

## Масса зерна – интегральный показатель адаптивности озимой пшеницы при селекции на засухоустойчивость

*А.И. Грабовец, д.с.-х.н., профессор, член-корр. РАСХН;  
М.А. Фоменко, к.с.-х.н., Донской зональный НИИСХ*

У озимой пшеницы свойство засухоустойчивости обуславливается наличием приспособительных и приобретённых признаков полигенного характера, которые задействованы на получение оптимального количества хозяйственно ценной биомассы на единице площади. Нельзя отрицать и значения перспективной адаптации, когда имеющиеся в наличии молчаливые признаки при изменении условий среды начинают выполнять приспособительные функции [1].

Преобладающее число сортов с высокой засухоустойчивостью создано методом парных скрещиваний с использованием доноров этого признака [2]. Для усиления частоты проявления засухоустойчивости дополнительно к простым методам использовали беккросс на адаптированного в зоне родителя или с желаемыми свойствами третий сорт [3, 4, 13]. В исследованиях Мак Кей J., Balla L. [14, 15] и др. показана перспективность

гибридизации по принципу максимальной рекомбинации. Для генерирования изменчивости с новыми признаками ряд исследователей использовали мутагенез [5, 6].

Существует комплекс признаков, которые обуславливают устойчивость растений к засухе в течение летней вегетации. Особое значение при этом имеет жаростойкость, а также целый ряд моментов онтогенеза, определяющих общую засухоустойчивость. Р.А. Ричардс и др. подчёркивают важность таких признаков, как высота растений, время цветения, роль транспирации и листьев, уборочный индекс и др. [7].

Физиологами предложена целая группа весьма информативных показателей, позволяющих, по их мнению, оценить степень выраженности признака «засухоустойчивость». Это состояние листового аппарата, особенно в период налива и созревания зерна, водоудерживающая способность листьев [16], удлинённое колеоптиле, отношение надземной массы к количеству использованной воды и множество других показателей в основном

косвенного характера [7]. А.М. Алексеев выделяет ещё интенсивность водоотдачи надземной части растений, водонасасывающую способность листа и интенсивность транспирации, способность семян прорасти на растворе сахарозы с высоким осмотическим давлением и др. [8].

Однако в полевых условиях при ведении селекции в больших объёмах многие вышеперечисленные методы просто неприемлемы из-за своей трудоёмкости, громоздкости и недостаточной репрезентативности. По многим из них вследствие компенсационных взаимосвязей при онтогенезе вообще невозможно выявить реальную урожайность создаваемого генотипа. К примеру, у сорта Альбатрос одесский засухоустойчивость была обусловлена мощной корневой системой, у сорта Обрий корневая система была развита средне, но у листьев была высокой их водоудерживающая способность [9]. Не меньшее значение имеют и особенности накопления и реутилизации ассимилянтов. У одних сортов они по количеству достигают пика к колошению и далее урожай формируется за счёт реутилизации. У других накопление продолжается до молочной спелости зерна [10]. Поэтому по этой проблеме важно разработать методы генерирования генетической изменчивости по засухоустойчивости и создать малозатратные, объективные и максимально доступные способы поиска высокоадаптивных форм для конкретных условий среды [11].

#### **Условия и методика проведения исследований.**

Исследования проводили на Северном Дону (Россия) в 1971–2012 гг. Это степь с резко континентальным климатом. Гидротермический коэффициент составляет 0,8, коэффициент аридности – 0,4. За период с 1971 по 2012 г. среднегодовая температура воздуха повысилась на 2,3°C. Сумма осадков по годам варьировала в пределах 278–496 мм. Это зона с недостаточным и неустойчивым увлажнением. Основное количество осадков выпадает осенью и зимой. С начала XXI в. ежегодно отмечали почвенные и воздушные засухи со стрессами различной степени напряжённости на всех этапах онтогенеза. Урожай формировался в основном за счёт осенне-зимних запасов влаги.

В качестве исходного материала при гибридизации использовали собственный и зарубежный селекционный материал. Основным методом генерирования генетической изменчивости служила внутривидовая гибридизация, химический мутагенез. Схема ведения селекции (педигри и балк-метод) в основном общепринятая. Селекционный питомник закладывали необмолоченными колосьями специально сконструированной сажалкой. Это позволяло изучать на начальных этапах селекции очень большое число генотипов (до 45000), что существенно повышало её результативность.

Наряду с определением водоудерживающей способности листьев изучали динамику их состояния

в процессе вегетации. Проводили глазомерную оценку засухоустойчивости во время наибольшего проявления действия стрессора. Определяли биометрию элементов, обуславливающих урожай, количество накопленной биомассы, урожай зерна с единицы площади, индекс урожая. Находили коэффициент водопотребления новых линий. Учёты и оценку адаптивных свойств осуществляли по общепринятым методикам [12, 17].

**Результаты исследований.** Селекция на высокую адаптивность в условиях частых засух на Северном Дону базировалась на уточнении основных параметров модели сорта, на формировании гетерогенных популяций с длительной рекомбинацией. Это обуславливало интенсивный формообразовательный процесс с проявлением трансгрессивной изменчивости. Проведение ступенчатых скрещиваний совместно с последующими отборами усиливало взаимное приспособление взаимодействующих аллелей и повышало степень выраженности засухоустойчивости новых генотипов.

При работе с популяциями важно было выявить маркер для отбора на продуктивность в условиях дефицита влаги. Он должен носить интегральный характер, максимально воплощать в себе все признаки и свойства, обуславливающие адаптивность.

Изучение корреляционных взаимосвязей между значениями водоудерживающей способности листьев, состоянием листьев на отдельных этапах онтогенеза, общими визуальными оценками на засухоустойчивость на разных стадиях развития и урожаем не выявило значимых закономерностей ( $r = 0,07 \pm 0,01 - 0,12 \pm 0,030$ ) (табл. 1). С их помощью можно было дать только весьма общую характеристику популяции или линии (типа ксероморфная или нет). Выделить с их помощью высокопродуктивные генотипы было невозможно.

Относительно достоверные сопряжённости были выявлены между величиной надземной массы и урожаем зерна. В среднем в 1985–1995 гг. вес воздушно-сухой массы составлял 1700 г/м<sup>2</sup> при средней высоте стебля 95 см. В процессе селекции (2000–2013 гг.) она понизилась до 86 см, а масса – до 1460 г/м<sup>2</sup>. Коэффициенты корреляции соответственно в среднем были равны  $r = 0,67 \pm 0,03$  и  $r = 0,56 \pm 0,04$  при  $t_{0,05}$ . Среди новых рекомбинантов последних лет можно было найти формы с коэффициентом корреляции 0,68. Следовательно, этот признак при засухах может служить маркером при отборах.

Также была изучена взаимосвязь между массой зерна/колос и урожаем. Маркер масса зерна с колоса используется при селекции во многих странах (Россия, Югославия и др.). Исследования за 1985–1990 гг. показали, что в среднем коэффициент корреляции при  $n = 560$  составлял  $r = 0,32 \pm 0,05$ . В последующие годы в связи с повышением интенсивности новых генотипов он увеличился до  $r = 0,53$ .

1. Корреляции между урожаем и его элементами структуры, средние значения ( $r \pm s_r$ )

| Показатель                           | Годы      |           |                      |
|--------------------------------------|-----------|-----------|----------------------|
|                                      | 1985–1995 | 1996–2011 | среднее за 1985–2011 |
| Водоудерживающая способность листьев | 0,05±0,01 | 0,12±0,02 | 0,09±0,02            |
| Визуальная оценка засухоустойчивости | 0,11±0,03 | 0,25±0,04 | 0,19±0,04            |
| Количество стеблей/м <sup>2</sup>    | 0,38±0,06 | 0,21±0,05 | 0,25±0,04            |
| Продуктивное кушение                 | 0,40±0,05 | 0,31±0,05 | 0,30±0,04            |
| Число семян/колос                    | 0,18±0,06 | 0,28±0,05 | 0,26±0,04            |
| Надземная биомасса, г/м <sup>2</sup> | 0,67±0,04 | 0,56±0,03 | 0,55±0,03            |
| Масса зерна/колос                    | 0,32±0,06 | 0,53±0,04 | 0,48±0,03            |
| Масса зерна/растение                 | 0,57±0,04 | 0,71±0,02 | 0,65±0,02            |
| Высота растений                      | 0,25±0,06 | 0,41±0,04 | 0,47±0,03            |
| Длина колоса                         | 0,04±0,05 | 0,06±0,05 | 0,06±0,04            |
| Уборочный индекс                     | 0,14±0,06 | 0,57±0,03 | 0,36±0,03            |

2. Водопоглощение сортов озимой пшеницы нового поколения

| Сорт         | Урожай, т/га | Водо-потребле-ние, м <sup>3</sup> /га | Коэффициент водопотребле-ния, м <sup>3</sup> /т |
|--------------|--------------|---------------------------------------|-------------------------------------------------|
| Дон 95, ст.  | 3,32         | 3457                                  | 1043                                            |
| Донна        | 4,33         | 3595                                  | 830                                             |
| Боярыня      | 4,66         | 3664                                  | 786                                             |
| Донэра       | 4,17         | 3560                                  | 853                                             |
| Донстар      | 4,48         | 3630                                  | 810                                             |
| Донская лира | 4,55         | 3647                                  | 802                                             |

В связи с суровыми условиями перезимовки, частыми засухами в структуре урожая на первом месте значилась способность генотипа к кушению, густота стеблестоя. Поэтому в процессе селекции на продуктивность при переходе на массу зерна с растения коэффициент корреляции увеличился до  $r = 0,57 \pm 0,04$ . В последующие годы (1995–2001) он стал равен  $r = 0,71$ . Таким образом, это третий значимый маркер при отборах, особенно при экстремальных условиях по увлажнению.

Подтверждено отмеченное многими исследователями наличие положительной взаимосвязи разной степени сопряженности между уборочным индексом и урожаем. Среднее значение коэффициента корреляции за 1985–1995 гг. составило  $r = 0,14 \pm 0,06$  при  $n = 245$  и  $t_{0,05}$ . По мере снижения высоты стебля в процессе селекции эта закономерность стала более значимой. В 1995–2011 гг. она была равна в среднем  $r = 0,57 \pm 0,03$  при  $n = 390$  и  $t_{0,05}$ . Следует отметить, что довольно тесная взаимосвязь выявлена между массой зерна/растение и уборочным индексом ( $r = 0,78 \pm 0,06$ ). Поэтому улучшение признака масса зерна/растение будет обуславливать и оптимизацию уборочного индекса.

В начале XXI в. в связи с усилением засух начали изучать характер водопотребления новыми константными линиями и сортами. При этом было выявлено наличие значимой, доступной отбору, генетической изменчивости по признаку транспирации, что подтверждается данными и других исследователей [7]. В одних и тех же условиях обеспеченности влагой новые сорта формировали больший вал урожая зерна (табл. 2). Это позволило

приступить к формированию более густых фитоценозов (что существенно уменьшало испарение влаги с почвы), толерантных к загущению. В этой ситуации опять лидерство перешло к маркеру масса зерна с колоса, общему валу биомассы. Усилилась проблема устойчивости растений к полеганию.

На начальных этапах селекции при создании морфобиотипов для среднего уровня плодородия отбор вели по массе зерна с растения, при синтезе генотипов для интенсивных технологий – по массе зерна с колоса. Однако в последние годы при участвовавших засухах, когда при вегетации пшеницы в течение 50–60 дней осадков нет, более тесная зависимость была выявлена между массой зерна с единицы площади и урожаем зерна. Все остальные маркеры стали носить вспомогательный характер при работе в селекционных питомниках.

При селекции на улучшение засухоустойчивости следует отметить значимую роль использованных местных генотипов с коадаптированными комплексами генов. При этом происходило усиление выраженности общей адаптивности к стрессорам различного типа. Конечно, идеализации их преобладания в программе исследований нет. Они ценны лишь в аспекте усиления экологической пластичности. Из всего объема селекционного материала, созданного таким образом, примерно из 10% популяций были выделены перспективные линии, ставшие сортами (Арфа, Донна, Миссия, Тарасовская 70 и др.). Остальные 17 сортов созданы на основе ступенчатой гибридизации различной сложности с использованием как инорайонных морфобиотипов, так и генотипов местного происхождения. При этом на каждой «ступеньке» рекомбинации выделяли высокопродуктивные формы с более высоким уровнем засухоустойчивости. Пластичность генотипа не только зависела от наличия адаптивно значимой свободной генотипической изменчивости в популяции, но и от отбора, который влияет на её формирование. Полученные рекомбинанты вновь скрещивали на следующей «ступеньке» с другим сортом, и процесс повторялся, но уже с усилением выраженности селектируемых признаков. За годы изучения частота выщепления трансгрессивных генотипов у популяций по массе

3. Частота и степень трансгрессии проявления признака масса зерна с 1 м<sup>2</sup> при отборах в F3–F7 (селекционные питомники, 2001–2007)

| Поколение отбора                                                                        | Число изученных семей | Частота трансгрессии, % | Степень трансгрессии, % |                      | Выделенные сорта |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|-------------------------|-------------------------|----------------------|------------------|
|                                                                                         |                       |                         | среднее                 | пределы варьирования |                  |
| Северодонецкая юбилейная / Дон 95                                                       |                       |                         |                         |                      |                  |
| F3                                                                                      | 396                   | 2,5                     | 42                      | 13–83                | Тарасовская 70   |
| F5                                                                                      | 288                   | 5,0                     | 17                      | 2–44                 |                  |
| 1099/97 DZ-21, Румыния // 9372/78 / Астра/// Одесская 133 //// Северодонецкая юбилейная |                       |                         |                         |                      |                  |
| F3                                                                                      | 396                   | 2,5                     | 45                      | 13–83                | Магия            |
| F5                                                                                      | 300                   | 5,7                     | 33                      | 4–67                 |                  |
| Северодонецкая юбилейная / Зерноградка 9                                                |                       |                         |                         |                      |                  |
| F3                                                                                      | 492                   | 3,9                     | 33                      | 13–83                | Миссия<br>Донэра |
| F4                                                                                      | 324                   | 0                       | –                       | –                    |                  |
| F5                                                                                      | 426                   | 6,0                     | 23                      | 8–52                 |                  |
| F6                                                                                      | 600                   | 4,0                     | 22                      | 8–42                 |                  |

зерна с единицы площади достигала пика в F4–F6 (средний уровень в условиях Дона 3,9%). Каждый год изучали рекомбинанты из 250–300 популяций.

Установленную закономерность увеличения частоты проявления трансгрессий по признаку масса зерна с площади в условиях засух довольно успешно использовали в селекционном процессе путём повторных отборов в гетерогенных линиях. Отборы чередовались один за другим, что влияло на коадаптацию аллелей под давлением стрессоров и отборов (табл. 3).

В ряде работ с озимой пшеницей можно найти утверждение о перспективности скороспелых генотипов как одного из способов решения проблемы борьбы с засухой [4, 7]. Однако по озимой пшенице на основании наших многолетних исследований можно утверждать об отсутствии постоянной зависимости между урожаем и длиной вегетационного периода. То же можно найти у Lelly L. [18]. Для иллюстрации сказанного можно привести итоги исследований на эту тему в контрольном питомнике 1979 г. Колошение линий проходило со 2 по 13 июня. У пяти скороспелых форм (колошение 2 июня) урожай зерна с делянки составил 1,2–2,4 кг, у стандарта – 3,5 (колошение 8 июня). То есть перспективной была среднеспелая форма.

В методическом опыте (1972–1978) зависимость урожая зерна от продолжительности вегетационного периода изучали 7 лет. Лишь в двух случаях коэффициент корреляции был значимым: в засушливом 1974 г. он составил 0,42±0,26, в благоприятном 1976 г. – 0,28±0,13.

В то же время выявлена постоянная зависимость между урожаем зерна и продолжительностью периода колошение – созревание. В среднем за годы изучения коэффициент корреляции был 0,41±0,06. Размах варьирования признака составил 3952 дн. На основании регрессионного анализа этот признак был уточнён – 39–45 дн.

Таким образом, в условиях участвующих засух важно иметь должную надземную массу на

единице площади. При этом наибольший выход перспективных по продуктивности линий получали при проведении отборов вначале по массе зерна с растения или с колоса, а затем в контрольном питомнике по массе зерна с 1 м<sup>2</sup>. Таким образом, были созданы засухоустойчивые сорта озимой пшеницы Миссия, Магия, Тарасовская 70, Донэра, Вестница, Боярыня, Славица, Прелюдия и др.

**Литература**

- Проценко Н.Е., Недава В.Е., Веренко В.Д.. Генетический словарь. Киев: Изд-во УСХА, 1991. С. 6.
- Рабинович С.В. Современные сорта и их родословные. Киев: Урожай, 1972. 352 с.
- Ремесло В.Н. Методы создания высокопродуктивных сортов озимой пшеницы // Сборник научных трудов Мироновского НИИСиСП. 1978. Вып. 3. С. 3–6.
- Борович С. Принципы и методы селекции растений. М.: Колос, 1984. 343 с.
- Рапопорт И.А. Метод адаптивной селекции растений // Химический мутагенез в создании сортов с новыми свойствами. М.: Наука, 1986. С. 3–51.
- Жогин А.Ф. Результаты и перспективы использования индуцированного мутагенеза в селекции пшеницы // Селекция и генетика пшеницы. Краснодар, 1982. С. 36–49.
- Ричардс Р.А., Кондон А.Г., Ребецке Г.Дж. Признаки, по которым улучшают урожайность в условиях засухи // Применение физиологии в селекции пшеницы. Киев: Логос, 2007. С. 184–207.
- Алексеев А.М. Основные представления о водном режиме растений и его показателях // Водный режим сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1969. С. 94–112.
- Литвиненко Н.А., Гершков А.Ф., Гармашов В.Н. и др. Новый сорт озимой мягкой пшеницы Альбатрос одесский и особенности его возделывания. Одесса: ВСГИ, 1990. 19 с.
- Гроболец А.И., Фоменко М.А. Озимая пшеница (монография). Ростов-на-Дону: Юг, 2007. 560 с.
- Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). Т. 1. М.: ООО «Издательство Агрорус». С. 143–147.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос. 1985. 415 с.
- Rajki E., Raiki S. Research on hybrid wheat at Martonvasar// Acta Agr. Acad. Science Hungary. 1970. 19. P. 216–218.
- Mac-Key J. The 75 years development of Swedish plant breeding.// Hodowla Roslin. Aklimatyzacja i Nasiennictwo. 1962. № 6. P. 4–5.
- Balla L.V. Wheat breeding for yeild and quality in Martonvasar// Fourth international wheat genetics symposium (Missouri). 1973. P. 483–488.
- Clarke J.M., McCaig T.N. Excised-leaf water retention capability as an indicator of drought resistance of Triticum genotypes // Canadian Journal Plant Science. 1982. № 62. P. 571–578.
- Eberhart S.A., Russel W.A. Yield and stability for 10-line dialed of single-cross and double cross maize hybrids//Crop Science. 1966. V. 9. № 6. P. 357–361.
- Lelly J. Wheat breeding. Theory and practice. Akademiai Riado. Budapest. 1976. 382 с.