

ТРАНСГРЕССИВНАЯ СЕЛЕКЦИЯ: МЕТОДОЛОГИЯ УСКОРЕННОГО ПОЛУЧЕНИЯ НОВЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ С ПРОГНОЗИРУЕМЫМ КОМПЛЕКСОМ ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

А.А. Кочетов, кандидат биологических наук,
Г.В. Мирская, кандидат биологических наук,
Н.Г. Синявина, кандидат биологических наук, **К.В. Егорова**, аспирант

*Агрофизический научно-исследовательский институт,
195220, Санкт-Петербург, Гражданский проспект, 14
E-mail: kochetoval@yandex.ru*

Трансгрессивная селекция – одно из наиболее перспективных направлений развития современной сельскохозяйственной науки. Феномен трансгрессии, несмотря на его широкое распространение, изучен недостаточно, что препятствует эффективному использованию его в селекционном процессе. При прогнозируемом получении трансгрессий возможно ускоренное создание новых сортов с заданным комплексом хозяйственно ценных признаков, адаптированных к различным условиям выращивания и технологиям производства. Цель исследований – разработка и апробирование методологии, повышающей эффективность трансгрессивной селекции. Ключевой аспект методологии – изучение биоразнообразия селективируемой культуры в регулируемой агроэкосистеме при специально создаваемых режимах выращивания, позволяющих оценить потенциальные возможности генотипа и подобрать родительские пары для гарантированного получения трансгрессий с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков. Применение разработанной методологии позволило за 5...7 лет создать ультраскороспелые линии яровой мягкой пшеницы; высокоустойчивые к действию светотемпературных стрессоров Северо-Западного региона России линии дайкона и сорт Петербургский, а также предназначенные для светокультуры высокопродуктивные образцы и сорт редиса Петербургский фиолетовый. Предлагаемый подход способствует значительному уменьшению объема прорабатываемого материала и сокращает сроки создания новых сортов различных культур.

TRANSGRESSIVE BREEDING: A METHODOLOGY FOR ACCELERATED CREATING OF NEW FORMS OF PLANTS WITH A PREDICTABLE COMPLEX OF ECONOMICALLY VALUABLE TRAITS

Kochetov A.A., Mirskaya G.V., Sinyavina N.G., Egorova K.V.

*Agrophysical Research Institute
195220, St. Petersburg, Grazhdanskiy prosp., 14
E-mail: kochetoval@yandex.ru*

Transgressive breeding is one of the most promising trends of development of modern agricultural science. The phenomenon of transgression, despite its widespread distribution, has not been sufficiently studied, which prevents its effective use in the breeding process. With the predicted getting of transgressions, it is possible to accelerate the creation of new accessions of plants with a given complex of economically valuable traits adapted to different growing conditions and technologies. The purpose of this article is to present the author's view of the essence of the phenomenon of transgression and its role in breeding, as well as the methodology of accelerated breeding, developed and tested at the Agrophysical Research Institute, based on the use of this phenomenon. The key aspect of the methodology is the study of the biodiversity of the selected crop in a regulated agroecosystem with specially created growing modes that allow assessing the potential of the genotype and selecting parent pairs for guaranteed obtaining transgressions with a predicted complex of economically valuable traits. Application of the developed methodology made it possible to breed ultra-early ripening lines of spring soft wheat in 5-7 years as well as highly resistant to the action of light-temperature stressors of the North-West region of Russia daikon lines and daikon Petersburgsky variety. Besides that, highly productive lines and the Petersburg violet small radish variety for intensive light culture were created. It is shown that this approach contributes to a significant reduction in the volume of the material being worked out and reduces the time required for the creation of new cultivars of different crops.

Ключевые слова: трансгрессивная селекция, светокультура, селекционно-ценные признаки, пшеница (*Triticum aestivum* L.), дайкон, редис (*Raphanus sativus* L.)

Key words: transgressive breeding, light culture, breeding-valuable traits, wheat (*Triticum aestivum* L.), daikon, small radish (*Raphanus sativus* L.)

В современном мире, столкнувшись со значительным ростом населения, возрастающей техногенной нагрузкой на окружающую среду и глобальным изменением климата, необходима смена парадигмы стратегии развития сельскохозяйственного производства. Одним из базовых элементов новой стратегии, ориентированной на биологизацию и экологизацию интенсификационных процессов, должна стать адаптивная селекция, предусматривающая усиление генетического контроля за устойчивостью растений к абиотическим стрессорам и эффективностью использования благоприятных факторов внешней среды. Приоритетной задачей современной селекции становится создание высокопродук-

тивных, специфично адаптированных сортов, дающих стабильно высокий урожай благодаря эффективному использованию питательных веществ и почвенной влаги, устойчивых к действию стрессовых факторов среды, характерных для регионов выращивания, резистентных к возбудителям различных заболеваний. Немаловажным требованием к новым сортам должны также стать их питательная ценность и биохимический состав, обеспечивающие полноценное здоровое питание населения. Все это диктует необходимость кардинального обновления и расширения ассортимента существующих сортов в короткие сроки. С такими задачами селекция, ориентированная на использование традиционных подходов и

методов, успешно справиться не может. Наиболее актуальными требованиями к селекции на современном этапе становятся повышение эффективности, уменьшение объемов работ, ускорение селекционного процесса, а также создание новых сортов с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков. Необходима разработка принципиально новых подходов и методов, обеспечивающих возможность реализации этих задач. Перспективными направлениями современной селекции выступают геномный отбор и редактирование генома [1]. Однако традиционные подходы, включающие трансгрессивную селекцию, имеют ряд преимуществ, которые могут по-новому раскрыться при дополнении их современными методами.

Одним из наиболее перспективных направлений, решающих большинство существующих задач, может стать развитие трансгрессивной селекции, ориентированной на целенаправленное получение трансгрессий по хозяйственно ценным признакам. В современной биологии под термином «трансгрессия» понимается образование при гибридизации наследственно закрепленных генотипов, превышающих амплитуды изменчивости обоих родителей по изучаемому признаку. В определении, приведенном в современном словаре Глазко В.И., Глазко Г.В. [2], повторяющем понятие, сформулированное в более ранней публикации (Картель Н.А. и др., 1999), трансгрессия – это «эффект суммирующего действия полимерных генов, выражающийся в устойчивом увеличении (положительная Т.) или уменьшении (отрицательная Т.) значения (величины) какого-либо полимерно наследуемого признака у отдельных особей F_2 , по сравнению с крайними (+ или –) значениями этого признака у родительских форм». В определении, данном Р. Ригером и А. Михаэлисом [3], указывалось также, что трансгрессия должна превышать спектр изменчивости не только родительских форм, но и F_1 . Ценность феномена трансгрессии для селекции очевидна. Еще в 1935 г. Н. И. Вавилов писал: «Серьезным дефектом в развитии генетической теории селекции является самоотстранение генетики от изучения сложных хозяйственных признаков. Трансгрессии, типы трансгрессий, их механизмы – это первоочередная задача, учитывая всю значимость трансгрессий» [4]. Однако практическое использование трансгрессий далеко не соответствует их биологической и хозяйственной важности. Сложившаяся ситуация связана со сложностью прогнозирования трансгрессий из-за недостаточной изученности генетических механизмов, обуславливающих трансгрессивное расщепление, различного понимания аспектов феномена трансгрессии, а также терминологической неопределенности.

Согласно современной концепции образования трансгрессий, они возникают в результате взаимодействия у гибридных особей родительских генов, которые образуют полиген и определяют селективируемый признак. Принято считать, что вероятность выявления и целенаправленного подбора в одном генотипе значительного числа генов (компонентов полигена), находящихся в разных участках генома и обеспечивающих образование трансгрессий вследствие аддитивного взаимодействия, очень низка. В общепринятых определениях трансгрессии отсутствует один из возможных механизмов ее образования, который отмечал Г. Нильсон Эле (1909, 1911) – комплементария двух разных систем генов. Об этом механизме образования трансгрессий, как об основном, сообщают Л.Н. Риезеберг с соавторами [5]. Они отмечают, что согласно результатам большин-

ства исследований, посвященных картированию локусов количественных признаков, в которых наблюдали трансгрессивное расщепление, основной причиной образования трансгрессий выступает действие комплементарных генов. В качестве примера авторы ссылаются на работу L.M. Mansur et al. (1993), проанализировавших гибридное потомство от скрещивания двух фенотипически сходных сортов сои. Трансгрессивную сегрегацию благодаря комплементарным аллелям в этих опытах отмечали для всех 15 изученных признаков.

Современные представления о механизмах образования трансгрессий обсуждаются в статье de los Reyes B.G. [1]. Они включают в себя классическое объяснение образования трансгрессивных фенотипов через omnigenную теорию количественных признаков, дополненную современными парадигмами эпигенетики. Автор считает, что для феномена трансгрессивной сегрегации характерна физиологическая реконфигурация родительских геномов у гибридного потомства посредством перенастройки геномной сети, включающей в себя сложные молекулярные синергии, контролируемые как на генетическом, так и на эпигенетическом уровнях. Одним из возможных механизмов появления трансгрессивных фенотипов, по его мнению, выступает изменение областей метилирования ДНК, которое происходит при геномном шоке, вследствие рекомбинации сильно различающихся между собой родительских геномов, что влечет изменения в метаболическом профиле у гибридных растений. В результате у отдельных особей отмечается появление новых, отличных от родительских, продуктов – белков, регуляторных факторов и др., что может приводить к возникновению трансгрессий. Автор предлагает пересмотреть стратегию селекции в направлении максимального использования генетического разнообразия культур для создания новых геномных и эпигеномных комбинаций, путем взаимодействия современной геномной биологии с классическими подходами к созданию рекомбинантов.

По сравнению с традиционными представлениями, сводящими механизмы образования трансгрессий к аддитивным взаимодействиям, современные исследователи рассматривают разные типы взаимодействий между родительскими геномами при рекомбинациях, что способствует развитию трансгрессивной селекции. Важным обстоятельством, позволяющим эффективно использовать феномен трансгрессии в селекционном процессе, выступает гомозиготность трансгрессивных генотипов по селективируемым признакам, о которой в определениях говорится косвенно, как об устойчивом увеличении или уменьшении признака у некоторых особей второго поколения, по сравнению с родителями. Л.Н. Риезеберг с соавторами [5] считают трансгрессию проявлением фенотипической изменчивости, и степень гомозиготности трансгрессивных форм не обсуждают. De los Reyes B.G. [1] отмечает, что в отличие от гетерозиса, трансгрессивные фенотипы, встречающиеся среди рекомбинантных форм, стабильны в транс-поколении (то есть гомозиготны). Вероятность появления генотипов, гомозиготных по селекционно значимым количественным признакам, детерминирующимся значительным числом генов, во втором поколении обычно крайне невысокая. Некоторые исследователи считают, что выявление истинных трансгрессий следует проводить не во втором, а в последующих поколениях гибридов: «...отбор трансгрессивных форм из второго поколения может быть случайным... Более целесообразно его осуществлять, начиная с третьего поколения, по скороспелости, морфологиче-

ским признакам, качественным показателям, а по продуктивности – с четвертого» [6]. А.А. Трушко и С.П. Халецкий [7] отмечают: «Общезвестно, что большинство отбираемых в F_2 так называемых трансгрессий является гетерозиготами или положительными модификациями. Поэтому вопрос времени проведения отбора ценных трансгрессивных форм в гибридных популяциях остается дискуссионным. Ряд авторов считает, что отбор положительных трансгрессий из второго поколения носит случайный характер и его целесообразно проводить, начиная с третьего поколения».

Значительная часть исследователей относит к трансгрессивным все особи гибридной популяции, фенотипически превосходящие родительские формы по селективируемому признаку, включая как гомо-, так и гетерозиготные генотипы. Высокую частоту появления трансгрессий, отмечаемую во втором поколении гибридов в ряде исследований, объясняют как раз этим обстоятельством, а также учетом как положительных, так и отрицательных трансгрессий. Сообщение Л.Н. Rieseberg с соавторами о том, что фактически в 155 из 171 проанализированных ими исследований (91 %) описывается по крайней мере один трансгрессивный признак, а 44 % из 1229 исследованных признаков были трансгрессивными [5], вероятно, соответствует действительности, если относить к трансгрессиям особи, которые отобраны по фенотипу без учета их гомозиготности. О большом проценте выявления трансгрессий во втором гибридном поколении сообщают многие авторы. Так, при селекции овса по признаку «масса зерна с растения» установлено «60 % гибридных комбинаций от общего числа с отрицательной и невысокой положительной степенью трансгрессии» [7]. В другой работе частота появления положительных трансгрессий по числу зерен с растения у мягкой пшеницы варьировала от 51 до 55 % [8]. N. Putri с соавторами отмечали трансгрессивное расщепление (по массе зерна с растения у мягкой пшеницы) в обоих направлениях у более чем 50 % гибридных популяций [9]. Наш опыт работы с редисом и дайконом показал, что при селекции по сложным количественным признакам (масса корнеплода, устойчивость к стрессорам) число трансгрессивных форм (по фенотипу) часто превышало 50 %. В потомстве большинства выделенных форм отмечали расщепление по селективируемому признаку при самоопылении до 4...5 поколения.

Выделение гомозиготных трансгрессивных форм среди других, превышающих родительские по фенотипическим признакам, особенно важно для сокращения сроков получения стабильных линий при селекции. Несомненно, превышение по фенотипу у части негомозиготных трансгрессивных форм над родительскими по селективируемому признаку возникает вследствие сверхдоминирования и кодоминирования, а также взаимодействия генотип-среда. Л.Н. Rieseberg с соавторами на основании анализа данных различных исследований сообщают, что количественные генетические исследования гибридных популяций неизменно указывают на действие комплементарных генов как на первичную причину трансгрессий, хотя сверхдоминирование и эпистаз также вносят свой вклад [5]. Таким образом, фенотипически выраженная положительная трансгрессия у гибридов второго или последующих поколений по селективируемому признаку может обеспечиваться как межallelльным, так и межгенным взаимодействием. В образовании трансгрессий могут быть задействованы механизмы, аналогичные тем, что отмечены при проявлении гетерозиса. По мнению С. Хаблака, «в связи с

тем, что в механизме проявления гетерозиса наблюдаются все формы межгенного неallelльного и аллельного взаимодействия генов, природу этого явления до сих пор было трудно объяснить» [10]. То же можно констатировать и в отношении трансгрессии. Скорее всего, механизмы гетерозиса и положительной трансгрессии во многом сходны, а их вклад в наблюдаемый эффект трудно оценить и разделить. В то время, как при гетерозисе эффект гетерозиготности гибридов первого поколения уменьшается в последующих поколениях, ослабляя его последствия, при формировании трансгрессий аддитивное и комплементарное взаимодействие генов выходит на первый план, стабилизируется и не исчезает в потомстве.

Важным аспектом в понимании феномена трансгрессии выступает ее экологическая зависимость. Эколого-генетический подход к изучению трансгрессий предусматривает приоритетное внимание к исследованию механизмов взаимодействия генотип-среда, методов прогнозирования и управления ими. Как отмечает академик РАН В.А. Драгавцев, гипотеза формирования трансгрессий, основанная на геноцентрической парадигме наследования, «опровергается фактами, когда сорт-трансгрессия в зоне районирования дает максимальный урожай, а при переносе в другую зону уходит на 5-е и даже 10-е место по урожаю среди других сортов, то есть трансгрессии оказались экологически зависимыми» [11].

Теоретической базой эколого-генетического подхода к селекции растений, аккумулирующей основной спектр накопленных знаний о природе количественных признаков и механизмах взаимодействия генотип-среда, служит созданная академиком В.А. Драгавцевым с соавторами теория эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП) [12]. Согласно ее положениям, при смене лимитирующих факторов внешней среды меняется спектр и число генов, определяющих уровень и генетическую дисперсию количественного признака. Важным аспектом также выступает то, что компоненты сложного признака складываются в разные фазы онтогенеза и мультипликативно образуют результирующий признак. Поэтому при изучении сложного признака необходимо учитывать условия формирования его компонентов. Следствием теории эколого-генетической организации количественных признаков служат представления о модульной организации сложного количественного признака и наличии у растений семи генетико-физиологических систем, управляя которыми селекционеры могут осуществлять повышение продуктивности и урожайности, ориентируясь на эти системы необходимо вести селекцию в целом и трансгрессивную селекцию в частности.

На наш взгляд, с учетом современных представлений о механизмах образования трансгрессий, ее определение должно быть следующим: «Трансгрессия – это устойчивое, наследственно закрепленное увеличение (положительная Т.) или уменьшение (отрицательная Т.) значения (величины) какого-либо признака у отдельных особей F_2 или последующих поколений по сравнению с крайними (+ или –) значениями этого признака у родительских форм, формирующееся благодаря всем типам межallelльного и межгенного взаимодействия, а также взаимодействия генотип-среда (эпигенетический эффект)».

Существует значительное число публикаций, посвященных получению трансгрессий: по устойчивости к засолению у риса [1], созданию соле- и засухоустойчи-

вых трансгрессивных генотипов у подсолнечника [13], у мягкой пшеницы по длине колоса и числу зерен в колосе [8], у пшеницы по высоте растений и числу стеблей [14], по показателям хлебопекарных свойств (общая стекловидность, содержание белка, седиментация и ряд других параметров) у озимой пшеницы [15], по содержанию белка у озимой мягкой пшеницы [16], по морозостойкости и продуктивности пшеницы [17], по способности мягкой пшеницы накапливать в зерне Zn и Fe [18]. Показана возможность использования маркер-опосредованного отбора для селекции (в том числе трансгрессивной) картофеля на устойчивость к болезням и вредителям [19].

Цель исследований – разработка и апробирование методологии, повышающей эффективность трансгрессивной селекции.

Для ее достижения необходимо решить две наиболее важные задачи:

разработать эффективные методы изучения и оценки биоразнообразия селективируемой культуры и, на их основе, принципы подбора родительских пар, обеспечивающие максимальное проявление трансгрессивного эффекта по селективируемым признакам у гибридного потомства в конкретных условиях выращивания;

разработать экспресс-методы выявления «истинных» трансгрессий (гомозиготных по селективируемым признакам) в гибридном потомстве.

Это позволит целенаправленно получать формы с прогнозируемым комплексом селективируемых признаков, значительно уменьшить число прорабатываемых комбинаций скрещивания и число генераций, необходимых для формирования стабильных линий. Возможность решения поставленных задач существует как на молекулярном (анализ генома), так и на организменном (оценка и подбор по фенотипу) уровне.

Методика. В результате многолетних исследований феномена трансгрессии у разных культур и опыта использования регулируемой агроэкологической системы (РАЭС) в селекционном процессе была разработана и апробирована оригинальная методология ускоренной селекции [20]. Основоположником этих работ в АФИ была Г.А. Макарова, пионерские работы которой по селекции редиса и яровой мягкой пшеницы заложили основу методологии получения новых трансгрессивных форм растений с прогнозируемым комплексом селекционных ценных признаков [21, 22]. Разработку и совершенствование методологии в дальнейшем проводили путем генетико-селекционных исследований в регулируемой агроэкологической системе яровой мягкой и твердой пшеницы, редьки, дайкона и редиса.

Среди основных особенностей методологии ускоренной трансгрессивной селекции новых линий и сортов растений с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков и высокой степенью адаптации к агроэкологическим условиям их возделывания при использовании регулируемой агроэкологической системы можно выделить следующие:

учет эколого-генетической организации количественных признаков;

учет модульной структуры селективируемых признаков, представленной комплексом результирующего признака и формирующих его компонентов;

учет независимости наследуемости компонентов селективируемых признаков;

использование режимов выращивания в РАЭС, обеспечивающих уменьшение модификационной и повышение четкости проявления генотипической изменчивости, а также режимов, ускоряющих развитие растений;

оценка степени выраженности компонентов селективируемых признаков при моделировании в РАЭС основных лимитирующих факторов среды, действующих в регионе селекции;

подбор родительских пар по принципу благоприятного взаимодополнения разных компонентов селективируемых признаков, детерминируемых генами или блоками генов, обеспечивающих получение трансгрессий благодаря комплементарным взаимодействиям;

проведение в регулируемых условиях скрещиваний и изучение гибридов F_1 и F_2 , в сравнении с родительскими формами, с целью получения и выявления трансгрессивных генотипов с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков;

сравнение селективируемых признаков у гетерозисных генотипов первого и трансгрессивных генотипов второго поколения с родительскими генотипами посредством модифицированного гибридологического анализа;

получение стабильных по исследуемым признакам линий из отобранных трансгрессивных образцов путем инбридинга и стабилизирующего отбора с использованием режимов выращивания, ускоряющих генеративное развитие.

При работе по созданию ультраскороспелых линий яровой мягкой пшеницы было изучено 14 образцов из коллекции ФИЦ ВИР им. Н. И. Вавилова. Выращивание и оценку образцов, а также гибридов первого и последующих поколений проводили в РАЭС на биополигоне АФИ в вегетационно-облучательных установках, оснащенных лампами ДНАТ-400, при облученности 50 ± 5 Вт/м² ФАР. Режимы выращивания исходных образцов яровой мягкой пшеницы включали четыре варианта: 12- и 20-часовое ежесуточное освещение, без яровизации и с предварительной яровизацией наклонувшихся проростков. Гибридные растения культивировали в условиях 12-часового фотопериода без предварительной яровизации. Этот режим использовали для обеспечения наиболее четкого фенотипического проявления различий исследуемого материала по генотипам систем *Vrn* и *Ppd*, ответственных за реакцию на яровизирующие температуры и фотопериод, контролирующие длительность онтогенеза. Температурный режим поддерживали на уровне 22...26 °С днем и 18...20 °С ночью. Растения выращивали в вегетационных сосудах объемом 2 л. В качестве корнеобитаемой среды использовали субстрат на основе верхнего торфа низкой степени разложения с минеральными добавками. Полив осуществляли водой, подкормку – раствором Кнопа 2 раза в неделю. Повторность для каждого сорта и линии – 25-кратная, для гибридов F_1 – 15-кратная. В F_2 высевали потомство 1...3 растений первого поколения в количестве 100...110 зерновок. Индивидуально для каждого растения фиксировали сроки начала кущения, выхода в трубку, колосения и созревания, проводили изучение элементов продуктивности главного колоса (длина колоса, число колосков, число и масса зерен) и растения (высота стебля, число колосьев, число и масса зерен).

Японская редька (дайкон) служила одним из важных объектов проводимой селекционной работы для создания линий и сортов, реализующих потенциал продуктивности культуры в климатических условиях Ленинградской области [23]. Для достижения такой цели было необходимо объединить в генотипе высокую устойчивость к длинному дню и пониженным температурам, а также обеспечить формирование товарных корнеплодов при майской посадке в открытый грунт. В ходе работы в условиях РАЭС выявляли формы восточных редек, наиболее устойчивые к действию каждого из стрессоров,

вызывающих преждевременное стебление, подбирали родительские пары по принципу взаимодополнения по компонентам устойчивости, в потомстве которых были получены трансгрессивные формы с комплексной устойчивостью. Особенность наших экспериментов состояла в том, что существовала необходимость совмещения трансгрессии по размерам и массе корнеплода с трансгрессией по устойчивости к действию соответствующих стрессоров, провоцирующих преждевременное цветение. Для этого в РАЭС изучали реакцию на длинный день и пониженную температуру более чем 40 сортов восточных редек (дайкон и лоба) из коллекции ФИЦ ВИР им. Н. И. Вавилова. В качестве источников света использовали лампы ДНаТ-400, облученность составляла 60...70 Вт/м² ФАР. При изучении воздействия низкой температуры проклюнувшиеся семена выдерживали в холодильнике при температуре 0...5 °С в течение 14 дней, затем высевали в субстрат (торф с керамзитом 1:1 по объему) и выращивали до начала стебления при коротком 12-часовом фотопериоде. Для определения влияния длинного дня сухие семена высевали в тот же субстрат и выращивали при 18-часовом фотопериоде до начала стебления. Температуру в помещении поддерживали на уровне 22...26 °С днем и 18...20 °С ночью. Полив осуществляли водой, подкормку – раствором Кнопа 2 раза в неделю. При создании гибридов F₁ родительские пары подбирали таким образом, чтобы длиннокорнеплодная форма обладала устойчивостью к одному из неблагоприятных факторов среды, а круглокорнеплодная – к другому. Выявление трансгрессивных форм в F₂ и сравнение их с родительскими сортами и гибридами F₁ проводили в открытом грунте в Ленинградской области при майском посеве на фоне обычно действующих в регионе стрессоров. Повторность для каждого сорта и линии – 12-кратная, для гибридов F₁ – 6-кратная. При выращивании гибридов второго поколения изучали 150...200 образцов в каждом варианте скрещивания. Учитывали сроки начала цветения, надземную массу и массу корнеплода, число листьев в розетке, размеры и число долей у развитого листа, диаметр и длину корнеплода, его окраску и форму.

При селекции редиса исследовали особенности продукционного процесса и проявления хозяйственно ценных признаков более чем 30 сортов из коллекции ФИЦ ВИР им. Н.И. Вавилова, а также российских селекционно-семеноводческих фирм в условиях интенсивной светокультуры. Растения культивировали при 12-часовом фотопериоде в вегетационно-облучательной ярусной установке, оборудованной лампами ДНаЗ-400 при облученности 60...70 Вт/м² ФАР. Температуру поддерживали на уровне 22...26 °С днем и 18...20 °С ночью. Субстратом служил верховой торф с минеральными добавками, толщина корнеобитаемого слоя составляла 4...5 см, плотность посева – 100...200 растений на 1 м². Полив и подкормку проводили по схеме, аналогичной дайкону. Повторность для каждого сорта и линии – 40-кратная, для гибридов F₁ – 20-кратная, в F₂ высевали 150...200 растений, в F₃ – 40...60 растений. Для получения семян маточные корнеплоды после 2-недельного воздействия низкой температуры (0...5 °С) высаживали в сосуды объемом 2 л (торф с минеральными добавками), выращивая их при 16-часовом фотопериоде. Учитывали высоту и диаметр розетки, массу растения и корнеплода, число и размеры листьев, длину и диаметр корнеплода, степень опушенности листа, устойчивость к стеблению.

Обработку данных проводили методами матема-

тической статистики с использованием программного обеспечения MS Excel 2016.

Результаты и обсуждение. Основным подходом к получению трансгрессий традиционно выступает скрещивание географически и генетически отдаленных форм. Однако в большинстве работ отсутствует обсуждение механизмов образования трансгрессий и методов их целенаправленного получения.

Наши представления о работе с феноменом трансгрессии заключаются, с одной стороны, в понимании необходимости изучения наличия и локализации генов или коадаптированных блоков генов, детерминирующих селективируемые признаки и их компоненты, с применением современных молекулярно-генетических методов в имеющейся коллекции сортов, с другой – в понимании невозможности прогнозирования реализации этих генов на уровне фенотипа без изучения влияния на них конкретных факторов среды. Один из основных принципов нашего подхода – гармонизация взаимодействия генотип-среда для получения и максимальной выраженности трансгрессий. Сложность межгенных взаимодействий и взаимодействий генотип-среда заставляет выдвигать на первое место изучение не молекулярно-генетической структуры объектов селекции, а фенотипических различий у имеющихся образцов в контролируемых условиях выращивания. Работа на уровне фенотипа, подбор родительских пар с учетом взаимодополнения по компонентам сложного признака, фактически подразумевает использование не аддитивных эффектов полигенов, а комплиментарных взаимодействий между генами или блоками генов, детерминирующими как хозяйственно ценные признаки, так и их компоненты.

Предлагаемый подход связан с прогнозируемым получением трансгрессий по селективируемым признакам (компонентам продуктивности и устойчивости) путем целенаправленного подбора родительских пар, исходя из результатов проведенного в условиях регулируемой агроэкосистемы изучения биоразнообразия культуры. Причем оценку первичного селекционного материала и выявление источников хозяйственно ценных признаков возможно проводить, моделируя стрессовые воздействия или комплекс факторов среды, типичных для зоны селекции. Использование регулируемой агроэкосистемы позволяет более четко оценивать реакцию генотипа на действие различных факторов среды и их комбинаций, значительно снижая влияние экологических шумов, неизбежно возникающих при проведении селекции в открытом грунте. Наиболее важной характеристикой при оценке первичного селекционного материала, помимо общей продуктивности, служит степень выраженности компонентов селективируемых признаков. Полученные данные служат основой для подбора родительских пар и прогноза возможных трансгрессий, а также эталонами для идентификации в расщепляющихся гибридных популяциях трансгрессивных генотипов. Применяемый метод подбора родительских пар (взаимодополнение по разным независимо наследуемым компонентам селективируемых признаков) позволяет на порядок повысить эффективность селекции, по сравнению с традиционными методами, путем сокращения числа прорабатываемых гибридных комбинаций и уменьшения числа растений в изучаемых гибридных популяциях при более четкой идентификации трансгрессий по фенотипу в регулируемой агроэкосистеме. Все эти элементы разработанной методологии ускоренной трансгрессивной селекции могут быть наглядно продемонстрированы на примере наших работ по селекции различных культур.

Реализация разработанной методологии трансгрессивной селекции при создании ультраскороспелых линий яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). В работе с мягкой пшеницей главной задачей исследований было изучение в РАЭС механизмов, определяющих скороспелость и обеспечивающих получение ультраскороспелых трансгрессивных форм. В ее основу была положена концепция независимого наследования длительности периодов онтогенеза пшеницы «всходы – выход в трубку», «выход в трубку – колошение» [20, 22]. Эта концепция открывает возможности для целенаправленного создания трансгрессивных по сроку колошения генотипов с использованием взаимодополняющего подбора компонентов родительских форм (длительность периодов), определяющих степень проявления селективируемого признака.

Продолжительность вегетационного периода яровой мягкой пшеницы выступает важным фактором, определяющим адаптацию растений к различным условиям окружающей среды и, в конечном счете, их продуктивность [24]. До фазы выхода в трубку пшеница находится в вегетативном периоде развития, от начала колошения до конца цветения – в генеративном, от первой стадии созревания до полной спелости – в репродуктивном периоде. Различные фазы определяют формирование определенных количественных показателей продуктивности. Увеличение длительности периода всходы – кущение сопровождается наращиванием вегетативной массы. Многие авторы отмечают, что продолжительность фазы выход в трубку – колошение (IV...VII этапы органогенеза) важна, поскольку в этот период формируются фертильные цветки, определяющие будущее число зерен в колосе [25]. Во время периода колошение – созревание (IX...XII этапы органогенеза) происходят налив и увеличение массы зерна [26].

Эффективную адаптацию пшеницы в процессе онтогенеза к разным условиям среды обеспечивают генетические системы, контролирующие реакцию растений на яровизирующие температуры (гены *Vrn-vernalisation*) и фотопериод (гены *Ppd-photoperiod response*) [27, 28, 29].

Следует отметить, что основное количество работ по генетике вегетационного периода у пшеницы связано с изучением продолжительности периода от всходов до колошения. В литературе имеются немногочисленные исследования по изучению длительности отдельных фаз развития этой культуры. Выявлены различия по времени наступления и скорости прохождения отдельных этапов органогенеза у различающихся по локусам *Vrn* и *Ppd* генотипов [30, 31, 32]. Установлено, что действие генов *Ppd* длится с середины IV до конца VI этапов органогенеза и оказывает влияние на скорость роста и развития апекса побега [32, 33, 34]. Показано, что различия в проявлении локусов *Vrn A1*, *Vrn B1* и *Vrn D1* связаны с разной скоростью прохождения II и III этапов (кущение–выход в трубку). Отмечено, что период «кущение–выход в трубку» выступает критическим и определяет продолжительность всего вегетационного периода от всходов до колошения и созревания растений [35, 36, 37]. Адаптивность пшеницы к широкому диапазону условий выращивания во многом определяет взаимодействие систем генов *Vrn* и *Ppd*, представленных разной долей доминантных и рецессивных аллелей. Регуляция времени цветения и созревания позволяет растениям избегать стрессовых климатических условий [28].

Ключевую роль при получении ультраскороспелых форм мягкой пшеницы сыграло проведение исследований в регулируемой агроэкосистеме, обеспечивающее возможность создания анализирующих фонов, способ-

ствующих четкости фенотипического проявления генетических систем *Vrn* и *Ppd*. Благоприятным фоном для оценки их вкладов в фенотипы компонентных (продолжительность отдельных периодов онтогенеза) и результирующего (срок колошения) признаков выступал короткодневный 12-часовой режим освещения без предварительной яровизации, при выращивании на котором фенотипическая дисперсия по признакам длительности периодов онтогенеза выражена очень отчетливо (рис. 1). Это иллюстрирует преимущество РАЭС, по сравнению с природными условиями, состоящее в возможности создания режимов выращивания, обеспечивающих снижение модификационной изменчивости и более четкое выявление генотипической изменчивости.

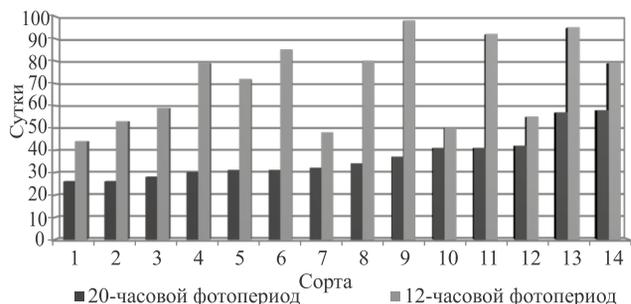


Рис. 1. Длительность периода от всходов до колошения у сортов яровой мягкой пшеницы при 12- и 20-часовом фотопериодах: 1 – СКФ 2; 2 – Gecora 70; 3 – Santa Elena; 4 – Белорусская 80; 5 – Triple Dirk D; 6 – Ленинградка; 7 – Родина; 8 – Triple Dirk E; 9 – Московская 35; 10 – АФИ-М-1; 11 – Ленинградская ранняя; 12 – Sonora 64; 13 – Triple Dirk B; 14 – Asakaze komugi.

В отличие от широко распространенного способа оценки особенностей генетических систем *Vrn* и *Ppd*, период всходы – колошение был рассмотрен не как единый этап онтогенеза, а как два подэтапа: «всходы – выход в трубку», «выход в трубку – колошение». Прогноз количественных характеристик трансгрессий по признаку срок колошения пшеницы осуществляли по формуле, изложенной в методике [20].

Данные, полученные при оценке срока колошения по его компонентной структуре в наборе сортов яровой мягкой пшеницы на провокационном фоне (короткий день), позволили выявить ряд комбинаций скрещивания, перспективных для получения трансгрессий по скороспелости пшеницы (рис. 2).

Подбор комбинаций скрещивания проводили по принципу благоприятного взаимодополнения компонентов селективируемого признака (продолжительность периода всходы – выход в трубку, а второй сорт – коротким периодом выход в трубку – колошение). В анализируемой выборке сортов наиболее перспективными оказались комбинации скрещивания Asakaze komugi × Ленинградская ранняя, Asakaze komugi × Sonora 64. У гибридов F₂ в этих комбинациях скрещивания, согласно сделанному прогнозу, отмечалось трансгрессивное расщепление по сроку колошения. В ходе дальнейшей работы из выделенных трансгрессивных гибридных форм F₂ путем стабилизирующего отбора на провокационном фоне, был получен ряд константных ультраскороспелых линий АФИ 39, АФИ 91, АФИ 68, АФИ 177, опережающих по сроку колошения и родительские скороспелые сорта, и

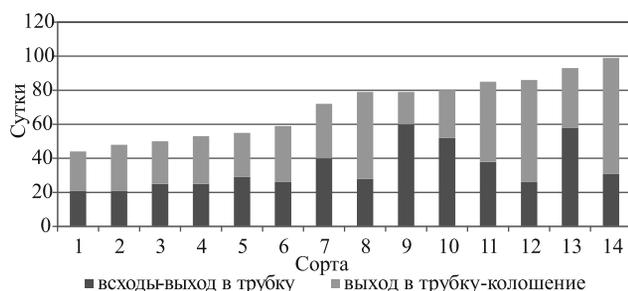


Рис. 2. Структура срока колошения по длительности составляющих его периодов онтогенеза сортов яровой мягкой пшеницы при 12-часовом фотопериоде: 1 – СКФ 2; 2 – Родина; 3 – АФИ-М-1; 4 – Gecora 70; 5 – Sonora 64; 6 – Santa Elena; 7 – Triple Dirk D; 8 – Белорусская 80; 9 – Asakaze komugi; 10 – Triple Dirk E; 11 – Ленинградка; 12 – Ленинградская ранняя; 13 – Triple Dirk B; 14 – Московская 35.

районированные сорта Ленинградка, Ленинградская 6, как при выращивании в регулируемых условиях, так и в условиях естественного фотопериода Северо-Западной зоны РФ [38, 39].

Предлагаемый подход не ограничен вариантом получения ультраскороспелых линий, а позволяет создавать формы с различными сроками колошения, в перспективе – адресно ориентированные сорта, адаптированные к конкретным условиям региона выращивания и современным агротехнологиям.

*Реализация методологии ускоренной трансгрессивной селекции при создании новых форм *Raphanus sativus* L.* Разработанная нами стратегия интродукции дайкона в Северо-Западный регион России была реализована при проведении большей части исследований в регулируемой агроэкосистеме. Особенно это касается изучения влияния светового дня и низких положительных температур на переход растений к цветению. Показано, что при 18-часовом фотопериоде значительная часть восточных редек (дайкон и лоба) не переходит к цветению и способна образовывать товарные корнеплоды, если к этому не добавляется действие пониженных температур и других стрессоров [23]. Это опровергает широко распространенное представление о высокой цветущности большинства сортов дайкона в условиях длинного дня, которая приводит к раннему стеблеванию и отсутствию товарных корнеплодов. Такой результат был получен благодаря моделированию действия в РАЭС только одного из факторов, провоцирующих преждевременное стебление, при поддержании других условий выращивания в зоне оптимума. Значительно меньшее количество образцов восточных редек оказалось слабо чувствительными к действию пониженных температур. При низкотемпературной индукции проклюнувшихся семян большинство исследованных сортов быстро переходило к стеблеванию и образовывало небольшие корнеплоды. В результате проведения комплексных исследований в РАЭС были отобраны сорта, наиболее устойчивые к действию каждого из имеющихся стрессоров в отдельности. Подбор родительских пар по принципу благоприятного взаимодополнения по компонентам устойчивости и продуктивности позволил получить в их гибридном потомстве высокопродуктивные трансгрессивные генотипы с комплексной устойчивостью.

Среди комбинаций скрещивания, подобранных на основании проведенных исследований, наиболее перспективными для получения трансгрессий и дальней-

шей селекции оказались комбинации лобы Красная мелкая с сортами дайкона Акицумари и Химани. При майской посадке в открытый грунт оба родительских сорта и гибриды F_1 зацвели очень рано, практически не образовав товарных корнеплодов, в то время как у гибридов в F_2 отмечали трансгрессивное расщепление как по сроку перехода к цветению, так и по массе корнеплода (рис. 3). В гибридном потомстве была выявлена высокая степень корреляции между сроком перехода растений к цветению и массой корнеплода ($r=0,76$).

Отсутствие гетерозиса в первом поколении в изученных комбинациях скрещивания было, вероятно, связано с эпистатическим действием генов, детерминирующих устойчивость (отсутствие рецессивных гомозигот), по отношению к генам, определяющим форму и массу корнеплода. В ходе дальнейшей работы из выделенных гибридных форм, обладающих значительной массой корнеплода и не зацветающих до конца сентября при весенней посадке в открытый грунт, путем стабилизирующего отбора на провокационном фоне и инбридинга были созданы стабильные высокопродуктивные линии дайкона, устойчивые к комплексу светотемпературных стрессоров. Масса корнеплода у отдельных экземпляров этих линий достигала к концу сентября 2...3 кг при сохранении сочной мякоти и отсутствии стеблевания. Стабилизированную по форме и цвету корнеплода, устойчивую к действующим в регионе стрессорам линию, выделенную в комбинации скрещивания дайкон Акицумари × лоба Красная мелкая, зарегистрировали как сорт дайкона Петербургский [40]. Другая линия в комбинации скрещивания дайкон Химани × лоба Красная мелкая не была зарегистрирована из-за сходства с дайконом Петербургский по устойчивости и продуктивности.

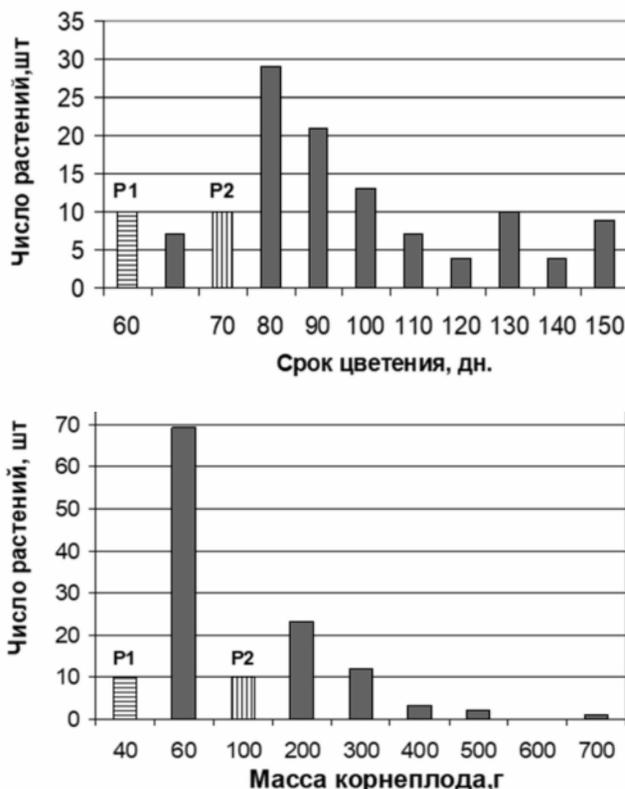


Рис. 3. Расщепление по сроку цветения и массе корнеплода у гибридных растений F_2 в комбинации скрещивания дайкон Химани (P_1) × лоба Красная мелкая (P_2).

Анализ результатов, полученных при селекции восточных редек, свидетельствуют о том, что их устойчивость к изучаемым неблагоприятным факторам (длинный день, низкие положительные температуры в начале вегетации) доминирует над устойчивостью; большие размеры корнеплода доминируют над меньшими; гены, контролирующие реакцию на факторы среды, эпистатичны по отношению к генам, обуславливающим размеры и массу корнеплода. Благодаря использованию разработанной методологии удалось за короткий срок (4...5 лет) создать линии дайкона, адаптированные к комплексу стрессоров, характерных для Северо-Западного региона России, ограничившись изучением небольшого числа комбинаций скрещивания и относительно небольших выборок гибридных популяций.

Еще один пример эффективности использования разработанной селекционной методологии – создание новых сортов редиса, адаптированных для выращивания в светокультуре. Потребность в таких сортах связана с широким распространением технологии сити-фарминга, позволяющей массово производить свежую овощную продукцию в мегаполисах, в сооружениях искусственного климата при искусственном освещении. При селекции сортов для светокультуры основными признаками выступают адаптация к искусственному освещению, малообъемным технологиям промышленного выращивания и повышенным температурам. В результате проведенных исследований было создано несколько новых трансгрессивных линий редиса, превышающих при выращивании в интенсивной светокультуре по темпам роста, товарности и массе корнеплода все изученные сорта. Одна из линий с корнеплодом фиолетового цвета была зарегистрирована в 2021 г. как сорт редиса Петербургский фиолетовый для светокультуры [41]. Он характеризуется комплексом хозяйственно ценных признаков: при урожайности 3,5...4,0 кг/м² за 25 суток вегетации устойчив к стеблеванию в условиях светокультуры, обладает компактной листовой розеткой и малоопушенным листом салатного типа (рис. 4).

Таким образом, разработанная методология ускоренной трансгрессивной селекции позволяет наиболее эффективно использовать феномен трансгрессии для получения новых форм различных культур с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков, что подтверждают результаты селекции пшеницы, дайкона и редиса. Целенаправленное использование методологических возможностей регулируемой агроэкологической системы значительно ускоряет селекционный процесс, сокращает объем прорабатываемого материала при прогнозируемом получении трансгрессий по селективируемым признакам. Моделирование действия стрессоров и различных сочетаний экологических условий выращивания в регулируемой агроэкологической системе дает возможность



Рис. 4. Сорт редиса Петербургский фиолетовый для светокультуры.

гарантированно создавать новые сорта различных культур, адаптированные к конкретным условиям и технологиям выращивания.

Развитие разработанной методологии трансгрессивной селекции с использованием современных методов молекулярной генетики позволит усовершенствовать предлагаемый подход благодаря возможностям молекулярно-генетического скрининга исходного материала и гибридных популяций, более четкому картированию селекционно значимых количественных признаков с учетом влияния факторов среды, а также осуществлять разработку молекулярно-генетических маркеров для последующей оценки и характеристики объектов селекции.

Литература.

1. De los Reyes B. G. *Genomic and epigenomic bases of transgressive segregation – New breeding paradigm for novel plant phenotypes* // *Plant Science*. 2019. Vol. 288. P. 110213. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S016894521930528X>. (дата обращения: 14.09.2021).
2. Глазко В. И., Глазко Г. В. *Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биометрии и общей и прикладной генетике*. М.: Академкнига, 2008. Т. 2. 529 с.
3. Ригер П., Михаэлис А. *Генетический и цитогенетический словарь* / Под ред. д-ра биол. наук Я. Л. Глембоцкого. М.: Колос, 1967. 607 с.
4. Вавилов Н. И. *Пути советской селекции* // *Теоретические основы селекции*. М.: Наука, 1987. С. 40–68.
5. Rieseberg L.H., Archer M. A., Wayne R. K. *Transgressive segregation, adaptation and speciation* // *Heredity*. 1999. Vol. 83(4). P. 363–372. doi:10.1038/sj.hdy.6886170.
6. Минькач Т. В., Селыхова О. А. *Селекционно-генетическая оценка межвидовых гибридов сои третьего поколения* // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2012. Т. 94 (8). С. 26–28.
7. Трушко А. А., Халецкий С. П. *Трансгрессия признаков у гибридов овса посевного в селекции на продуктивность* // *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2019. № 55. С. 325–332.
8. *Studies on transgressive segregation in wheat (Triticum aestivum Linn.)* / D. Dahat, H. Rajput, B. Chavan, et al. // *Trends in Biosciences*. 2017. Vol. 10 (1). P. 104–107.
9. *Wheat transgressive segregants and their adaptation in the tropical region* / N. Putri, S. Sutjahjo, A. Nur, et al. // *Journal of Breeding & Genetics*. 2020. Vol. 52 (4). P. 506–522.
10. Хаблак С. *Новая теория гетерозиса. Концепция аллельного и неаллельного механизма возникновения гетерозиса* / М.: ЛумРес, 2019. 70 с.
11. Драгавцев В. А. *К выяснению эпигенетической (эколого-генетической) природы трансгрессий признаков продуктивности растений* // *50 лет ВОГИС: успехи и перспективы: сб. тезисов Всерос. конф.* М.: Изд-во Вавиловского общества генетиков и селекционеров, 2016. С. 63–66.
12. *Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений* / В. А. Драгавцев, П. П. Лутун, Н. М. Шкель и др. // *Доклады АН СССР*. 1984. Т. 274 (3). С. 720–723.
13. *Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization* / L. H. Rieseberg, O. Raymond, D. M. Rosenthal, et al. // *Science*. 2003. Vol. 301 (5637). P. 1211–1216. doi:10.1126/science.1086949.
14. *Inheritance and genetic mapping of the reduced height (Rht18) gene in Wheat* / N. P. Grant, A. Mohan, D. Sandhu, et al. // *Plants*. 2018. Vol. 7(3). P. 58–66. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/7/3/58/html>. (дата обращения: 14.09.2021).

15. Analysis of genetic control and QTL mapping of essential wheat grain quality traits in a recombinant inbred population / S. Goel, K. Singh, B. Singh, et al. // *PLoS ONE*. 2019. Vol. 14(3). P. e0200669. URL: <https://pdfs.semanticscholar.org/c0e0/9121e897fff7e46bcebb89f0073601303f87.pdf> (дата обращения: 14.09.2021).
16. Фоменко М. А., Грабовец А. И. Селекция озимой мягкой пшеницы на качество зерна в степной зоне // *Достижения науки и техники АПК*. 2016. Т. 30. № 2. С. 78–81.
17. Грабовец А. И., Фоменко М. А. Плюстрасгрессии при селекции озимой пшеницы на морозостойкость и продуктивность // *Российская сельскохозяйственная наука*. 2019. № 4. С. 3–7. doi:10.31857/S2500-2627201943-7.
18. QTL mapping of grain Zn and Fe concentrations in two hexaploid wheat RIL populations with ample transgressive segregation / L. A. Crespo-Herrera, V. Govindan, J. Stangoulis, et al. // *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8. P.1800. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.01800/full?report=reader>. (дата обращения: 14.09.2021).
19. Использование генетических ресурсов картофеля для повышения эффективности селекции / Е.А. Симаков, В.А. Жарова, А.В. Митюшкин и др. // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017. Т. 178 (2). С. 113–121. doi:10.30901/2227-8834-2017-2-113-121.
20. Методология прогнозирования трансгрессий по хозяйственно-ценным признакам растений: Методические рекомендации / Г.А. Макарова, Г.В. Мирская, А.А. Кочетов и др. СПб.: Россельхозакадемия, 2009. 48 с.
21. Макарова Г. А., Иванова Т. И. Наследование признаков корнеплода и листа у редиса // *Генетика*. 1983. Т. 10 (2). С. 304–311.
22. Макарова Г. А., Ермаков. Е. И. Прогнозированный трансгрессивный по сроку колошения рекомбиногенез пшеницы // *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 1993. № 5. С. 3–5.
23. Кочетов А. А. Генотипическая адаптация восточно-азиатских подвидов *Raphanus sativus* при интродукции в Северо-Западный регион России // *Сельскохозяйственная биология*. 2004. Т. 39 (1). С. 83–91.
24. Worland A. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats // *Euphytica*. 1996. Vol. 89. P. 49–57. doi:10.1007/BF00015718.
25. González F. G., Slafer G. A., Miralles D. J. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats // *Field Crops Research*. 2003. Vol. 81. P. 17–27. doi:10.1016/S0378-4290(02)00195-8.
26. Slafer G. A., Rawson H. M. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modelers // *Austral. J. Plant Physiology*. 1994. Vol. 21. P. 393–426. doi:10.1071/PP9940393.
27. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat / J. W. Snape, K. Butterworth, E. Whitechurch, Worland A. J. // *Euphytica*. 2001. Vol. 119. P. 185–190. doi:10.1007/978-94-017-3674-9_7.
28. Distelfeld A., Li C., Dubcovsky J. Regulation of flowering in temperate cereals // *Current opinion in plant biology*. 2009. Vol. 12 (2). P. 178–184. doi:10.1016/j.pbi.2008.12.010.
29. Kamran A., Iqbal M., Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability // *Euphytica*. 2014. Vol. 197. P. 1–26. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10681-014-1075-7> (дата обращения: 14.09.2021).
30. Стельмах А.Ф. Роль генетических систем в онтогенетической адаптации мягкой пшеницы // *Экологическая генетика и эволюция*. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 146–161.
31. Kosner J., Pankova K. Chromosome substitutions with dominant loci *Vrn-1* and their effect on developmental stages of wheat // *Czech journal of genetics and plant breeding*. 2004. Vol. 40 (2). P. 37–44. doi:10.17221/3698-CJGPB.
32. Емцева М. В., Ефремова Т. Т., Арбузова В. С. Влияние аллелей *Vrn-B1a* и *Vrn-B1c* на продолжительность фаз развития замещенных и изогенных линий мягкой пшеницы // *Генетика*. 2013. Т. 49 (5). С. 632–632. doi:10.7868/S0016675813050056.
33. Стельмах А. Ф., Мартынюк В. Р. Эффекты доминантных генов *Ppd* по особенностям органогенеза у озимой мягкой пшеницы // *Цитология и генетика*. 1998. Т. 32 (6). С. 27–34.
34. Fatim В.И., Стельмах А.Ф., Федорова В.Р. Начало включения и продолжительность экспрессии генов фотопериодической реакции у озимой мягкой пшеницы // *Цитология и генетика*. 2006. Т. 40 (2). С. 12–19.
35. Зырянова А. Ф., Лихенко Н. И., Салина Е. А. Изучение аллельного состава генов *Vrn-1* и *Ppd-1* у ранних и среднеранних сортов яровой мягкой пшеницы Сибири // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015. Т. 18 (4/1). С. 691–703.
36. Environmental and Genetic Variation for Yield-Related Traits of Durum Wheat as Affected by Development / F. Giunta, P. De Vita, A. M. Mastrangelo, et al. // *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9. P. 8. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.00008/full> (дата обращения: 14.09.2021).
37. Чуманова Е. В., Ефремова Т. Т., Кручинина Ю. В. Влияние различных доминантных аллелей локусов *VRN* и их комбинаций на продолжительность фаз развития и продуктивность у линий мягкой пшеницы // *Генетика*. 2020. Т. 56 (7). С. 805–818. doi:10.31857/S0016675820070024.
38. Макарова Г. А., Нерушева Г. В. Прогноз длительности периодов онтогенеза у рекомбинантных по сроку колошения линий пшеницы // *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 1995. № 2. С. 10–12.
39. Ермаков Е. И., Макарова Г. А., Нерушева Г. В. Программированное получение в регулируемой агроэко-системе трансгрессивных по сроку колошения линий пшеницы: Методические рекомендации. М.: РАСХН, 2002. 32 с.
40. Патент на селекционное достижение 6392 (8953530) РФ дайкон Петербургский / А. А. Кочетов, А. М. Артемьева; заявитель и патентообладатель: ГНУ Агрофизический НИИ. N 8953530; заявл. 27.10.2010; выдан 22.03.2012.
41. Патент на селекционное достижение 11518 РФ, редис *Raphanus sativus* var. *sativus* Петербургский фиолетовый / А. А. Кочетов, Н. Г. Синявина; заявитель и патентообладатель: ФГБНУ Агрофизический НИИ. N 8058521; заявл. 28.11.2019; выдан 25.03.2021.

Поступила в редакцию 30.06.2021
 После доработки 03.09.2021
 Принята к публикации 24.09.2021