

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ: ТИПЫ И ПРАКТИКА (ОБЗОР)

© 2015 г. В.В.Сюков, А.И.Менибаев

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства имени Н.М. Тулайкова»,
п.г.т. Безенчук, Самарская область

Статья поступила в редакцию 20.11.2015

В статье изложены теоретические основы экологической селекции. Представлен критический анализ определения этого термина и теоретические основы экологической селекции, как метода отбора генотип-средовых наследственных факторов, экспрессирующихся адекватно изменению внешней среды. Выделены два основных типа организации экологической селекции: челночной селекции, реализованной в СИММУТ, и сопряжённой селекции, разработанной как программа «Экада». Подробно изложены методические подходы и результаты работы по селекции яровой пшеницы в системе «Экада». *Ключевые слова:* экологическая селекция, генотип-средовые взаимодействия, яровая пшеница, челночная селекция, сопряжённая селекция.

Термин «Экологическая селекция» или «Адаптивная селекция» у разных авторов формулируется по-разному [1-5]. При этом часто речь идёт в расширительном аспекте, объединяя под этим понятием несколько различных селекционных направлений (!), объединяющим элементом которых является экологизация (биологизация) сельского хозяйства [3], или адаптивность его к конкретным факторам среды [4].

Если всё-таки под экологической селекцией понимать отдельную отрасль селекционной науки, то следует определиться, что является основным объектом исследования этой дисциплины, и какой основной метод выделяет экологическую селекцию из других направлений.

Прежде всего, следует признать, что селекционеры, ведущие селекционный процесс в конкретной природно-климатической зоне, в основном ограничиваются информацией о доле генотипической изменчивости в фенотипической. Если коэффициент наследуемости ($H^2 = \sigma_g^2 / \sigma_{ph}^2$) достаточно высок, отбор в ранних поколениях по этому признаку считается эффективным. Однако подобный упрощённый подход не всегда работает, поскольку структура фенотипической варибельности более сложна, и кроме паратипической и генотипической изменчивости включает в себя генотип-средовые взаимодействия, которые носят в основном эпигенетический характер [6].

В последнее время накопилось значительная часть фактов, в том числе и на молекулярно-гене-

тическом уровне, подтверждающих эту концепцию. А.Н. Paterson et al [7] на томатах выявили, что для одного и того же признака в разных экологических условиях проявляются разные QTL. Аналогичные результаты получены С.В. Stuber et al [8] на кукурузе, М.С. Ungerer et al [9] на арабидопсисе, Zh. Jiang et al [10] на сое, а также А. Börner et al [11], Ю.В. Чесноковым с коллегами [12-13], В.В. Сюковым и др. [14] на пшенице. Предыдущими нашими исследованиями показано, что генотипическая изменчивость вносит в 1,61-4,89 раза меньший вклад, чем наследуемые генотип-средовые взаимодействия. Хотя основной вклад в формирование фенотипа по всем количественным признакам на яровой мягкой пшенице вносит изменчивость, вызванная различиями по годам и экологическим точкам. Общая доля паратипической изменчивости составляла от 38,2% (плотность продуктивного стеблестоя) до 58,9% (урожайность) [15].

Эти данные хорошо вписываются в концепцию В.А. Драгавцева [16-17] переопределения генетических формул, основанную на представлениях о сложной эколого-генетической организации количественных признаков, ведущую роль в которой играет система регуляторных генов. Согласно этой модели, «генетическая формула признака состоит из множества дискретно проявляющихся, функционально взаимоупорядоченных компонент единой системы. Вследствие интегрированности элементов генетической системы в рамках целостного организма фенотип представляет собой реализацию двух иерархий — структурных и временных модулей» [18]. В нашей интерпретации эти системы генов носят названия Генетическая система онтоморфопродукционных процессов и Генетическая система

Сюков Валерий Владимирович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории генетики и селекции яровой мягкой пшеницы. E-mail: vsyukov@mail.ru
Менибаев Асхат Исмаилович, младший научный сотрудник лаборатории генетики и селекции яровой мягкой пшеницы. E-mail: samniish@mail.ru

гомеоадаптивности [19]. Гомеоадаптивность – это способность генотипа детерминировать параметры агроценоза, максимально обеспечивающие его продуктивность в широком спектре факторов внешней среды. Гомеоадаптивность – понятие, объединяющее близкие, если не идентичные, механизмы экологической пластичности, стабильности, адаптивности в широком смысле слова (или широкой адаптации) и неспецифического компонента гомеостаза.

Отбор высокогомеоадаптивных сортов на основе реакций экспрессии полигенов, адекватных изменению комплекса факторов среды, и должно, на наш взгляд, являться предметом экологической селекции.

Создание сортов с широкой нормой реакции невозможно без учёта эпигенетической (генотип-средовой) составляющей, а, значит и без создания искусственного экологического градиента. Именно использование такого искусственного экологического градиента, именуемого нами «экологический вектор», является основным методом экологической селекции.

Техника применения этого метода может быть различной, но все эти методики, в конечном счете, можно свести к двум типам. Во-первых, это так называемая «челночная селекция» (shuttle breeding). Была разработана Норманом Борлаугом в СИММУТ. Заключалась в движении селекционного материала между двумя экологическими точками в Мексике: Сьюдад-Обрегон и Толука (вместе с Толукой используется и Эль-Батан, в котором находится штаб-квартира СИММИТ) [20-22].

Процесс перемещения селекционного материала даёт двойной эффект. Изначально, как и полагал Н. Борлауг, «челночная селекция» должна была вдвое ускорить селекционный процесс, поскольку позволяла получать два урожая в год. Второй результат, даже более важный, был случайным. Селекционные образцы, курсировавшие взад и вперед на десять градусов широты и от близкого уровня моря в Долине Яки в Сонора до более чем восьми тысяч футов над уровнем моря в Толука, они были подвержены различным заболеваниям, различным почвенным и климатическим условиям и разной продолжительности светового дня: сокращение с момента посадки в зимний период в Соноре и удлинение летом в городе Толука. Результат был намного больше, чем просто превышение скорости процесса размножения. Растения, которые выжили и показали хорошие результаты в обоих местах оказались хорошо приспособлены к широкому диапазону условий [20-22].

N. Borlaug говорил [23]: «С помощью этой техники, мы создали высокоурожайные, нечувствительные к длине дня сорта с широким спектром экологической адаптацией и широким спектром устойчивости к болезням – это новая комбинация однозначно ценных признаков в сортах пшеницы».

Под эгидой СИММИТ на этих же принципах организована программа Казахстано-Сибирского питомника челночной селекции [24].

Элементы челночной селекции применяются и на других культурах [2, 25].

Второй тип организации экологической селекции можно назвать «сопряжённой селекцией». Он организован под названием программа «Экада» и включает три основных модуля. 1. Формирование экологического вектора – совокупности естественных сред, которая способствует эффективному отбору по генотип-средовой компоненте вдоль создаваемого ею градиента; 2. Выбор статистических параметров, адекватно оценивающих различия по гомеоадаптивности; 3. Создание схемы движения селекционного материала вдоль экологического вектора.

Экологический вектор «Экада» представлен шестью экологическими точками в исторически сложившихся селекционных центрах: ФГБНУ «Самарский НИИСХ» (Безенчук, далее **Б**), ФГБНУ «Ульяновский НИИСХ» (Тимирязевский, далее **У**), ФГБНУ «Пензенский НИИСХ» (Лунино, далее **П**), ФГБНУ Башкирский НИИСХ (Чишмы, далее **Ч**), ФГБНУ «Татарский НИИСХ» (Казань, далее **К**), НПФ «Фитон» (Карабалык, Кустанайская область, Р Казахстан, далее **Ф**).

Анализ параметров среды показывает, что крайней левой точкой в сформированном экологическом векторе, в которой в наибольшей степени сконцентрированы лимитирующие рост и развитие растений факторы среды (почвенная и атмосферная засуха, эпифитотии листовых болезней), является Безенчук. Здесь формируется наименьший урожай зерна, и лишь в один из трёх лет среда характеризуется высокой дифференцирующей способностью и типичностью для вектора в целом. Крайне правыми точками являются Казань и Ульяновск, в наибольшей степени выявляющие потенциал продуктивности. Стабильно в центре вектора расположен Карабалык с высокими параметрами дифференцирующей способности среды, но нетипичными для вектора в целом. Точки Пензы и Чишмы являются мигрирующими, то приближаясь к левой, то к правой точкам. Таким образом сформирован экологический вектор $B \rightarrow (П) \rightarrow Ф \rightarrow (Ч) \rightarrow У \rightarrow К$ с различным спектром давления лимитирующих факторов среды в онтогенезе вдоль экологических точек [37].

Формирование методики идентификации высокогомеостатичных генотипов по фенотипу в упрощённой форме может быть сведено к выбору параметров, по которым ведётся отбор вдоль экологического вектора.

Многочисленные исследования методов оценки генотипов в сериях многосредовых испытаний [25-33] показали, что универсального параметра, способного адекватно оценить биологическую сущность понятий «экологическая

пластичность», «гомеостатичность», «стабильность» и т.д., не существует, потому что ответ генотипа на факторы окружающей среды всегда является многомерным, в то время как статические оценки – есть попытка преобразовать эту многомерную систему в структуру унивалентную [26]. Тем не менее, достаточно продуктивным, на наш взгляд, является использование для оценки фенотипического проявления генов широкой адаптации комплекса параметров [34, 35].

По классификации С.С.Лин, М.Р.Биннс [36] большинство изучаемых параметров может быть отнесена к оценкам средовых вариантов генотипа (тип 1), которые в значительной степени наследуются [36] и выражают биологическую сущность понятия «гомеоадаптивность». По нашему мнению [37], из всех изучаемых параметров при скрининге на гомеоадаптивность целесообразно использовать комплекс оценок адаптивной способности по Кильчевскому, Хотылевой (ОАС и $S^2_{\text{САС}}$ или S_{gi}).

Схема организации «сопряжённой селекции» заключается в параллельном (сопряжённом) испытании совместного селекционного материала во всех точках экологического вектора. Таким образом, в отличие от челночной селекции вдоль экологического градиента перемещаются не генотипы, а информация.

Практическим результатом работы временного творческого коллектива «Экада» стало создание серии сортов яровой мягкой пшеницы. Сорты яровой мягкой пшеницы Экада 6 (Крестьянка/Самсар), Экада 70 (Волжанка/Нја 21677//Тулайковская юбилейная), Экада 66 (Волжанка/Нја 21677//Тулайковская юбилейная) и Экада 109 (Отечественная / Лютеценс 62//Саратовская 29/3/Безостая 1/Саратовская 29/4/Кутулукская/5/Л-503/6/ Харьковская 12), Экада 113 (Скала БР-2098/Юлия) включены в госреестр селекционных достижений РФ.

Все сорта, реализованные после пионера программы Экады 6, отличаются полевой устойчивостью к листовым болезням, Экада 70, Экада 66, Экада 70 устойчивы к пыльной и твёрдой головне, а Экада 113 обладает устойчивостью к стеблевой и жёлтой ржавчине.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шевелуха В.С. Эволюция агротехнологий и стратегия адаптивной селекции растений // Вестник РАСХН, 1993. №4. С.16-21.
2. Пивоваров В.Ф., Добруцкая Е.Г., Балашова Н.Н. Экологическая селекция растений (на примере овощных культур). М., 1994. 369 с.
3. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія, 1997. 372 с.
4. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М.: РУДН, 2001. Т.1. 783 с.
5. Корзун О.С., Бруйло А.С. Адаптивные особенности селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений. Гродно: ГГАУ, 2011. 140 с.
6. Сюков В.В., Мадякин Е.В., Кочетков Д.В. Вклад генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у инбредных и аутбредных растений // Информационный вестник ВОГиС, 2010. Т.14. №1. С.141-147.
7. Paterson A.H., Damon S., Hewitt J.D. et al. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: Comparison across species, generations, and environments// Genetics. 1991. Vol.127. P.181-197
8. Stuber C.W., Lincoln S.E., Wolff D.W. et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers // Genetics. 1992. Vol.132. P. 823-839
9. Ungerer M.C., Halldorsdottir S.S., Purugganon M.D., Mackay T.F. Genotype-environmental interactions at quantitative trait loci affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana*/ M.C.Ungerer, // Genetics, 2003. V.165. P.353-365
10. Zh.Jiang, B.Zhang, W.Teng et al Impact of epistasis and QTL × environmental interaction on the oil filling rate of soybean seed at different developmental stages// Euphytica. Vol.177. № 3. P. 431-442
11. Börner A., Schumann E., Fürste A. et al. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L // Theor. Appl. Genet. 2002. V.105. P. 921-936.
12. Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бернер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Доклады Академии наук (Россия), 2008. Т.418. №5. С.693-696
13. Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Козленко Л.В., и др. Картирование QTL, определяющих проявление агрономических и хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных экологических регионах России // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2012. Т.16. №4/2. С.970-986
14. Сюков В.В., Кочетков Д.В., Кочерина Н.В. и др. Выявление QTL, определяющих количественные признаки у яровой пшеницы в условиях Среднего Поволжья // Вестник Саратовского ГАУ. 2012. №12. С.91-94
15. Захаров В.Г., Сюков В.В., Кривобочек В.Г. и др. Закономерности формирования фенотипа яровой мягкой пшеницы по количественным признакам // Вестник Саратовского ГАУ, 2012. №10. С.41-42.
16. Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. Переопределение генетических формул количественных признаков в разных условиях среды// Генетика, 1983. Т.19. №11. С.1811.
17. Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск, 1984. 230с.
18. Кочерина Н.В., Драгавцев В.А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб, 2008. 87 с.
19. Сюков В.В. Генетическая концепция селекции яровой мягкой пшеницы в Средневолжском регионе// Итоги и перспективы исследований в области селекции, семеноводства и ландшафтно-экологического земледелия. Саратов, 1995. С.33-34.

20. *Rajaram S., Skovmand B., Curtus B.C.* Philosophy and methodology of an international wheat breeding program// Gene manipulation in plant breeding. NY, London, 1984. P. 33-60
21. *Rajaram S., van Ginkel M.* Mexico, 50 years of international wheat breeding // The World Wheat Book. A History of wheat breeding. Paris: Lavoisier Publishing, 2001. P.579-608
22. *Rajaram S., Borlaug N.E., van Ginkel M.* CIMMYT International Wheat Breeding//Bread wheat – Improvement and production. Plant production and protection series. No 30/ P.103-117
23. *Borlaug N.E.* Wheat breeding and its impact on world food supply // Proc. 3rd Intern. Wheat Genetic Symp.. Canberra, Australia, 1968. P.1-36
24. Селекционно-генетическая оценка популяций яровой мягкой пшеницы Сибирского питомника челночной селекции СИММИТ / В.П. Шаманин, А.И. Моргунов, Я. Манес, Ю.И. Зеленский, А.С. Чурсин, М.А. Левшуков, И.В. Потоцкая, И.Е. Лихенко, Т.А. Манько, И.И. Каракоз, А.В. Табаченко, С.Л. Петуховский //Вавиловский журнал генетики и селекции, 2012. Т.16. №1. С.21-32.
25. *Malik S., Mandal B.K., Sen S.N., Sarkarung S.* Shuttle-breeding: an effective tool for rice varietal improvement in rainfed lowland ecosystem in eastern India//Current Sci., 2002. Vol.83. No 83. P.1097-1102
25. *Льу Нзюк Чинь.* Количественные методы оценки пластичности генотипов растений. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Харьков, 1984. 20 с.
26. *Lin C.S., Binns M.R., Lefkovich L.P.* Stability analysis: where do we stand?// Crop Sci., 1986. Vol. 26. № 5. P. 894-900.
27. *Cooper M., Byth D.E., De Lacy I.H.* A procedure to asses the relative merit of classification strategies for grouping environments to assist selection in plant breeding regional evaluation trials// Field Crops Res., 1993. Vol. 35. № 1. P. 63-74.
28. *Cooper M., De Lacy I.H.* Relationships among analytical methods used to study genotypic variation and genotype-by-environment interaction in plant breeding multi-environment experiments// Theor. Appl. Genet., 1994. Vol. 88. № 3. P. 561-572.
29. *Yau S.K., Ortiz-Ferrara G.* Regression and cluster analysis of elite wheat lines grown in rain-fed environments// J. Genet. Breeding, 1994. Vol. 48. № 2. P. 183-189.
30. *Van Eeuwijk F.A.* Linear and bilinear models for the analysis of multi-environment trials: I. An inventory of models // Euphytica, 1995. Vol. 84. № 1. P. 1-7.
31. *Yau S.K.* Regression and AMMI analysis of genotype x environment interactions: an empirical comparison // Agronomy J., 1995. Vol. 87. № 1. P.121-126.
32. *Зыкин В.А., Белан И.А., Россеев В.М. и др.* Селекция яровой пшеницы на адаптивность: результаты и перспективы//Доклады РАСХН. 2000. №2. С.5-7.
33. *Идрис А.А.С.* Оценка методов определения стабильности урожайности и сопутствующих показателей сортов яровой пшеницы в Центральном регионе. Дисс. ... канд. с.-х. наук. М., 2003. 127 с.
34. *Martynov S.P.* A Method for the Estimation of Crop Varieties Stability // Biom. J., 1990. Н. 7. S. 887-893.
35. *Basford K.E., Cooper M.* Genotype x environment interactions and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia// Aust. J. Agric. Res.. 1998. Vol.49. № 1. P. 153-154.
36. *Lin C.S., Binns M.R.* A superiority measure of cultivar performance for cultivar x location data // Canad. J.Plant Sci.. 1988. Vol. 68. № 1. P. 193-198.
37. Методика выявления эпигенетической экспрессии полигенов вдоль экологического вектора на примере яровой мягкой пшеницы: Методические рекомендации / В.В. Сюков, В.Г. Захаров, Н.З. Василова, В.Г. Кривобочек, В.И. Никонов, В.А. Ганеев. Самара: СамНЦ РАН, 2013. 18 с.

ECOLOGICAL PLANT BREEDING: TYPES AND PRACTICE (REVIEW)

© 2015 V.V. Syukov, S.N. Shevchenko, A.I. Menibaev

Samara Research Scientific Institute of Agriculture named after N.M. Tulaikov, Bezenchuk, Samara Region

The article describes the theoretical basis of ecological breeding. A critical analysis of the definition of that term and the theoretical foundations of ecological breeding as the method of selecting a genotype-environment hereditary factors that are expressed appropriately changing external environment. Two main types of organization of ecological breeding: shuttle breeding at CIMMYT implemented and conjugate breeding developed the program «Ecada.» Detailed methodological approaches and results of spring wheat breeding in the «Ecada.»

Keywords: ecological breeding, genotype-environment interactions, spring wheat, shuttle breeding, conjugate breeding.

Valeriy Syukov, Doctor of Biological Science, Chief Researcher of Laboratory of Genetics and Breeding of Spring Bread Wheat. E-mail: vsyukov@mail.ru
Askhat Menibaev, Senior Researcher of Laboratory of Genetics and Breeding of Spring Bread Wheat.
E-mail: samniish@mail.ru