

Растениеводство

УДК 633.14: 630.165.41

DOI:10.31857/S2500262720040018

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ, СТАБИЛЬНОСТИ И ПЛАСТИЧНОСТИ СОРТОВ ОЗИМОЙ РЖИ ПО ПРИЗНАКАМ КАЧЕСТВА ЗЕРНА

А.А. Гончаренко, академик РАН,
А.В. Макаров, М.А. Кузьмич, доктора сельскохозяйственных наук,
С.А. Ермаков, Т.В. Семенова, В.Н. Точилин, Н.В. Цыганкова, Л.С. Кузьмич,
М.С. Гончаренко, кандидаты сельскохозяйственных наук,
О.А. Крахмалева, Н.А. Яшина, О.П. Кондратьева

Федеральный исследовательский центр «Немчиновка»,
 143026, Московская область, Одинцовский район, ул. Калинина, 1
 E-mail: goncharenko05@mail.ru

Представлены результаты изучения корреляционной зависимости и экологической изменчивости признаков качества зерна у 18 сортов озимой ржи, выращенных в широком диапазоне погодных факторов, сложившихся в 2014-2019 гг. Изучали признаки: вязкость водного экстракта (ВВЭ), число падения (ЧП), высота амилограммы (ВА), формоустойчивость подового хлеба (H/D), температура клейстеризации крахмала (Т °С), качество мякиша формового хлеба, объем хлеба, натура зерна, масса 1000 зерен, содержание белка и крахмала в зерне. По каждому признаку вычисляли коэффициент экологической вариации CVe, фенотипическую стабильность SF, экологическую пластичность b, и коэффициент наследуемости H². Показано, что уровень качества подового и формового хлеба у ржи достоверно определяют высота амилограммы, число падения, температура клейстеризации крахмала и вязкость водного экстракта (r=0,48-0,83). Под влиянием погодных условий года наиболее сильно варьировали высота амилограммы и число падения. Лучшими по хлебопекарным качествам были сорт Альфа с высоким ЧП и высоковязкая популяция GK-494BV. Среди худших сортов устойчиво выделялась низковязкая популяция GK-614HV. Показано, что высокий потенциал ВВЭ является важным признаком, способствующим улучшению хлебопекарных свойств зерна ржи. Проведено сравнение адаптивного потенциала популяций GK-494BV и GK-614HV, полученных в результате 10-кратного дивергентного отбора по признаку ВВЭ. Установлено, что многократный дивергентный отбор по ВВЭ коррелятивно изменяет многие признаки, определяющие хлебопекарные свойства зерна ржи. Характерной чертой проведенного отбора был тренд в сторону снижения экологической устойчивости и фенотипической стабильности основных (тесно коррелирующих) признаков качества зерна при одновременном повышении их экологической пластичности. При этом экологическое варьирование признаков при минус-отборе возрастало сильнее, чем при плюс-отборе.

ASSESSMENT OF ECOLOGICAL VARIABILITY, STABILITY AND PLASTICITY OF VARIETIES OF WINTER RYE ON TRAITS OF QUALITY OF GRAIN

Goncharenko A.A., Makarov A.V., Kuzmich M.A., Ermakov S.A., Semenova T.V., Tochilin V.N., Tsygankova N.V., Kuzmich L.S., Goncharenko M.S., Krakhmaleva O.A., Yashina N.A., Kondratyeva O.P.

Federal Research Center "Nemchinovka",
 143026, Moskovskaya oblast, Odintsovskiy rayon, ul. Kalinina, 1
 E-mail: goncharenko05@mail.ru

Results of studying of correlation dependence and ecological variability of traits of quality of grain at 18 varieties of winter rye which are grown up in the wide range of the weather factors which developed in 2014-2019 are presented. Studied traits: the viscosity of water extract (VWE), the falling number (FN), the amilogramma height (AH), a stable form of toppling bread (H/D relation), starch pasting temperature (°C T), quality of a crumb of square loaf, bread volume, grain nature, weight is 1000 grains, protein content and starch in grain. On each trait calculated coefficient of an ecological variation of CVe, phenotypical stability of SF, ecological plasticity b, of and coefficient of heritability H². It is shown that the level of quality of toppling and square loaf at rye was authentically defined by the amilogramma height, falling number, temperature of a pasting of starch and viscosity of water extract (r=0,48- 0,83). Under the influence of weather conditions of year height of an amilogramma and number of falling most strongly varied. On baking qualities a variety the Alpha (differs in high FN) and high-viscosity population of GK-494HV were the best. Low-viscosity population of GK-614LV was steadily distinguished from the worst varieties. It is shown that the high potential of VWE is the important trait promoting improvement of baking properties of grain of rye. Comparison of adaptive potential of populations of GK-494HV and GK-614LV received as a result of 10-fold divergent selection on the basis of VWE is carried out. It is established that repeated divergent selection on VWE correlative changed many traits defining baking properties of grain of rye. Characteristic feature of the made selection was the trend towards decrease in ecological and phenotypical stability of the main (closely correlating) traits of quality of grain at simultaneous increase in their ecological plasticity. At the same time the ecological variation of traits at minus selection increased stronger, than at plus selection.

Ключевые слова: озимая рожь, сорт, признак, экологическое варьирование, корреляция, фенотипическая стабильность, экологическая пластичность, хлебопекарные качества

Key words: winter rye, variety, trait, ecological variation, correlation, phenotypical stability, ecological plasticity, baking qualities

Известно, что хлебопекарные качества ржи зависят от состояния углеводно-амилазного комплекса зерна [1]. Ржаная мука отличается от пшеничной относительно высоким содержанием углеводов, сравнительно низкой температурой клейстеризации крахмала

и высокой активностью амилолитических ферментов. По этой причине в отдельные годы формируется зерно ржи с низкой набухаемостью крахмала, который не способен связывать всю влагу теста, что снижает его хлебопекарные качества. Важно и то, что при замесе

теста у ржи доминирует молочнокислое брожение, а не спиртовое, как у пшеницы. В кислом тесте белки этой культуры легко растворяются и не формируют связный клейковинный комплекс [2].

Основные биохимические компоненты зерна ржи – крахмал, белки и пентозаны (некрахмальные сахараиды). Каркасообразующую роль в ржаном хлебе выполняют пентозаны, содержание которых составляет 7-10%, что значительно больше, чем у других злаков [3]. Из общего количества пентозанов ржаной муки около 40% водорастворимы. Они отличаются высокой водоудерживающей способностью, что является решающим для пригодности к хлебопечению. При смешивании муки с водой они быстро набухают, связывают воду и образуют тесто. Если пентозанов мало, то ржаная мука имеет низкую водопоглощительную способность и низкую вязкость теста, которое при высокой активности альфа-амилазы не имеет достаточной силы для сохранения формы в процессе расстойки и выпечки хлеба [4].

Долгое время роль пентозанов в хлебопечении была не выясненной, и сортовые различия по их содержанию не изучены. Лишь в последние годы появились данные, что от уровня содержания пентозанов, особенно их водорастворимой фракции, сильно зависят хлебопекарные, кормовые и технологические качества зерна [5-8]. Количественное содержание водорастворимых пентозанов чаще всего оценивают косвенным путем, измеряя относительную вязкость водного экстракта зернового шрота с помощью высокоточных вискозиметров [9]. Исследования показали, что признак ВВЭ наряду с числом падения – важное слагаемое формулы хлебопекарной ржи и его необходимо использовать в селекции [10].

В то же время качество зерна ржи зависит не только от его биохимической структуры, но и от действия многих факторов внешней среды и преодолеть их отрицательные последствия можно лишь за счет создания экологически устойчивых сортов и гибридов [11]. Поэтому важно учитывать не только степень фенотипической выраженности признаков у создаваемых сортов, но и характер их адаптивных реакций в различных экологических условиях [12]. Создаваемые сорта могут различаться по амплитуде приспособляемости, то есть иметь относительно «широкую» или «узкую» экологическую пластичность. Понятие «адаптивность» означает способность сорта обеспечивать высокую и устойчивую продуктивность в варьирующих условиях среды [13]. Экологически устойчивые сорта характеризуются тем, что могут относительно нормально произрастать в широком диапазоне значений факторов среды. Особый интерес представляют сорта ржи с высоким гомеостазом признаков, определяющих хлебопекарные качества. Между тем адаптивные реакции этой категории признаков у ржи практически не изучены, что не позволяет достоверно раскрыть спектр экологических факторов влияния и идентифицировать генотипы с высоким потенциалом адаптивности. Хотя популяционные сорта ржи отличаются более высокой экологической устойчивостью, чем гибриды [14], все же адаптивный потенциал сортов необходимо улучшать, так как экологические стрессы могут негативно влиять на экспрессию признаков качества. Все это предопределяет актуальность эколого-адаптивной направленности селекции применительно к условиям конкретного региона.

Целью наших исследований было изучение экологической устойчивости, стабильности и пластичности

различных признаков, прямо или косвенно определяющих хлебопекарные качества озимой ржи, а также сравнительная оценка их по различным параметрам адаптивности с целью оптимизации селекции этой культуры на улучшение хлебопекарных качеств зерна.

Методика. Исходным материалом послужили 18 сортов озимой ржи (Альфа, Восход 1, Валдай, Татьяна, Московская 12, Московская 15, Московская 18, Крона, Популяция 11, ЖЗ-760, ГК-984, ГК-796, ГК-2701, ГК-2731, ГК-785, ГК-985, ГК-494ВВ, ГК-614НВ), которые проходили полевые испытания в 2014-2019 гг. на делянках 15 м² в 4-кратной повторности. Оценку хлебопекарных качеств зерна проводили методом пробной лабораторной выпечки подового и формового хлеба из обойной муки [15]. Качество зерна оценивали по 11 признакам: масса 1000 зерен (г), натура (г/л), содержание белка и крахмала (%), вязкость водного экстракта (ВВЭ), число падения (ЧП), высота амилограммы (ВА), температура клейстеризации крахмала (Т°С), формоустойчивость подового хлеба (Н/Д), объемный выход формового хлеба (см³), качество мякиша (балл). Содержание сырого протеина и крахмала определяли на инфракрасном спектрофотометре ИК-6250, число падения – на приборе Хагберга-Пертена, высоту амилограммы и температуру клейстеризации – на амилографе Брабендера, относительную вязкость водного экстракта зернового шрота – в сантимупах (сП) на вискозиметре VT5L (Германия). По каждому признаку рассчитывали коэффициент экологического (CV_e) и генотипического (CV_g) варьирования. Компоненты дисперсий и коэффициенты наследуемости H^2 вычисляли по руководству А.В. Смирнова и др. [16].

Погодные условия за годы изучения значительно различались. Наиболее благоприятные условия для формирования высококачественного зерна сложились в 2017 г., когда посевы не полегли вплоть до уборки, а налив и созревание зерна проходили в теплую и сухую погоду. Это способствовало формированию относительно крупного зерна с высокой амилограммой и низкой активностью амилолитических ферментов. Очень неблагоприятными оказались погодные условия 2014 и 2019 гг., когда частые дожди в виде сильных ливней пришли на период массового цветения озимой ржи, что стало причиной раннего полегания посевов и формирования щуплого зерна в колосе. При этом полегание носило прикорневой характер и удерживалось вплоть до уборки, что негативно отразилось на массе 1000 зерен и величине числа падения, а у некоторых сортов отмечено видимое прорастание зерна в колосе.

Для оценки экологической устойчивости признака вычисляли коэффициент экологической вариации CV_e , выраженный в процентах. Чем ниже его значение, тем выше экологическая устойчивость признака. Определяли также фактор стабильности SF , предложенный D. Lewis [17] для оценки способности генотипа создавать узкий (или широкий) диапазон фенотипов в меняющихся условиях среды. Если фактор $SF = 1$, то сорт идеально устойчив по фенотипу, так как не изменяет признаки при выращивании в разных средах. Если $SF > 1$, то фенотип неустойчив и его фенотипическая нестабильность тем больше, чем выше этот показатель. Экологическую пластичность сортов оценивали по S.A. Eberhart и W.A. Russell [18], вычисляя коэффициент линейной регрессии b , в качестве меры отзывчивости генотипа на изменяющиеся условия. Чем выше этот коэффициент, тем выше удельное приращение (или снижение) величины признака под влиянием внешнего фактора и тем выше его пластичность,

Табл. 1. Генотипическое (CVg) и экологическое (CVe) варьирование признаков качества зерна озимой ржи (по средним данным за 2014-2019 гг.)

Признак	Размах варьирования (min-max) по факторам влияния сорт/год	Коэф-фициент вариации CVg/CVe, %	Сорт		Год	
			лучший	худший	лучший	худший
Число падения, с	129-219/ 81-263	13,2/ 38,8	Альфа	ГК-614НВ	-	-
Высота амилограммы, е.а.	142-268/ 136-356	12,8/ 38,0	ГК-494ВВ	ГК-614НВ	-	-
Вязкость водного экстракта, сП	2,7-10,7/ 4,2-5,8	35,2/ 13,5	ГК-494ВВ	ГК-614НВ	-	-
H/D	0,18-0,31/ 0,18-0,29	12,8/ 16,1	ГК-494ВВ	ГК-614НВ	-	-
Температура клейстеризации, °С	57,6-63,2/ 57,0-63,0	2,1/ 5,7	Альфа	ГК-614НВ	-	-
Качество мякиша, балл	2,9-4,2/ 2,5-4,1	9,3/ 18,9	Альфа	ГК-614НВ	-	-
Объем формового хлеба, см ³	276-311/ 278-320	3,2/ 5,5	Мос-12	Крона	-	-
Натура зерна, г/л	677-728/ 695-729	1,8/ 2,9	Мос-15	ГК-614НВ	-	-
Масса 1000 зерен, г	29,6-34,2/ 29,8-35,2	3,9/ 6,6	ГК-984	ГК-614НВ	-	-
Содержание белка, %	11,4-13,5/ 11,1-12,8	4,6/ 5,1	ГК-614НВ	ГК-796	-	-
Содержание крахмала, %	52,5-56,2/ 52,1-58,3	2,1/ 4,6	ГК-984	ГК-614НВ	-	-

попадали разные сорта. Лучшим чаще других был сорт Альфа, полученный методом многократного отбора на высокое число падения, и образец ГК-494ВВ, отселектированный таким же методом на высокую ВВЭ. Сорт Альфа во все годы испытания превосходил другие сорта не только по числу падения, но и по температуре клейстеризации крахмала и качеству мякиша формового хлеба.

Среди худших сортов устойчиво выделялась популяция ГК-614НВ, отселектированная на низкую ВВЭ. Характерная ее особенность – мелкозерность, низкая натура, низкое содержание крахмала, низкие ЧП и ВВЭ. В совокупности эти признаки способствуют медленному процессу гидролиза крахмала, который протекает при относительно низкой температуре клейстеризации. В результате в тесте остается много декстринов и мало неповрежденного крахмала, из-за чего хлеб получается сильно расплывчатым, с крупнопористым, липким и заминающимся мякишем.

Однако по высоте амилограммы и формоустойчивости подового хлеба лучшим был не сорт Альфа, а высоковязкая популяция ГК-494ВВ. Благодаря высокой ВВЭ данный сорт при более низком, чем

которая достигается за счет снижения фенотипической стабильности. Низкая норма реакции ($b_i < 1$) указывает на высокую буферность признака в различных экологических условиях.

Результаты и обсуждение. Основными факторами влияния на экспрессию признаков качества в наших опытах были генотип сорта и погодные условия года (табл. 1). Наиболее сильно они проявились по числу падения и высоте амилограммы. Под влиянием генотипа сорта эти признаки варьировали на уровне 12,8-13,2%, под влиянием условий года – 38,0-38,8%, то есть средовое варьирование в 3 раза превышало генотипическое.

По ВВЭ межсортовое варьирование почти втроекратно преобладало над экологическим (соответственно 35,2 и 13,5%), что объясняется включением в изучаемый набор уникальных сортообразцов ГК-494ВВ и ГК-614НВ, отселектированных на высокую и низкую величину признака. Что касается других показателей, то наиболее слабо (3-7%) оба вида варьирования проявились по натуре зерна, массе 1000 зерен, температуре клейстеризации крахмала, объему формового хлеба, содержанию белка и крахмала в зерне. Тем не менее по этим признакам сила влияния средового фактора тоже превышала влияние генотипа сорта. По формоустойчивости подового хлеба (H/D) и качеству мякиша формового хлеба варьирование было средним, но влияние экологического фактора над генотипическим – преобладающим.

Практически по каждому признаку качества определились лучшие и худшие сорта. Большинство из них отражало разные грани их качественных характеристик, поэтому в категорию «лучший» или «худший»

у Альфы, числе падения (на 13 с) имел самую высокую амилограмму (268 е. а.) и был лидером по формоустойчивости подового хлеба (H/D=0,31). Следовательно, высокая ВВЭ способствует улучшению хлебопекарных свойств зерна ржи. Известно, что признак ВВЭ тесно коррелирует ($r=0,97$) с содержанием водорастворимых пентозанов [19].

На экспрессию признаков качества существенно влияли погодные условия года. По большинству признаков лучшее зерно ржи для хлебопечения сформировалось в 2017 г., а худшее – в 2019 г. По нашим наблюдениям, такая дифференциация обусловлена не только количеством выпавших осадков, но и вызванными ими характер, степень и длительность полегания посевов. В то же время не все изучаемые признаки реагировали однозначно. Исключение составили три признака: ВВЭ, содержание белка и крахмала в зерне. Их высокая экспрессия достигалась в относительно засушливые годы (2014, 2015, 2018), когда в период налива зерна преобладала теплая и сухая погода и не было сильного полегания.

Фенотипические корреляции между различными признаками качества зерна представлены в табл. 2. Как видно, главный кластер тесно коррелируемых признаков, определяющий качество подового и формового хлеба, составили число падения, температура клейстеризации крахмала, высота амилограммы, ВВЭ и натура зерна. Достоверные коэффициенты корреляции между ними – $r=0,48-0,83$. Особенно сильной оказалась связь между числом падения и температурой клейстеризации крахмала. Эти признаки находятся почти в прямой зависимости между собой. То же можно сказать и о сопряженности числа падения с высотой амилограммы.

Высокая корреляция этих признаков объясняется их сходной реакцией на изменение погодных условий в период налива и созревания зерна [20].

Важно отметить, что качество мякиша формового хлеба точнее всего определялось числом падения ($r=0,71$). Анализируя эту связь, мы находим, что положительный вклад в качество мякиша формового хлеба вносят высота амилограммы, температура клейстеризации крахмала и содержание водорастворимых пентозанов. Потенциал качества подового хлеба определяют три признака: высота амилограммы ($r=0,53$), ВВЭ ($r=0,68$) и число падения ($r=0,58$). Последние два признака тесно коррелируют друг с другом ($r=0,59$), поэтому объективный прогноз хлебопекарных свойств подового хлеба лучше достигается не по одному, а по двум признакам.

Наиболее индифферентными признаками оказались объем формового хлеба и масса 1000 зерен. Ни один из них достоверно не коррелировал с другими признаками качества. Причиной могла быть отмеченная их неоднозначная реакция на изменяющиеся погодные условия года. В связи с этим по величине признака ВВЭ косвенно можно судить о содержании водорастворимых пентозанов в зерне. Особенность в том, что при замесе ржаного теста ключевую роль в его вязкости играют не белки, а водорастворимые пентозаны, которые защищают крахмал от разрушения амилазными ферментами. В засушливые годы таких пентозанов в зерне ржи содержится больше, число падения и пик амилограммы имеют более высокие значения, в результате получается хлеб с упругим и мелкопористым мякишем, но с более низким объемным выходом. Во влажные годы содержание водорастворимых пентозанов в зерне низкое, их водоудерживающая способность и защитная роль снижаются, число падения и высота амилограммы также имеют низкие оценки. На фоне совокупного действия этих признаков формовой хлеб имеет более высокий объем. Это обстоятельство объясняет, почему объемный выход формового хлеба не коррелирует с другими признаками качества.

Содержание белка в зерне отрицательно влияло на натуру зерна ($r=-0,64$) и высоту амилограммы ($r=-0,53$). Причиной могла быть высокая водорастворимость белков, которые оказались не способны формировать упругий и эластичный мякиш. На этом фоне роль крахмала в хлебопечении возрастает, так как его содержание положительно коррелировало с натурой зерна ($r=0,59$). Крахмал – основной компонент набухания, который вместе с пентозанами поглощает воду при замесе теста и участвует в формировании хлебного мякиша.

Следует отметить отсутствие достоверной корреляции между ВВЭ и ВА ($r=0,39$). Это можно объяснить разными факторами, влияющими на экспрессию данных признаков: потенциал ВВЭ зависит главным образом от количества водорастворимых пентозанов, а высота амилограммы – от количества и качества крахмала. Эти компоненты набухания неадекватно реагируют на изменяющиеся погодные условия, что подтверждается различными коэффициентами экологического варьирования (для ВА $CVe=38,0\%$, а для ВВЭ $CVe=13,5\%$). Небольшая синхронность варьирования признаков стала причиной слабой корреляции между ними.

Интерес представляет разложение общей дисперсии изучаемых признаков на экологически и генотипически обусловленные компоненты. Если признак имеет сильную экологическую зависимость, то для него характерны высокое фенотипическое варьирование и сильное взаимодействие генотипа с погодными условиями года. Об этом можно судить по величине коэффициента наследуемости H^2 , косвенно отражающего уровень адаптивной способности генотипа (табл. 3). В наших опытах коэффициенты наследуемости H^2 оказались высоко достоверными по всем изучаемым признакам ($F_{\text{факт.}}=2,32-93,5$ при $F_{\text{табл.}}=2,15$), однако между ними имелись различия. Наиболее высокая доля генотипической дисперсии в общей фенотипической отмечена по содержанию крахмала, белка, ВВЭ и натуре зерна ($H^2=0,71-0,94$), менее высокая – по числу

Табл. 2. Коэффициенты корреляции (r) между различными признаками качества зерна озимой ржи (в среднем за 2014-2019 гг, n=18)

Признак	Высота амилограммы	Температура клейстеризации	Вязкость водного экстракта	Н/D	Качество мякиша	Натура зерна	Объем формового хлеба	Масса 1000 зерен	Содержание белка	Содержание крахмала
Число падения	0,72**	0,83**	0,59**	0,58*	0,71**	0,19	-0,20	0,05	-0,08	-0,09
Высота амилограммы	-	0,70**	0,39	0,53*	0,53*	0,62**	0,05	0,03	-0,53*	0,33
Температура клейстеризации		-	0,25	0,41	0,65**	0,54*	-0,05	0,15	-0,22	0,13
Вязкость водного экстракта			-	0,68**	0,48*	-0,25	-0,12	-0,04	0,19	-0,40
Н/D				-	0,41	0,08	-0,45	0,11	-0,33	-0,14
Качество мякиша					-	0,24	-0,14	0,20	-0,09	0,01
Объем формового хлеба						-	0,33	0,22	0,18	0,02
Натура зерна							-	0,31	-0,64**	0,59**
Масса 1000								-	-0,25	0,22
Содержание белка									-	-0,62**

* и ** Коэффициенты достоверны соответственно при 5- и 1% -ном уровне значимости.

Табл. 3. Компоненты дисперсии и коэффициенты наследуемости (H^2) различных признаков качества зерна озимой ржи

Признак	Дисперсия			H^2	Ффакт.
	фенотипическая (σ_{ph}^2)	средовая (σ_e^2)	генотипическая (σ_g^2)		
Число падения	10950	4562	1140	0,20	2,40
Высота амилограммы	22058	9520	2090	0,18	2,32
Температура клейстеризации	135,3	15,1	20,0	0,57	8,96
Вязкость водного экстракта	57,7	0,64	9,51	0,93	90,10
H/D	0,018	0,0037	0,0024	0,39	4,86
Качество мякиша	2,36	0,64	0,29	0,31	3,69
Объем формового хлеба	2775	793	309	0,28	3,50
Натура зерна	10293	654	1606	0,71	15,7
Масса 1000 зерен	39,0	6,7	5,4	0,45	5,82
Содержание белка	9,7	0,60	1,51	0,72	16,4
Содержание крахмала	1047	11,2	172,6	0,94	93,5

Примечание. F табл. = 2,15 при 5%-ном уровне значимости.

падения и высоте амилограммы ($H^2=0,18-0,20$), что и следовало ожидать вследствие их большого экологического варьирования (табл. 1).

Важна также оценка экологической устойчивости сортов по признакам качества. Используемые нами параметры адаптивности CVe , SF и b_i освещают разные грани экологической буферности сортов и положительно коррелируют между собой. В наших опытах эти корреляции составили $r=0,77-0,98$ (между CVe и SF), $r=0,58-0,95$ (между CVe и b_i) и $r=0,62-0,91$ (между SF и b_i). Взаимосвязь такова: чем меньше параметры CVe и SF , тем выше экологическая устойчивость и фенотипическая стабильность признака и тем ниже его отзывчивость на изменяющиеся погодные условия года, которую оценивает параметр b_i . Необходимо знать не только размах адаптивных реакций сортов при возделывании в различных экологических условиях, но и их зависимость от фенотипической выраженности признака. В наших опытах параметры CVe , SF и b_i неоднозначно коррелировали со средним значением признака. Достоверно отрицательная корреляция проявилась

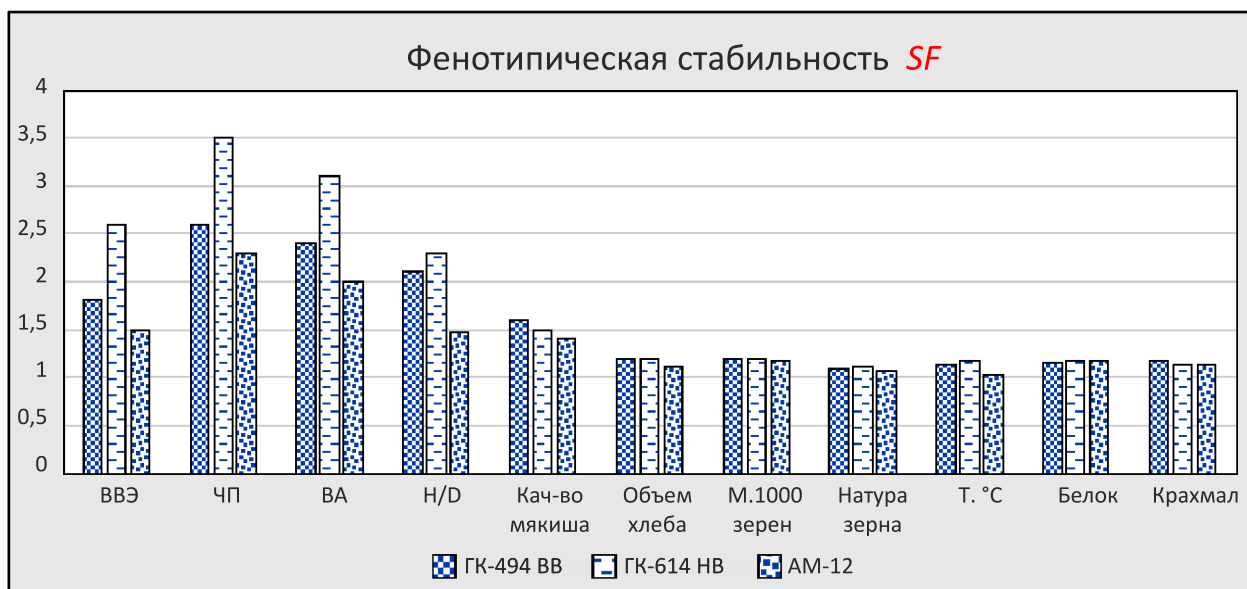
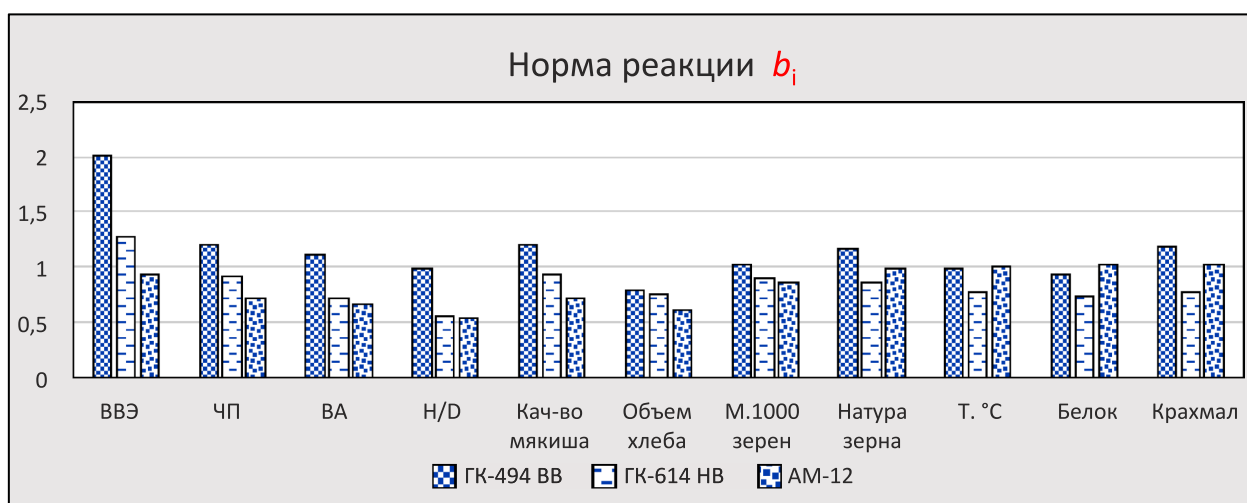
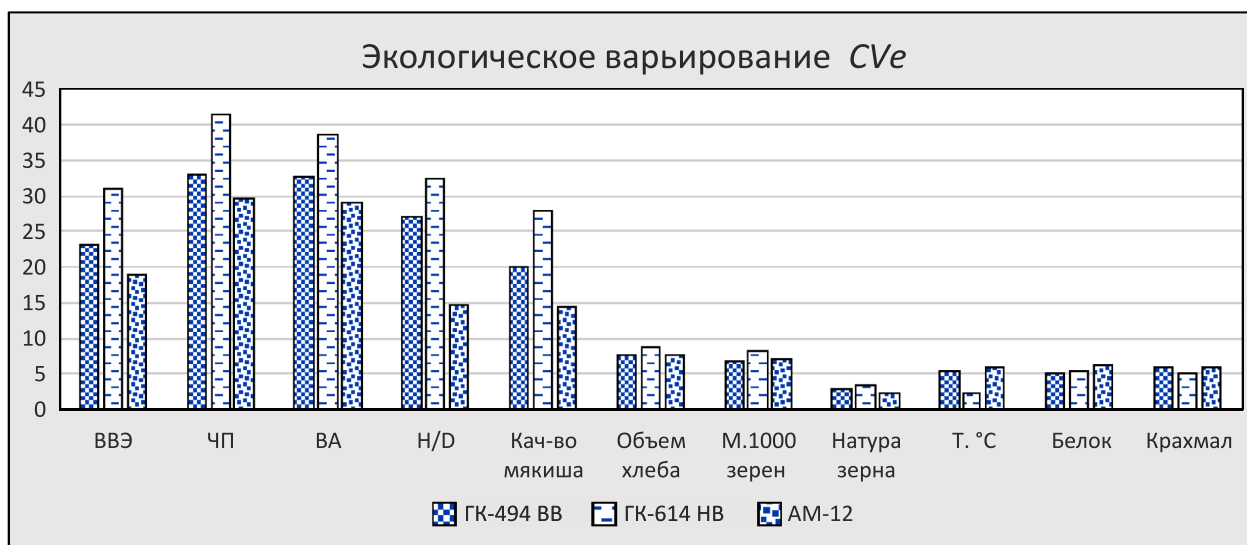
только между коэффициентом CVe и тремя признаками: числом падения ($r=-0,48$), качеством мякиша формового хлеба ($r=-0,74$) и содержанием крахмала в зерне ($r=-0,57$). Это значит, что селекция на высокое проявление этих признаков будет способствовать снижению их экологического варьирования. Показатель фенотипической стабильности SF коррелировал с изучаемыми признаками в большинстве случаев также отрицательно, но достоверная связь отмечена лишь по натуре зерна ($r=-0,50$) и содержанию крахмала ($r=-0,48$), что закономерно, так как признаки тесно сопряжены друг с другом ($r=0,59$, табл. 2). Коэффициент экологической пластичности b_i в большинстве случаев положительно коррелировал с экспрессией изучаемых признаков, то есть отзывчивость сортов на изменяющиеся погодные условия года возрастала, что не совпадает с задачей селекции на экологическую устойчивость. Причина этого заключается в генетической детерминированности нормы реакции, проявление которой сильно зависит от взаимодействия генотип x среда [21], поэтому обосновано считается, что в селекции на адаптивность предпочтение следует отдавать сортам с узкой, а не с широкой нормой реакции [22].

Большой интерес представляет выяснение возможной динамики тренда параметров CVe , SF и b_i под влиянием целенаправленной селекции. С этой целью провели сравнение популяций ГК-494ВВ и ГК-614НВ, полученных в результате 10-кратного отбора высоковязких (ВВ) и низковязких (НВ) генотипов из сортов Альфа и Московская 12 и последующего положительного ассортативного скрещивания популяций от плюс- и минус-отбора (табл. 4). Разнонаправленный отбор по ВВЭ коррелятивно повлиял на многие другие признаки качества. Характерной особенностью высоковязкой популяции ГК-494ВВ было высокое число падения, высота амилограммы и натура зерна. При выпечке эта популяция давала устойчивый к расплыванию хлеб с плотным, упругим и мелкопористым мякишем, но с более низким объемным выходом. Низковязкая популяция ГК-614НВ характеризовалась самым низким числом падения и высотой амилограммы, имела относительно мелкое, низконатурное и низкокрахмалистое зерно и давала сильно расплывающийся хлеб с повышенным объемным выходом, но с крупнопористым и липким мякишем. Как видно, отбор по ВВЭ привел к изменению других признаков, не подвергавшихся действию прямого отбора.

Графическая оценка популяций ГК-494ВВ и ГК-614НВ в сравнении с исходной родительской формой АМ-12 (среднее значение параметров CVe , SF и b_i по сортам Альфа и Московская 12) представлена на рисунке. Сравнимые популяции заметно различались по всем параметрам. Однако эти различия были особенно четкими только у плеяды тесно коррелируемых признаков: ВВЭ, ЧП, ВА, H/D, качества хлебного мякиша.

Табл. 4. Результаты сравнительной оценки технологических и хлебопекарных свойств зерна сортов Альфа, Московская 12, ГК-494ВВ и ГК-614НВ (среднее за 2014-2019 гг.)

Сорт	ВВЭ, сП	ЧП, с	ВА, е.а.	H/D	Масса 1000 зерен, г	Качество мякиша, балл	Объем хлеба, см ³	Температура, °С	Натура зерна, г/л	Белок, %	Крахмал, %
Альфа	4,9	220	266	0,256	32,1	4,2	296	63,2	726	12,0	53,6
Московская 12	4,8	176	260	0,228	32,2	3,8	312	59,8	720	11,9	55,3
ГК-494ВВ	10,7	206	268	0,315	30,8	3,9	292	60,6	719	11,4	53,7
ГК-614НВ	2,7	129	142	0,184	30,0	2,8	298	57,6	694	12,6	52,7



Сравнение параметров адаптивности CVe , SF и b_i у контрастных по ВВЭ популяций озимой ржи: ГК-494ВВ, ГК-614НВ и АМ-12.

По другим признакам популяции различались незначительно. Специфика проявилась в том, что высоковязкая популяция ГК-494ВВ имела более низкие значения параметров CV_e и SF , но более высокие оценки по параметру b_r . У низковязкой популяции ГК-614НВ отмечены относительно высокие оценки параметров CV_e и SF , но более низкие по коэффициенту b_r , то есть она характеризовалась более низкой нормой реакции.

Сопоставление этих двух популяций показывает, что многократный дивергентный отбор по ВВЭ существенно отразился на потенциале их адаптивности. Обе популяции оказались экологически менее устойчивыми, чем исходная форма АМ-12, так как более сильно варьировали и изменяли фенотип под влиянием внешних условий. В то же время высоковязкая популяция ГК-494ВВ на фоне низковязкой ГК-614НВ выделялась лучшими хлебопекарными качествами зерна в различные по погодным условиям годы. С селекционной точки зрения низкие оценки по CV_e и SF , характерные для популяции ГК-494ВВ, имеют более важное адаптивное значение, чем высокая экологическая пластичность (высокая норма реакции по b_r). Причина в том, что свойство экологической пластичности можно эффективно использовать лишь в благоприятные годы. В наших опытах высокая экологическая устойчивость и фенотипическая стабильность популяции ГК-494ВВ сочеталась с повышенной отзывчивостью на изменяющиеся условия среды. Это не всегда желательно, так как высокая пластичность снижает фенотипическую стабильность признаков. Такие «прямолинейные» генотипы могут представлять интерес для селекции в конкретных, сугубо специфических условиях. Этот тезис соответствует заключению А.А. Жученко [12] о том, что широкая норма реакции в адаптивном потенциале сорта не должна доминировать над экологической устойчивостью. Сорта с высокой отзывчивостью на перепад средовых факторов экологически неустойчивые. В селекционном отношении такие генотипы менее ценные, поскольку проявляют чувствительность не только к благоприятным, но и к неблагоприятным условиям среды.

Таким образом, многократный отбор на высокую ВВЭ коррелятивно улучшил формоустойчивость подового хлеба, высоту амилограммы, число падения и другие хлебопекарные свойства зерна ржи. Характерная черта такого отбора – тренд в сторону снижения экологической устойчивости и фенотипической стабильности признаков при одновременном повышении их экологической пластичности. При отборе форм с низкой ВВЭ экологическая устойчивость и стабильность признаков снижались сильнее, чем при плюс-отборе, но при этом сильнее проявлялась экологическая отзывчивость на перепад средовых факторов. Поэтому для создания экологически устойчивых по качеству зерна сортов ржи вектор селекции должен быть направлен на адаптацию к таким стрессовым условиям, которые наиболее часто выходят за пределы биологического оптимума в данном регионе. Для ускорения такой оценки селекционируемые генотипы следует испытывать в разных экологических точках.

Литература.

1. Drews E. Results of multiyear research on the quality of rye used for bread production in the German Federal Republic // *Hod.rosł., klimat. i nasienn.* – 1975. – 19. – N 5-6. – P. 633-639.

2. Дреус Э., Зайбель В. Хлебопечение и другое использование ржи в мире // В кн. *Рожь: производство, химия, технология.* – М: Колос, 1980. – С. 173-239.

3. Brummer J.M. Rye Flour // *Future of Flour – a Compendium of Flour Improvement.* Verlagrimedia, 2006. – 480 p.

4. Delcour J.A., Vahnamel S., Hosenev R.C. Physico-chemical and functional properties of rye non-starch polysaccharides // *Cereal chemistry.* – 1991. – N 1. – P. 72-76.

5. Исмагилов Р.Р. Изменчивость содержания водорастворимых пентозанов в зерне озимой ржи // *Достижение науки и техники АПК* – 2012. – N 6. – С. 35-36.

6. Исмагилов Р.Р., Гайсина Л.Ф. Хлебопекарные качества зерна гибридов F1 озимой ржи // *Достижения науки и техники АПК.* – 2015. – Т. 29. – N 1. – С. 24-26.

7. Пономарева М.Л., Пономарев С.Н., Гильмуллина Л.Ф., Маннапова Г.С. Фенотипическая оценка содержания пентозанов в ржаном широте методом определения вязкости водного экстракта // *Достижения науки и техники АПК.* – 2015. – Т. 29. – N 11. – С. 32-35.

8. Шакирзянов А.Х., Леценко Н.И., Никонорова И.М., Агафонова В.А. Перспективные образцы озимой ржи для селекции кормовой ржи в условиях юго-западного Предуралья // *Достижения науки и техники АПК.* – 2019. – Т. 33. – N 8. – С. 38-42.

9. Тимошенко А.С., Гончаренко А.А., Лазарева Е.Н. Адаптация роторного вискозиметра VT5L/R к определению относительной вязкости водного экстракта зернового широта озимой ржи // *Сельскохозяйственная биология.* – 2008. – N 5. – С. 110-115.

10. Гончаренко А.А. Новые направления в селекции озимой ржи на целевое использование // *Зернобобовые и крупяные культуры.* – 2016. – N 2 (18). – С. 25-32.

11. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агроэкологии (теория и практика). Т.1. – М., 2004. – 688 с.

12. Жученко А.А. Эколого-генетические проблемы селекции растений // *Сельскохозяйственная биология.* – 1990. – N 3. – С. 3-23.

13. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. – Краснодар: Просвещение-Юг, 2010. – 485 с.

14. Geiger H.H., Miedaner T. Rye Breeding // *In Handbook Cereals.* By Editor Marcelo J. Carena, Springer Science + Business Media. LL, 2009. – P. 157-182.

15. Комаров В.И., Ракитина А.Н. Методика определения хлебопекарных свойств ржи на ранних этапах селекции // *Селекция и семеноводство.* – 1985. – N 3. – С. 25-27.

16. Смирязев А.В., Мартынов С.П., Кильчевский А.В. Биометрия в генетике и селекции растений. – М.: Издательство МСХА, 1992. – 268 с.

17. Lewis D. Gene-environment interaction: A relationship between dominance, heterosis, phenotypic stability and variability // *Heredity.* – 1954. – 8. – P. 333-356.

18. Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties // *Crop Sci.* – 1966. – N 6. – P. 36-40.

19. Boros D., Marquardt R.R., Slominski B.A., Guenter W. Extract viscosity as an Indirect Assay for water-soluble Pentosan Content in Rye // *Cereal Chem.* – 1993. – V. 70 (5). – P. 575-580.

20. Гончаренко А.А., Ермаков С.А., Семенова Т.В., Беркутова Н.С., Амфилогова Л.Ф. Селекция озимой ржи на качество зерна // *Доклады Россельхозакадемии.* – 1995. – N 5. – С. 9-11.

21. Wehmann F., Geiger H.H., Lock A. Quantitative-genetic basis of sprouting resistance in rye // *Plant Breeding.* – 1991. – 106. – P. 196-203.

22. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агроэкологии (теория и практика). Т.2. – М., 2004. – 1153 с.

Поступила в редакцию 20.01.20
После доработки 05.03.20
Принята к публикации 15.03.20