
6-	Масса 1000 зерен, г	2015, МСХА	47,2	44,7	53,6	50,3
		2016, МСХА	33,5	35,6	40,6	33,5
		2016, Ирак*	37,4	28,6	41,2	38,1

*Посев в ноябре

Таблица 21 - Особенности формирования основных элементов продуктивности материнских форм АЦПГ первой группы гибридов

N n/n	***Элементы продукт***	***Год и пункт репродукции***	***№ генотипа АЦПГ и тип цитоплазмы***				***В среднем по всем сортам***
			32 S. cereale	***37 S. cereale***	***48 Ae. ovata***	***50 Ae. ovata***	
1-	Длина колоса, см	2015, МСХА	9±0,6	11,0±0,2	8,5±0,2	9,1±0,2	9±0,7
		2016, МСХА	7,2±0,3	8,3±0,2	8,4±0,3	8,0±0,2	8,6±0,3
		2016, Ирак*	10,3±0,3	9,2±0,2	9,8±0,2	11,4±0,2	11,4±0,3
2-	Масса колоса, г	2015, МСХА	3,1±0,2	3,5±0,1	3,1±0,2	3,4±0,1	2,6±0,4
		2016, МСХА	1,5±0,1	1,6±0,1	1,7±0,1	1,6±0,1	1,7±0,1
		2016, Ирак*	2,5±0,2	2,2±0,1	2,3±0,2	2,9±0,1	2,4±0,2
3-	Кол-во колосков в колосе, шт	2015, МСХА	15,3±0,8	17,5±0,5	16,7±0,3	17,5±0,2	15,3±1,1
		2016, МСХА	12,8±0,4	14,1±0,5	14,7±0,6	14,1±0,1	14,8±0,3
		2016, Ирак*	19,6±0,4	19,6±0,5	18,4±0,4	21,4±0,3	20,9±0,4
4-	Число зёрен в колосе, шт	2015, МСХА	53,1±4,7	51,7±1,7	52±2,2	53±2,2	42±5
		2016, МСХА	31,3±2	33,8±1,5	36,7±1,5	28,5±1,8	34,6±1,6
		2016, Ирак*	44±2,8	42,6±2,2	43,8±2,7	51,4±3,3	47,3±2,5
5-	масса зерен с колоса , г	2015, МСХА	2,7±0,2	3±0,1	2,6±0,1	2,7±0,1	2,2±0,3
		2016, МСХА	1,2±0,1	1,2±0,1	1,3±0,1	1,2±0,1	1,3±0,1
		2016, Ирак*	2,0±0,1	1,8±0,1	1,8±0,2	2,3±0,1	1,9±0,1
6-	Масса 1000 зерен, г	2015, МСХА	48,8	46,4	48,6	49	48,6
		2016, МСХА	38,3	35,4	35,4	42,1	36,8
		2016, Ирак*	45,1	41,1	43	43,5	39,8

***Посев в ноябре**

Результаты анализа (табл. 20, 21) свидетельствует о том, что формы АЦПГ первой группы отличаются высокой продуктивностью, поскольку варьирование показателя – масса зерна с одного колоса, составляет 1,3 г (2016 год) до 2,2 г (2015 год).

Крупность зерновок колеблется от 36,8 г (2016 год) до 48,6 (2015 год), а число зерновок в колосе - от 34,6 шт до 47,3 шт (2016 год).

Вторая группа включает четыре формы АЦПГ (№№20, 38, 43 и 50) (табл.22). По продуктивности растений формы АЦПГ этой группы также относятся к продуктивным генотипам, поскольку в благоприятных условиях вегетации 2015 года она достигает 2,0 г с варьированием в менее благоприятных условиях вегетации (2016 год) до 1,3 г.

Таблица 22 - Особенности формирования основных элементов продуктивности материнских форм АЦПГ второй группы гибридов

N n/n	***Элементы продукт***	***Год и пункт репродукции***	***№ генотипа АЦПГ и тип цитоплазмы***				***В среднем по всем сортам***
			20 S.cereale	***38 S.cereale×Заря***	***43 S.cereale***	***50 Ae.ovata***	
1-	Длина колоса, см	2015, МСХА	8,0±1,4	9,7±0,3	8,8±0,3	9,1±0,2	8,9±0,6
		2016, МСХА	10,4±0,2	9,2±0,2	8,2±0,2	8,0±0,2	9±0,2
		2016, Ирак*	14,2±0,6	11,6±0,3	12,1±0,5	11,4±0,2	12,3±0,4
2-	Масса колоса, г	2015, МСХА	1,6±0,7	2,6±0,2	2,2±0,1	3,4±0,1	2,5±0,3
		2016, МСХА	2,1±0,1	2±0,1	1,1±0,1	1,6±0,1	1,7±0,1
		2016, Ирак*	2,5±0,2	2,0±0,1	2±0,01	2,9±0,1	2,3±0,1
3-	Кол-во колосков в колосе, шт	2015, МСХА	14,1±2,1	15,6±0,4	14,6±0,3	17,5±0,2	15,5±0,8
		2016, МСХА	17,8±0,2	15,1±0,4	13,7±0,2	14,1±0,1	15,2±0,2
		2016, Ирак*	25,6±0,8	21,3±0,3	19,8±0,4	21,4±0,3	22,03±0,5
4-	Число зёрен в колосе, шт	2015, МСХА	29,0±9,0	43,1±3	38,8±2,2	53±2,2	41,2±4,1
		2016, МСХА	46±1,8	37±2,0	29,7±1	28,5±1,8	35,3±1,7
		2016, Ирак*	67,4±3,7	43,4±1,8	46,8±0,8	51,4±3,3	52,3±2,4
5-	Масса зерен с колоса, г	2015, МСХА	1,3±0,6	2,1±0,2	1,8±0,1	2,7±0,1	2±0,3
		2016, МСХА	1,7±0,1	1,5±0,1	0,8±0,04	1,2±0,1	1,3±0,1
		2016, Ирак*	2,0±0,2	1,4±0,1	1,5±0,03	2,3±0,1	1,8±0,1
6-	Масса 1000 зерен, г	2015, МСХА	44,7	47,7	47,5	49	47,2
		2016, МСХА	35,6	40,5	30,3	42,1	37,1
		2016, Ирак*	28,6	31,7	31,3	43,5	33,8

*****Посев в ноябре

Варьирование показателя крупности семян (масса 1000 семян в г) также близко к первой группе (от 33,8г в 2016 году до 47,2 г в 2015 году).

В третью группу входят восемь генотипов (№№ 20, 25, 26, 32, 37, 42, 44 и 46), они также характеризуются устойчивыми показателями, отражающими принадлежность изучаемых форм этой группы к продуктивным сортам (табл.23).

Таблица 23 - Особенности формирования основных элементов продуктивности материнских форм (АЦПГ) третьей группы гибридов

N n/n	***Элементы продукт.***	***Год и пункт репродукции***	***№ генотипа АЦПГ и тип цитоплазмы***			
			20 S.cereale	***25 T.timopheevii***	***26 S.cereale×Заря***	***32 S.cereale***
1-	Длина колоса, см	2015, МСХА	8,0±1,4	9,5±1,0	8,5±0,8	9±0,6
		2016, МСХА	10,4±0,2	10±0,4	9,1±0,4	7,2±0,3
		2016, Ирак*	14,2±0,6	12,1±0,3	12,5±0,3	10,3±0,3
2-	Масса колоса, г	2015, МСХА	1,6±0,7	2,2±0,3	2,4±0,6	3,1±0,2
		2016, МСХА	2,1±0,1	1,8±0,1	2,0±0,1	1,5±0,1
		2016, Ирак*	2,5±0,2	2±0,1	2,8±0,2	2,5±0,2
3-	Кол-во колосков в колосе, шт	2015, МСХА	14,1±2,1	14,7±1,5	14,4±1,2	15,3±0,8
		2016, МСХА	17,8±0,2	15,4±0,3	15,3±0,3	12,8±0,4
		2016, Ирак*	25,6±0,8	19,6±0,3	23,2±0,3	19,6±0,4
4-	Число зёрен в колосе, шт	2015, МСХА	29,0±9,0	34,6±4,5	37,2±7,0	53,1±4,7
		2016, МСХА	46±1,8	37,8±2,0	41,1±2,1	31,3±2
		2016, Ирак*	67,4±3,7	37,6±1,1	56,4±1,8	44±2,8
5-	Масса зерен с колоса, *г*	2015, МСХА	1,3±0,6	1,8±0,3	2,0±0,5	2,7±0,2
		2016, МСХА	1,7±0,1	1,3±0,1	1,5±0,1	1,2±0,1
		2016, Ирак*	2,0±0,2	1,5±0,1	2,1±0,2	2,0±0,1
6-	Масса 1000 зерен, г	2015, МСХА	44,7	50,3	55,5	48,8
		2016, МСХА	35,6	33,5	35,3	38,3
		2016, Ирак*	28,6	38,1	36,2	45,1

*****Посев в ноябре

Таблица 24 - Особенности формирования основных элементов продуктивности материнских форм (АЦПГ) третьей группы гибридов

N n/n	***Элементы продукт***	***Год и пункт репродукции***	***№ генотипа АЦПГ и тип цитоплазмы***				***В среднем по всем сортам***
			37 S.cereale	***42 S.cereale***	***44 S.cereale***	***46 S.cereale***	
1-	Длина колоса, см	2015, МСХА	11,0±0,2	9±0,3	10,5±0,6	10,8±0,3	9,5±0,7
		2016, МСХА	8,3±0,2	9,1±0,4	10,2±0,3	9,8±0,2	9,1±0,3
		2016, Ирак*	9,2±0,2	12,2±0,5	13,8±0,5	13,4±0,5	12,2±0,4
2-	Масса колоса, г	2015, МСХА	3,5±0,1	2,1±0,2	2,8±0,2	3,3±0,1	2,6±0,3
		2016, МСХА	1,6±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1	1,7±0,1
		2016, Ирак*	2,2±0,1	1,8±0,1	2,3±0,1	2,3±0,2	2,3±0,2
3-	Кол-во колосков в колосе, шт	2015, МСХА	17,5±0,5	14±0,4	16,6±0,4	18,8±0,3	15,7±1
		2016, МСХА	14,1±0,5	14±0,4	16,5±0,3	17±0,3	15,4±0,3
		2016, Ирак*	19,6±0,5	22±0,4	21,8±0,8	24,2±0,4	22±0,5
4-	Число зёрен в колосе, шт	2015, МСХА	51,7±1,7	37±2,1	45,2±2,7	55,6±1,8	43±4,2
		2016, МСХА	33,8±1,5	35±2,2	30,4±2	39,2±1,7	36,8±2
		2016, Ирак*	42,6±2,2	51,4±3,0	47,8±2,6	66±5,1	51,7±2,8
5-	Масса зерен с колоса , г	2015, МСХА	3±0,1	1,8±0,1	2,3±0,1	2,8±0,1	2,2±0,3
		2016, МСХА	1,2±0,1	1,2±0,1	1,1±0,1	1,2±0,1	1,3±0,1
		2016, Ирак*	1,8±0,1	1,4±0,1	1,7±0,1	1,7±0,2	1,8±0,1
6-	Масса 1000 зерен, г	2015, МСХА	46,4	47,6	48,8	48,4	48,8
		2016, МСХА	35,4	34,3	36,2	30,6	43,9
		2016, Ирак*	41,1	27,2	34,4	24,8	34,4

*****Посев в ноябре

Итак, на основе анализа структуры урожая выделены две формы АЦПГ, у которых стабильно сохраняется такой хозяйственно-важный признак, как крупность зерновок. Это генотипы АЦПГ с цитоплазмой

S.cereale : из первой группы № 23 – (генотип *S.cereale* × озимый сорт Заря); из третьей группы № 26 – (генотип *S.cereale* × озимый сорт Заря).

Варьирование крупности зерновок у этих двух форм в зависимости от условий выращивания следующее:

№ 23 – 53,6 г (2015 год) МСХА;
40,6 г (2016 год) МСХА;
41,2 г (2016 год) Ирак;

№ 26 – 55,5 г (2015 год) МСХА;
35,3 г (2016 год) МСХА;
36,2 г (2016 год) Ирак.

В связи с этим свойством изучение гибридов, полученных с использованием этих форм в скрещивании с иракскими сортами представляет особый практический и теоретический интерес как эффект их комбинационной способности при селекции на качество зерна пшеницы.

3.3 Специфика сочетаний количественных и качественных характеристик гибридов (F_1 и F_2) и их родительских компонентов в связи с особенностями аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины

3.3.1 Гетерозисные эффекты у гибридов первого поколения, полученных в результате гибридизации иракских сортов с яровыми формами АЦПГ

Развитие и формирование любой особи осуществляется на целостной генетической программы, которая определяется совокупностью и взаимодействием всех генов, представляющих единую генотипическую внутреннюю среду организма. Формирование генного баланса основано на наличии гармонично взаимодействующих генов, действие которых сбалансировано за счет определенных количественных соотношений. В

процессе скрещивания у гибридов происходит как бы обогащение действия генов, что может приводить в специфических комбинациях скрещивания к усилению комплекса признаков, обеспечивающего повышенную ценность гибридной особи.

Такой тип взаимоотношения генетических систем родительских форм у полученного гибрида носит название гетерозиса.

Проявление гетерозиса обусловлено сложной системой взаимодействия генов (эффект доминирования и эпистаза), аддитивным действием положительно влияющих доминантных генов, присутствующих в разном наборе у родителей и соединяющихся у потомков, а также более благоприятным проявлением некоторых генов в гетерозиготах, чем в гомозиготах.

Гибридизация иракских сортов с формами АЦПГ, которые являются носителями чужеродной цитоплазмы, приводит к изменению внутриклеточной среды в результате сложных эффектов ядерно-цитоплазматических взаимоотношений, изменяющих уровень экспрессии ряда генов ядерной системы.

В связи с этим изучение гибридов первого и второго поколений, созданных путем скрещивания современных иракских сортов с различными генотипами АЦПГ, предусматривает оценку комбинационной способности иракских сортов в селекции на качество и продуктивность.

Первая подгруппа гибридов (аллельный состав генов иракских сортов 5+10+2*). Анализ величины истинного гетерозиса проведен путем сравнения количественных характеристик гибрида первого поколения (F_1) с показателями лучшей родительской формы в соответствии с формулой:

$$\boldsymbol{Г_{ист} = (F_1 – P\ лучший) / P_{лучший} \times 100}$$

Анализ гибридов осуществлен как по репродуктивным признакам (элементы продуктивности), так и по соматическим, отражающим характер развития вегетативных органов. (табл. 25, 26, рис. 20).

Таблица 25 - Первая подгруппа гибридов - иракские сорта-опылители (5+10 и 2*). Истинный гетерозис элементов продуктивности гибридных растений первого поколения (F_1) (посев - ноябрь 2016 года, уборка - май 2017 года в условиях Р. Ирак)

N п/п	**№ гибри-да**	**Гибридная комбинация**	**Длина колоса, %**	**Масса колоса, %**	**Масса зерен с колоса, %**	**Число зерен с колоса, %**	**Колич. колосков в колосе, %**	**Масса 1000 зерен, %**
1-	1	S.cereale (32) x Фатих	0	+20	+25	+24,6	+11,2	0
2-	3	S.cereale (37) x Фатих	+ 19,1	+82,6	+75	+27	+2.04	+32,3
3-	10	Ae.ovata (48) x Ирак	0	0	0	0	+22,3	0
4-	11	Ae.ovata (50) x Ирак	0	0	0	0	0	0
5-	14	T.timopheevii (3) x Ирак	0	0	0	0	+4,7	0
6-	16	S.cereale (20) x Абигариб-3	0	0	0	0	+4,3	0
7-	18	(S.cereale x Заря) (23) x Максибак	+25,6	0	+81,8	+20,3	+ 12	+28,2
8-	20	T.timopheevii (25) x Фатих	+7,4	0	+55	+30,3	+21	+ 8,4

Таблица 26 - Первая подгруппа гибридов - иракские сорта-опылители (5+10 и 2*). Истинный гетерозис вегетативных признаков гибридных растений первого поколения (F1) (посев - ноябрь 2016 года, уборка - май 2017 года

№ п/п	***№ гиб-рида***	***Гибридная комбинация***	***Высота расте-ний, %***	***Масса стебля, %***	***Длина междоузлий, %***				
					1	***2***	***3***	***4***	***5***
1-	1	S.cereale (32) x Фатих	0	+ 15,2	0	0	0	0	+ 14,1
2-	3	S.cereale (37) x Фатих	0	+81,8	0	0	0	0	0
3-	10	Ae.ovata (48) x Ирак	0	+ 11,1	+3,2	+20,2	0	0	+ 15
4-	11	Ae.ovata (50) x Ирак	+5,1	0	0	+ 14	+ 19	+ 10,7	0
5-	14	T.timopheevii (3) x Ирак	0	0	+9,6	0	0	0	0
6-	16	S.cereale (20) x Абигариб-3	0	+3.03	0	0	0	0	+21,6
7-	18	(S.cereale x3аря) (23) x Максибак	0	+82,6	+2	0	0	0	0
8-	20	T.timopheevii (25) x Фатих	0	+9,7	0	0	0	0	0

Рисунок 20 - Морфологическая характеристика гибрида **№8 - (♀*S.Cereale*№44× ♂Фарах)** F_1.

Эффект истинного гетерозиса репродуктивных признаков проявился в четырех гибридных комбинациях, в том числе в трех комбинациях (№№ 1, 3 и 20) – с сортом Фатих (отцовская форма), а в четвертой комбинации (№ 18) – с сортом Максибак. При этом в трех комбинациях материнские формы АЦПГ – носители цитоплазмы *S.cereale*, и лишь в одной (№ 20) - *T.timopheevii*.

Таким образом гибридные комбинации с участием сорта Фатих оказались наиболее эффективными в трех комбинациях. Гетерозисный

эффект у гибридов F_1 проявился также по репродуктивным признакам в одной комбинации с другим сортом этой группы – сортом Максибак (№ 18).

На основе анализа гетерозисного эффекта вегетативных признаков выделены две гибридные комбинации с сортом Ирак (№10 и №11), у которых материнские формы являются носителями цитоплазмы *Ae.ovata*.

В четырех гибридных комбинациях, у которых ранее отмечен гетерозис по репродуктивным признакам, отмечен также гетерозисный эффект по такому вегетативному признаку как масса стебля.

Вторая подгруппа гибридов (аллельный состав генов иракских сортов 5+10) включает гибриды, полученные в результате гибридизации трех иракских сортов, у которых установлен аллельный состав 5+10 (Ибаа-99; Аль-Рашид и Ибаа-95). Поскольку с участием сорта Ибаа-99 получены две гибридных комбинации (№ 5 и №15) в итоге вторая подгуппа включает четыре гибридных комбинации (№№ 5, 7, 12 и 15) (табл. 27).

Таблица 27 - Вторая группа гибридов - иракские сорта-опылители (5+10). Истинный гетерозис элементов продуктивности гибридных растений первого поколения (F_1) (посев - ноябрь 2016 года, уборка - май 2017 года в условиях Р. Ирак)

N п/п	**№ гиб-рида**	**Гибридная комбинация**	**Длина колоса %**	**Масса колоса %**	**Масса зерен с колоса %**	**Число зерен с колоса %**	**Колич. колосков в колосе %**	**Масса 1000 зерен %**
1-	5	(S.cereale×Заря) (38) × Ибаа-99	0	0	0	+0,3	0	0
2-	7	S.cereale (43)× Аль-Рашид	+1,7	+53,3	+57,7	+4,8	0	+51,8
3-	12	Ae.ovata (50)× Ибаа-95	0	+17,6	+32	0	0	+15,2
4-	15	S.cereale (20)× Ибаа-99	0	0	0	0	0	0

На основе анализа продуктивности гибридов второй подгруппы выделена комбинация № 7, полученная с участием сорта Аль-Рашид и АЦПГ

(№ 43) с цитоплазмой *S.cereale*. Для этой комбинации характерен весьма высокий уровень гетерозисного эффекта, который по основным компонентам продуктивности свыше 50%: по массе колоса – 53,3%; по массе зерна с колоса – 57,7%; по массе 1000 семян – 51,8% и по числу зерен с одного колоса – 4,8% (табл. 27).

У второй комбинации этой группы с участием сорта Ибаа-95 и форм АЦПГ также отмечен истинный гетерозисный эффект по элементам продуктивности, но уровень его значительно ниже – по массе колоса – 17,6%; по массе зерна с колоса – 32% и по крупности зерновок – 15,2%.

Истинный гетерозис про вегетативным признакам в этой подгруппе отмечен лишь в одной гибридной комбинации (№ 5) с сортом Ибаа-99 и формой АЦПГ (№ 38) с цитоплазмой *S.cereale*, ядерный генотип которого содержит 50% хромосом озимого сорта Заря. Характерно, что форма АЦПГ - донор чужеродной цитоплазмы *S.cereale* с ядерным геномом (50%) озимого сорта Заря (№ 23) – в гибридной комбинации с иракским сортом Максибак первой подгруппы также характеризуется гетерозисным эффектом.

Третья подгруппа гибридов (аллельный состав генов иракских сортов 2+12) включает пять комбинаций с сортом Сабербег (№№ 2; 4; 13; 17 и 19), две гибридные комбинации с сортом Шам-6 (№№ 6 и 9) и одну комбинацию (№ 8) с сортом твердой пшеницы Фарах.

Из восьми гибридных комбинаций семь – на цитоплазме *S.cereale* и лишь одна (№ 13) – на цитоплазме *T.timopheevii*. Четыре гибридные комбинации с сортом Сабербег, полученные с участием различных форм АЦПГ в качестве материнских компонентов, отличаются наиболее высоким уровнем комбинационной способности по основным элементам продуктивности (табл. 28).

Отмечен высокий уровень гетерозиса у гибридов с сортом Сабербег также и по таким признакам продуктивности, как общая масса колоса, уровень варьирования которой в комбинации с этим сортом от 33,3% (№ 13) до 41,7% (№ 4). Наиболее высокий уровень гетерозиса по основному

показателю урожая (масса зерна с одного колоса) в комбинации с сортом Сабербег варьирует от 41,2% (комбинация № 13) до 76,5% (№ 19).

Таблица 28 - Третья группа гибридов - иракские сорта-опылители (2+12). Истинный гетерозис элементов продуктивности гибридных растений первого поколения (F_1) (посев - ноябрь 2016 года, уборка - май 2017 года в условиях Р. Ирак)

N п/п	№ гиб-рида	Гибридная комбинация	Длина колоса, %	Масса колоса, %	Масса зерен с колоса, %	Число зерен с колоса, %	Колич. колосков в колосе, %	Масса 1000 зерен, %
1-	2	S.cereale (32) ×Сабербег	+8,1	0	0	+4,3	+12,2	0
2-	4	S.cereale (37) × Сабербег	+14,8	+41,7	+50	+35	+14,3	+0,7
3-	6	S.cereale (42) × Шам-6		+29,6	+12	+23,4	0	0
4-	8	S.cereale (44) × Фарах	+6		+13,6	+5,5	+6,8	+5
5-	9	S.cereale (46) × Шам-6	+10,7	+26	+12	0	0	+3,3
6-	13	(S.cereale×Заря) (25) × Сабербег	+9,8	+33,3	+41,2	+17	+13,8	+13,4
7-	17	S.cereale (20) × Сабербег	+15,2	+16	+17,6	0	+2	+0,5
8-	19	(S.cereale×Заря) (26) ×Сабербег	+8,1	+41,4	+76,5	+9,6	+4,7	+27,3

Таблица 29 - Третья группа гибридов - иракские сорта-опылители (2+12). Истинный гетерозис вегетативных признаков гибридных растений первого поколения (F_1) (посев - ноябрь 2016 года, уборка - май 2017 года

N п/п	№ гиб-рида	Гибридная комбинация	Высота растений, %	Масса стебля, %	Длина междоузлий, %				
					1	2	3	4	5
1-	2	S.cereale (32) × Сабербег	+10,1	0	+1,5	0	0	0	0
2-	4	S.cereale (37) × Сабербег	0	0	0	0	0	0	0
3-	6	S.cereale (42) × Шам-6	0	+28	0	0	0	0	0
4-	8	S.cereale (44) × Фарах	0	0	0	0	0	0	0
5-	9	S.cereale (46) × Шам-6	0	0	0	0	0	0	0
6-	13	(S.cereale×Заря)(25) × Сабербег	0	+45,2	0	+7,6	0	0	0
7-	17	S.cereale (20) × Сабербег	0	+15,2	+7,5			+24,5	+3,7
8-	19	(S.cereale×Заря) (26) ×Сабербег	0	+46,7	0	0	0	0	0

Высокий уровень гетерозиса по элементам урожая в различных комбинациях отмечен не только с цитоплазмой *S.cereale* (№№ 4; 17 и 19), но также в комбинации с цитоплазмой *T.timopheevii* (№ 13).

Гетерозисный эффект по вегетативным признакам проявился лишь в трех изучаемых комбинациях (№№ 6; 13 и 19) по признаку масса стебля, в частности в двух комбинациях с сортом Сабербег (№№ 13 и 19) и в одной комбинация с сортом Шам-6 (№ 6). (табл. 29).

3.3.2 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридов пшеницы второго поколения (F_2) как отражение комбинационной способности иракских сортов и форм АЦПГ в связи с характером аллельного состава генов иракских сортов

Селекция на оптимальное сочетание продуктивности и качества зерна представляет одну из самых трудных задач, что связано с необычной генетической сложностью этих признаков и наличием у них противоположно направленных связей.

Решение этих проблем возможно лишь при наличии геноисточников, позволяющих создавать новые генетические системы путем вовлечения в селекционный процесс новой зародышевой плазмы за счет интрогрессивной селекции с целью увеличения спектра трангрессивной генотипической изменчивости по важнейшим признакам [16].

Наряду с комплексной системой регулирования экспрессии генов существуют также сложные взаимодействия структурных генов не только с ядерными, но и с цитоплазматическими факторами контроля.

В связи с этим использование генотипов аллоцитоплазматической яровой пшеницы для гибридизации в качестве доноров чужеродной цитоплазмы можно также рассматривать как фактор эндогенного (генетического) влияния на генотипическую внутриклеточную среду, в частности на вариабельность уровня и спектра рекомбинационной изменчивости.

Поскольку все иракские сорта (13 сортов) были распределены на три группы на основании скрининга аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины, дальнейший анализ гибридов представлен с учетом принадлежности иракского сорта-опылителя соответствующей подгруппе.

3.3.2.1 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридных растений второго поколения (F_2) первой подгруппы

Реализация продуктивности растений происходит на основе сложных взаимодействий процессов формирования между отдельными элементами продуктивности, что определяет, в свою очередь, трудность совмещения ряда важных признаков, например, высокий уровень урожайности и качество зерна.

В основу сравнительного анализа сортов и гибридов второго поколения взята средняя продуктивность колоса, т.е. масса зерна с колоса как основной признак (наряду с числом растений на единицу площади), определяющий урожай.

Однако у признака – «масса зерна с колоса» имеются два субпризнака – число зерновок в колосе и крупность зерновок (масса 1000 зерновок). Эти два ценных субпризнака часто связаны дуг с другом обратными связями, при этом наиболее изменчивым является признак «число зерновок в колосе», тогда как для крупности зерновок характерна значительная константность.

В связи с этим итоговый анализ продуктивности гибридных растений (средняя масса зерна с одного колоса) осуществлен на основе сочетания его двух субпризаков –количество зерновок в колосе и их крупность (масса 1000 семян).

Первая подгруппа включает гибриды, полученные с участием пяти иракских сортов (отцовские формы), у которых аллельный состав генов, связанных с качеством клейковины наиболее предпочтителен: 5+10+2*.

В эту подгруппу входят следующие пять сортов: Фатих, Тамуз-3, Абигариб-3, Ирак и Максибак. С участием сортов этой группы в процессе

гибридизации получены восемь гибридных комбинаций (№№1; 3; 10; 11; 14; 16; 18 и 20) (табл.30, прил. 1-8).

Таблица 30 - Сочетание признака продуктивности колоса с его субпризнаками (число зерновок и их крупность) у гибридов F_2. Иракские сорта первой подгруппы

№ гибр. комб.	Гибридн. покол.	Средняя масса зерна с одного колоса, г	Число зерновок в колосе, шт	Масса 1000 зерен, г
1	F_1	2,5±0,1 (2,1-2,8)	58,3±1,1 (52-62)	40,2
	F_2	2,2±0,1 (1,7-2,8)	52,2 (44-62)	40,4
3	F_1	3,5±02 (2,0-4,1)	59,4±2,3 (40-65)	56,5
	F_2	2,7±0,1 (2,0-3,1)	59,1±1,6 (50-66)	44,6
10	F_1	3,3±0,1 (2,7-3,9)	69,8±1,2 (66-79)	46,3
	F_2	2,2±0,1 (1,7-2,6)	55,3±2,2 (42-64)	38,8
11	F_1	2,5±0,1 (2,0-3,1)	56,3±1,0 (50-60)	43,2
	F_2	2,7±0,2 (2,0-3,9)	54,3±2,0 (44-67)	47,4
14	F_1	2,0±0,1 (1,5-2,2)	45,1±1,9 (32-52)	43.0
	F_2	2,0±0,1 (1,9-2,4)	46,3±2,1 (36-53)	42,2
16	F_1	2,5±0,1 (2,1-2,9)	69,5±1,1 (64-74)	34,5
	F_2	2,3±0,1 (1,5-2,7)	54,5±2,0 (46-62)	42,5
18	F_1	4,0±0,1 (3,5-4,5)	73,0±2/0 (65-81)	52,8
	F_2	2,5±0,1 (1,9-3,2)	47,4±2,6 (33-61)	50,3
20	F_1	3,1±0,04 2,8-3,2	61,0±0,7 (58-65)	48,8
	F_2	1,7±0,2 0,6-2,3	32,1±3,3 (14-44)	50,4

На основе анализа зерновой продуктивности гибридных растений F_2 первой подгруппы выделены пять гибридных комбинаций, у которых средняя масса зерна с одного колоса колеблется от 1,7г (№ 20) до 2,7 г (№№ 3, 11). При этом крупность зерновок F_2 в этих комбинациях свыше 40,0 г – варьирует от 40,0 г до 50 и выше – 50,4 г: 40,4 (№ 1); 44,6 (№ 3); 50,3 (№ 18); 47,4 № 11) и 50,4 (№ 20).

Все гибридные комбинации отличаются значительным уровнем варьирования признака - число зерновок в колосе. Наименьший лимит крайних величин среднего числа зерновок в колосе установлен в комбинации № 3, в которой этот показатель варьирует от 50 до 66 зерновок. Анализ сочетания зерновой продуктивности растений.

3.3.2.2 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридных растений второго поколения (F_2). Вторая подгруппа гибридов (аллельный состав иракских сортов (5+10)

Вторая подгруппа включает гибриды, полученные в результате скрещиваний с тремя иракскими сортами Аль-Рашид, Ибаа-99 и Ибаа-95. В результате гибридизации с формами АЦПГ получены четыре гибридные комбинации (№№ 5, 7, 12 и 15).

На основе анализа сочетаний зерновой продуктивности гибридных растений (F_2) второй подгруппы с субпризнаками (число зерновок и их крупность) все четыре гибридные комбинации отнесены к перспективным.

Из четырех гибридных комбинаций лишь одна комбинация с цитоплазмой *Aegilops ovata* (№ 12), тогда как остальные три (№№ 5, 7 и 15) – с цитоплазмой *Secale cereale*.

Для всех четырех гибридных комбинаций второй подгруппы в F_2 характерна высокая зерновая продуктивность, поскольку масса зерна с одного колоса у них варьирует от 1,8 г (№ 5) до 2,8 г (№ 12 и № 15), масса 1000 семян от 40,1 г (№ 15) до 52,5 (№ 2), а среднее число зерновок с одного колоса варьирует от 33,6 шт (№ 5) до 63,0 шт (№ 12).

Наиболее ценное сочетание продуктивности растений с их субпризнаками отмечено в трех комбинациях (№№ 7, 12 и 15), у которых высокая продуктивность колосьев гибридных растений варирует от 2,7 г (№7) до 2,8 г (№№12 и 15), а масса 1000 семян – от 40,1 (№ 15) до 46,6 (№ 7).

Из этих комбинаций выделяется гибридная комбинация № 7, у которой отмечен наименьший лимит разнообразий по числу зерновок в колосе, который составляет 50-64 зерновки.

Таблица 31- Сочетание продуктивности колоса с его субпризнаками (число зерновок в колосе и их крупность). Вторая подгруппа иракских сортов (аллельный состав генов 5+10)

№ гибр. комб.	Гибридн. покол.	Средняя масса зерна с одного колоса, г	Число зерновок в колосе, шт	Масса 1000 зерен, г
5	F_1	2,4±0,1 (2,1-2,7)	57,7±0,8 (55-61)	40,1
	F_2	1,8±0,1 (1,6-2,0)	33,6±1,6 (22-41)	52,5
7	F_1	4,1±02 (3,2-4,9)	52,2±1,2 (44-56)	76,2
	F_2	2,7±0,1 (2,4-3,3)	55,7±1,5 (50-64)	46,6
12	F_1	3,3±0,1 (3,0-3,9)	64,7±0,6 (62-67)	50,1
	F_2	2,8±0,1 (1,9-3,3)	63,0±1,7 (50-72)	42,7
15	F_1	1,6±0,1 (1,4-1,9)	49,0±1,3 (42-55)	31,7
	F_2	2,8±0,1 (2,2-3,3)	53,5±2,2 (43-64)	40,

3.3.2.3 Специфика сочетаний элементов продуктивности у гибридных растений второго поколения (F_2). Третья подгруппа гибридов (аллельный состав генов, связанных с качеством клейковины 2+12)

Эта подгруппа включает гибриды, полученные в результате гибридизации форм АЦПГ с пятью иракскими сортами: Фарах, Аль – Муруж, Шам-6, Тахади и Сабербег. Из пяти сортов четыре сорта - *T. aestivum*, а один сорт Фарах является твердой пшеницей (*T. durum*). В результате гибридизации с этими сортами создано восемь гибридных комбинаций (№№ 2, 4, 6, 8, 9, 13, 17, и 19) (табл. 32) .

Эта группа характеризуется значительным генетическим разнообразием. В частности, семь гибридных комбинаций получены в

результате опыления сортами мягкой пшеницы и лишь одна комбинация (№8) – с сортом пшеницы твердой *T. durum* (Сорт Фарах).

Таблица 32 - Сочетание признака продуктивности колоса с его субпризнаками (число зерновок и их крупность) у гибридов F_1 и F_2. Иракские сорта третьей подгруппы (аллельный состав 2+12)

№ гибр. комб.	Гибридн. покол.	Средняя масса зерна с одного колоса, г	Число зерновок в колосе, шт	Масса 1000 зерен, г
2	F_1	2,0±0,1 (1,8-2,4)	48,0±1,7 (40-55)	41,4
	F_2	2,1±0,1 (1,6-2,6)	46,7±2,3 (39-61)	43,7
4	F_1	2,7±02 (2,0-3,3)	62,1±3,7 (50-80)	41,4
	F_2	3,0±0,2 (2,2-3,6)	58,4±2,4 (47-68)	50,3
6	F_1	2,8±0,1 (2,4-3,6)	65,4±2,8 (55-86)	40,3
	F_2	2,8±0,1 (2,4-3,6)	55,3±2,2 (42-64)	38,8
8	F_1	2,5±0,1 (2,2-2,9)	56,3±1,0 (50-60)	43,2
	F_2	2,3±0,1 (1,6-3,0)	51,0±2,3 (41-63)	44,3
9	F_1	2,8±0,1 (2,0-3,1)	57,7±1,3 (50-64)	47.1
	F_2	2,2±0,1 (1,3-2,6)	51,2±1,8 (42-64)	40,2
13	F_1	2,4±0,1 (2,1-2,8)	53,8±1,0 (48-58)	43,2
	F_2	1,6±0,1 (1,1-2,0)	34,3±2,1 (24-43)	44,3
17	F_1	2,0±0,2 (1,4-2,6)	51,8±4,7 (65-81)	36,8
	F_2	2,0±0,1 (1,6-2,6)	49,5±2,2 (40-62)	39,4
19	F_1	3,0±0,04 2,8-3,3	61,8±1,0 (60-69)	47,1
	F_2	2,0±0,1 1,7-2,5	43,2±1,5 (38-52)	45,2

Из восьми комбинаций лишь одна комбинация (№ 13) создана на основе цитоплазмы *T. timopheevii*, все остальные (семь комбинаций) – с цитоплазмой *S. cereale*.

Среди изучаемых гибридных комбинаций второго поколения третьей подгруппы были выделены пять наиболее продуктивных, у которых средняя

масса зерна с одного колоса не ниже 2,0 г, а крупность зерновок (масса 1000 зерен) не ниже 40,0 г (№№ 2, 4, 6, 8 и 19). Среди них две комбинации с одним сортом-опылителем - Сабербег (№ 2 и № 4), который отличается сверх высоким содержанием сырой клейковины (52 %).

Особую ценность для дальнейшего отбора гибридов по продуктивности представляет гибрид № 4 с сортом-опылителем Сабербег, у которого в F_2 наиболее высокие показатели сочетания продуктивности растений (3,0 г), числа зерновок в колосе (58,4 шт) и их крупность - масса1000 семян (50,3 г).

3.3.3 Особенности формирования качественных и количественных характеристик клейковины у гибридных растений (F_2) и их родительских форм в зависимости от состава генов, связанных с качеством клейковины

Различные сочетания качественных и количественных характеристик клейковины у гибридных растений второго поколения отражают результаты комбинативной изменчивости, т.е. рекомбинации генов, которая может быть обусловлена двумя причинами. Одна из них – это комбинаторика генов из различных хромосом, другая – комбинаторика, возникающая путем кроссинговера, т.е. в результате рекомбинации генов, при которой происходит изменение состава генов в группах сцепления.

Известно, что различные показатели качества зерна определяются разнозначными генами, а характер их экспрессии в значительной степени зависит также от генов-модификаторов.

Установлено, что с геномом $A^в$ (*T. boeoticum*) связано высокое содержание белка и лизина, а с геномом Д – хлебопекарные качества, уровень содержания белка и лизина. Это открывает новые возможности для создания рациональных программ поиска исходного материала и селекции на содержание и качество белка пшеницы [5]. Использование иракских сортов

и генотипов аллоцитоплазматической пшеницы способствует созданию новых гибридов с более широкой генетической вариацией признаков, связанных с качественными характеристиками зерна.

Расширение спектра рекомбинантов этих признаков связано с эндогенным регулированием процесса рекомбиногенеза благодаря, в частности, наличию у гибридов чужеродной цитоплазмы, привнесенной аллоцитоплазматическими формами в качестве материнских компонентов скрещивания.

После открытия плазмид, эписом и симбионтов цитоплазматические (внехромосомные) генетические системы рассматриваются в качестве важного источника изменчивости, а их использование – как один из возможных путей активного вмешательства человека в генетическую программу растений [17].

В связи с этим использование аллоцитоплазматических форм в качестве материнских компонентов скрещиваний можно рассматривать как фактор, влияющий на внутриклеточную генотипическую среду.

Результаты анализа клейковины в зерне полученных гибридов представлены с учетом распределения гибридов на три подгруппы на основе особенностей аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины иракских сортов:

1-я подгруппа – 5 + 10 + 2*;

2-я подгруппа – 5 + 10;

3-я подгруппа – 2 + 12. (табл.33, прил.1, 2, 3)

Таблица 33 - Особенности формирование качественных и количественных характеристик клейковины у гибридов второго поколения (**F_2**) и их родительских форм

№ гибрида	♀АЦПГ		♂ Иракский сорт		F_2	
	Содержание сырой клейковины, %	Группа качества ИДК	Содержание сырой клейковины, %	Группа качества ИДК	Содержание сырой клейковины, %	Группа качества ИДК
Первая подгруппа						
1	22,3	I	35,3	II	22,2	I
3	23,5	I	35,3	II	24,5	I
10	24,3	II	31,5	II	23,0	I
11	17,4	I	31,5	II	30	I
14	30,9	I	31,5	II	34,2	II
16	29,5	II	34,4	II	21,7	I
18	42,3	I	32,2	II	21,3	I
20	35,9	I	35,3	II	30,9	I
Вторая подгруппа						
5	23,2	I	22,1	II	32,4	II
7	22,8	II	28,6	I	27,4	II
12	17,4	I	25,6	II	22,3	I
15	29,5	II	22,1	I	21,9	I
Третья подгруппа						
4	23,5	I	52,0	III	31	II
6	25,6	II	33,4	II	20,0	I
8*	29,7	II	12,0	II	24,9	II
9	27,9	II	33,4	II	23,0	II
2	22,3	I	52,0	III	26,6	I
13	35,9	I	52,0	III	38,3	II
17	29,5	II	52,0	III	27,5	II
19	45,2	I	52,0	III	38,4	II

*Triticum durum

Итак, ***в первую подгруппу*** с наилучшим сочетанием аллелей (5+10+2*) иракских сортов входят восемь гибридных комбинаций с четырьмя иракскими сортами: Фатих, Ирак, Абигариб и Максибак, поскольку

некоторые сорта использованы в гибридизации с формами АЦПГ неоднократно: Фатих и Ирак – каждый сорт в трех комбинациях, а сорта Максибак и Абугариб – в одной гибридной комбинации каждый.

На основе анализа ИДК установлено, что качество клейковины иракских сортов – опылителей относится ко II-ой группе качества, тогда как у материнских компонентов гибридизации (формы АЦПГ) их восьми форм лишь у двух клейковина II-ой группы качества, а у остальных шести форм качество клейковины выше – относится к I-ой группе ИДК (прил. 1).

В связи с этим особый интерес представляет формирование качества клейковины у гибридов. Оказалось, что в пяти гибридных комбинациях из восьми проявилось доминирование генетических свойств, обусловливающих высокое качество клейковины материнских форм. В результате у этих гибридных комбинаций (№№ 1; 3; 11; 18 и 20) показатели качества клейковины высокого уровня - I-ой группы ИДК.

Специфическая особенность сочетания уровня количественных и качественных характеристик клейковины отмечена в трех гибридных комбинациях (№№10; 11 и 14), полученных в результате скрещивания одного иракского сорта – Ирак с тремя различными формами АЦПГ. Две из них с цитоплазмой Ae. ovata (№ 48) и Ae. ovata (№50) и одна форма с цитоплазмой T. timopheevii (№ 3).

Обе формы АЦПГ с цитоплазмой Ae. ovata – с низким содержанием клейковины 24,3% (№ 48) и 17,4% (№ 50). При этом эти формы различаются также качеством клейковины. В частности, у формы АЦПГ № 48 качество клейковины II-ой группы, а у АЦПГ № 50 - I-ой группы.

Таким образом, более высокое содержание клейковины у формы АЦПГ (№ 48) – 24,3% сочетается с более низким ее качеством и, наоборот, у формы АЦПГ (№ 50) с низким содержанием клейковины (17,4%) имеет высокое качество клейковины - I-ой группы ИДК.

Однако, несмотря на такие различия материнских форм АЦПГ качество клейковины у обоих гибридов с одним сортом Ирак - I-ой группы (ИДК).

Вторая подгруппа гибридов – аллельный состав генов 5+10. В эту подгруппу входят четыре гибридных комбинации (№№ 5; 7; 12 и 15), полученные в результате скрещиваний трех иракских сортов (Ибаа-99, Аль-Рашид и Ибаа-95). Соотношение содержания и качества клейковины у гибридов и их родительских компонентов этой группы характерно тем, что качество клейковины у гибридов соответствует родительскому компоненту с более низким содержанием клейковины. Очевидно, в этих гибридных комбинациях проявляется взаимосвязь между этими показателями. (прил. 2).

Третья подгруппа гибридов (для иракских сортов этой подгруппы характерен аллельный состав генов 2+12. В третью подгруппу входит восемь гибридных комбинаций (№№ 4; 6; 8; 9; 2; 13; 17 и 19), полученные с участием трех иракских сортов Сабербег, Шам-6 и Фатих (T.durum). Из сортов этой группы особенно выделяется сорт Сабербег, который имеет исключительно высокое содержание клейковины – 52%. Однако, качество клейковины этого сорта невысокое - III-ей группы ИДК (прил. 3).

Два других иракских сорта (Шам-6 и Фарах) значительно уступают по уровню содержания клейковины, однако ее качество выше (II-ая группа качества ИДК). Низкое содержание клейковины – у сорта твердой пшеницы Фарах, оно составляет всего лишь 12%.

Материнские компоненты (формы АЦПГ) весьма разнообразны по содержанию клейковины. Большая часть этих форм по содержанию клейковины относятся к сильным сортам поскольку содержание клейковины у них выше 28%: № 44 (*S.cereale*) – 29,7%; № 44 (*T.timopheevii*) – 35,9%; № 20 (*S.cereale*) – 29,5%; 2 (*S.cereale*) – 45,2%.

Анализ формирования клейковины у гибридов, полученных с участием сорта Сабербег, представляет особый интерес в связи с контрастными характеристиками его клейковины – наивысшее содержание (52%) и самая низкая среди всех изучаемых иракских сортов группа качества клейковины - III-я группа ИДК.

В связи с этим изучение характера сочетания важнейших характеристик клейковины у различных гибридов с сортом Сабербег, а также уровня варьирования этих характеристик в зависимости от генетических характеристик материнских форм АЦПГ – доноров чужеродной цитоплазмы, имеет и практическое значение в селекции на качество.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение современных иракских сортов как компонентов гибридных комбинаций с формами аллоцитоплазматической яровой пшеницы представляет практический интерес как источники генетической изменчивости и ценных рекомбинантов с трудно-сочетаемыми хозяйственно-ценными признаками. Скрининг аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины, и анализ качественных и количественных характеристик клейковины современных иракских сортов пшеницы позволил осуществить их идентификацию с целью использования в качестве компонентов гибридизации в целевой селекции на качество. Установлен эффект доминирования высоких качественных характеристик, свойственных для материнских компонентов (аллоцитоплазматические формы – доноры чужеродной цитоплазмы) у гибридов с иракскими сортами. Выделены гибриды с ысоким уровнем комбинационной способности по основным элементам зерновой продуктивности, в частности с сортом Сабербег при его скрещивании с различными формами АЦПГ. На основе анализа содержания и качества клейковины выделены гибриды второго поколения (F_2) со специфичесим сочетанием этих характеристик , что создает основу для дальнейшей целевой селекции на качество.

ВЫВОДЫ

1. Впервые на основании сравнительного изучения характера адаптивности современных иракских сортов пшеницы по их зерновой продуктивности в 2015-2017 годы в условиях Московского региона (МСХА) выделен ряд сортообразцов пшеницы, сочетающих устойчивую продуктивность и высокую крупнозерность – Максибак, Аль-Рашид, Собербег и Тахиди и осуществлена дифференциация изучаемых иракских сортов по количеству и качеству клейковины следующим образом: ценные сорта (Аль-Рашитд, Тамуз-3, Ирак); хороший филлер (Фатих, Ибаа-95); удовлетворительный филлер (Аль-Муруж, Шам-6, Абигариб-3); слабый – Ибаа-99.

2. Установлен характер сочетаний элементов продуктивности растений и уровень их вариабельности в 2015-2017 годы у форм аллоцитоплазматической пшеницы – доноров чужеродной цитоплазмы при скрещивании их с иракскими сортами пшеницы, что позволило выделить формы АЦПГ (№ 23 и № 26), устойчиво сохраняющие крупность зерновок в различные годы – в пределах 40,0 г (2016 год) – 53,6 г (2015 год).

3. Установлен уровень истинного гетерозиса репродуктивных признаков у гибридов F_1, созданных с участием иракских сортов первой подгруппы с наиболее благоприятным аллельным составом генов (5+10+2*), связанных с качеством клейковины. В частности, в трех комбинациях (№№ 1, 3 и 20) – с сортом Фатих (отцовская форма), а в четвертой комбинации – с сортом Максибак. При этом в трех комбинациях материнские формы АЦПГ с носителем цитоплазмы *S.cereale* L. и лишь в одном случае – *T.timopheevii* L.

4. Наиболее высокий уровень комбинационной способности по основным элементам продуктивности отмечен у гибридов F_1 с сортом Сабербег, т.к. уровень гетерозиса по признаку – масса зерна с одного колоса в различных комбинациях с участием этого сорта, но с различными формами АЦПГ, варьирует от 41,2 % (№ 13) до76,5 % (№ 19).

5. Анализ варьирования и сочетаний элементов продуктивности у гибридных растений F_1 и F_2 с субпризнаками продуктивности растений – число зерновок в колосе и их крупность (масса 1000 зерен) отражает значительный уровень варьирования признака – число зерновок в колосе и значительно меньший уровень варьирования признака – крупность зерновок.

6. По результатам анализа качества клейковины (ИДК) иракских сортов проявилась четкая зависимость качества клейковины от аллельного состава генов, связанных с качеством клейковины: если в первых двух подгруппах (5+10+2* и 5+10) из двенадцати сортов большая часть сортов (10 сортов) – II группы качества и два сорта – I группы, то в третьей подгруппе (2+12) из восьми сортов 5 сортов – III группы и 3 сорта – II группы с ее содержанием от 29,2 до 45,2%.

7. Эффект доминирования высоких качественных характеристик клейковины материнских форм АЦПГ (I и II группы качества ИДК) при гибридизации их с иракскими сортами проявился у одиннадцати гибридных комбинаций (№№ 1; 2; 3; 4; 11; 12; 13; 17; 18; 19 и 20), при этом у семи гибридов сочетание качественных и количественных характеристик клейковины соответствует сильным сортам пшеницы. Особый практический интерес представляют гибриды с участием уникального сорта Сабербег, с наивысшим содержанием клейковины – 52%, но самим низким среди иракских сортов качеством – III группа.

8. Отмечено, что в гибридных комбинациях с сортом Сабербег, проявляется контрастное соотношение количественных и качественных характеристик клейковины, когда высокое содержание клейковины – 38,4% в комбинации № 19 сочетается с ее низким качеством (II группа) и, наоборот, низкое содержание клейковины (26,6 %) в комбинации № 2 – клейковина I группы, что является перспективным для синтеза новых гибридов в селекции на качество.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АЦПГ	аллоцитоплазматический гибрид пшеницы
Лют.	лютесценс
Эритр.	эритроспермум
ПЦР	полимеразная цепная реакция
ДНК	дезоксирибонуклеиновая кислота
АТФ	аденозинтрифосфат
АБК	абсцизовая кислота
Р/О	коэффициент фосфорилирования
РНК	рибонуклеиновая кислота́
ЦМС	цитоплазматическая мужская стерильность
Vrn	vernalizatin – ответ на яровизацию
Ppd	photoperiodic – чувствительность к фотопериоду
♂	отцовская форма
♀	материнская форма
Гом.	гомозиготное
Гет.	гетерозиготное

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астауров Б.Л. Физиологический гетерозис и генетика.//Вопросы философии. 1965 – т. №3 – с.85-96.
2. Балинт А., Ковач Г. Данные к выявлению генетических и физиологических основ гетерозиса в растительном мире // Гетерозис. Минск.: Изд-во АН БССР. -1961. -С. 50-58.
3. Барановский П.М., Семенова Д.И. Физиолого-биохимические изменения у растений кукурузы в процессе инцухта // Гетерозис в растениеводстве. -Л.: Колос. -1968. -С.205-209.
4. Босс Г.В., Бадина Г.В., Буренин В.И. Гетерозис овощных культур. Л.: Агропромиздат. Ленинградское отделение, - 1990. -223с.
5. Брежнева Д.Д.Пшеницы мира. Под ред.. Л.: «Колос» (Ленингр. отд-ние) 1976, 487с.
6. Ванюшин Б.Ф. Кирнос М.Д. Генетические функции органоидов цитоплазмы. Л., - 1974. - С. 7 -9.
7. Герасимов С.Б., Цитоплазматическая наследственность новый фактор в селекции растения, с.-х. За рубежом, 1975, №8, с. 65-67.
8. Гилязетдинов Ш.Я., Ивлева Л.А. Структурное состояние ДНК в клеточных ядрах гетерозисных гибридов кукурузы // Вопросы биохимии гетерозиса у растений. -Уфа. -1971. -С. 64-68.
9. Гужов Ю.Л. Гетерозис и урожай. М.: Колос. -1969. -219 с.
10. Гужов Ю.Л., Фукс А., Валичек П. Селекция и семеноводство культивируемых растений. -М,: Изд-во РУДН. -1999. -536 с.
11. Гуляев Г.В. , Дубинин А.П. Селекция и семеноводство [Текст] / Г.В. Гуляев, А.П. Дубинин. - М.: Агропромиздат, 1987. - 352 с.
12. Давыденко О. Г. Роль цитоплазматической изменчивости в эволюции и селекции растений , Цитология и генетика., 1989, том 24. -С. 66-76.
13. Давыденко О.Г. Замещенные цитоплазматические линии пшеницы и ячменя. Подходы к созданию идентифицированных плазмофондов

видов // Тез.докл. I Всесоюзн.совещ. «Использование изогенных линии в селекционно-генетических экспериментах. Новосибирск 1990, с.20-22.

14. Даскалов Х. Состояние теоретических исследований по гетерозису овощных культур и его практическое использование // Гетерозис: теория и практика. -М.: Колос. -1968. -С. 152-167.
15. Ефремова Т.Т., Арбузова В.С.Рольхромосом 5-й гомеологической группы в контроле твердозерности и содержания белка в зерне замещенных линий мягкой пшеницы Саратовская 29 // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 624–632.
16. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: «Штиинца», 1988. - 768с.
17. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз). Кишинев. «Штиинца», -1980. – 587с.
18. Кирпичников В.С. Генетические механизмы и эволюция гетерозиса // Генетика. -1974. -Т. 10, -№4. -С. 165-179.
19. Кирпичников В.С. Общая теория гетерозиса. Сообщение 1. Генетические механизмы гетерозиса//Генетика. -1967. -№ 10. -С. 167-180.
20. Климушина М.В. Дивашук М.Г., Мухаммед Т.А.К. , Семенов О.Г., КарлоГ.И. Анализ аллельного состава генов, связанных с хлебопекарными качествами, у аллоцитоплазматических гибридов пшеницы // Генетика. 2013. Т. 49. № 5. С. 617—625.
21. Конарев А.В. Развитие биохимических и молекулярно-биологических исследований мирового генофонда растений в ВИР им. Н.И. Вавилова//Аграрная Россия, 2006.N 6. С.2-3.
22. Конарев В.Г., Ахметов Р.Р., Гилязетдинов Ш.Я. Некоторые предпосылки к изучению молекулярно генетической природы гетерозиса // С.-х. биология.-1971.-Т.6, -№5. -С. 653-662 .

23. Лобашев Ж.Е. Полвека советской генетике // Генетика.1967. № 10, с.15-31.
24. Лысиков В.Н., Духовный А.И. Биофизические аспекты прогнозирования эффекта гетерозиса у растений (электрофизиология кукурузы). -Кишинев.: Штиинца.-1978. -С. 102-111.
25. Меерсон Ф. 3. О взаимосвязи физиологической функции и генетического аппарата клетки.— М.: Медицина, 1963.—174С.
26. Набока В.С. Роль ядерных и цитоплазматических факторов в формировании различий и гетерозисного эффекта по продуктовности у озимой пшеницы // Научн.тр. КХЛ.Киев.1974 с.19-21.
27. Орлюк А.П., Лавриненко Ю.А. Изменчивость генетических параметров количественных признаков яровой пшеницы в условиях орошения. Генетика 1982. – Т.18. - №12 – стр. 2000-2007.
28. Палилова А.Н. Гетерозис и нехромосомная наследственность // Гетерозис Минск: Наука и техника.-1982. -С. 190-215.
29. Прокофева З.Д., Кокшарова Т.А. Специфичность взаимодействия ядра и цитоплазмы у отдельных гибридов с замещенным геном.// Вестник Московского университета. Серия 16, Биология, 1982, № 2. С. 65-70.
30. Пруцков Ф.М., Крючев Б.Д. Растениеводство с основами семеноводства. 4-е изд. М.:- Колос. -1984. -479 с.
31. Романова Е.В. , Аль ЛаббанАдхам Ахмед. Влияние аллельного состояния белковых локусов на показатели качества пшеничной муки// Аграрная наука . -2011. - №7.- С.18-19.
32. Романова Е.В., Мартынов О.Л., Туманян А.Ф. О биохимическом полиморфизме белков сельскохозяйственных растений//Вестник РАСХН. - 2003.- № 6.- С.39-40.
33. Рубцов М.С. Изучение биоэлектрических потенциалов в связи с гетерозисом у кукурузы // Гетерозис с.-х. растений, его физиолого-биохим. и биофиз. основы. -М.: Колос. -1975. -С. 238-242.
34. Седжер Р. Цитоплазматические гены и органеллы. М.: Мир, 1975.-423 с.

35. Седловский А.И. О характере взаимодействия генотип-среда у яровой пшеницы и роли морфологических признаков.//Биология.-№6. -1984.- С.53-57.
36. Семененко, В. Е. Генетический контроль и клеточные механизмы регуляции фотосинтеза / Фотосинтез и продукционный процесс М.: Нау-ка, 1988. С .69-81.
37. Семенов О.Г. Задачи и пути селекции сельскохозяйственных культур в условиях тропиков, субтропиков и умеренной зоны М.: Изд-во УДН, - 1983. - С. 32-38.
38. Семенов О.Г. Ядерно-цитоплазматическая система пшеницы как модель для изучения экспрессии генома [Текст] / О.Г. Семенов // Материалы научно-практ. конференции: Актуальные проблемы науки в сельскохозяйственном производстве. - М.: Изд-во РУДН. - 1997. - С. 9-10.
39. Степанова Л.В, Романин Т.С. Изучение реципрокных гибридов яровой пшеницы// Доклады ТСХА. 1976. Вып.219. с 82-87.
40. Струнников В.А. Природа и проблемы гетерозиса // Природа. – 1987. – В.5. – С. 65-76.
41. Турбин Н.В. Гетерозис и генетический баланс // Гетерозис. Минск.: Изд-во АН БССР., - 1961. – с.3-34.
42. Турбин Н.В., Палилова А.Н. Генетические основы цитоплазматической стерильности у растений. М.: 1975.-183 с.
43. Федин М.А. О гетерозисе пшеницы. М.: Колос, 1970. — 240 с.
44. Филатов Г.В. Гетерозис: физиолого-генетическая природа. -М.: Агропромиз-дат.-1988. -96 с
45. Финчем Дж. Генетическая комплементация. М.: Мир. -1968. -184 с.
46. Хакимова А.Г., Митрофанова О.П. Пуроиндолины в связи с перспективами селекции мягкой пшеницы на качество и устойчивость (обзор иностранной литературы)// Сельскохозяйственная биология, 2009. - № 1. - С. 3-15.

47. Цильке Р.А. Изменчивость характера наследования количественных у мягкой яровой пшеницы в зависимости от условий вегетации. Сиб. Вестник с/х науки. – 1974. - №2 – С. 31-38.
48. Шахбазов В.Г. Биофизический аспект в изучении природы гетерозиса.- С.-х. биология, 1979, т. 15, № 4, с.468-473.
49. Шахбазов В.Г. Динамический аспект изучения природы гетерозиса// Селекция и семеноводство. Киев, 1989, вып. 67, с. 64-67.
50. Шахбазов В.Г. О физико-химических механизмах инбредной депрессии и гетерозиса//Генетика. -1974. -Т.10, -№4. -С. 153-164.
51. Шахбазов В.Г., Чешко В.Р. Эффект гетерозиса важнейший генетический способ повышения продуктивности сельскохозяйственных растений и животных // Биология продовольственной программе. К.: Выс. шк., -1987. -С.49-61.
52. Шахбазов В.Г., Чешко В.Ф., Шерешевская Ц.М. Механизмы гетерозиса история и современное состояние проблемы. Харьков.: Основа. -1990. -120 с.
53. Achremowicz B., Borkowska H., Styk B., Grundas S.: The effect of nitrogen fertilization on gluten quality and spring wheat grain (in Polish). Biuletyn Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roœlin.1995, 193, 29-34.
54. Afridi, N. and I.H. Khalil. Genetic improvement in yield related traits of wheat under irrigated and rainfed environments. Sarhad. J. Agric.2007, 23(4): 965.
55. Ahmad M. Molecular marker-assisted selection of HMW glutenin alleles related to wheat bread quality by PCR-generated DNA markers. Theoretical and Applied Genetics ,2000,V(101): Issue 5–6, pp 892–896.
56. Al-Doori, I. E. Fundamentals and principles of agricultural policy in Iraq. Government Advertising and Printing Corporation, Baghdad ,1979.
57. AL-Dulaimi H. J.H. Combining ability and gene action in wheat. Al- Anbar Journal of Agricultural Sciences.2009,7: (1): 100-109.

58. Al-Ubaidi M.O and Jaddou H A. Study achieve self-sufficiency in the strategic grain through the promotion of productivity and unit area. Seminar loaf of bread and grain trade in the Arab homeland. Arab Federation for Food Industries-Baghdad (07.11.2001).
59. Al-Ubaidi Mohammad.O. A program to develop bread wheat cultivars via hybridization and mutations. The Iraqi Journal of Agricultural Sciences. 2013, 44 (4): 455- 463.
60. Astley D.Genetic Resources Conservation Experimental Agriculture. 1987,V (23): 245-257 .
61. Bailey, T.B. and R.E. Comstock. Linkage and the synthesis of better genotypes in selffertilizing species. Crop Sci. 1976 , 16: 363-370.
62. Baktash F.Y and. Ibraihi M.A. Phenotypic and genotypic variation and correlation in bread wheat.Al –Anbar journal of Agricultural Sciences.2009, 7(1):150-165.
63. Baktash F.Y., Ibraihi M.A. Path analysis for several bread wheat varieties. Al-Anbar journal of Agricultural Sciences. 2006. 4:(1), 123-137.
64. Baranwal, D.K., V.K. Mishra, M.K. Vishwakarma, P.S. Yadav and B. Arun, Studies on genetic variability, correlation and path analysis for yield and yield contributing traits in wheat (T. aestivum L. em Thell.). Plant Arch.2012, 12: 99-104.
65. Baric, M., H. Sarcevic and S. Keresa. Analysis of yield components of F1 hybrids of crosses between spring and winter wheat types (Triticum aestivum L.).Agric. Conspec. Sci.2004 ,69:11-15.
66. Berville A. L'heterosis: approaches physiologiques et perspectives // Agron. trop. -1977. -Vol.32. -№ 2. -P. 171-176.
67. Birchler JA, Auger DL, Riddle NC . Plant Cell.2003 15:2236–2239) .
68. Blochet J.E., Chevalier E., Forest Eea. Complete amino acid sequence of puroindoline, a new basic cystine-rich protein with unique tryptophan-rich domain, isolated from wheat endosperm by Triton X-114 phase partitioning. FEBSLetters, -1993, 329(3): 336-340.

69. Bloksma A.H., Bushuk W.: Rheology and chemistry of dough. In: Wheat: Chemistry and technology. (Ed. Y. Pomeranz), AACC Inc., St. Paul, MN, USA,-1998, 131-217.
70. Bordes, J., Branlard, G., Oury, F. X., Charmet, G. and Balfourier, F. Agronomic Characteristics, Grain Quality and Flour Rheology of 372 Bread Wheat in a Worldwide Core Collection. J. Cereal Sci.-2008, 48: 569–579.
71. Borkowska H., Styk B., Grundas S.: Assessment of influence of nitrogen fertilization of winter wheat on its gluten quality. Book of Abstracts of 6th Int. Conf. on Agrophysics, Lublin, Poland.-1997, 11-12.
72. Branlard, G. and Dardevet, M. Diversity of Grain Protein and Bread Wheat Quality. II. Correlation between High Molecular Weight Subunits of Glutenin and Flour Quality Characteristics. J. Cereal Sci. 1985. 3:345-354.
73. Briggle, L.W. Heterosis in wheat. A review. Crop Sci. 1963., 3: 407-412.
74. Bruce A.B. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor // Science. 1910. -P. 627-628.
75. Busch R.H, Maan S.S. effects of alien Cytoplash on agronomic and breed making traits of two spring wheat cultivars// Crop. Sci – 1978- Vol.18- p.864- 866.
76. Busch, R.H., J.C. Janke and R.C. Frohberg. Evaluation of crosses between high- and low yielding parents of spring wheat (Triticum aestivum L.) and bulk prediction of line performance. Crop Sci. 1974., 14: 47-50.
77. Central Statistical Organization / Directorate of Agricultural Statistics,2002.
78. Chopra V.L. Plant breeding. Theory and practice. Oxford & B.H publishing co. prt. lmt. New Delhi. -1995. -471p.
79. Collins G.N. Dominance and the vigorof first generation hybrids. Amer.Nat. -1921.-Vol.55.-P. 116-133.
80. Costa, M. S., Scholz, M. B. S. and Franco, C. M. L. Effect of High and Low Molecular Weight Glutenin Subunits, and Subunits of Gliadin on Physicochemical Parameters of Different Wheat Genotypes Ciênc. Tecnol. A Liment. Campinas, 2013.33(1): 163-170.

81. Cox, T.S. and J.P. Murphy. The effect of parental divergence on F2 heterosis in winter wheat crosses. Theor. Appl. Genet. 1990., 79: 241-250.
82. Davenport C.B. Degeneration, albinism and inbreeding.Science1908 28:454–455.
83. Dobzhansky T. Nature and origin of heterosis // Heterosis Ames. -1952. -P. 218-223.
84. Dominique de Vienne, A. Leonardi et C. Damerval. L'heterosis chez le mais: de nouvelles donnees sur une nouvelle question // Biofutur. 1990. - №4. - P. 38-48.
85. Douliez J.P., Michon T., Elmorjani K.e.a. Mini review: Structure, biological and technological functions of lipid transfer proteins and indolines, the major lipid binding proteins from cereal kernels. J. Cereal Sci.,2000, 32(1):1-20.
86. Duvick, D. N. 1986. Plant breeding: past achievements and expectations for the future. Economic Botany 40:289–297.
87. East E., Hayes H. Heterozygotes in evolution and in plant breeding // US Dept. Agri. Bureau of Plant Industry. -1912. -Bull. -№243. -P. 1-58.
88. East EM (1908) Reports of the Connecticut Agricultural Experiment Station for years 1907–1908, pp 419–428).
89. Ehdaie, B. and J.G. Waines. Genetic variation, heritability and path-analysis in landraces of bread wheat from South-western Iran.Euphytica,1989.41(3):183-190.
90. El-Maghraby, M.A., El-Shehawi, A.M. and Harby, M.H.Alexandria Journal of Agricultural Research,2010. 55, 31-38.
91. Emad K.H, AL-Haydary H.H..Respons of some growth traits bread wheat for sowing dates and irrigation intervals. The Iraqi Journal of Agricultural Sciences. 2012,43 (5): 42-51.
92. Esch, E., J.M. Szymamtik, H. Yates, W.P. Pawlowski and E.S. Buckier. Using crossover breakpoints in recombinant inbred lines to identify quantitative trait loci controlling the global recombination frequency. Genet.,2007,177: 1851-1858.

93. Evans, L.T. and R.A. Fischer. Yield potential, its definition, measurement and significance. Crop Sci.1999, 39: 1544-1551.
94. Fabrizius, M.A., R.H. Busch, K. Khan and L. Huckle. Genetic diversity and heterosis of spring wheat crosses. Crop Sci.1998, 38: 1108-1112.
95. Fasoula D.A and Fasoula V.A. Honeycomb breeding: Principles and applications.Plant Breeding .Rev,2000,18:177- 250.
96. Fisher H.E. Heterosis. Veb GustavRisher Verlag jena. -1978. -163 p.
97. Fonseca A., Patterson F.L. Hybrid vigor in a seven parent diallel cross in common winter wheat (Triticum aestivum). Crop Sci. -1968. -Vol.8. -P. 85-88.
98. Freeman, G.F. Heredity of quantitative characters in wheat. Genetics.-1919. 4: 1-93.
99. Gallais.A.Theorie de la selectionen amelioration des plantes//collection Sciences agronomiques.masson.Paris Milan barcelon Mexico.1990.p.7-11. 1988.
100. Gautier M.F., Aleman M.E., Guirao A. et al. Triticum aestivum puroindolines, two cystinerich seed proteins: c DNA sequence analysis and developmental gene expression // Plant Mol. Biol. 1994. V. 25. P. 43–57.
101. Gianibelli, M. C., Larroque, O. R., MacRitchie, F. and Wrigley, C. W. Biochemical, Genetic and Molecular Characterization of Wheat Endosperm Proteins. Am. Assoc. Cereal Chem.2001, 1: 158- 236.
102. Gillham Д.W. Organell heredity. Raven ,New- Your, 1978- p.141.
103. Grantham R., Gautier C., Gouy M. The genome as a unit of selection: evidence from molecular biology // Abh. Akad. Wiss. DDB. Abt. Math.-naturwiss. Techn.-№1. -1983. -P. 95-106.
104. Graybosch, R. A., Peterson, C. J., Hansen, L. E., Rahman, S., Hill, A., & Skerritt, J. H. Identification and characterization of U.S. wheats carrying null alleles at the Wx loci. Cereal Chemistry,1998. 75, 162–165.

105. Güler, M. and M. Özgen. Relationships between winter durum wheat (T. durum Desf.) parents and hybrids for some morphological and agronomical traits. Turk. J. Agric. For.1994, 18(3): 229-223.

106. Hadley H.H. Interspecific and intergeneric hybridization of crop plants. Wixconsin.-1980.- 277 p.

107. Hailegiorgis, D., M. Mesfin and T. Genet. Genetic divergence analysis on some bread wheat genotypes grown in Ethiopia. J. Cent. Europ. Agric.2011, 12(2): 344-352.

108. Hamer R.J., Weegels W.P., Marseille J.P. Prediction of bread-making quality of wheat: the use of HMW glutenin A subunit based quality scoring systems. J. Cereal Sci.1992, 15: 91-102.

109. Harold H.Smith Broademng the base of fenetic variability in plants // of Herech – 1971-Vol.62 - № 5- p.65- 277; Naan , 1976.

110. Harvey P.H. The role of extrachromosomal inheritance in plant breeding // Advance in agronomy. New York. -1972. -Vol.24. -P. 1-24.

111. Hawkes, J.G., N. Maxted and B.V. Ford-Lloyd. The ex situ conservation of plant genetic resources. Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands.2000,PP.241.

112. He, Z. H., Liu, A. H., Pena, R. J., & Raja ram, S. Suitability of Chinese wheat cultivars for production of northern style Chinesesteamed bread. Euphytica.2003, 131, 155–163.

113. He, Z. H., Liu, L., Xia, X. C., Liu, J. J. and Eña, R. J. P. Composition of HMW and LMW Glutenin Subunits and Their Effects on Dough Properties, Pan Bread, and Noodle Quality of Chinese Bread Wheats. Cereal Chem.2005, 82: 345-350.

114. Hernández, Z. J. E., Figueroa, J. D. C., Duarte, P. R., Martínez-Flores, H. E., Arámbula, G. V., Luna, G. B.and Peña, R. J. Influence of High and Low Molecular Weight Glutenins on Stress Relaxation of Wheat Kernels and the Relation to Sedimentation and Rheological Properties.2012, J. Cereal Sci., 55:344-350.

115. Hobson G.E. A study of mitochondrial complementation inwheat. Biechem. J., proc. biochem. soc. 515th meeting. Bangor.: -1971. -P. 10. 118..

116. Horvat D., Jurcovic Z., Sudar R., Pavlinic D., Simic G. The relative amounts of HMW glutenin subunits of OS wheat cultivars in relation to bread-making quality// Cereal Res. – 2002. – Vol. 30. – P. 415-422.

117. Imai Y. Recurrent auto- and exomutation of plastids resulting in tricolored variegation of Hordeum vulgare // Genetics. -1936. -T.21. -P. 752-757.

118. Jain R.P., Aulakh H.S. Variability in wheat Ind. Jour. of Agr.Sai – 1971 – V41 - №4 P.297-299.

119. Jaradat A.A,. Agriculture in Iraq: Resources, Potentials, Constraints, and Research Needs and Priorities. NCSC Research Lab, ARS-USDA, Washington, D. C., USA,2002, pp,83.

120. Johen.E.K, J.Arrom, and E.L.Smith..Hybrid and pure line hard winter wheat yield and stability .Crop sci. 2004, 44:(1):107 – 113.

121. Jolly C.J., Rahman S., Kortt A.A. e.a.Characterization of th ewheat Mr15000«grain-softnessprotein» and analysis of the relationship between its accumulationin thewhole seed and grains of tness.Theor.Appl. Genet., 1993, 86: 589-597.

122. Jones D. F. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis // Genetics. 1917. -Vol.2, -№7. -P. 466-479.

123. Kaczyñski L.: Wheat varieties appropriate for processing (in Polish). Przegl¹d Zbo¿owo-M³ynarski, 7, 2-7, 1998.

124. Kaya, Y. and Akcura, M. Effects of Genotype and Environment on Grain Yield and Quality Traits in Bread Wheat (T. aestivum L.). Food Sci. Tech. Campinas. 2014,34(2): 386-393.

125. Keeble F., Pellew C. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (Pisum sativum) // Genetics. -1910. -Vol.1. -P. 47-56.

126. Kihara H. Importance of cytoplast in plan genetics // Cyologia- 1982- № 34- p.435-450.

127. Kihara H. Nucleo-cytoplasmic hybrids and nucleo-cytoplasmic heterosis // Seiken Ziho. -1979. -P. 5-13.

128. Kinoshita G. and Kihara H. N-C heterosis expressed in the nuclear hybrids of common wheat having cytoplasm of Aegilops squarrosa . Rep. of the Kihara Inst, for biol. Res.-Japan.-1981. -№30. -P. 1-7/

129. Kronstad, W.E. Genetic diversity and free exchange of germplasm in breaking yield barriers. In: Increasing yield potentials in wheat: Breaking the barriers. (Eds.): M.P. Reynolds. CIMMYT, Mexico. 1996.

130. Kuntzel H., Kochel H.G. Heterosis in filed crops // Nature, 1981. -T.298. -P. 751-755.

131. Leaver C.J. ; Cray M.W. Mitochondriat genome organisation and expression in higher plants // Ann.Rev. Plant. Physiol. Palo Akto, Calif – 1982- Vol 33 – p.373- 402,185.179, 181.

132. Levine R.P. “Handbook of genetics”. N.y. - London, 1974, 2: 417-426.

133. Levings C.S., Seedorf R.R. Nucleotide sequence of the S-1 mitochondrial DNA from S citoplasm of maize //Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1983. –vol.80. – N 1/ - P. 4055-4059.

134. Li ZK, Luo LJ, Mei HW, Wang DL, Shu QY, Tabien R, Zhong DB, Ying CS, Stansel JW, Ghush WS, Paterson AH (2001) Genetics 158:1737–1753Google Scholar.

135. Liang D, Tang JW, Pena RJ, Singh R, He XY, Shen XY, Yao DN, Xia XC, He ZH . Characterization of CIMMYT bread wheats for high- and low-molecular weight glutenin subunits and other quality-related genes with SDS-PAGE, RP-HPLC and molecular markers. Euphytica. (2010) ,172:235–250.

136. Luo C, Griffin WB, Branlard G, McNeil DL .Comparison of low- and high molecular-weight wheat glutenin allele effects on flour quality. Theor Appl Genet. (2001) .2:1088-1098.

137. Luo LJ, Li ZK, Mei HW, Shu QY, Tabien R, Zhong DB, Ying CS, Stansel JW, Ghush WS, Paterson AH (2001) Genetics 158:1755–1771.

138. Macritchie F., Lafiandra D. Structure-function relationships of wheat proteins. In: Food Protein and Their Applications, (Damodaran S., Paraf A., eds.). 1997.: 293-323.

139. MacRitchie, F. Role of polymeric proteins in flour functionality. In Wheat kernel proteins: molecular and functional aspects, 1994.p. 145-150. Bitervo, Italy, Universita degli studi della Tuscia/

140. Madic, M., Paunovic, A., Durovic, D., Kraljvic-Balalic, M. and Knezevic, D. 2005. Genetika, 37, 261-269.

141. Martin, J.M., L.E. Talbert, S.P. Lanning and N.K. Blacke. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity. Crop Sci. 1995, 35: 104-108.

142. Meerson F.Z. Intensity of function of structures of the differentiated cell as a determinant of activity of its genetic apparatus // Nature. -1965. -Vol. 206, -№4983. -P.115.

143. Morgan, C.L. 1998. Mid-parent advantage and heterosis in F1 hybrids of wheat from crosses among old and modern varieties. Journal of Agriculturel Science, Cambridge, 130: 287-295Munther Khaddam, Water Studies Centre and
the Arabwater. security, water conservation seminar, 24 -April - 2005, Damascus.

144. Nakamura, T., Yamamori, M., Hirano, H., Hidaka, S., & Nagamine, T. Production of waxy (amylose-free) wheats. Molecular and General Genetics, 1995. Vol.248,Issue.3,pp.253–259.

145. Özgen, M. Kışlık Ekmeklik Buğdayda (Triticum aestivum L.) Melez Gücü. Turk. J. Agric. 1989., 13(3b): 1190-1201.

146. Payne P.I. Nightingale M.A., Krattiger A.F., Holt L.M. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. J. Sci. Food Agric.1987, 40: 51-65.

147. Payne P.I., Corfield K.G. Subunits composition of wheat glutenin proteins, isolated by gel filtration in dissociating medium. Planta, 1979: 145: 83–88.

148. Payne P.I., Holt L.M., Law C.N. Structural and genetical studies on the high molecular weight subunits of wheat glutenin. I. Allelic variation in subunits amongst varieties of wheat. Theor. Appl. Genet. 1981. 60: 229-236.

149. Payne P.I., Nigtingale M.A., Krattiger A.F., Holt L.M. The relationship between HMW glutenin subunit com position and the breadmaking quality of Britishgrown wheat varieties // J. Sci. Food and Agriculture. 1987. V. 40. P. 51-65.

150. Payne, P. I. Genetics of Wheat Storage Proteins and the Effect of Allelic Variation on Bread-Making Quality. Annu. Rev. Plant Physiol., 1987.38: 141–153.

151. Payne, P. I. Endosperm Proteins. In: “Plant Gene Research; a Genetic Approach to Plant Biochemistry”, (Eds.): Blonstein, A. D. and King, P. J. Plant Breeding Institute, Cambridge. 1986 pp.207-301

152. Picard, B.P., G. Branlard, F.X. Oury, P. Berard and M. Rouset. A study of genetic diversity in wheat. II Application to the prediction of heterosis. Agronomie, 1992.12: 683-690.

153. Rendel J.M. Heterosis // The American Naturalist. May-June, 1953. -Vol.87, -№834. -P. 129-138.

154. Report of the World Food Organization FAO. (2014).

155. Rogers W.J., Payne P.I., Harinder K. The HMW glutenin subunit and gliadin compositions of German Grown wheat varieties and their relationship with bread making quality // Plant Breed. 1989. V. 103. P. 89–100.

156. Sage G.C.M. Nucleo-cytoplasmic relationship in wheat // Advances in agronomy. -1976. -Vol.28. -P. 267-297.

157. Sasakuma T. Cytoplasmic effects of Aegilops species having wheat genome // Biol. Res., 1979. -№27-28. -P. 59-65.

158. Schwarz G., Felsenstein F.G., Wenzel G. Development and validation of a PCR-based marker assay for negative selection of the HMW glutenin allele Glu-B1-1d (Bx6) in wheat. Theoretical and Applied Genetics, 2004: Volume109 Issue 5,PP.: 1064–1069.

159. Sharma H.C; Crill B.S. Current status of wide hybridization in wheat // Suphytica – 1983 – Vol.1- № 32 – p.17-33.

160. Shewry P.R., Halford N.G., Tatham A.S. High molecular weight subunits of wheat glutenin. J. Cereal Sci. 1992. Vol.15: 105-120.

161. Shull G.H. The genotypes of maize // The American Naturalist. -1911. -Vol.12, -№2.-P. 234-252.

162. Sindhu J.S. Effect of different plasmons on some metric traits in breadd wheat (Triticum aestivum L.) // Publ./kihara.Inst.Biol.res. Yokohame- 2002, Vol.43- p.51- 87.

163. Singh, H., S.N. Sharma and R.S. Sain. Hereditas, 2004.141: 106-114.

164. Singh, R., Agarwal, M. and Shrotria, P.K. (2005). Forage Research, 31, 8-11.

165. Srivastava H.K. Intergenomic interaction, heterosis and improvement of crop yield. //Adv.in Agron. New York etc.-1981.-vol.34.-p.117-195.

166. Stern D.B., Lonsdale Д.M. Mitochondrial and chloroplast genomes of maise have a 12-Kilobase ДNA sequence in common // Nature – 1982- Vol 299- № 5885 – p. 698-702.

167. Stuber CW, Lincoln SE, Wolff DW, Helentjaris T, Lander ES (1992) Genetics 132:823–839.

168. Tahir M. and Ketata. Performance of alloplasmic wheat lines in a moisture stress environment // Wheat Information Service. -1997. -№84. -P. 19-24.

169. Tatham A.S., Drake A.F., Shewry P.R. Conformational studies of synthetic peptides corresponding to the repetitive region of the high molecular weight (HMW) glutenin subunits of wheat // J Cereal Sci. – 1990. – Vol. 11. – P. 189–200.

170. Torbica A, Antov M, Mastilović J, Knežević D. The influence of changes in gluten complex structure on technological quality of wheat (Triticum aestivum L.). 2007. Food Res Int 40: 1038–1045 .

171. Tsunewaki K. Genetic diversity of the cytoplasm in Triticum and Aegilops // Jap. soc. prom. sci.-1980. -290 p.

172. Uthayakumaran S., Beasley H.L., Stoddard F.L., Keentok M., Phan-thien N., Tanner R.I., Bekes F. Synergistic and additive effects of three HMW glutenin subunit loci. Cereal Chem. 2002, 79: 294-300.

173. Wang, Z.Y., Second, G. and Tanksley, S.D. Theoretical and Applied Genetics. 1992, 83, 565-581.

174. Weegels, P. L., Hamer, R. J. and Schofield, I. D. Functional Properties of Wheat Glutenin. J. Cereal ,1996. Sci., 23: 1-18.

175. Wiesner, H., Seilmeier, W., and Belitz, H. D.. Vergleichende untersuchungen über partielle aminosäuresequenzen von prolaminen und glutelinen verschriedener getreidearten. Z. Lebensm. Unters. Forsch. 1980. 170, 17-26.

176. Wilkie D. The cytoplasm in heredity. Methuen. London, 1964.pp.123.

177. Xiao J, Li J, Yuan L, Tanksley SD. Genetics,1995:140:745–754.

178. Yamamori, M., Nakamura, T., & Nagamine, T. Inheritance of waxy endosperm character in a common wheat lacking three Wx proteins. Breeding Science, 1995: 45, 377–379.

179. Yu SB, Li JX, Xu CG, Tan YF, Gao YJ, Li XH, Zhang QF. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. Proc Natl Acad Sci USA.-1997: 94:9226–9231.

180. Zaki Abdul Abbas ,Abdul Hamid Ahmed Younis, Mahfouz Abdul Qadir Grain crops.Iraq. 1968. - PP.106.

181. Zheng W., Yanchun, P., Junhong, M., Rudi, A., Dongfa, S. and Wujun, M. High Frequency of Abnormal High Molecular Weight Glutenin Alleles in Chinese Wheat Landraces of the Yangtze-River Region. J. Cereal Sci.2011, 54: 401-408.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 Особенности формирование качественных и количественных характеристик клейковины у гибридов второго поколения (F_2) и их родительских форм (первая подгруппа)

1—1 ♀АЦПГ №.32 × ♂Фатих = Гибрид №1 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		**♀№32**	**♂Фатих**	**№1 (F_2)**
Содержание клейковины%	сырой	22,3	35,3	22,2
	сухой	7,6	11,3	8,1
ИДК, ед.шк.		74	86,5	54,3
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки обойная	первый сорт>30%	обойная
Ценная	по кол-ву	слабая	отл.улучш	слабая
	по кач-ву	улучшитель	хор.филлр	ценная
	в целом	слабая	хор.филлер	слабая
Седиментация, мл		45	36	57
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Сильная 40-60	Средняя 20-40	Сильная 40-60

1— 2♀АЦПГ №.37 ×♂Фатих = Гибрид №3 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		♀№37	♂ Фатих	№3 (F_2)
Содержание клейковины%	сырой	23,5	35,3	24,5
	сухой	8,0	11,3	8,3
ИДК, ед. шк.		76	86,5	72,8
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки обойная	первый сорт>30%	обойная
Ценная	по кол-ву	отл.улучш	отл.улучш	уд.филлер
	по кач-ву	ценна	хор. филлр	ценная
	в целом	уд.филлер	хор.филлер	уд.филлер
3-Седиментация, мл		21	36	56
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Средная 20-40	Средняя 20-40	Сильная 40-60

1 — 3♀ АЦПГ №48 × ♂Ирак = Гибрид №10 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай ,2015		♀№48	♂Ирак	№10 (F_2)
1.Содержание клейковины%	сырой	24,3	31,5	23,0
	сухой	8,0	10,2	
2. ИДК, ед.шк.		79	84,0	70,7
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 78-102	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки обойная	первый сорт>30%	обойная
Ценная	по кол-ву	уд.филлер	уд.улучш.	уд.филлер
	по кач-ву	ценная	ценная	ценная
	в целом	уд.филлер	ценная	уд.филлер
3-Седиментация,мл		29	32	49
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Сильная 40-60	Средняя 20-40	Сильная 40-60

1 — 4 ♀АЦПГ №50× ♂Ирак = Гибрид №11 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		♀ №50	♂Ирак	№11 (F_2)
1.Содержание клейковины%	сырой	17,4	31,5	30,0
	сухой	5,7	10,2	9,9
2. ИДК, ед.шк.		70	84,0	71,6
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		Не соответствует	первый сорт>30%	высший
Ценная	по кол-ву	не соотв	уд.улучш.	уд.улучш
	по кач-ву	улучш	ценная	сильная
	в целом	не соотв.	ценная	сильная
3-Седиментация,мл		15	32	61
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		слабая 20>	Средняя 20-40	очень сильная 60<

1 — 5 ♀ АЦПГ №3× ♂Ирак = Гибрид №14 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		♀№3	♂Ирак	№14(F_2)
Содержание клейковины%	сырой	30,9	31,5	34,2
	сухой	10,2	10,2	11,4
ИДК, ед.шк.		69,4	84,0	86,6
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	II 78-102	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		первый сорт>30%	первый сорт>30%	высший
Ценная	по кол-ву	уд.улучш.	уд.улучш.	отл.улучш
	по кач-ву	сильн.	ценная	хор.филлер
	в целом	уд.улучш.	ценная	хор.филлер
Седиментация,мл		58	32	52
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Сильная 40-60	Средняя 20-40	Сильная 40-60

1 — 6 ♀ АЦПГ №20× ♂Абигариб-3 = Гибрид №16 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		♀ №20	♂Абигариб-3	№16 (F_2)
1.Содержание клейковины%	сырой	29,5	34,4	21,7
	сухой	-	11,0	7,2
2. ИДК, ед.шк.		90,8	90,6	62,0
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 20-100	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		высш	первый сорт>30%	обойная
Ценная	по кол-ву	ценння	отл. улучш	слабая
	по кач-ву	хор. филлер	уд.филлер	ценная
	в целом	уд.филлер	уд.филлер	слабая
Седиментация,мл		20	37	49
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Средняя 20-40	Средняя 20-40	Сильная 40-60

1 — 7 ♀ АЦПГ №23× ♂Максибак = Гибрид №18 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		♀ №23	♂Максибак	№18 (F_2)
1.Содержание клейковины%	сырой	42,3	32,2	21,3
	сухой	14,3	9,9	7,3
2. ИДК, ед.шк.		77,0	90,3	56,2
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		Соответству ет	первый сорт>30%	обойная
Ценная	по кол-ву	отл.улучш	хор.улучш	слабая
	по кач-ву	Ценные	хор.филлер	слабая
	в целом	Ценные	хор.филлер	слабая
3- Седиментация,мл		69	30	53
Соответствие нормам по значениям седиментации[1]		Очень сильная >60	средняя 20-40	Сильная 40-60

1 — 8 ♀ АЦПГ №25× ♂Фатих = Гибрид №20 (F_2)

Показатеи количесто и качество клейковины,урожай,2017		**♀ №25**	**♂Фатих**	**№20 (F_2)**
1.Содержание Клейковины%	сырой	35,9	35,3	30,9
	сухой	-	11,3	10,3
2. ИДК, ед.шк.		76,8	86,5	76,0
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		первый сорт>30%	первый сорт>30%	высший
Ценная	по кол-ву	отл.улучш	отл.улучш	уд.улучш
	по кач-ву	ценная	хор.филлр	ценная
	в целом	отл.улучш.	хор.филлер	ценная
3-Седиментация,мл		52	36	56
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Сильная 40-60	Средняя 20-40	Сильная 40-60

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 Особенности формирование качественных и количественных характеристик клейковины у гибридов второго поколения (F_2) и их родительских форм (вторая подгруппа)

2— 1♀АЦПГ №38(S.Cereale×Заря) × ♂Ибаа-99 = Гибрид №5(F_2)

Показателви количесто и качество клейковины, урожай, 2015		**♀№38**	**♂Ибаа-99**	**№5(F_2)**
1.Содержание клейковины%	сырой	23,2	22,1	32,4
	сухой	8,0	8,4	10,0
2. ИДК, ед.шк.		72	48,4	81,4
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	I 43-77	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		Соотв-ет сорту муки Обойная	не ниже второго	высший
Ценная	по кол-ву	уд.филлер	не ниже второго	хор. Улучш
	по кач-ву	улучшитель	не ниже второго	ценная
	в целом	уд.филлер	не ниже второго	ценная
3-Седиментация,мл		45	30	85
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Сильная 40-60	Средняя 20-40	очень сильная 60<

2— 2♀АЦПГ №43 (S.Cereale)× ♂Аль-рашид = Гибрид №7 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		**♀ №43**	**♂Аль-рашид**	**№7 (F_2)**
1.Содержание клейковины%	сырой	22,8	28,6	27,4
	сухой	7,7	7,6	9,1
2. ИДК, ед.шк.		90	68,4	85,0
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 78-102	I 43-77	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки Обойная	Высший сорт>28%	второй
Ценная	по кол-ву	слабая	ценная	ценная
	по кач-ву	хор.филлер	сильн.	хор.филлер
	в целом	слабая	ценная	ценная
3-Седиментация,мл		10	23	43
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		слабая 20>	Средняя 20-40	Сильная 40-60

2— 3 ♀АЦПГ №50(Ae.ovata) × ♂Ибаа-95 = Гибрид №12 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины,урожай,2015		**♀ №50**	**♂Ибаа-95**	**№12 (F_2)**
1.Содержание клейковины%	сырой	17,4	25,6	22,3
	сухой	5,7	8,3	43
2. ИДК, ед.шк.		70	80,6	73,2
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		Не соответствует	не ниже второго	обойная
Ценная	по кол-ву	не соотв	хор.филлер	слабая
	по кач-ву	улучш	ценная	ценная
	в целом	не соотв.	хор.филлер	слабая
3-Седиментация, мл		15	30	43
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		слабая 20>	средняя 20-40	сильная 40-60

2— 4♀АЦПГ №20(S.Cereale)× ♂Ибаа-99 = Гибрид №15 (F_2)

Показатеи количесто и качество клейковины,урожай,2015		**♀ №20**	**♂Ибаа-99**	**№15 (F_2)**
1.Содержание Клейковины%	сырой	29,5	22,1	21,9
	сухой	-	8,4	7,1
2. ИДК, ед.шк.		90,8	48,4	52,0
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 20-100	I 43-77	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		высш	не ниже второго	обойная
Ценная	по кол-ву	ценння	не ниже второго	слабая
	по кач-ву	хор. филлер	не ниже второго	ценная
	в целом	уд.филлер	не ниже второго	слабая
Седиментация,мл		20	30	58
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		средняя 20-40	средняя 20-40	сильная 40-60

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 Особенности формирование качественных и количественных характеристик клейковины у гибридов второго поколения (F_2) и их родительских форм (третья подгруппа)

3— 1♀АЦПГ №.32 (S.Cereale) × ♂Сабербег = Гибрид №2 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины,урожай,2015		**♀№32**	**♂Сабербег**	**№2 (F_2)**
1.Содержание клейковины%	сырой	22,3	52,0	26,6
	сухой	7,6	17,2	9,2
2. ИДК, ед.шк.		74	103,4	75,6
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	III	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки Обойная	не соотв-ет	второй
Ценная	по кол-ву	слабая	отл. улучш	хор филлер
	по кач-ву	улучшитель	слабая	ценная
	в целом	слабая	слабая	хор.филлер
Седиментация,мл		45	53	46
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		сильная 40-60	сильная 40-60	сильная 40-60

3— 2♀АЦПГ №.37(S.Cereale) ×♂Сабербег = Гибрид №4 (F_2)

Показатеи количесто и качество клейковины,урожай,2015		**♀№37**	**♂Сабербег**	**№4 (F_2)**
1.Содержание Клейковины%	сырой	23,5	52,0	31,0
	сухой	8,0	17,2	10,4
2. ИДК, ед.шк.		76	103,4	77,9
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	III	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки Обойная	не соотв-ет	высший
Ценная	по кол-ву	отл.улучш	отл.улучш	уд.улучш
	по кач-ву	ценна	слабая	ценная
	в целом	уд.филлер	слабая	ценная
3-Седиментация,мл		21	53	57
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		средная 20-40	средняя 20-40	сильная 40-60

3— 3♀АЦПГ №42 (S.Cereale)× ♂Шам-6 = Гибрид №6 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины,урожай,2015		**♀ №42**	**♂Шам-6**	**№6 (F_2)**
Содержание клейковины %	сырой	25,6	33,4	20,0
	сухой	8,6	10,9	6,1
ИДК, ед.шк.		82	91,9	70,0
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 78-102	II 78-102	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки Обойная	первый сорт>30%	обойная
Ценная	по кол-ву	хор.филлер	хор.улучш	слабая
	по кач-ву	ценная	уд.филлер	ценная
	в целом	хор.филлер	уд.филлер	слабая
Седиментация,мл		49	32	29
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Сильная 40-60	Средняя 20-40	Средняя 20-40

3— 4♀АЦПГ №44 (S.Cereale)× ♂Фарах = Гибрид №8 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины,урожай,2015		**♀№44**	**♂Фарах**	**№8 (F_2)**
Содержание клейковины%	сырой	29,7	12,0	24,9
	сухой	10,1	2,0	8,2
ИДК, ед.шк.		80	35,9	82,0
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 78-102	II 78-102	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		Соотв-ет сорту муки Высший, Экстра, Второй	не соотв-ет	обойная
Ценная	по кол-ву	ценная	не соотв.	удв.филлер
	по кач-ву	ценная	хор.филлер	ценная
	в целом	ценная	не соотв	удв.филлер
Седиментация,мл		60	20	49
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		сильная 40-60	средняя 20-40	сильная 40-60

3— 5 ♀ АЦПГ №46 (S.Cereale)× ♂Шам-6 = Гибрид №9 (F_2)

Показатеи количества и качества клейковины, урожай, 2015		**♀№46**	**♂Шам-6**	**№9 (F_2)**
Содержание клейковины%	сырой	27,9	33,4	23,0
	сухой	9,1	10,9	7,5
ИДК, ед.шк.		88	91,9	87,0
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 78-102	II 78-102	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соотв-ет сорту муки Обойная	первый сорт>30%	обойная
Ценная	по кол-ву	ценная	хор.улучш	уд.филлер
	по кач-ву	хор.филлер	уд.филлер	ценная
	в целом	хор.филлер	уд.филлер	уд.филлер
Седиментация,мл		48	32	38
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		сильная 40-60	средняя 20-40	сильная 40-60

3— 6 ♀АЦПГ №25(S.Cereale×Заря)× ♂Сабербег = Гибрид №13 (F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2017		**♀ №25**	**♂ Сабербег**	**№13 (F_2)**
Содержание клейковины%	сырой	35,9	52,0	38,3
	сухой	-	17,2	12,5
ИДК, ед.шк.		76,8	103,4	93,2
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	III	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		первый сорт>30%	не соотв-ет	высший
Ценная	по кол-ву	отл.улучш	отл.улучш	отл.улучш
	по кач-ву	ценная	слабая	уд.филлер
	в целом	отл.улучш.	слабая	уд.филлер
Седиментация,мл		52	53	70
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		сильная 40-60	сильная 40-60	очень сильная >60

3— 7♀АЦПГ №20(S.Cereale)× ♂Сабербег = Гибрид №17 (F_2)

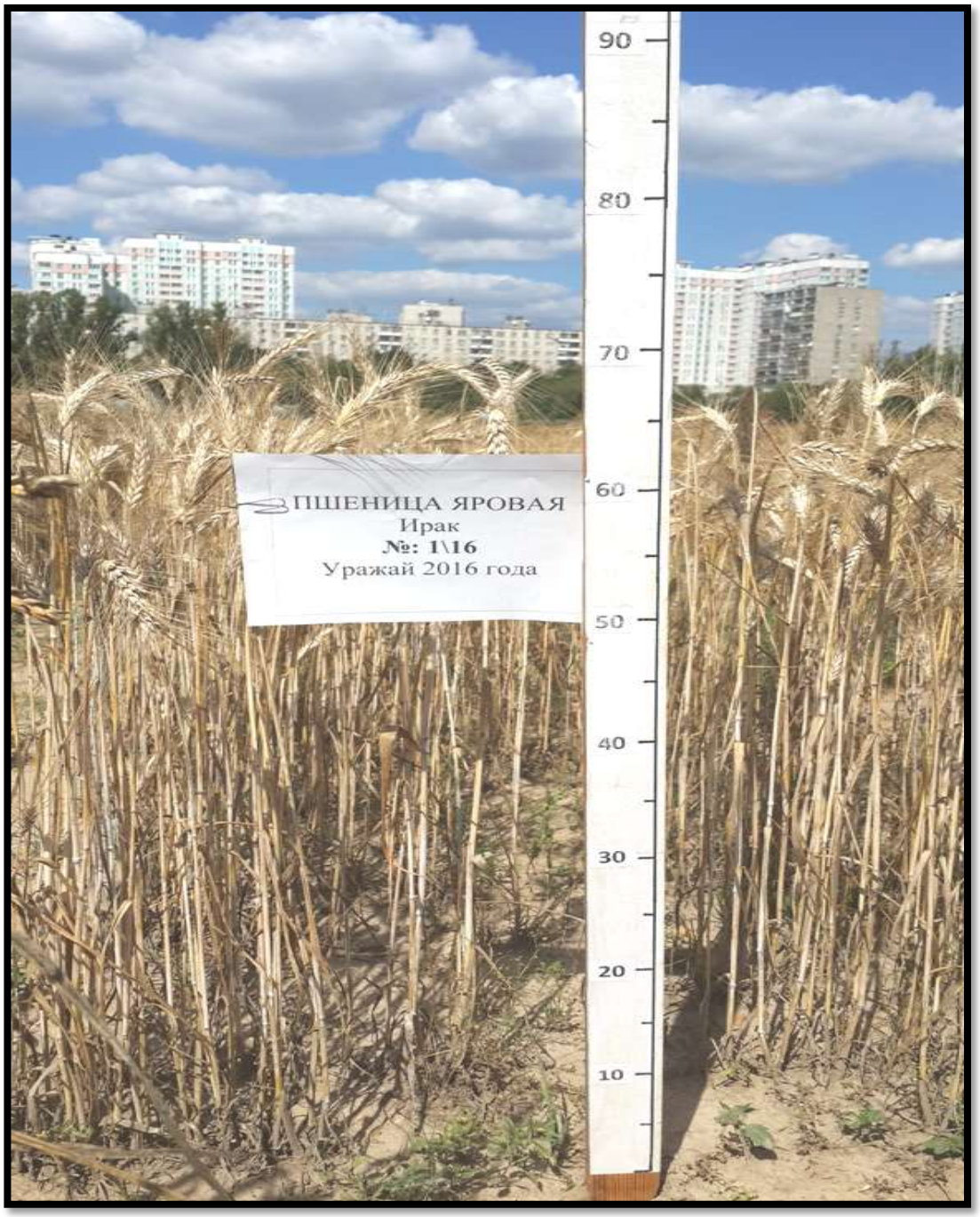
Показатели количества и качество клейковины, урожай, 2015		**♀ №20**	**♂Сабербег**	**№17(F_2)**
Содержание Клейковины%	сырой	29,5	52,0	27,5
	сухой	-	17,2	9,1
ИДК, ед.шк.		90,8	103,4	76,2
Группа по ГОСТ Р54478-2011		II 20-100	III	I 43-77
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		высш	не соотв-ет	второй
Ценная	по кол-ву	цення	отл.улучш	ценная
	по кач-ву	хор. филлер	слабая	ценная
	в целом	уд.филлер	слабая	ценная
Седиментация,мл		20	53	50
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		Средняя 20-40	Сильная 40-60	Сильная 40-60

3— 8 ♀АЦПГ№26(S.Cereale×Заря) × ♂Сабербег = Гибрид №19(F_2)

Показатели количества и качества клейковины, урожай, 2015		**♀№26**	**♂Сабербег**	**№19 (F_2)**
Содержание клейковины%	сырой	45,2	52,0	38,4
	сухой	15,5	17,2	12,8
ИДК, ед.шк.		72,5	103,4	95,2
Группа по ГОСТ Р54478-2011		I 43-77	III	II 78-102
Соответствие ГОСТ Р 52189-2003 по количеству и качеству клейковины [2]		соответствует	не соотв-ет	высший
Ценная	по кол-ву	отл.улучш	отл.улучш	отл.улучш
	по кач-ву	сильные	слабая	уд.филлер
	в целом	отл.улучш	слабая	уд.филлер
Седиментация,мл		87	53	74
Соответствие нормам по значениям седиментации [1]		очень сильная >60	сильная 40-60	очень сильная >60

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

ПРИЛОЖЕНИЕ 4 – Состояние растений сорт Фарах№1- 2016 года (Полевая станция МСХА)



ПРИЛОЖЕНИЕ 5 - Состояние посевов яровой пшеницы в 2016 года (Полевая станция МСХА) – программа гибридизации, урожай

Рисунок 5.1 - Программа гибридизации; фаза уборки урожая

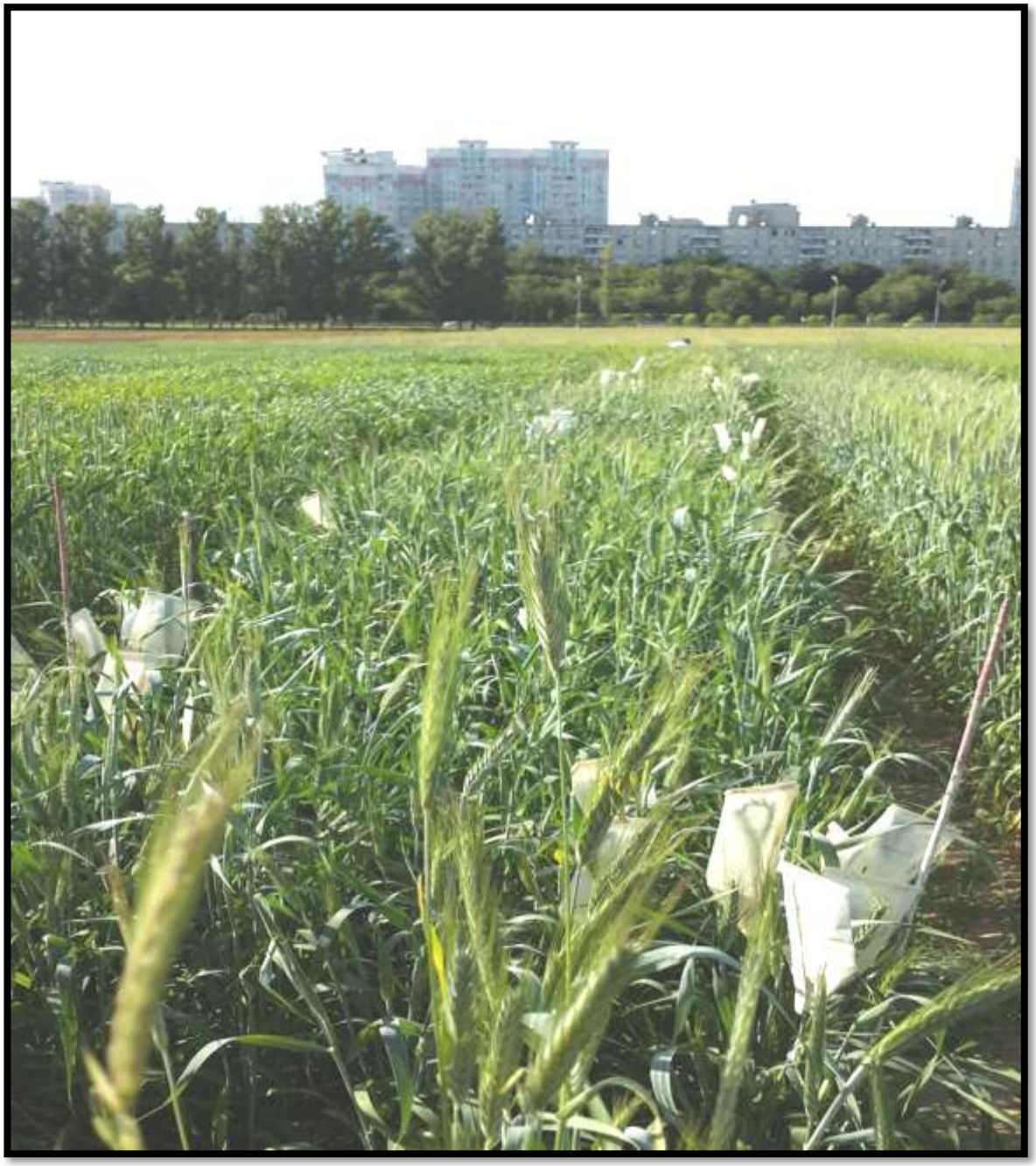


Рисунок 5.2 - Программа гибридизации – фаза колошения

ПРИЛОЖЕНИЕ 6 - Состояние посевов яровой пшеницы в 2016 года (в условиях Р. Ирак)

Рисунок 6.1 - Состояние посевов яровой пшеницы в 2016 года (всходы, гибриды F_1)

Рисунок 6.2 - Состояние посевов яровой пшеницы (АЦПГ)

Рисунок 6.3 - Состояние посевов яровой пшеницы в 2016 года (на орошении)

Рисунок 6.4 - Состояние посевов яровой пшеницы в 2016 года (колошение)

ПРИЛОЖЕНИ 7

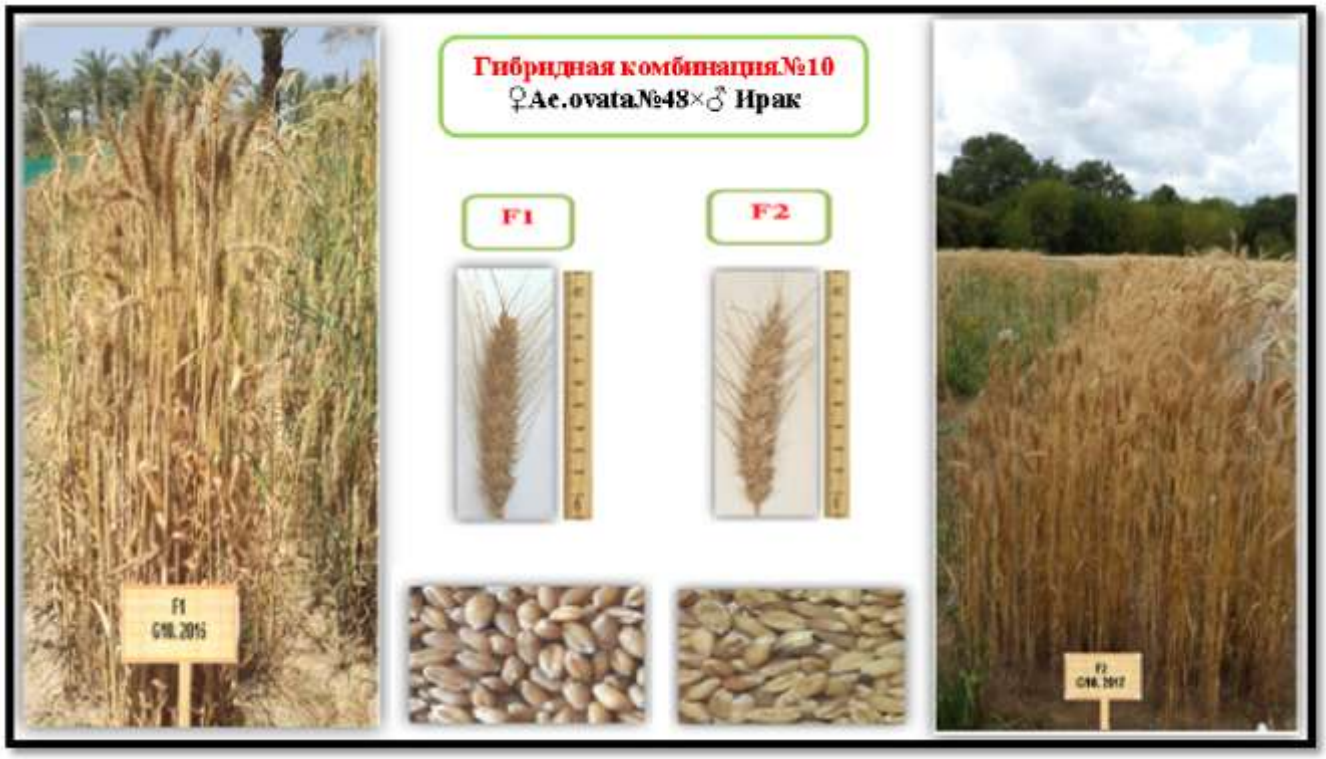


Рисунок 7.1 - Гибридная комбинация №10(♀*Ae.ovata*№48× ♂Ирак)
(F_1-в условия ирак , F2- в МСХА)

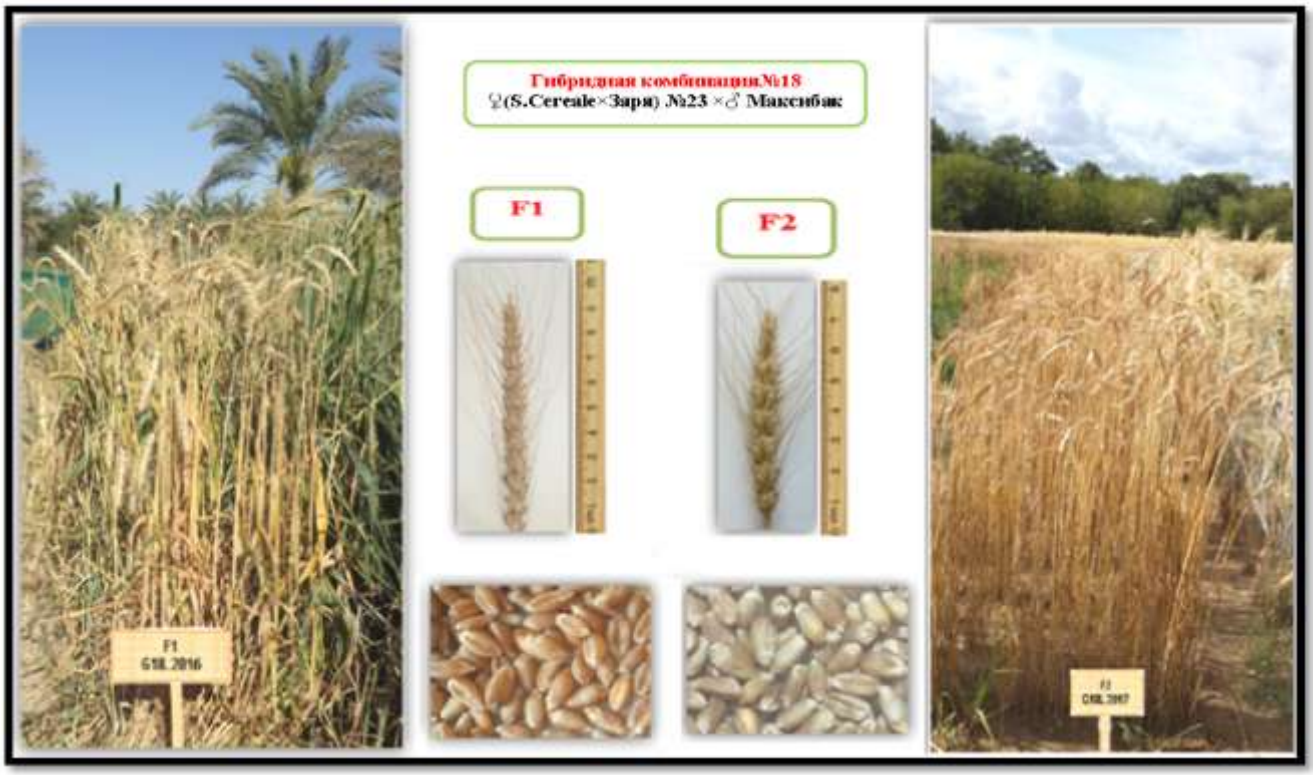


Рисунок 7.2 - Гибридная комбинация №18 (♀ *Secale cereale* × Заря) №23× ♂Максибак), (F_1-в условия ирак , F_2- в МСХА)

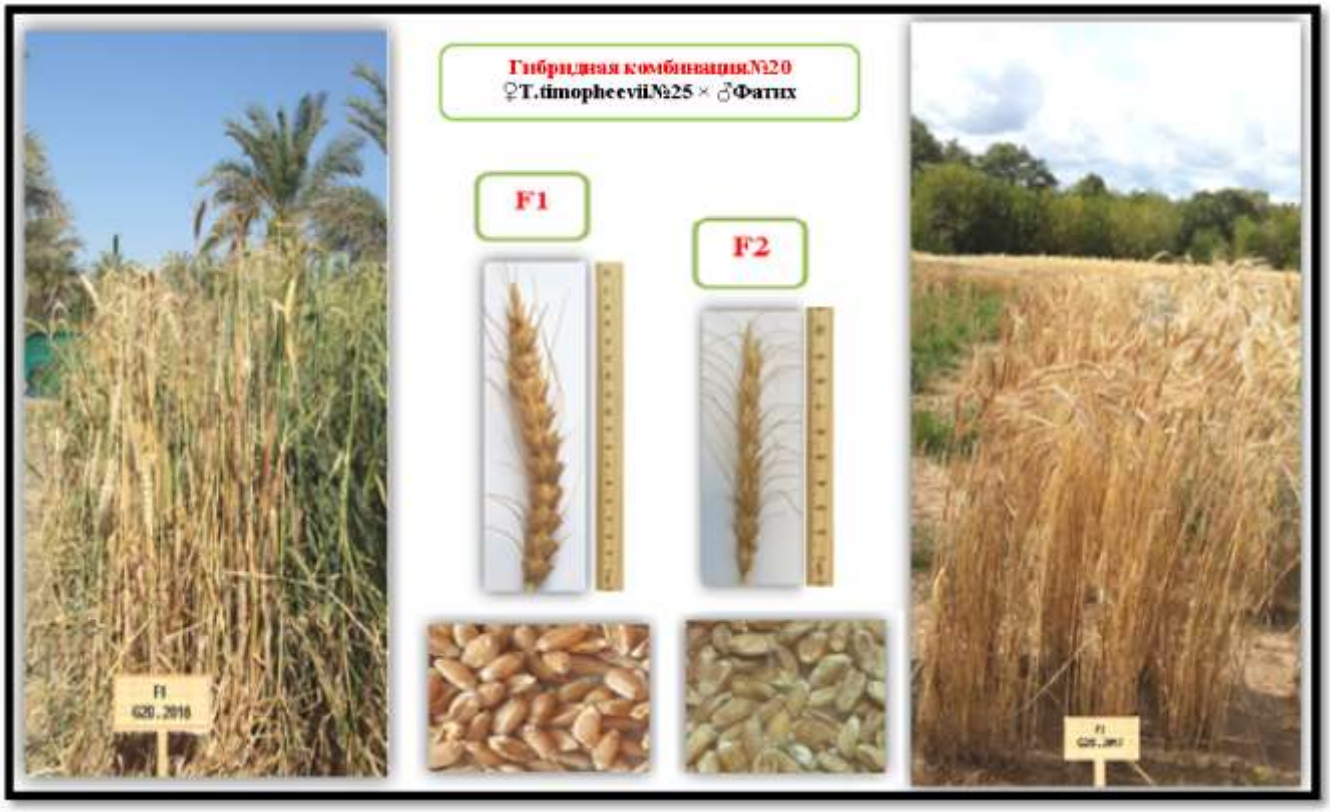


Рисунок 7.3 - Гибридная комбинация №20 (♀*T.timopheevii* №25 × ♂ Фатих) (F_1-в условия ирак, F_2- в МСХА)

ПРИЛОЖЕНИ 8 – Работа в лаборатории – ПЦР-диагностика