

УДК. 633.19 «324»:631.52

ПРИНЦИПЫ УПРАВЛЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬЮ ПРИ СЕЛЕКЦИИ ОЗИМОГО ТРИТИКАЛЕ НА ДОНУ

Грабовец А.И., доктор с.х. наук, профессор, член-корр. РАН,

Крохмаль А.В., кандидат с.х. наук,

Барулина Н.И., младший научный сотрудник

Федеральный Ростовский аграрный научный центр

346735, Ростовская область, Аксайский район, пос. Рассвет,

ул. Институтская, 1

grabovets_ai@mail.ru

После выполненных в 1976-2014 гг. исследований была выявлена возможность управления генетической изменчивостью элементов зимостойкости (морозостойкость, притертая ледяная корка, майские заморозки и др.), засухоустойчивости и продуктивности растений озимых тритикале. При скрещивании двух средnezимостойких компонентов с минимумом общих генов и приближающихся по основным признакам к модели создаваемого сорта, появляются гетерогенные популяции с длительным формообразованием. При давлении низких температур, выходящих за биологический оптимум сортов, у них образуются рекомбинанты с качественно новым спектром свойств. Среди них выщепляются генотипы с уровнем высокоморозостойкого сорта, близкого к филогенетическому пределу выраженности этого признака в данной зоне. По такой методологии создано порядка 37 сортов озимого тритикале, выдерживающего на глубине залегания узла кущения минус 20°C. Наибольший выход плюстрансгрессий по морозостойкости выявлен у гибридов F1 с наследованием её по типу сверхдоминирования, неполного или частичного доминирования. По такому принципу ведется селекция на устойчивость к

притертой ледяной корке. Растения тритикале практически всех сортов донской селекции способны выдержать до -12°C .

Помимо зимостойкости важно оптимизировать методологию создания рекомбинантов, переносящих засуху. Были уточнены параметры модели сорта в условиях нарастания аридности климата (продуктивное кушение, высота растений, масса зерна/растение и др.). Использование маркера массы зерна/растение в практической селекции ещё раз подтвердило его объективность, как показателя адаптивности рекомбинанта к засухе. Изучение особенностей доминирования массы зерна/растения в F1 выявили возможность прогнозирования трансгрессий по зимостойкости, продуктивности.

Ключевые слова: селекция, тритикале, наследование, рекомбинация, трансгрессия, зимостойкость, продуктивность

Введение. Хотя успехи молекулярной биологии впечатляющие, однако на ближайшую перспективу первостепенную роль в эволюции видов всё же будет играть рекомбинация в системе генотип-среда (Крупнов В.А., 2000; Гордей И.А., 2005; Жученко А.А., 2010; и др.). Поэтому управление ею до сих пор является одной из главных задач традиционной селекции.

В селекции качественных и количественных признаков злаков особое значение приобретает последовательная разработка методов управления рекомбинацией путем создания нужных коадаптированных блоков генов. При этом важно более тщательное изучение особенностей взаимодействия системы генотип-среда, чего нет при генной инженерии. Ecols F., 1981 (по А.А.Жученко, 2010) в отношении качественных признаков считает, что степень выраженности факторов внешней среды, выходящая за пределы биологического оптимума популяции, обуславливает изменение частоты и спектра рекомбинационной и мутационной изменчивости. Здесь возможны трансгрессии по морозостойкости, засухоустойчивости и др. Качественные признаки имеют прерывистую изменчивость с четкими границами доминантных и рецессивных признаков.

У количественных признаков рекомбинация характеризуется непрерывной изменчивостью ввиду сложного характера наследования компонентов, определяющих урожай. При определённых условиях возникает эффект суммирующего действия полимерных генов, проявляющийся в увеличении выраженности селектируемого признака, большей, чем у родителей (Н.Г. Максимов, 2011). Эти суждения положены в основу разработки методологии управления генетической изменчивостью при селекции тритикале на Дону. Целью данной публикации является презентация полученных итогов по этой проблеме.

Материалы и методы. Исследования проводили с озимыми тритикале в течении 1976-2014 гг. в Федеральном Ростовском аграрном научном центре. Среда - климат континентальный, увлажнение почвы неустойчивое и недостаточное, возможны морозы в зимний период и заморозки в мае. Отмечается усиление аридности и флуктуации погодных факторов, нередко экстремально высокие температуры воздуха в летний период. Почвы черноземные с существенным дефицитом P_2O_5 (0,18%).

Схема селекции - общепринятая (педигри и балк-метод). Оригинальным был способ закладки селекционного питомника (СП) необмолоченными колосьями специальной сажалкой. Он исключал засорение при обмолоте (чистота эксперимента), давал возможность увеличивать количество изучаемых генотипов до 40 тысяч (что важно для конечных итогов селекции). Появлялась возможность на начальных этапах селекции выделять заметно больше перспективных фенотипов. Особенно это значимо при действии экстремальных факторов внешней среды на ранних этапах роста и развития гибрида, что обуславливает появление качественно нового спектра рекомбинантов (А.А.Жученко, 2010, стр.213). Генетическая изменчивость, доступная отбору, создавалась путем гибридизации по определенным принципам. В скрещивания вовлекали высокопродуктивные формы, формирующие густые интенсивные ценозы, устойчивые к полеганию, с полевой устойчивостью к болезням, среднезимостойкие, имеющие мало общих генов по основным признакам с

предполагаемым партнёром скрещивания (кластерный анализ). Курс брался на создание популяций с максимальной гетерогенностью и продолжительным формообразованием.

Частоту трансгрессии определяли по методике Воскресенской Г.С. и Шпота В.И (1967). Критерием отбора служил урожай линии + НСР опыта + 13-15%. Степень фенотипического доминирования определяли по методу Griffing В.А.(1956).

Морозостойкость выявляли оригинальным методом (Грабовец А.И.,1983).

Результаты и обсуждение. Главными непредсказуемыми факторами для озимых культур являются элементы зимостойкости (мороз, оттепель, ледяная корка, майские заморозки), засуха (особенно при наливе зерна), количество влаги в почве весной и её динамика в течение летней вегетации растений.

Первым среди названных лимитирующих стрессоров является морозостойкость. Несмотря на тренд к потеплению климата из-за непредсказуемости погодных ингредиентов и сильной их флуктуации селекция на морозостойкость, хотя бы на уровне уже имеющихся сортов, не потеряла своей актуальности. В каждом регионе существует свой филогенетически сложившийся комплекс генов, обуславливающий максимальный предел устойчивости пшеницы и тритикале к морозам (“потолок“).

Все созданные в настоящее время сорта тритикале (около 40) выдерживали на узлу кущения минус 20-21° и имели в основном продолжительность яровизации 60 и более дней. У них была большая глубина анабиоза и они не трогались в рост зимой при продолжительных оттепелях.

В программах гибридизации использовали как средnezимостойких родителей, так и высокозимостойких. Отбирали исходные генотипы с высокой продуктивностью, интенсивные, устойчивые ко многим болезням и др. Важно, чтобы у родителей было как можно меньше общих генов. Таким образом, создавались максимально гетерогенные популяции, часто с продолжительным формообразованием. При воздействии на них низких температур возникали трансгрессивные высокопродуктивные рекомбинанты с уровнем

морозостойкости, близкой к сорту- лидеру или равные наиболее высокозимостойкому родителю. Многолетние исследования как по тритикале, так и по озимой пшенице выявили ряд закономерностей появления трансгрессий в зависимости от характера наследования зимостойкости у гибридов F1. При сверхдоминировании (1977-1980 гг., Грабовец А.И., Фоменко М.А., 2007, с. 213) выделяли в среднем до 21% высоко морозостойких кроссоверов от числа комбинаций с таким типом наследования, при неполном доминировании (промежуточное наследование) до 12%, при наследовании по типу зимостойкого родителя до 4%. Если в первых двух случаях степень трансгрессии могла быть высокой (до 15-33%), и рекомбинация продолжалась до F7-F8, то в последнем степень была часто незначительной и формообразование затухало уже в F3.

Аналогичную методику применяли и при селекции озимого тритикале на продуктивность. Характер наследования признаков у гибридов F1 в зависимости от действия генов приведен в таблице 1.

Таблица 1. Особенности наследования ряда признаков у гибридов F1 в зависимости от взаимодействия генов (% гибридов)

Проявление действия генов	Высота	Длина колоса	Масса зерна с растения	Масса 1000 зерен
Депрессия	14	6	19	4
Признак определяется рецессивным аллелем	11	5	11	2
Аддитивное действие генов	28	16	22	10
Доминантное действие генов	21	14	7	10
Гетерозис	26	59	41	74

Основное внимание уделяли популяциям с длительным формообразованием с гетерозисом и доминированием в F1. Особенности рекомбинации прослеживали до поздних поколений. Характер выделения трансгрессивных форм по урожаю зерна с делянки в процессе рекомбинации у

популяций, отобранных в разных поколениях селекционного процесса, представлен в таблице 2.

Таблица 2. Селекционная ценность комбинаций озимых тритикале СП в зависимости от гибридного потомства, 2019 г.

Поколение	Изучено комбинаций	Изучено семей	Убрано линий	Средний урожай зерна, г	Урожай линий >St, число	Достоверно >St, число	Выход ценных форм, %	Выход трансгрессивных форм, %
F3	150	19180	1122	76,1	935	777	4,9	4,1
F4	22	2340	155	83,3	138	127	5,9	5,4
F5	13	1450	130	82,1	119	87	8,2	6,0
F6	1	120	2	72,4	1	1	0,8	0,8
F7	4	500	15	79,3	14	11	2,8	2,2
F8	7	820	63	81,9	58	42	7,1	5,1
F9	13	1400	121	74,2	96	78	6,9	5,6
F10	5	750	50	77,0	42	36	5,6	4,8
F11	5	500	34	77,6	30	19	6,0	3,8
F12	4	400	66	85,1	58	51	14,5	12,8
F14	5	520	61	78,9	53	43	10,2	8,3
F17	1	100	12	81,6	12	12	12,0	12,0
F18	3	300	19	80,9	15	13	5,0	4,3
Σ	233	28380	1850		1571	1297	5,5	4,6
F4	1	160	10	92,5	9	9	5,6	5,6
F7	3	300	24	83,6	21	18	7,0	6,0
F9	2	220	22	86,1	21	20	9,5	9,1
F10	3	300	28	84,2	27	21	9,0	7,0
Σ	9	980	84		78	68	8,0	6,9
ИО	2	200	24	83,0	23	22	11,5	11,0
Итого	244	29560	1958	79,8	1672	1387	5,7	4,7

В среднем по внутривидовым 233 популяциям количество выделившихся кроссоверов составило 4,6 %. Высокопродуктивные рекомбинанты в 2019 г. выявлены в F4-F5 (частота 5,4-6,0 %), в F8-F9 (5,1-5,6 %). Особенно много выделено в поздних поколениях F12-F17 (12-12,8 %). В каждом году закономерность по рекомбинации различалась как по количеству выделенных генотипов, так и по значениям частоты выделения. В относительно благоприятном 2018 г. их примерно было в 2 раза меньше. Наибольшая частота выделения была в F8, F11 (4,3-4,0%). Перспективные линии можно выделять из одной и той же популяции несколько раз. Из гетерогенной популяции АД

Тарасовский / Градо в F5 были отобраны сорта Консул и Вокализ, в F8 – Алмаз и Капрал. Все они существенно различались по своим свойствам.

Довольно значимым стрессором для озимых злаков была притертая ледяная корка (12 случаев из 58 проанализированных лет, в год проявления погибало до 25% площадей озимых в регионе). Она образовывалась после длительной оттепели в снежную зиму и наступавшего после мороза. Чаше она была толщиной 2-3 см. В годы проявления притертой ледяной корки (ПЛК, 1962, 1975, 1984, 1985, 2003 и др.) проанализированы все выполненные по тритикале комбинации (более 3 тыс.). Выявлены основные принципы управления изменчивостью по этому признаку. Они такие же, как и по озимой пшенице. По этому признаку выявлен филогенетический “потолок” у тритикале - 82-85% выживания, выше чем у озимой пшеницы. При привлечении в скрещивания генотипов с устойчивостью ниже этого “потолка” при давлении стрессора получены трансгрессии по этому признаку (сорта Донслав, Приам, Ацтек и др.). Степень приближения новых рекомбинантов к “потолку” зависела от уровня выраженности этого признака у родителей. Особенности наследования в F1 в основном такие же, как у озимой пшеницы (А.И.Грабовец и др., 2007, с. 233).

Начиная с 2000 г. участились весенние заморозки. Их негативное действие начинается при воздействии криогенного фактора после выхода растений в трубку. Сорта тритикале нашей селекции устойчивы к майским заморозкам. Практически все сорта тритикале тарасовской селекции выдерживают при выходе в трубку и образовании стебля до -12°. Как и у пшеницы, было установлено, что этот признак контролирует другая ассоциация генов, отличная от генов морозостойкости. Этот признак у гибридов F1 в основном доминирует.

В весенне-летний период лимитирующими стрессорами является засуха (почвенная и воздушная). Начиная с 1908 г. засушливых лет было 25%, с засухами в отдельные периоды вегетации 45% и 30% - благоприятные. В последние 10 лет XX века и в новом столетии наметился тренд на усиление

аридности (рост средмесячной температуры воздуха, особенно максимальной летом). Типичная динамика распределения осадков в 2019-2020 гг показана на рисунке 1.

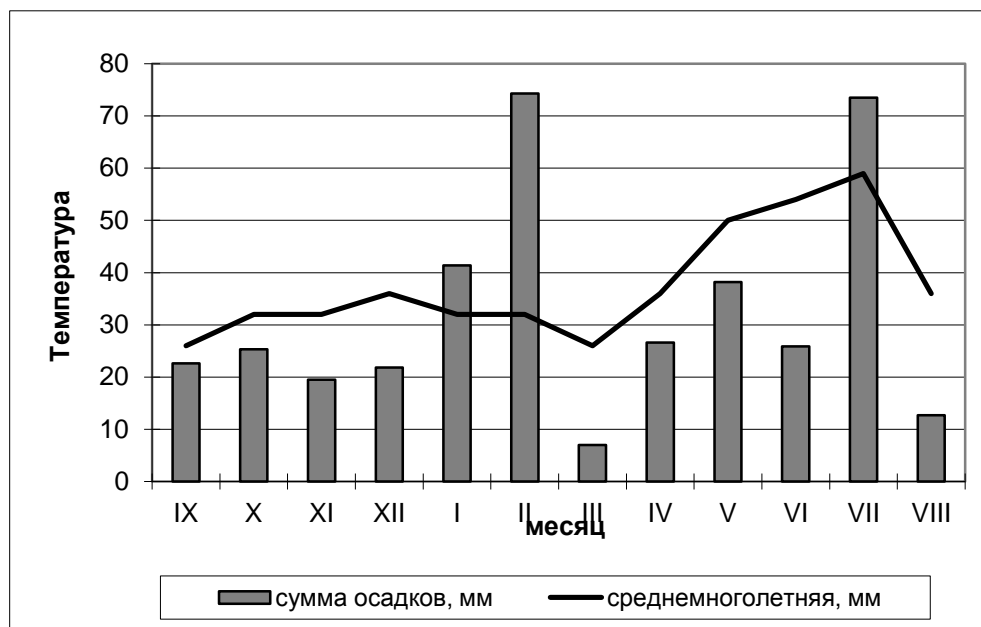


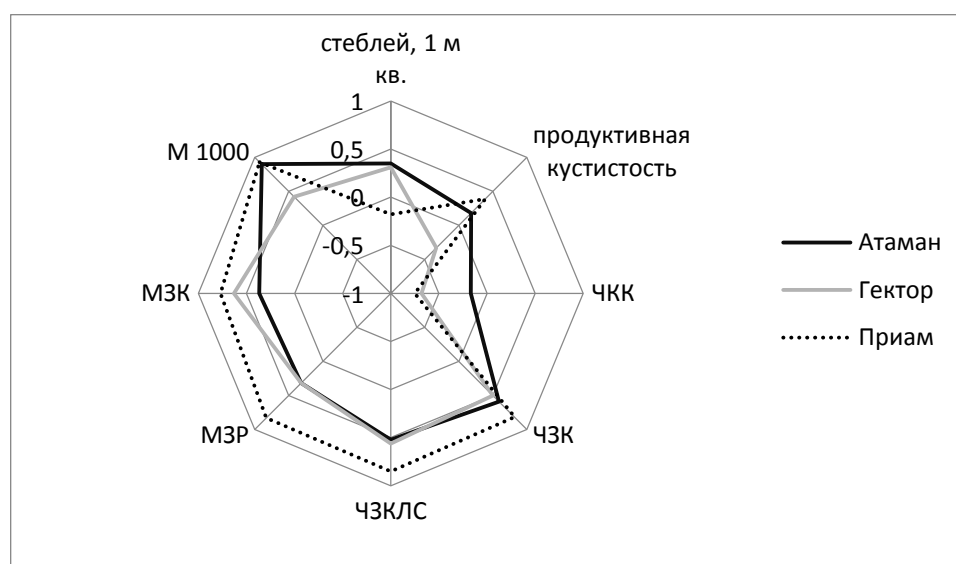
Рис. 1. Динамика распределения осадков в 2019-2020 гг.

В этой ситуации возникла необходимость в определении констант, обуславливающих накопление высокого уровня ассимилянтов при засухе. В первую очередь нужно было выявить особенности функционирования листьев и растения при засухе (интенсивность фотосинтеза) и найти относительно экспрессный метод решения поставленной цели. Полевыми и лабораторными методами было определено, что это можно выявить по отношению урожая зерна к площади листьев (при выколашивании). В сухие годы оно равно 1,8-2,6 для среднерослых форм, 1,5-1,8 для влажных лет.

В почве весной имеется определенное количество влаги и ею при засухе в течение вегетации нужно оптимально распорядиться - уменьшить испарение в атмосферу путем затенения почвы ценозом (густота стеблестоя, горизонтальное расположение листьев), снизить высоту соломины. Здесь имеется предел (на Дону в среднем до 90-100 см). Далее идет спад продуктивности из-за уменьшения надземной массы. Исследования показали,

что проблемы с надземной массой можно решить путем увеличения продуктивного кущения и уборочного индекса, как и у пшеницы.

Для выявления маркеров при работе с гетерогенными популяциями в 2016-2019 гг. изучили характер корреляции между урожаем, элементами его структуры и признаками фенотипа у разных сортов тритикале (Рис. 2, 3)



МЗК-масса зерна с колоса, м 1000 – масса 1000 зерен, ЧКК-число колосков колосе, ЧЗК-число зерен в колосе, ЧЗКЛС -число зерен в колоске, МЗР- масса зерна с растения

Рис.2 Изучение степени сопряженности урожая зерна с единицы площади с элементами фенотипа у сортов Атаман Платов, Гектор и Приам (2016-2019).

В отличие от пшеницы, вследствие большой гетерогенности популяций у тритикале, его сорта существенно различаются между собой по степени вклада в урожай элементов его структуры (рис. 2, 3). У сорта Атаман Платов, Блюз преваляровали масса 1000 зерен, число зерен в колосе и продуктивное кущение (=густота стеблестоя).

По сорту Приам, Аргус почти все элементы структуры одинаково сработали на урожай с некоторым преимуществом крупности зерна. По сортам Гектор и Аргус крупность зерна не преваляровала. Таким образом, если подитожить, то основными маркерами являются масса зерна с растения, колоса, масса 1000 зерен и густота стеблестоя на 1 м^2 .

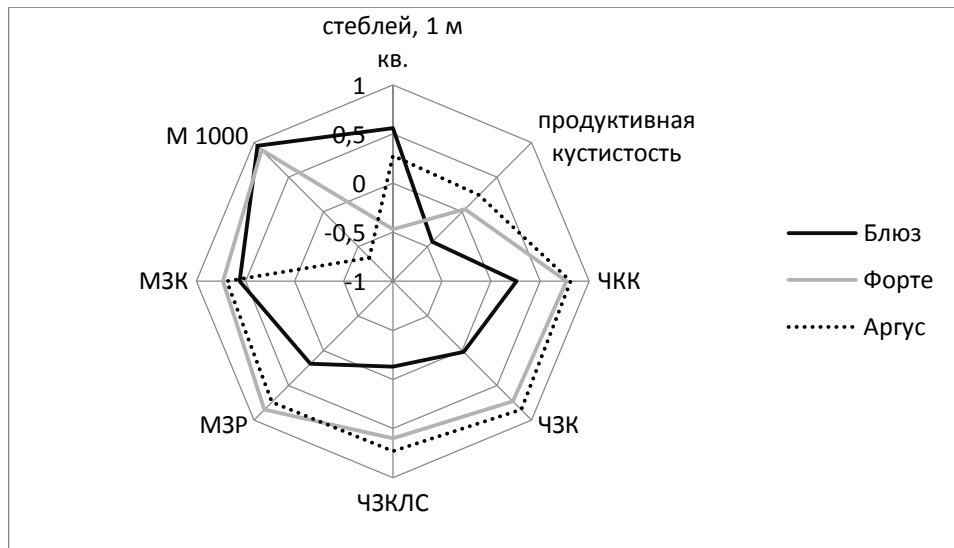


Рисунок 3. Степень сопряженности урожая зерна с другими элементами структуры урожая у ряда сортов тритикале (2016-2019)

Вышеприведенные принципы были внедрены в селекционную практику по тритикале. На сегодняшний день в Госреестре РФ на 2019 г. допущены к использованию 25 сортов озимого тритикале (создано около 40). Многие из них характеризуются широким ареалом экологической пластичности. Достаточно отметить, что сорта тритикале Корнет допущены к использованию во 2, 3, 4, 5, 6 и 7 регионах РФ; Топаз – 3, 5, 7, 9 и 11 и т.д.

На основании изложенных принципов за последние годы была создана целая группа сортов озимого тритикале зернового и кормового направлений (табл.3). Среди зерновых сортов созданы Рамзай и Рамзес с высоким содержанием каротиноидов в зерне.

Таблица 3. Новые сорта озимого тритикале разных направлений по использованию сырья и их родословные

№	Сорт	Родоначальная линия	Поколение отборов	Родословная
1	Пилигрим	3378/09	F2	2375/09 (Кентавр × АД Тарасовский) × Корнет
2	Рамзес (в/к**)	3174/09	F2, F3, F4, F5	Дон / оз.пшеница 743/00 {[DZ 21 × (9372/78 × Астра)] × Одесская 132} × Фантазия одесская
3	Рамзай (в/к**)	3478/09	F2	Союз / Дон // Корнет
4	Атаман Платов	2928/11	F2, F4	2922/04 ▶ (Зенит од. /ТИ 17 // TSW 2507 ◀ × ▶ (Ласко / АД 206 // Праг 48/4) ◀ × Трибун

5	Арго (корм.)	3537/03	F2, F3	► ♀ {[АД 465/ ПРАГ 48/4 //НАД 329) ◀ 465 / ПРАГ 48/4)//Ставропольский 1]◀ ► [(АД 465 / ПРАГ 48/4)//Ставропольский 1 ► (№1186 / Донской 288) //Аллегро]} ◀ × ♂Торнадо
6	Гектор	3109/12	F2, F4	3290/03 (ТИ 17 / TSW 2507) × 2735/04 (Кентавр /АД Тарасовский)
7	Приам	3588/14	F2, F4, F7	Союз/Дон //Союз/ 20406/99 {[И 468710 × (Праг 46/2-46/3 ×АД 206)] × TSW 2507}
8	Богуслав	3144/12	F2, F5	[Союз× (ТИ 17 × Престо)] × Pinokio
9	Блюз*	3554/14	F2, F4	3357/06 ♀ [(ПРАГ 45/1 × АД 206) × Мально]/ ♂Трибун
10	Форте	3426/15	F2, F5	3096/06 > ♀ (Зенит од. × ТИ 17) × {[Bura S × 15011/81) × ТИ 347016] × [Ласко × (АД 206 × ПРАГ48/4)]} × ♂Bogo
11	Азнавур*	3116/16	F2, F6	Кентавр / Валентин 90
12	Стюард* (корм)	4028/16	F2	Торнадо / Алтайская 2
13	Ариозо* (корм)	3987/16	F2 ,F3	{(Башкирская / Аллегро) / (Башкирская / Конвейер)} Ст 353/74
14	Аргус*	3385/15	F2, F5, F8	Кентавр / 21310/96 // Бард

*- находятся на государственном испытании, **- в/к - высококаротиниодный

При рекомбинации трансгрессии могут быть выявлены в любом поколении.

Таким образом, в результате многолетних исследований на больших объемах прорабатываемого селекционного материала были определены основные принципы управления мейотической рекомбинацией по качественным признакам и продуктивности в условиях степной зоны Северного Дона. Появление плюстрасгрессий можно было ожидать при наследовании изучаемого признака в F1 по типу сверхдоминирования, неполного или частичного доминирования и привлечении в скрещивания родителей не достигших по признаку значения филогенетического “потолка” в зоне исследований. По другим количественным признакам (устойчивость к полеганию, прорастанию на корню, к болезням и др.) имеются другие часто специфические методологические подходы, которые целесообразно освещать отдельно. В связи с изменением среды появилась необходимость в конструировании сорта при селекции, в том числе и при помощи генной инженерии и маркер-ориентированной селекции, как источников совершенно нетрадиционной генетической изменчивости.

Литература

1. Гордей И.А., Гриб С.И., Белько Н.Б. Хромосомная реконструкция геномов хлебных злаков: селекционные аспекты// Принципы и методы организации оптимизации селекционного процесса сельскохозяйственных растений.- Мат. межд. науч.-практ. конф., 14-15 июля 2005.-Жодино,- Минск.-2005.-С.31-37.
2. Грабовец А.И. Усовершенствованные методы оценки морозо- и зимостойкости растений// Ж. Селекция и семеноводство. -1983. - 2.- С. 23-26.
3. Грабовец А.И., Фоменко М.А. Озимая пшеница. /Ростов-на-Дону.- изд-во «Юг» .- 2007.-543с.
4. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. Краснодар.- Просвещение -Юг.-2010.- 485 с.
5. Калинин И.Г. Селекция озимой пшеницы/М.: изд-во “Родник”.-1995.-220 с.
6. Кружилин А.С., Дубейко А.И., Ушаков И.И, Грабовец А.И., Яньшин Ф.Я., Боков П.И. Пшеница на севере Ростовской области./ Ростовское книжное издательство.-1973.-134 С.
7. Крупнов В.А., Воронин С.А., Сазонов С.Б. Увеличение генетического разнообразия саратовских пшениц.// Проблемы и пути преодоления засухи в Поволжье.- Саратов. - 2000.-ч. 1. - С. 249-274
8. Максимов Н.Г. Внутривидовая и межвидовая гибридизация в селекции пшеницы озимой мягкой. Ж. Селекція і насінництво, 2011. - 9. - С.30-38.
9. Палта Д.П., Ли П.Х. Свойства клеточных мембран в связи с повреждениями при замерзании// Сб.: Холодостойкость растений - М.: Колос.- 1983. - 318 с.
10. Ричардс Р.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. 184-208.

11. Файт В.И. Эффекты генов контроля продолжительности яровизации (Vrd) по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы.// Цитология и генетика. - 2007. - 5. - С. 18-26.

12. Фоменко М.А. Селекция мягкой пшеницы на Дону в условиях усиления аридности климата: дис. ...д-ра с.-х. наук/ пос. Рассвет, Ростов-на-Дону.- 2014. - 362 с.