

УДК 633.11:577.21

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СЛОЖНОСТЬ И КОНТЕКСТ-СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПРИЗНАКОВ УРОЖАЯ ПШЕНИЦЫ В ЗАСУШЛИВЫХ УСЛОВИЯХ

© 2013 г. В. А. Крупнов

Государственное научное учреждение Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Юго-Востока, Саратов, Россия,
e: mail: raiser_saratov@mail.ru

В редакцию поступила 21 февраля 2013 г. Принята к публикации 14 августа 2013 г.

В засушливых регионах дефицит воды разной продолжительности и интенсивности часто сочетается с жарой и другими и стрессами, и лишь изредка встречаются годы с благоприятным увлажнением. В этих контрастных условиях ведущую роль в урожае зерна играет образ жизни сорта (озимые, яровые, продолжительность вегетационного периода) и технология. Например, в конце XX в. в Поволжье РФ потепление в зимний период и улучшение технологии позволили озимой пшенице почти повсеместно вытеснить яровую. Идентификация и маркирование QTL открыли новые возможности для выявления генетических различий между генотипами по каждому признаку, на которые опирается традиционная селекция, более обоснованно подбирать родительские пары для скрещивания и проводить отбор. Однако эффект QTL, как правило, в огромной степени зависит, с одной стороны, от генетического фона (плейотропия, эпистаз, использование чужеродных генов), с другой – от внешней среды (время и интенсивность засухи, технология выращивания) и взаимодействия между аллелями и внешней средой. Все это вынуждает в каждом селекционном цикле каждый новый рекомбинантный генотип подвергать генетической идентификации в единстве с аккуратным фенотипированием. В условиях ограниченного финансирования селекции наибольшую пользу от использований ДНК-технологий можно ожидать лишь на популяциях от скрещиваний лучших элитных сортов и перспективных линий и тогда, когда для улучшения признака(ов) одно традиционное фенотипирование, без дополнения генотипированием, безуспешно.

Ключевые слова: пшеница, молекулярная селекция, молекулярные маркеры, генотип, фенотип, признак, картирование, фенология, уборочный индекс, линии, абиотические факторы среды.

ВВЕДЕНИЕ

Селекция направлена, прежде всего, на устранение у лучших, хорошо адаптированных сортов и перспективных линий признаков, лимитирующих урожай зерна (УЗ) и его качество. Чем удачнее подобраны реципиент и донор желательного признака, тем быстрее можно создать новый сорт путем прямого, эмпирического отбора на УЗ и его качество из достаточно обширных гибридных популяций. Опираясь на этот подход, традиционная рекомбинационная селекция в сочетании с совершенствованием технологии выращивания растений позволила в XX в. более чем удвоить производство зерна.

Однако чем выше достижения селекции, тем труднее повышать ее эффективность, особенно в засушливых регионах, и неслучайно здесь вклад селекции в продуктивность в несколько раз ниже, чем в регионах, с благоприятным увлажнением (Brisson *et al.*, 2010; Крупнов, 2011; Вьюшков и др., 2012; Manès *et al.*, 2012).

Засуха – самый сложный и разрушительный абиотический стрессор, сопровождающий всю историю земледелия. По времени наступления и продолжительности засуха может быть краткосрочной (в начале, середине или конце вегетации) и долгосрочной (в течение всего вегетационного сезона), разной степени интенсивности. Это явление – не просто де-

фицит воды, а сложная комбинация дефицита воды, температурного стресса, сухости воздуха («суховей»), засоления почвы и других абиотических и биотических факторов. Ущерб от нее превышает ущерб от любого другого стрессора. В РФ особенно сильной засуха была в 2010 и 2012 гг.

В засушливых регионах круг задач шире: нужно улучшать не только толерантность к дефициту воды, но одновременно и отзывчивость на благоприятные условия, так как здесь засушливые сезоны непредсказуемо чередуются с сезонами, относительно благоприятными по водному режиму, когда урожайность зерна пшеницы может быть значительно выше, чем в острозасушливые сезоны. Для создания сорта, сочетающего в себе максимум нужных признаков, необходимы достаточно представительные гибридные популяции, между тем, продуктивность одного растения в засушливых условиях крайне низкая (ниже 20–25 семян). Здесь почва в результате иссушения сильно растрескивается (не говоря уже о неоднородности по механическому составу, плодородию, содержанию питательных веществ и воды), нередко даже соседние делянки неравномерно заселяются вредителями, возбудителями болезней, сорняками. Наследуемость признаков весьма низкая. К тому же все компоненты продуктивности интегрированы, тесно взаимосвязаны между собой. Все это крайне затрудняет отбор на повышение потенциала продуктивности. В этих условиях оценка сортов и линий на продуктивность на мелких делянках в одном пункте ненадежна. Более надежна она не в одном, а в разных пунктах, резко различающихся по условиям произрастания (мультилокационные испытания), однако не каждый селекционер располагает соответствующими средствами. Все эти факторы затрудняют, замедляют и обременяют отбор на продуктивность, и в отсутствие надежных маркеров он остается в определенной степени искусством (Шехурдин, 1961; Crow, 2001; Jackson *et al.*, 2011; Passioura, 2012). Новые возможности для селекции открыло молекулярное маркирование признаков, выяснение их генетической архитектуры и зависимости эффектов признаков от межгенных взаимодействий и взаимодействия генотип–среда. В нашей стране это направление исследований (в полном

селекционном цикле создания новых сортов) еще не получило распространения. Между тем за рубежом размах исследований неуклонно расширяется и в ряде стран ДНК-технологии уже используются в практической селекции.

Цель обзора – применительно к условиям РФ рассмотреть: а) генетическую архитектуру морфологических и физиологических признаков, используемых в традиционной селекции пшеницы в засушливых регионах; б) обобщить информацию о зависимости эффектов QTL от генофона (плейотропия, эпистаз) и агроландшафта, что нельзя не учитывать в практической селекции.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ ПРИЗНАКОВ УРОЖАЯ ЗЕРНА

Основными методами генетического расчленения сложных признаков и картирования QTL (quantitative trait loci) являются анализ сцепления в популяциях от двуродительских скрещиваний (McCartney *et al.*, 2005; Quarrie *et al.*, 2005; Rebetzke *et al.*, 2008; McIntyre *et al.*, 2010) и ассоциированное картирование QTL в наборах сортов и линий (association mapping) (Brescghello, Sorrells, 2006; Crossa *et al.*, 2007; Maccaferri *et al.*, 2011; Charmet, Storlie, 2012). Наиболее вероятное количество «реальных» QTL и их консенсус на хромосомах изучаются с помощью метаанализа (Zhang *et al.*, 2010). Фронт исследований по генетической архитектуре УЗ непрерывно расширяется при разном уровне продуктивности вплоть до 7–9 т/га и выше (Snape *et al.*, 2007; Maccaferri *et al.*, 2011). В подавляющем большинстве случаев исследования проводятся на мягкой пшенице (*Triticum aestivum* L.) и крайне редко – на *Triticum durum* Desf. Исследованиями охвачены генотипы ярового, озимого и альтернативного (факультативного) посевов. Локусы QYG (quantitative yield grain) идентифицированы и локализованы во всех без исключения хромосомах (Zhang *et al.*, 2010), но в одних группах гомеологов они встречаются чаще (например, в группах 2, 3, 4), а в других – реже (например, в группах 5 и 6). Многие из идентифицированных QYG являются малозначимыми или минорными (Quarrie *et al.*, 2005; Dilbirligi *et al.*, 2006;). Количество выявляемых QYG зависит от различий между

генотипами по продуктивности и адаптивности, а также от количества пунктов, контрастных по влиянию абиотических и биотических стрессов (Tardieu, 2012).

КОМПОНЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ

Урожай зерна складывается из: (1) числа зерен на единице площади (ЧЗП, QTL *Kpsm*) и (2) крупности или среднего веса (масса) зерновки (обычно определяют массу 1000 зерен, QTL *Tkw*). ЧЗП в решающей степени определяется условиями, складывающимися в период до колошения, а масса 1000 зерен – после колошения, и наследуемость этого признака значимо выше, чем ЧЗП. Повышение крупности зерна (особенно максимальное, до «видового потолка») обычно сопровождается снижением ЧЗП и значимого выигрыша в урожае зерна, как правило, не наблюдается. Поэтому основным путем повышения УЗ является увеличение ЧЗП (этот признак нередко ради удобства подразделяют на число продуктивных колосьев, число зерен в колосе и массу зерна с колоса). В популяциях рекомбинантных инбредных линий и наборах сортов идентифицированы и локализованы на многих хромосомах QTL *Tkw* признака «масса 1000 зерен», однако в каждой из этих популяций основными обычно являются лишь единичные локусы (Groos *et al.*, 2003; Чесноков и др., 2008; Sun *et al.*, 2008; Gegas *et al.*, 2010; Cui *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2012). Аналогичная, но более сложная картина по распространению локусов характерна и для признака ЧЗП: QTL *Kpsm* ЧЗП также идентифицированы и локализованы с разной частотой встречаемости почти на всех хромосомах (Huang *et al.*, 2004; Marza *et al.*, 2006; Dilbirligi *et al.*, 2006; Kirigwi *et al.*, 2007; Kuchel *et al.*, 2007; Deng *et al.*, 2011; Nguoka *et al.*, 2011). Метаанализ свидетельствует о небольшом числе основных QTL *Kpsm* ЧЗП, экспрессия которых подтверждена в мультилокационных исследованиях (Zhang *et al.*, 2010; Maccaferri *et al.*, 2011).

ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД

Увеличение/оптимизация продолжительности фотосинтетической активности растений – важнейший фактор урожая (Кумаков,

1985). Например, в Поволжье вегетационный период озимой пшеницы достигает 300 дней (включая 100–120 дней зимовки под снегом), а яровой пшеницы в знойные засушливые годы сокращается до 70–75 дней. В таких условиях нормально перезимовавшая озимая пшеница, как правило, по урожайности зерна превышает яровую пшеницу в 1,5–2 раза. Благодаря этому преимуществу в условиях потепления климата (особенно в зимнее время), во многих областях Поволжья за последние полвека вместо яровой пшеницы стали выращивать озимую пшеницу (Крупнов, 2011). Главное генетическое различие между этими культурами заключается, во-первых, в состоянии аллелей *Vrn*: у типично яровых они доминантные, а у типично озимых – рецессивные. У более скороспелых генотипов чаще встречаются доминантные аллели в *Ppd*-локусах (реакция на длину дня). Аллели *Vrn* и *Ppd* значимо влияют не только на дату колошения (и подготовку к перезимовке), но также на продуктивность пшеницы (Stelmakh, 1998; Dyck *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2010). Установлены эпистатические взаимодействия между *Vrn* и *Ppd* (Yoshida *et al.*, 2010; Le Gouis *et al.*, 2012). Кроме *Vrn* и *Ppd* на продолжительность периода вегетации влияют *Eps*-локусы (Earliness per se) и другие QTL (Hanocq *et al.*, 2007; Griffiths *et al.*, 2009; Le Gouis *et al.*, 2012). У яровых и озимых генотипов направление связи QTL/QYG с QTL скорости колошения и других признаков периода вегетации зависит от многих факторов (Kuchel *et al.*, 2007; Snape *et al.*, 2007; Rebetzke *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010; Bogard *et al.*, 2011). Если в условиях терминальной засухи (в репродуктивный период) обычно выигрывают скороспелые генотипы, то в годы с благоприятным увлажнением они проигрывают сортам средне- или позднеспелым (Мамонтова, 1980; Кузьменко, 2005).

ПОЛОГ

В засуху особое значение приобретает время формирования сплошного полога, играющего решающую роль в фотосинтезе. Полог замедляет прогревание почвы и испарение из нее влаги, затрудняет прорастание семян сорняков. Время его формирования зависит, как от генотипа, так и от технологии (время посева, норма высева семян и т. д.) и других

факторов. Для образования полога большое значение имеют такие признаки, как продолжительность периода от посева до появления всходов (скорость появления всходов), полнота всходов, время начала кушения и количество побегов кушения, включая колеоптильные (Liang, Richards, 1994). Каждый из признаков образования полога контролируется многими QTL, и их экспрессия сильно зависит от внешней среды, особенно от обеспеченности всходов водой, азотом, фосфором и другими ресурсами (Rebetzke *et al.*, 2007). QTL температуры полога идентифицированы на многих хромосомах (Pinto *et al.*, 2010). Чем дольше задерживается старение листьев, тем более полно идет процесс реутилизации и налива зерна (Кумаков, 1985; Naruoka *et al.*, 2012). QTLs задержки старения листьев идентифицированы на хромосомах 1A, 2A, 2B, 2D, 3A, 3B, 4A, 6A, 6B, 7A, 7D (Verma *et al.*, 2004; Vijayalakshmi *et al.*, 2010; Naruoka *et al.*, 2012). Эффект QTLs зависит от факторов внешней среды (Verma *et al.*, 2004; Naruoka *et al.*, 2012). В образовании полога участвуют также ости колоса. Однако их влияние на урожай сильно зависит как от генного фона, так и от внешней среды (Вьюшков и др., 1991; Motzo, Giunta, 2002; Foulkes *et al.*, 2007).

ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

Адаптация растений к засухе включает различные физиологические механизмы избегания засухи и собственно толерантности к дефициту воды (Des Marais, Juenger, 2010). Очень часто засуха сочетается с жарой и многими другими неблагоприятными факторами, что весьма затрудняет вычленение эффекта дефицита воды. В таких условиях о засухоустойчивости сорта/линии обычно судят по УЗ (Blum, 2009; Richards *et al.*, 2010). На производство 1 т зерна на 1 гектаре пшеница расходует воды 500–1000 м³, что равно 50–100 мм осадков (Passioura, 2007; Qiu *et al.*, 2008; Sadras, Angus, 2006). Дефицит воды может лимитировать УЗ в разные этапы вегетации: а) получение нормальной густоты всходов, б) формирование сплошного полога и роста, в) цветение и оплодотворение, г) формирование и налив зерна. Не выявлено ни одного гена/признака, который обеспечивал бы толерантность ко всем типам засухи (Sinclair, 2011; Passioura, 2012).

В зависимости от генотипа и от времени наступления, интенсивности и продолжительности засухи у пшеницы идентифицированы и локализованы на хромосомах многочисленны QTL, ассоциируемые с устойчивостью к различным сценариям дефицита воды (Bennett *et al.*, 2012). В связи с этим при одном сценарии засухи эффект одного и того же QTL может быть положительный, при другом – нейтральный, а при третьем – отрицательный (Tardieu, 2012). Контекст-зависимы также эффекты QTLs для температуры полога (van Ginkel, Ogbonnaya, 2007), содержания хлорофилла (индикатор потенциала фотосинтетической способности), водорастворимых углеводов в стебле, определения изотопа углерода (Rebetzke *et al.*, 2008) и других физиологических признаков, ассоциируемых с УЗ (Kumar *et al.*, 2012). Контекст-зависимы также эффекты транскрипционных факторов, каждый из них лишь частично повышает толерантность трансгенных растений к дефициту воды (Fleury *et al.*, 2010). Например, эффект DREB (dehydration-responsive element-binding protein) у трансгенных линий пшеницы в полевых условиях был ниже, чем в теплице (Saint Pierre *et al.*, 2012).

ТОЛЕРАНТНОСТЬ К ЖАРЕ (ЖАРОСТОЙКОСТЬ)

Пшеница – умеренно теплолюбивая культура. Для нее в период налива оптимальная температура около 15 °С (Wardlaw *et al.*, 1989). Особенно губительно сочетание жары с засухой. Так, в Поволжье в условиях дефицита воды повышение средней температуры воздуха в период вегетации растений с 16,5 до 22,2 °С снижает урожайность зерна яровой мягкой пшеницы даже на посевах по черному пару с 2330 до 695 кг/га, или в 3,3 раза (Германцев, Крупнов, 2001). QTL для толерантности к жаре идентифицированы на хромосомах 1A, 1B, 2A, 2B, 3B, 5A, 6D (Mason *et al.*, 2011). На рекомбинантных инбредных линиях от скрещивания Ventnor/Karl 92 идентифицированы девять QTL толерантности к жаре (в период после цветения) на хромосоме 2A, два QTL на хромосомах 6A и 6B и по одному QTL на хромосомах 3A, 3B и 7A. При этом оба родителя показали вклад как в жаростойкость, так и в задержку старения

листьев (Vijayalakshmi *et al.*, 2010). В условиях жары и дефицита воды даже при исключении варьирования по высоте растений и фенологии роста и развития общие QTL УЗ были идентифицированы на хромосомах 1В, 2В, 3В, 4А, 4В и 7А (Pinto *et al.*, 2010). Возможно, во многих случаях толерантность к засухе и жаре контролируется одними и теми же генами (Pinto *et al.*, 2010).

ТОЛЕРАНТНОСТЬ К ЗАСОЛЕНИЮ

Во многих засушливых регионах почвы нередко засоленные (содержание солей выше 0,25 %), что крайне неблагоприятно для урожая (Munns *et al.*, 2006; Nevo, Chen, 2010). Толерантность к засолению – сложный признак, контролируемый многими QTL, ряд из них идентифицирован на хромосомах 2D, 6D, 2A, 5A, 6A, 7A, 1B, 4B, 3B, 6B, 7B (Diaz De Leon *et al.*, 2011). Толерантность к засолению зависит как от генотипа и стадий онтогенеза, так и от химического состава соли (карбонат натрия, хлориды и сульфаты), степени засоления почвы, содержания в ней воды и многих других факторов (Diaz De Leon *et al.*, 2011).

КОРНИ

В засушливых регионах требования к корневой системе определяются, прежде всего, сценарием засухи и количеством воды, накопленной в почве до посева (Palta *et al.*, 2011; Sharma *et al.*, 2011; Tardieu, 2012). В годы с ранней засухой верхний слой почвы высыхает настолько быстро, что растения не могут образовать узловые корни и живут только на трех–четыре зародышевых корнях (Германцев, Крупнов, 2001). На этих посевах, например, в Нижнем Поволжье, даже если в период после колошения выпадает достаточное количество осадков, урожай зерна не превышает 1,5–1,8 т/га. Между тем яровой ячмень в этих условиях, как правило, превосходит яровую пшеницу как по стартовой скорости роста, так и по способности формировать узловые корни. В условиях долговременной устойчивой засухи (например, в 2010 г.), когда растения снабжаются водой только из глубинных слоев почвы, особое значение приобретает длина корней (Крупнов, 2011).

Предполагается, что отбор на продуктивность сопровождается совершенствованием корневой системы. Однако непропорционально большой расход продуктов ассимиляции на развитие массы корней может неблагоприятно сказаться на урожае зерна (Ma *et al.*, 2008; Palta *et al.*, 2011). Сорты и линии различаются по глубине проникновения корней, распределению их по слоям почвы, анатомическим и другим признакам, включая их массу и отношение этой массы к надземной массе (Li *et al.*, 2007; Christopher *et al.*, 2008; Wojciechowski *et al.*, 2009; Karley *et al.*, 2011; Sharma *et al.*, 2011), устойчивости к корневым болезням и вредителям (Watts *et al.*, 2011). Известны сообщения QTL зародышевых корней и скорости укоренения (Sanguineti *et al.*, 2007; Sharma *et al.*, 2011), QTL, ассоциированные с усвоением азота и фосфора всходами (Su *et al.*, 2009). На формирование корневой системы влияет 1RS-транслокация от ржи (Ehdaie *et al.*, 2010), *Rht*-гены (Wojciechowski *et al.*, 2009). У ряда генотипов пшеницы установлены различия в поглощении азота из почвы (Palta *et al.*, 2011).

ВЫСОТА РАСТЕНИЙ И УБОРОЧНЫЙ ИНДЕКС ЗЕРНА

Высота растений (ВР) – важный детерминант архитектоники растений, уборочного индекса зерна и урожая (Стебут, 1915; Maccaferri *et al.*, 2008; Sadeque, Turner, 2010). Она контролируется многими специфическими и неспецифическими генами (Лобачев, 2000). *Rht*-гены (reduced height) наиболее эффективны в условиях достаточного увлажнения/орошения, внесения удобрений и защиты растений от сорняков и паразитов. Установлена ассоциация QYG с QTL высоты растений на хромосомах 4В, 2В, 5В, 6В, 7В и других (Cadalen *et al.*, 1998; Snape *et al.*, 2007; Rebetzke *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010). QTL устойчивости к полеганию идентифицированы на 1В, 1D, 2В, 2D, 4В, 4D, 6D и 7D (Verma *et al.*, 2005). Однако в остро-засушливых регионах, например, в Поволжье, «задействовать» в сортах *Rht*-гены, в частности *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, не удается. Здесь ВР у новых сортов остается такой же, как у старых (местные ландрасы). Высокорослые сорта, в отличие от низкорослых сортов, лучше конкурируют с

сорняками и накапливают в зерне больше белка и клейковины (Лобачёв, 2000).

УСТОЙЧИВОСТЬ К БИОТИЧЕСКИМ СТРЕССАМ

В засушливых регионах прямой отбор на урожай нередко сопровождается снижением уровня устойчивости к болезням (Шехурдин, 1961; Мамонтова, 1980), а от введения в хорошо адаптированные к местным условиям сорта и линии генов устойчивости урожай может снижаться и без эпидемий. Оба эти крайне неприятные явления могут быть результатом либо нежелательного сцепления, либо недостаточной адаптивности *R*-гена(ов) к условиям внешней среды, либо результатом действия каких-то других неизвестных механизмов. Поэтому генетическую архитектуру урожая нельзя рассматривать в отрыве от QTL, контролирующих устойчивость к вредителям и возбудителям болезней, хотя, строго говоря, это факторы не повышения урожая, а «самообороны» растений, обеспечения нормального фотосинтеза и недопущения неэффективного использования воды и других ресурсов (Bolton, 2009). Устойчивость к биотическим стрессам (как и к абиотическим стрессам) связана с определенным отвлечением ассимилятов и метаболитов. В условиях эпидемий паразитов эти «непроизводительные» расходы с лихвой перекрываются выигрышем в урожае устойчивых растений, по сравнению с неустойчивыми. При отсутствии эпидемии патогена или массового размножения вредителя некоторые гены устойчивости отрицательно влияют на продуктивность растений (Касатов, Крупнов, 1983; Tian *et al.*, 2003; Orgil *et al.*, 2007; Makepeace *et al.*, 2007; Hao *et al.*, 2009; Kalinina *et al.*, 2011). Между тем сорт должен быть конкурентоспособным и при отсутствии эпидемии патогена.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ГЕНЫ

Отсутствие в генофонде пшеницы нужных генов/признаков вынуждает селекционеров обращаться за ними к различным сородичам (Friebe *et al.*, 1996; Крупнов, Сибикеев, 2005; McIntosh *et al.*, 2008; Nevo, Chen, 2010). Пока в коммерческих сортах «задействованы» преиму-

щественно гены/транслокации, которые просто наследуются и контролируют устойчивость к биострессорам. Беспрецедентное распространение получила 1RS транслокация от ржи (*Secale cereale* L.) (Villareal *et al.*, 1998; Rebetzke *et al.*, 2008; Беспалова и др., 2012; Sharma *et al.*, 2011). В ряде сортов успешно используется 6VS-транслокация от *Dasypyrum villosum* (syn *Haynaldia villosa* L.), контролирующая устойчивость к стеблевой ржавчине, фузариозу колоса, вирусу корней (Li *et al.*, 2007). В ряде регионов получила распространение Lr19-транслокация от *Agropyron elongatum* Host., которая положительно влияет на урожай зерна, даже при отсутствии эпидемий листовой ржавчины. Однако этот эффект зависит от генофона и взаимодействия генотипа с внешней средой (Reynolds *et al.*, 2001; Крупнов, Сибикеев, 2005). Аналогичное явление характерно и для 1RS-транслокации от ржи (Kim *et al.*, 2004; Peake *et al.*, 2011).

КАЧЕСТВО ЗЕРНА

Важнейшими признаками качества зерна являются содержание в нем белка (СБЗ) и его состав. Однако взаимосвязь между УЗ и СБЗ в большинстве случаев значимо отрицательная и многие из идентифицированных QTL/QGrc ассоциированы со снижением урожая зерна (Blanco *et al.*, 2012). Наиболее ярким выражением отрицательной корреляции между УЗ и СБЗ у твердой и мягкой пшеницы является действие Grc-B1, который ускоряет пожелтение, старение листьев и ремобилизацию азота (Brevis *et al.*, 2010). QGrc нередко ассоциируются с различными морфологическими и физиологическими признаками: высота растений, скороспелость, крупность зерна, устойчивость к абио- и биострессорам (Крупнов, Крупнова, 2012). Качество зерна в большой степени зависит от состава и числа копий HMW-GS генов, однако их влияние на УЗ и адаптивность трансгенных генотипов слабо изучено (Graybosch *et al.*, 2011).

ПЛЕЙОТРОПИЯ

Плейотропия характерна для многих генов/локусов, что (в ряде случаев) затрудняет их использование в селекции. Например, *S*-ген, контролирующий шарозерность, плейотропно

влияет на многие морфологические признаки, а также на урожай зерна (Salina *et al.*, 2000; Лобачев, 2000; Боровик, 2004). *Sst*-ген (хромосома 3В), контролирующей выполненность соломины и защиту от хлебных стеблевых пилильщиков, плеiotропно влияет на количество продуктивных колосьев и урожай зерна (Касатов, Крупнов, 1983). С *Rht*-генами (*Rht-B1b* и *Rht-D1b*) ассоциируется повышение восприимчивости к возбудителям ряда болезней (Agraiano *et al.*, 2009; Srinivasachary *et al.*, 2009). На почти изогенных линиях пшеницы, различающихся по аллелям *Rht*, установлено положительное плеiotропное влияние DELLA-белков на устойчивость к одним патогенам и отрицательное – к другим, в зависимости от их типа питания (биотрофы, гембиотрофы, некротрофы) (Saville *et al.*, 2012). В полевых посевах (но не в теплице) у трансгенных линий, содержащих *Pm3b* (устойчивость к мучнистой росе), установлен его плеiotропный эффект на признаки колоса и морфологию листа (Brunner *et al.*, 2011).

ЭПИСТАЗ

Помимо взаимодействия аллелей одного QTL с аллелями другого QTL, известно также взаимодействие эпистаза с внешней средой. Механизмы эпистаза, а также его взаимодействие с плеiotропией остаются слабо понятыми. Эпистаз и его взаимодействия наиболее четко выявляются в условиях разных стрессов (Ma *et al.*, 2006; Dashti *et al.*, 2010; Miedaner *et al.*, 2011; Vnejdi *et al.*, 2011). Известны сообщения о роли эпистаза в детерминации изменчивости таких признаков урожая пшеницы, как компоненты продуктивности (Reif *et al.*, 2011), фенология, высота растений, устойчивость к абиотическим (Dashti *et al.*, 2010) и биотическим стрессам (Ma *et al.*, 2006; Miedaner, Voss, 2008; Vnejdi *et al.*, 2011) Эпистаз усложняет и затрудняет изучение взаимосвязи «генотип–фенотип» (Reif *et al.*, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Молекулярно-генетические исследования показывают генетическую сложность многих признаков, на которые селекционеры опираются в отборе генотипов и с которыми связаны успехи современной селекции. Благодаря

использованию ДНК-технологий, выявляются QTLs-аллели, лимитирующие урожай зерна, что особенно важно в завершающих поколениях каждого селекционного цикла, где бывает крайне трудно различать линии по продуктивности, качеству и адаптивности. Чем больше молекулярных маркеров и контрастных агроландшафтов, тем полнее можно раскрыть генетическую архитектуру признаков. Вклад в урожай любого гена/QTL, как и морфологического или физиологического признака, во-первых, лишь частичен (т. е. ни один из них не может быть волшебным средством или панацеей от засухи), во-вторых, специфичен (положительный, нейтральный или отрицательный), в зависимости от взаимодействия с внешней средой, и каждый новый рекомбинантный генотип нуждается в новой идентификации в разных агроландшафтах. Однако даже в мультиусловиях среды идентификация QTLs, контролирующих урожай зерна, невозможна без надежного фенотипирования, которое зависит не только от опыта и эрудиции исследователя, наличия соответствующих инструментов, но также от крайне сложного и все еще недостаточно изученного взаимодействия растения с абиотическими и биотическими факторами среды. В каждом агроландшафте выявляется лишь специфика генетической архитектуры признака для этих условий. Тем не менее, идентификация и локализация множества генов и QTLs, лимитирующих урожай при разных сценариях засухи, не только показывает различие генотипов по целевому признаку, но также позволяет более осмысленно подбирать «стратегических» родителей для скрещивания и производить отбор с использованием молекулярных маркеров. Однако, поскольку эффект многих QTL зависит от генофона и взаимодействия генотипа с внешней средой, а урожай зерна характеризуется низкой наследуемостью, в отборе «последнее слово» остается за результатами фенотипирования: чем оно аккуратнее, тем выше «отдача» от генотипирования, иными словами, в практической селекции генотипирование обречено на единство с фенотипированием. Интеграция этих двух подходов на лучших элитных сортах и перспективных линиях – наиболее надежный путь к сокращению сроков создания новых сортов и повышения вклада ДНК-технологий в селекцию.

ЛИТЕРАТУРА

- Беспалова Л.А., Васильев А.В., Аблова И.Б. и др. Применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы в Краснодарском НИИСХ им П.П. Лукьяненко // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2012. Т. 16. № 1. С. 37–43.
- Боровик А.Н. Селекционно-генетическая ценность сорта шарада (*T. sphaerococum* Pers.): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Краснодар, 2004. 21 с.
- Вьюшков А.А., Мальчиков П.Н., Сюков В.В., Шевченко С.Н. Селекционно-генетическое улучшение яровой пшеницы: изд. 2-е. Самара: Известия Самарского научного центра РАН, 2012. 536 с.
- Вьюшков А.А., Шевченко С.Н., Германцев Л.А. и др. Продуктивность остистых и безостых изолиний яровой мягкой пшеницы на Юго-Востоке // Биологические основы селекции. Саратов, 1991. С. 159–165.
- Германцев Л.А., Крупнов В.А. Влияние температуры воздуха на продуктивность яровой пшеницы в зоне каштановых почв Поволжья // Вестн. Рос. акад. с.-х. наук. 2001. Т. 2. С. 33–35.
- Касатов В.И., Крупнов В.А. Выполненность соломины и продуктивность яровой мягкой пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. 1983. № 3. С. 10–12.
- Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход // С.-х. биология. 2011. № 1. С. 12–23.
- Крупнов В.А., Крупнова О.В. Генетическая архитектура содержания белка в зерне пшеницы // Генетика. 2012. Т. 48. № 2. С. 149–159.
- Крупнов В.А., Сибикеев С.Н. Чужеродные гены для улучшения мягкой пшеницы // Идентифицированный генофонд растений и селекция / Под ред. Б.В. Ригина, Е.И. Гаевской. СПб.: ВИР, 2005. С. 740–758.
- Кузьменко А.И. Саратовские сорта яровой мягкой пшеницы (практическая селекция). Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. 300 с.
- Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Агропромиздат, 1985. 270 с.
- Лобачёв Ю.В. Проявление генов низкорослости у яровых пшениц в Нижнем Поволжье. Саратов: Изд-во СГАУ, 2000. 264 с.
- Мамонтова В.Н. Селекция и семеноводство яровой пшеницы: Избр. тр. М.: Колос, 1980. 287 с.
- Стебут А.И. Отчет селекционного отдела // Тр. Саратовской областной с.-х. станции. Саратов, 1915. Вып. 3. С. 227–445.
- Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бёрнер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Докл. АН. 2008. Т. 418. № 5. С. 1–4.
- Шехурдин А.П. Избранные сочинения. М.: Сельхозиздат, 1961. 326 с.
- Arraiano L.S., Balaam N., Fenwick P.M. *et al.* Contributions of disease resistance and escape to the control of *Septoria tritici* blotch of wheat // Plant Pathol. 2009. V. 58. P. 910–922.
- Bennett D., Reynolds M., Mullan D. *et al.* Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat, drought and high yield potential environments // Theor. Appl. Genet. 2012. V. 125. P. 1473–1485.
- Blanco A., Mangini G., Giancaspro A. *et al.* Relationships between grain protein content and grain yield components through quantitative trait locus analyses in a recombinant inbred line population derived from two elite durum wheat cultivars // Mol. Breed. 2012. V. 30. P. 79–92.
- Blum A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress // Field Crops Res. 2009. V. 112. P. 119–123.
- Bnejdi F., Colin H., El Gazzeh M. Genetic adaptability of inheritance of resistance to biotic and abiotic stress level on crop: Role of epistasis // Afr. J. Biotechnol. 2011. V. 10 (86). P. 19913–19917.
- Bogard M., Jourdan M., Allard V. *et al.* Anthesis date mainly explained correlations between post-anthesis leaf senescence, grain yield, and grain protein concentration in a winter wheat population segregating for flowering time QTLs // J. Exp. Bot. 2011. V. 62. P. 3621–3636.
- Bolton M.D. Primary metabolism and plant defense-fuel for the fire // Mol. Plant Microbe Interact. 2009. V. 22. P. 487–497.
- Breseghele F., Sorrells M.E. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars // Genetics. 2006. V. 172. P. 1165–1177.
- Brevis J.C., Morris C.F., Mantley F., Dubcovsky J. Effect of the grain protein content locus Gpc-B1 on bread and pasta quality // J. Cereal Sci. 2010. V. 51. P. 357–365.
- Brisson N., Gate P., Gouache D. *et al.* Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France // Field Crops Res. 2010. V. 119. P. 201–212.
- Brunner S., Humi S., Herren G. *et al.* Transgenic Pm3b wheat lines show resistance to powdery mildew in the field // Plant Biotechnol. J. 2011. V. 9. P. 897–910.
- Cadalen T., Sourdille P., Charmet G. *et al.* Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 96. P. 933–940.
- Charmet G., Storlie E. Implementation of genome-wide selection in wheat // Вавилов. журн. генет. и селекции, 2012. Т. 16. № 1. С. 61–68.
- Christopher J.T., Manschadi A.M., Hammer G.L., Borrell A.K. Developmental and physiological traits associated with high yield and stay-green phenotype in wheat // Aust. J. Agric. Res. 2008. V. 59. P. 354–364.
- Crossa J., Burgueño J., Dreisigacker S. *et al.* Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure // Genetics. 2007. V. 177. P. 1889–1913.
- Crow J.F. Plant breeding giants. Burbank, the artist; Vavilov, the scientist // Genetics. 2001. V. 158. P. 1391–1395.
- Cui F., Ding A., Li J. *et al.* Wheat kernel dimensions: how do they contribute to kernel weight at an individual QTL level? // J. Genet. 2011. V. 90. P. 409–425.
- Dashti H., Naghav M.R., Tajabadipour A. Genetic analysis of salinity tolerance in a bread wheat cross // J. Agr. Sci. Tech. 2010. V. 12. P. 347–356.
- Deng S., Wu X., Wu Y. *et al.* Characterization and precise mapping of a QTL increasing spike number with pleiotropic effects in wheat // Theor. Appl. Genet. 2011. V. 122. P. 281–289.
- Des Marais D.L., Juenger T.E. Pleiotropy, plasticity, and the evolution of plant abiotic stress tolerance // Ann. N.Y.

- Acad. Sci. 2010. Sept. 1206. P. 56–79.
- Diaz De Leon J.L., Escoppinichi R., Geraldo N. *et al.* Quantitative trait loci associated with salinity tolerance in field grown bread wheat // *Euphytica*. 2011. V. 181. P. 371–383.
- Dilbirli M., Erayman M., Campbell B.T. *et al.* High-density mapping and comparative analysis of agronomically important traits on wheat chromosome 3A // *Genomics*. 2006. V. 88. P. 74–87.
- Dyck J.A., Matus-Cádiz M.A., Hucl P. *et al.* Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod // *Crop Sci*. 2004. V. 44. P. 1976–1981.
- Ehdaie B., Merhaut D.J., Ahmadian S. *et al.* Root system size influences water-nutrient uptake and nitrate leaching potential in wheat // *J. Agron. Crop Sci*. 2010. V. 196. P. 455–466.
- Fleury D., Jefferies S., Kuchel H., Langridge P. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat // *J. Exp. Bot*. 2010. V. 61. P. 3211–3222.
- Foulkes M.J., Sylvester-Bradley R., Weightman R., Snape J.W. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat // *Field Crops Res*. 2007. V. 103. P. 11–24.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J. *et al.* Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: Current status // *Euphytica*. 1996. V. 91. P. 59–87.
- Gegas V.C., Nazari A., Griffiths S. *et al.* A genetic framework for grain size and shape variation in wheat // *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 1046–1056.
- Graybosch R.A., Seabourn B., Chen Y.R., Blechl A.E. Quality and agronomic effects of three high-molecular-weight glutenin subunit transgenic events in winter wheat // *Cereal Chem*. 2011. V. 88. No. 1. P. 95–102.
- Griffiths S., Simmonds J., Leverington M. *et al.* Meta-QTL analysis of the genetic control of ear emergence in elite European winter wheat germplasm // *Theor. Appl. Genet*. 2009. V. 11. P. 383–395.
- Groos C., Robert N., Bervas E., Charmet G. Genetic analysis of grain protein-content, grain yield and thousand-kernel weight in bread wheat // *Theor. Appl. Genet*. 2003. V. 106. P. 1032–1040.
- Hanocq E., Laperche A., Jaminon O. *et al.* Most significant genome regions involved in the control of earliness traits in bread wheat, as revealed by QTL metaanalysis // *Theor. Appl. Genet*. 2007. V. 114. P. 569–584.
- Hao Z.N., Wang J., Wang L.P., Tao R.X. Influences of the disease resistance conferred by the individual transgenes, Pi-d2, Pi-d3 and Xa21, on the transgenic rice plants in yield and grain quality // *Afr. J. Biotechnol*. 2009. V. 8. P. 4845–4848.
- Huang X.Q., Kempf H., Ganai M.W., Roder M.S. Advanced backcross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet*. 2004. V. 109. P. 933–943.
- Jackson S.A., Iwata A., Lee S.-H. *et al.* Sequencing crop genomes: approaches and applications // *New Phytol*. 2011. V. 191. P. 915–925.
- Kalinina O., Zeller S.L., Schmid B. Competitive performance of transgenic wheat resistant to powdery mildew // *PLoS ONE*. 2011. V. 6. No. 11. e28091.
- Karley A.J., Valentine T., Squire G. Dwarf alleles differentially affect barley root traits influencing nitrogen acquisition under low nutrient supply // *J. Exp. Bot*. 2011. V. 62. P. 3917–3927.
- Kim W., Johnson J.W., Baenziger P.S. *et al.* Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources // *Crop Sci*. 2004. V. 44. P. 1254–1258.
- Kirigwi F.M., Van Ginkel M., Brown-Guedira G. *et al.* Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought // *Mol. Breed*. 2007. V. 20. P. 401–413.
- Kuchel H., Williams K., Langridge P. *et al.* Genetic dissection of grain yield in bread wheat. II. QTL-by-environment interaction // *Theor. Appl. Genet*. 2007. V. 115. P. 1015–1027.
- Kumar S., Sehgal S. K., Kumar U. *et al.* Genomic characterization of drought tolerance-related traits in spring wheat // *Euphytica*. 2012. V. 186. P. 265–276.
- Le Gouis J., Bordes J., Ravel C. *et al.* Genome-wide association analysis to identify chromosomal regions determining components of earliness in wheat // *Theor. Appl. Genet*. 2012. V. 124. P. 597–611.
- Li G.P., Chen P.D., Zhang S.Z. *et al.* Effects of the 6VS-6AL translocation on agronomic traits and dough properties of wheat // *Euphytica*. 2007. V. 155. P. 305–313.
- Liang Y.L., Richards R.A. Coleoptile tiller development is associated with fast early vigour in wheat // *Euphytica*. 1994. V. 80. P. 119–124.
- Ma H.X., Bai G.H., Zhang X., Lu W.Z. Main effects, epistasis, and environmental interactions of quantitative trait loci for Fusarium head blight resistance in a recombinant inbred population // *Phytopathology*. 2006. V. 96. P. 534–541.
- Ma S.C., Xu B.C., Li F.M. *et al.* Effects of root pruning on competitive ability and water use efficiency in winter wheat // *Field Crops Res*. 2008. V. 105. P. 56–63.
- Maccafferri M., Sanguineti M. C., Corneti S. *et al.* Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability // *Genetics*. 2008. V. 178. P. 489–511.
- Maccafferri M., Sanguineti M.C., Demontis A. *et al.* Association mapping in durum wheat grown across a broad range of water regimes // *J. Exp. Bot*. 2011. V. 62. P. 409–438.
- Makepeace J.C., Oxley S.J.P., Havis N.D. *et al.* Associations between fungal and abiotic leaf spotting and the presence of mlo alleles in barley // *Plant Pathol*. 2007. V. 56. P. 934–942.
- Manès Y., Gomez H.F., Puhl L. *et al.* Genetic yield gains of the CIMMYT International semi-arid wheat yield trials from 1994 to 2010 // *Crop Sci*. 2012. V. 52. P. 1543–1552.
- Marza F., Bai G.H., Carver B.F., Zhou W.-C. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 × Clark // *Theor. Appl. Genet*. 2006. V. 112. P. 688–698.
- Mason R.E., Mondal S., Beecher F.W., Hays D.B. Genetic loci linking improved heat tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) to lower leaf and spike temperatures under controlled conditions // *Euphytica*. 2011. V. 180. P. 181–194.
- McCartney C.A., Somers D.J., Humphreys D.G. *et al.* Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452 × ‘AC Domain’ // *Genome*. 2005. V. 48. P. 870–883.
- McIntosh R., Yamazaki Y., Dubcovsky J. *et al.* Catalogue of Gene Symbols for Wheat. 2008. <http://www.grs.nig>.

- ac.jp/wheat/komugi/genes/.
- McIntyre C.L., Mathews K.L., Rattey A. *et al.* Molecular detection of genomic regions associated with grain yield and yield components in an elite bread wheat cross evaluated under irrigated and rainfed conditions // *Theor. Appl. Genet.* 2010. V. 120. P. 527–541.
- Miedaner T., Voss H-H. Effect of dwarfing *Rht* genes on Fusarium head blight resistance in two sets of near-isogenic lines of wheat and check cultivars // *Crop Sci.* 2008. V. 48. P. 2115–2122.
- Miedaner T., Würschum T., Maurer H.P. *et al.* Association mapping for Fusarium head blight resistance in European soft winter wheat // *Mol. Breed.* 2011. V. 28. P. 647–655.
- Motzo R., Giunta F. Awnedness affects grain yield and kernel weight in near-isogenic lines of durum wheat // *Aust. J. Agric. Res.* 2002. V. 53. P. 1285–1293.
- Munns R., James R.A., Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals // *J. Exp. Bot.* 2006. V. 57. P. 1025–1043.
- Naruoka Y., Sherman J.D., Lanning S. P. *et al.* Genetic analysis of green leaf duration in spring wheat // *Crop Sci.* 2012. V. 52. No. 1. P. 99–109.
- Naruoka Y., Talbert L.E., Lanning S.P. *et al.* Identification of quantitative trait loci for productive tiller number and its relationship to agronomic traits in spring wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2011. V. 123. P. 1043–1053.
- Nevo E., Chen G. Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement // *Plant Cell, Environ.* 2010. V. 33. P. 670–685.
- Orgil U., Araki H., Tangchaiburana S. *et al.* Intraspecific genetic variations, fitness cost and benefit of RPW8, a disease resistance locus in *Arabidopsis thaliana* // *Genetics.* 2007. V. 176. P. 2317–2333.
- Palta J.A., Chen X., Milroy S.P. *et al.* Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments? // *Funct. Plant Biol.* 2011. V. 38. P. 347–354.
- Parry M.A., Reynolds M., Salvucci M.E. *et al.* Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. P. 453–467.
- Passioura J.B. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58. P. 113–117.
- Passioura J.B. Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders? // *Functional Plant Biol.* 2012. V. 39. P. 851–859.
- Peake A.S., Gilmour A., Cooper M. The 1BL/1RS translocation decreases grain yield of spring wheat germplasm in low yield environments of north-eastern Australia // *Crop Pasture Sci.* 2011. V. 62. P. 276–288.
- Pinto R.S., Reynolds M.P., Mathews K.L. *et al.* Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects // *Theor. Appl. Genet.* 2010. V. 121. P. 1001–1021.
- Qiu G.Y., Wang L., He X. *et al.* Water use efficiency and evapotranspiration of winter wheat and its response to irrigation regime in the north China plain // *Agric. Forest Meteorol.* 2008. V. 148. P. 1848–1859.
- Quarrie S.A., Steed A., Calestani C. *et al.* A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring×SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 110. P. 865–880.
- Rebetzke G.J., Ellis M.H., Bonnett D.G., Richards R.A. Molecular mapping of genes for coleoptile growth in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2007. V. 114. P. 1173–1183.
- Rebetzke G.J., Herwaarden A.F., Jenkins C. *et al.* Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat // *Aust. J. Agric. Res.* 2008. V. 59. P. 891–905.
- Reif J.C., Maurer H.P., Korzun V. *et al.* Mapping QTLs with main and epistatic effects underlying grain yield and heading time in soft winter wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2011. V. 123. P. 283–292.
- Reynolds M.P., Calderini D.F., Condon A.G., Rajaram S. Physiological basis of yield grains in wheat associated with the Lr19 translocation from *Agropyron elongatum* // *Euphytica.* 2001. V. 119. P. 139–144.
- Richards R.A., Rebetzke G.J., Watt M. *et al.* Breeding for improved water productivity in temperate cereals: phenotyping, quantitative trait loci, markers and the selection environment // *Funct. Plant Biol.* 2010. V. 37. P. 85–97.
- Sadeque A., Turner M.A. QTL Analysis of plant height in hexaploid wheat doubled haploid population // *J. Agr. Sci.* 2010. V. 43. P. 91–96.
- Sadras V.O., Angus J.F. Benchmarking water-use efficiency of rainfed wheat in dry environments // *Aust. J. Agric. Res.* 2006. V. 57. P. 847–856.
- Saint Pierre C., Crossa J.L., Bonnett D. *et al.* Phenotyping transgenic wheat for drought resistance // *J. Exp. Bot.* 2012. V. 63. P. 1799–1808.
- Salina E., Borner A., Leonova I. *et al.* Microsatellite mapping of the induced sphaerococcoid mutation genes in *Triticum aestivum* // *Theor. Appl. Genet.* 2000. V. 100. P. 686–689.
- Sanguineti M.C., Li S., Maccaferri M. *et al.* Genetic dissection of seminal root architecture in elite durum wheat germplasm // *Ann. Appl. Biol.* 2007. V. 151. P. 291–305.
- Saville R.J., Gosman N., Burt C.J. *et al.* Green Revolution' dwarfing genes play a role in disease resistance in *Triticum aestivum* and *Hordeum vulgare* // *J. Exp. Bot.* 2012. V. 63. P. 1271–1283.
- Sharma S., Xu S., Ehdaie B. *et al.* Dissection of QTL effects for root traits using a chromosome arm-specific mapping population in bread wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2011. V. 122. P. 759–769.
- Simmonds J.R., Fish L.J., Leverington-Waite M.A. *et al.* Mapping of a gene (*Vir*) for a non-glaucous, viridescent phenotype in bread wheat derived from *Triticum dicoccoides*, and its association with yield variation // *Euphytica.* 2008. V. 159. P. 333–341.
- Sinclair T.R. Challenges in breeding for yield increase for drought // *Trends in Plant Sci.* 2011. V. 16. P. 289–293.
- Snape J.W., Foulkes J., Simmonds J. *et al.* Dissecting gene × environmental effects on wheat yields via QTL and physiological analysis // *Euphytica.* 2007. V. 154. P. 401–408.
- Srinivasachary Gosman N., Steed A., Hollins T.W. *et al.* Semi-dwarfing *Rht-B1* and *Rht-D1* loci of wheat differ significantly in their influence on resistance to Fusarium head blight // *Theor. Appl. Genet.* 2009. V. 118. P. 695–702.
- Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat // *Euphytica.* 1998. V. 100. P. 359–369.

- Su J.Y., Zheng Q., Li H.W. *et al.* Detection of QTLs for phosphorus use efficiency in relation to agronomic performance of wheat grown under phosphorus sufficient and limited conditions // *Plant Sci.* 2009. V. 176. P. 824–836.
- Sun X-Y., Wu K., Zhao Y. *et al.* QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat // *Euphytica.* 2008. V. 65. P. 615–624.
- Tardieu F. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario // *J. Exp. Bot.* 2012. V. 63. P. 25–31.
- Tian D., Traw M.B., Chen J.Q. *et al.* Fitness costs of R-gene-mediated resistance in *Arabidopsis thaliana* // *Nature.* 2003. V. 423. P. 74–77.
- van Ginkel M., Ogonnaya F. Novel genetic diversity from synthetic wheats in breeding cultivars for changing production conditions // *Field Crops Res.* 2007. V. 104. P. 86–94.
- Verma V., Foulkes M.J., Worland A.J. *et al.* Mapping quantitative trait loci for flag leaf senescence as a yield determinant in winter wheat under optimal and drought stressed environments // *Euphytica.* 2004. V. 135. P. 255–263.
- Verma V., Worland A.J., Savers E.J. *et al.* Identification and characterization of quantitative trait loci related to lodging resistance and associated traits in bread wheat // *Plant Breed.* 2005. V. 124. P. 234–241.
- Vijayalakshmi K., Fritz A.K., Paulsen G.M. *et al.* Modeling and mapping QTL for senescence-related traits in winter wheat under high temperature // *Mol. Breed.* 2010. V. 26. P. 163–175.
- Villareal R.L., Banuelos O., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Agronomic performance of chromosomes 1B and T1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82 // *Euphytica.* 1998. V. 103. P. 195–202.
- Wardlaw I.F., Dawson I.A., Munibi P., Fewster R. The tolerance of wheat to high-temperatures during reproductive growth. 1. Survey procedures and general response patterns // *Aust. J. Agric. Res.* 1989. V. 40. P. 1–13.
- Watts S.M., Dodson C.D., Reichman O.J. The Roots of Defense: Plant resistance and tolerance to belowground herbivory // *PLoS ONE.* 2011. V. 6. No. 4. e18463. doi:10.1371/journal.pone.0018463.
- Wojciechowski T., Gooding M.J., Ramsay L., Gregory P.J. The effects of dwarfing genes on seedling root growth of wheat // *J. Exp. Bot.* 2009. V. 60. P. 2565–2573.
- Yoshida T., Nishida H., Zhu J. *et al.* Vrn-D4 is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2010. V. 120. P. 543–552.
- Zhang L.Y., Liu D.C., Guo X.L. *et al.* Genomic distribution of quantitative trait loci for yield and yield-related traits in common wheat // *J. Integr. Plant Biol.* 2010. V. 52. P. 996–1007.

GENETIC COMPLEXITY AND CONTEXT SPECIFICITY OF TRAITS IMPROVING WHEAT YIELD UNDER DROUGHT CONDITIONS

V.A. Krupnov

Agricultural Research Institute for South-East Regions, Saratov, Russia,
e-mail: raiser_saratov@mail.ru

Summary

Under drought conditions, water shortage of varying duration and intensity is often combined with heat and other stresses, and years with favorable moisture are occasional. In these contrasting conditions, the key role in grain yield is played by growth habit, growing period, and technology. For example, in the late twentieth century temperate winters in the Volga region of Russia and improved technology allowed winter wheat to supplant spring wheat almost everywhere in the region. Identification and labeling of QTL has opened up new opportunities for identifying genetic differences between genotypes for each trait underlying traditional breeding, obtaining more information on parents to choose a pair of crosses, and performing selection. However, the effect of QTL, typically depends mainly on the genetic background (pleiotropy, epistasis, and use of alien genes), environment (time and intensity of drought, growth technology) and interaction between alleles and the environment. These factors demand that in each breeding cycle each new recombinant genotype be subjected to genetic identification together with accurate phenotyping. With resource-limited funding of breeding, the greatest benefit from the use of DNA technology can only be expected when working on populations, derived from crosses between of elite varieties and promising lines, and when traits cannot be improved solely by traditional phenotyping, not supplemented by genotyping.

Keywords: wheat, molecular breeding, molecular markers, quantitative trait loci (QTL), mapping, phenology, harvest index, phenotyping, advanced lines.