

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕТОДОЛОГИИ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

А. И. ГРАБОВЕЦ, член-корр. РАН

М. А. ФОМЕНКО, доктор сельскохозяйственных наук
ФГБНУ «ДОНСКОЙ ЗНИИ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА»

E-mail: grabovets_ai@mail.ru

При усилении проявления засух важно определиться с основными способами создания генетической изменчивости. В нашем случае это была ступенчатая гибридизация и химический мутагенез. Обязательной частью программы было выявление гетерогенных популяций с продолжительным формообразованием. Основное внимание было направлено на отбор форм с высокой эффективностью фотосинтеза. Был использован индекс эффективности работы листьев. В качестве одного из главных направлений был отбор генотипов с высоким уборочным индексом. Использование в качестве маркера массу зерна с растения позволяло давать комплексную оценку перспективности материала при селекции пшеницы в условиях засух. Посев селекционного питомника необмолоченными колосьями давал возможность анализировать 30-40 тыс. генотипов на начальных этапах селекции, что важно для выявления трансгрессий.

Ключевые слова: засуха, пшеница, методы, селекция, маркеры.

При анализе динамики проявления засух в степи Дона (Россия) в пятидесятые годы XX века наблюдали два засушливых периода, в шестидесятые-девяностые – по 3-4, с 2000 г. – по 5. Существенные сдвиги произошли даже за период 2000-2015 гг. Если в 2000 г. среднесуточная температура воздуха в 5 – 9 месяцах по данным метеопоста Северо-Донецкой СХОС в среднем за месяц составила 20,4°C, то в 2015 – 22,0°, среднемесячная максимальная температура соответственно – 25,7 и 27,7°C. Повышение температуры воздуха плюс изменение циркуляции воздушных масс обусловили снижение среднегодового количества осадков на 20 мм. Произошло перераспределение выпадения их основного количества с летних месяцев на осенне-зимние. При вегетации растений в летний период 30 и более дней отсутствуют осадки, одновременно отмечаются высокие температуры воздуха. Естественно в подобной ситуации возникла необходимость в дальнейшем совершенствовании принципов и технологий селекционного процесса по пшенице.

Эта проблема многогранна. Высказываются различные суждения по формированию идеотипа модели засухоустойчивого сорта. Существует мнение об одинаковой физиологической природе морозо- и засухоустойчивости. Ксероморфная структура пшеницы способствует лучшей ее устойчивости к засухе в течение всей вегетации.

Много работ посвящено методам изучения максимально эффективного использования доступной влаги растениями, определению значимости глубины проникновения в почву корневой системы [1, 2]. Отмечается необходимость создания генотипов с высокой удерживающей способностью воды листьями [3], важность учета времени цветения, высоты растений, относительного постоянства по годам массы 1000 зерен и др.[4]. Существует много методов определения засухоустойчивости, однако масса зерна с единицы площади, величина уборочного индекса являются наиболее объективными интегрированными показателями эффективности адаптации генотипа к засухе [1, 2, 5].

Существует суждение о возможности улучшения селекционного материала путем его насыщения местными засухоустойчивыми генотипами. Наряду с этим большое внимание уделяется созданию в результате рекомбинации новых генотипов с более выраженными свойствами, чем у родителей (трансгрессии по скороспелости, продуктивности и др. [6]). Материала по этой проблеме достаточно.

Однако существует определенная разрозненность и фрагментарность суждений по этой проблеме у физиологов, биохимиков, селекционеров, не представляющая единой методологии прикладной селекции. Причем в каждой почвенно-климатической зоне проблема решается по-разному [6, 7]. Целью статьи является презентация методологии ведения практической селекции пшеницы в степи с недостаточным и неустойчивым увлажнением почвы.

Методика. Селекция пшеницы ведется в основном общепринятыми методами – педигри, балк-метод. Генетическая изменчивость создается при использовании местных или инорайонных генотипов с коадаптированными к местным условиям комплексами генов при скрещивании между собой или с третьим сортом с желаемыми признаками [8]. Создаются популяции различного происхождения с повышенной гетерогенностью. При работе с ними обращается внимание на длительность формообразования на фоне действия лимитирующих стрессоров; на использовании явления коадаптации и трансгрессивной изменчивости; на индуцировании изменения канализованности взаимодействия генов (мутагенез, отдаленная гибридизация и др.).

Применяется многократный отбор, начиная с ранних поколений. Второй особенностью являются большие объемы проработки созданного материала в разных питомниках, особенно на ранних этапах селекционного процесса,

Экологические испытания проводим в 7 научных учреждениях различных областей и зон. Оценки и наблюдения вели в соответствии с методикой Государственной комиссии по сортоиспытанию (1971, 1989) и Методическими указаниями по изучению мировой коллекции пшеницы ВИР (1977). Эффективность работы листьев определяли по [9].

Результаты и обсуждение. Решение этой проблемы заключается в оптимизации трех крупных исследовательских блоков: 1) какими методами создать и индуцировать генетическую изменчивость по этому направлению; 2) с какими элементами метаболизма (особенности взаимосвязи генотипа и фенотипа) требуется создать идиотип растения, 3) какой должен быть наиболее результативный инструментальный по реализации задач двух первых блоков (технология селекции, маркеры при отборах на продуктивность, устойчивость к засухе, общей адаптивности и др.).

Исследования 1995-2014 гг., целью которых было усиление степени выраженности засухоустойчивости у пшеницы, позволили определить особенности формирования популяций (гибридизация, мутагенез), индуцирования свободной генетической изменчивости. Это было уже нами ранее рассмотрено [8] и более подробное изложение этих суждений не входит в нашу задачу.

Прежде всего, следует отметить важность формирования на базе ступенчатой гибридизации гетерогенных популяций с продолжительным по годам формообразованием. Непременным условием является использование в качестве одного из родителей генотипа с коадаптированными к местным условиям комплексами генов (табл. 1). Такого типа комбинации в наших исследованиях преобладали. Естественно были отдельные положительные итоги при привлечении обеих родителей инорайонной селекции. Важно в условиях давления аридности климата и отборов на каждой ступеньке гибридизации постепенно поднимать адаптивность вновь создаваемых генотипов пусть на небольшой, но более высокий уровень. Рекомбинация генов на базе мейотического кроссинговера хромосом в условиях давления засухи часто способствует возникновению трансгрессий со значимой частотой и степенью проявления. Это собственно и является целью работы. Трансгрессии могут проявиться в любом поколении отбора, начиная с F2.

Для иллюстрации в табл.1. приведены данные, где в качестве одного из родителей используется местный сорт Северодонецкая юбилейная, который кроме высокой устойчивости к засухам, характеризуется повышенной зимостойкостью, устойчивостью к майским заморозкам, отличный по качеству зерна. В расщепляющихся популяциях при необходимости отборы проводили до F7. Причем отбор вели непрерывно. Каждое поколение это уже было новое событие, отличное от начальной комбинации в F2.

Таблица 1

Частота и степень трансгрессии по продуктивности при отборах в F3-F7, СП*, 2001-2007 гг.

Поколение отбора	Изучено семей, количество	Частота трансгрессии, %	Степень трансгрессии, %		Сорта, включенный в Государственный реестр
			среднее	пределы варьирования	
Северодонецкая юбилейная / Дон 95					
F3	396	2,5	32	13-53	
F5	288	5,0	17	2-44	Тарасовская 70
1099/97 DZ –21, Румыния // 9372/78 / Астра /// Одесская 133 //// Северодонецкая юбилейная					
F3	396	2,5	45	13-83	
F5	300	5,7	33	4-67	Магия
Северодонецкая юбилейная / Зерноградка 9					
F3	492	3,9	33	13-83	
F4	324	0	-	-	
F5	426	6,0	23	8-52	Миссия
F6	600	4,0	22	8-42	Донэра
F7	200	2,0	21	4-38	

СП* – селекционный питомник

Для иллюстрации в табл. 1. приведены данные, где в качестве одного из родителей используется местный сорт Северодонецкая юбилейная, который кроме высокой устойчивости к засухам, характеризуется повышенной зимостойкостью, устойчивостью к майским заморозкам, отличный по качеству зерна. В расщепляющихся популяциях при необходимости отборы проводили до F7. Причем отбор вели непрерывно. Каждое поколение это уже было новое событие, отличное от начальной комбинации в F2.

Еще более значимые подвижки в изменении наследственности по засухоустойчивости были получены при использовании химического мутагенеза (препарат 1,4 бис диазоацетилбутан). В производстве были сорта яровой твердой пшеницы с длиной вегетационного периода 110-115 дней, уступающие по урожаю из-за щуплости зерна яровому ячменю до 30 %. Из-за позднего выколашивания налив зерна у них проходил при дефиците влаги в почве. Были созданы новые генотипы с длиной вегетации 90 дней и которые уже на 15-20 % превышали по урожаю зерна ячмень (сорта Вольнодонская, Донская элегия и др.). Общеизвестные негативы, связанные со скороспелостью, удалось компенсировать за счет удвоения продуктивного кущения и оптимизации водопотребления.

Теперь следует определиться – какой же фенотип нужен. При засухе важны все особенности онтогенеза растения. Однако на наш взгляд следует определиться с ёмкостью поглощения ассимилянтов у растения, в которую они должны депонироваться при фотосинтезе. При этом необходима не только гарантия стабильности урожая но и обусловленность дальнейшего роста его потенциала в процессе селекции. Следовательно, вес (размеры) надземной массы имеет определенное значение и при засухах. Прогресс в селекции на продуктивность осложнил задачу в отношении ее веса. В 1985-1995 гг. величина корреляции между надземной биомассой и урожаем зерна составляла $r=0,65\pm 0,03$, в 1996-2011 – $r=0,56\pm 0,04$. Средняя высота соломины в конкурсных испытаниях в условиях степи понизилась с 95 см (1985-1995) до 86 (1996-2011), а вес воздушно сухой надземной биомассы соответственно с 1700 г/м^2 до 1460.

При существующем дефиците влаги проблему создания засухоустойчивого высоко продуктивного сорта можно решать несколькими путями. Одним из них является формирование в процессе селекции биоценоза без обязательно большой ассимиляционной поверхности, но с обязательно высокой продуктивностью фотосинтеза.

Согласно данным исследований за 1990-2011 гг. в условиях степи Дона более адаптивные высокопродуктивные генотипы при засухах имели отношение *площади листьев к чистой продуктивности фотосинтеза*, в среднем равное 1,4-2,5. Следует отметить, что у

конкретных сортов сказывается большое влияние компенсационных генетических взаимосвязей в системе площадь листьев – интенсивность фотосинтеза. Они обуславливали существенную флуктуацию значений этого индекса: у линии Лют.442 при урожае 5,04 т/га он составлял 2,05, у Лют. 310 – 51, 1 и 1,75, у Тарасовской 70 – 5,05 и 2,4.

Громоздкость вышеприведенного метода в практической селекции побудила применить менее трудоемкий индекс *эффективности работы листьев – ЭРЛ (отношение урожая к площади листьев)*. В 2000-2003 гг. было выявлено, что у адаптированных сортов при засухах он равен 1,5-1,9, в благоприятные годы – 1,1-1,25. Этот индекс конечно относительный. Помимо листьев в фотосинтезе принимают участие не листовые органы растения (стебель, колос, листовые влагалища и др.). Несмотря на значимость не листовых органов растения все же преобладающее значение в формировании урожая имеет листовой аппарат. Поэтому индекс ЭРЛ оказался более информативным в плане определения интенсивности фотосинтеза у листьев конкретного сорта.

Определенное значение имеет продолжительность жизни листьев при засухах. Однако при этом не менее важно определить характер накопления ассимилянтов в зерне и выявить за счет каких процессов это происходит. С использованием метода водной культуры выявили [8], что у одной группы линий, независимо от погодных условий, урожай формировался за счет ранее накопленных веществ до колошения (один из вариантов ухода от засухи при худших предшественниках). У другой группы большой вклад в прирост сухих веществ в зерно вносила фотосинтетическая деятельность листьев и после выколашивания. Поэтому, видимо, нужно выявить параметры моделей сортов для первого типа условий вегетации и для второго.

Следующим вариантом является создание и выявление форм с повышенным уборочным индексом (далее УИ) Согласно суждения многих авторов [10, 11]. Уборочный индекс, в основном, обусловлен генотипом и в меньшей степени подвержен случайным фенотипическим изменениями. В основном это так.

Однако в исследованиях 1985-1995 гг. при более оптимальном обеспечении фитоценозов влагой, большей их высоте, иногда полегании посевов, коэффициент корреляции между урожаем и УИ в среднем равнялся $r=0,14 \pm 0,06$. В 1996-2011 гг., по мере нарастания аридности климата, снижения высоты соломины (что важно для экономии влаги), его значимость, судя по коэффициенту корреляции ($r=0,57 \pm 0,03$), существенно выросла.

Причем отмечен разный характер проявления свободной генетической изменчивости комплексного признака УИ по анализируемым периодам. В 1985-1995 гг. спектр изменчивости значения УИ (при среднем его уровне – 25-30 %) в расщепляющихся популяциях у генотипов варьировал более шире, чем во втором периоде. В последнем это проявлялось в заметно меньшей степени. Кроме того, в результате давления отборов значение УИ повысилось в среднем до 32-35 %. У отдельных рекомбинантов он составило 39- 50 % (табл.2).

Таблица 2

Уборочный индекс в сочетании с другими признаками у сортов и линий озимой пшеницы в конкурсных испытаниях 2011-2013 гг.

Сорт, линия	Урожай, т/га	Уборочный индекс, %	Вес надземной массы г/м ²	Количество стеблей к уборке, шт/1 м ²	Высота растений, см.
Северодонецкая юбилейная	6,02	36	1680	568	101
Миссия	6,18	33	1870	606	94
Тарасовская 70	6,19	39	1585	580	92
Сорта и линии нового поколения					
Губернатор Дона	6,63	48	1379	750	84
Донэра	6,96	45	1560	680	86
1851/10	6,40	48	1340	780	73
1677/10	6,35	50	1280	824	66

Судя по данным таблицы 2, большие урожаи зерна, благодаря увеличению уборочного индекса, можно получать и при относительно меньшем весе надземной массы. Хотя, если обратить внимание на данные у линии 1677/10, есть предел уменьшения. Несмотря на высокий УИ, урожай зерна у нее не повысился. Снижение высоты растений ниже 70 см не способствовало дальнейшему росту урожая. Здесь ограничивающим фактором стала уменьшенная емкость накопления ассимилянтов. В каждой почвенной зоне этот предел будет разным.

С физиологической точки зрения рост урожая у сортов нового поколения объясняется увеличившейся густотой стеблестоя. Быстрое формирование плотного растительного покрова, уменьшение его веса обусловило заметное снижение потерь влаги с поверхности почвы, а также при её использовании для роста и развития растений. Это положительно сказалось на уменьшении водопотребления при формировании единицы сухого вещества. Хотя не меньшее значение еще имеет определенное расположение листьев в пространстве, обуславливающее характер транспирации.

К сожалению УИ можно определить после уборки урожая. Однако для каждого селекционера важно это проводить в процессе вегетации, чтобы отбраковывать на корню неперспективный материал. Оказалось, что это реально. Показатель уборочного индекса находится в корреляционной взаимосвязи разной степени сопряженности с рядом элементов структуры урожая. В среднем за 1976-2011 гг. коэффициент корреляции у пары УИ – масса зерна с колоса составил $0,20 \pm 0,07$, УИ – масса зерна с растения – $0,37 \pm 0,03$, УИ- количество зерен в колосе – $0,42 \pm 0,08$. Таким образом, отбирая семьи с большим количеством зерен в колосе, высокой массой зерна с колоса или растения, автоматически выделяем генотипы с требующимся УИ.

Исследования также показали, что масса зерна, несмотря на значительное количество существующих методов определения засухоустойчивости, в преломлении к нашему случаю является завершающим контролером всего процесса при селекции на устойчивость к засухе. При сравнении объективности при отборах массы с колоса или с растения, большую значимость в нашей зоне имел второй признак. В среднем за 1985-1995 коэффициент корреляции между урожаем и массой зерна /растение составил $r=0,57 \pm 0,04$, в 1996-2011 – $r=0,71 \pm 0,02$, тогда как между парой урожай – масса зерна /колос соответственно $r=0,32 \pm 0,06$ и $r=0,53 \pm 0,04$. В отдельные влажные годы масса зерна с колоса превалировала.

Реализовать все выше высказанные суждения и создать сорта (их в Государственном реестре РФ 2016 г – 22) удалось за счет большого объема проработки материала в селекционных питомниках (30-40 тыс. генотипов). Посев не обмолоченными колосьями позволил существенно сократить затраты на селекцию и исключить засорение материала при обмолоте. Благодаря анализу огромного числа перекомбинаций, в гетерогенных популяциях удается ежегодно выделять высокопродуктивные рекомбинанты с требующимися параметрами генотипа. Проиллюстрируем это данными таблицы 3.

Таблица 3

Селекционная ценность комбинаций в селекционном питомнике в зависимости от поколения отбора, 2015 г.

Поколение отбора	Изучено семей	Убрано семей	Число семей, превышающих стандарт + НСР	Число семей, превышающих ср. урожай опыта + НСР	Отобрано семей для дальнейшей работы
F3	9760	575	482	319	3
F4	17020	1012	777	577	135
F5	6780	410	314	224	60
F6	5150	417	326	258	93
F7*	910	87	78	58	25
F8*	680	61	53	46	15
F9*	720	68	58	37	14
F10*	1020	89	75	48	32
F11*	520	62	55	41	16
Сумма	32800	2206	1736	1289	390

* – повторные отборы в старших поколениях

В таблице 3 приведены данные по результатам выделения высокоадаптивных трансгрессивных рекомбинантов, числу изучаемых семей на начальном этапе селекционного процесса в младших поколениях, итоги повторных отборов из гетерогенных популяций. Основное число перспективных линий выделено в F4-F6 поколениях. Однако, хотя и в меньшем количестве, не мене ценный константный материал отобран и в старших поколениях из повторных отборов. Здесь под действием длительных по времени различных ингредиентов засух происходят изменения в метаболизме фенотипа и так как геном пшеницы динамичен, видимо происходит его дрейф. В итоге последовательной коадаптации аллелей генов открываются новые возможности по улучшению адаптивных свойств пшеницы. Из популяции Северодонецкая юбилейная / Зерноградка 9 (табл.1) в F5 был выделен сорт Миссия (полуинтенсивный, накапливающий в зерне более 15 % белка), в F3, F6 – Донэра (интенсивный, с потенциалом урожая более 9 т/га и содержанием белка в зерне 14,2 %).

Таким образом, при усилении проявления засух важно определиться с основными направлениями исследований: способами создания генетической изменчивости, особенностями биохимического фенотипа новой формы, элементами модели сорта, направлениями и маркерами при селекции, технологией ее проведения.

Литература:

1. Ричардс З.А., Кондон А.Г., Ребецке Г. Дж. Признаки, по которым улучшают урожайность в условиях засухи. Сб: Применение физиологии в селекции пшеницы. / Киев-Логос. 2007. – С.184-207.
2. Passioura J.B. Grain yield harvest index and water use of wheat/ j. Australian Inst.Agric. Sci.-43. – P.117-120.
3. Clarke J.M., McCaig T.N. Excisedleaf water retention capability as fn indicator of drought resistance of *Triticum* genotypes/ Can. J. Plant Sci. 1982. – 62. – P.571-578
4. Набоков Г.Д.Селекция озимой пшеницы на морозостойкость и скороспелость: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Кубанский ГАУ. – Краснодар. 2000. – 25 с.
5. Грабовец А.И., Фоменко М.А. Масса зерна – интегральный показатель адаптивности озимой пшеницы при селекции на засухоустойчивость / Известия Оренбургского ГАУ. – Оренбург. 2014. – 5(49). – С.16-20.
6. Мережко А.Ф. Система генетического изучения исходного материала для селекции растений / Л.-ВИР. 1984. – 67 с.
7. Неттевич Э.Д. Повышение потенциала продуктивности зерновых культур и скороспелость // Сельскохозяйственная биология. 1982. – № 1. – С.9-12.
8. Грабовец А.И. Селекция озимой пшеницы в степи среднего Дона: автореф. дис. ... доктора с.-х. наук / НИИСХ Центральных районов Нечерноземной зоны – Немчиновка. 1995. – 25 с.
9. Осипов Ю.Ф., Фадеева О.И., Федулов Ю.П. Рекомендации по разработке моделей сортов озимой пшеницы в зоне Северного Кавказа // Сб.: Применение физиологических методов при оценке селекционного материала и моделировании новых сортов сельскохозяйственных культур. – М. – ВАСХНИЛ. 1983. – С.26-31
10. Кумаков В.А. К физиологическому обоснованию модели сорта яровой твердой пшеницы. Саратов. 1990. – 22 с.
11. Беспалова Л.А. Реализация модели полукарликового сорта академика П.П. Лукьяненко и ее дальнейшее развитие. Сб.: Пшеница и тритикале. Мат. научн.-практ. конференции «Зеленая революция П.П. Лукьяненко» / Краснодар. – 2001. – С.60-71.

IMPROVING WHEAT BREEDING METHODOLOGY IN CONDITIONS OF INSUFFICIENT HUMIDIFYING

A. I. Grabovets, M. A. Fomenko

FGBNU «DON ZONAL RESEARCH INSTITUTE OF AGRICULTURE»

Abstract: *With increased manifestations of drought it is important to determine the main ways of creating genetic variability. In our case it was speed hybridization and chemical mutagenesis. Mandatory part of the program was to identify heterogeneous populations with long forming. The focus was directed to the selection of highly efficient form of photosynthesis. Work performance index was used. As one of the main focuses was the selection of genotypes with high harvest index*

To use as a bullet mass of grain from plants allowed to give a comprehensive assessment of the prospects of breeding material of wheat under conditions of drought. Sowing breeding kennel unthreshed ears gave an opportunity to analyze 30-40 thousand genotypes at the initial stages of breeding, which is important for identifying transgressions.

Keywords: drought, wheat, methods, breeding, markers.