

## Зерновые: генетический потенциал, селекционное улучшение, агробиотехнологии

УДК 633.1:58.056:631.523.4:631.527:575.22:51-76

doi: 10.15389/agrobiology.2017.3.487rus

### НЕКАНОНИЧЕСКИЙ ПОДХОД К РЕШЕНИЮ ЗАДАЧИ НАСЛЕДСТВЕННОГО ПОВЫШЕНИЯ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ У РАСТЕНИЙ (на примере хлебных злаков)\*

В.А. ДРАГАВЦЕВ<sup>1</sup>, И.М. МИХАЙЛЕНКО<sup>1</sup>, М.А. ПРОСКУРЯКОВ<sup>2</sup>

*«В процессе эволюции не появилось растений, которые любили бы засуху»*

*(В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева)*

*«There are so many hungry people that God cannot appear to them except in the form of bread»*

*(Korita Kent)*

В связи с глобальным потеплением и нарастающим удорожанием хлебопекарного и кормового зерна проблема наследственного повышения засухоустойчивости зерновых культур превращается в одну из главнейших задач обеспечения продовольственной безопасности человечества. На основе анализа сложной структуры свойства засухоустойчивости хлебных злаков (фенотипирования) показана ограниченность канонического геноцентрического подхода и подходов молекулярной генетики к решению задачи существенного наследственного повышения засухоустойчивости. Предложен приоритетный эпигенетический подход к наследственному повышению засухоустойчивости, основанный на теории эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП), которая оперирует не признаками продуктивности, а с семью генетико-физиологическими системами (ГФС), повышающих урожаи: аттракции; микрораспределений аттрагированных пластических веществ между зернами и мякиной в колосе; адаптивности (засухо-, холодо-, морозо-, жаро-, солестойкости и т.п.); горизонтального иммунитета; «оплаты» сухой биомассой лимитирующего фактора почвенного питания (N,P,K...); толерантности к загущению фитоценоза; наследственной вариабельности продолжительности фаз онтогенеза. В представляемой статье рассматривается один из компонентов сложной ГФС — адаптивность, в частности засухоустойчивость. Показана необходимость фенотайпинга — расчленения сложного свойства засухоустойчивости, в формировании которой участвуют не менее 22 компонентных признаков. Это позволяет строить эколого-генетические портреты (ЭГП) родительских пар (гистограммы величин всех компонентов засухоустойчивости для каждого родителя) на стадии экспериментальных исследований в камерах искусственного климата для разных типов засухи и подбирать родительские пары с дополняющими друг друга элементами ЭГП. По полученному прогнозируемому ЭГП посредством математических моделей, отражающих вклады компонентных признаков в результирующую засухоустойчивость, можно определить те компоненты итоговой засухоустойчивости, которые в процессе управления подбором родительских пар и гибридизации приведут к оптимальной комбинации максимальных положительных аддитивных вкладов выбранных компонентов в результирующую засухоустойчивость нового сорта.

Ключевые слова: хлебные злаки, засухоустойчивость, фенотипирование, эколого-генетические портреты, управление подбором родительских пар.

Ежегодно зерновое хозяйство Российской Федерации теряет от засух 5-7 млрд рублей. Так, в 2015 году ущерб составил 7,9 млрд руб. В Австралии в 2003 году производство пшеницы из-за засухи сократилось с 24 до 9 млн т, или на 62,5 % (1). Для любых растений прямой эффект от дефицита влаги (засухи) состоит в снижении тургора клеток, закрытии устьиц, угнетении роста, уменьшении урожая (2, с. 218). Существуют разные агротехнические приемы борьбы с засухой: накопление снега на полях лесополосами, пары и поливы (от полива напуском до дождевания и капельного орошения) и др. Однако генетико-селекционных методов гораздо больше, и все они дешевле агротехнологий, особенно поливных, либо применяемых ежегодно.

Можно ли существенно увеличить наследственную засухоустойчи-

\* Работа поддержана РФФИ (грант № 16-04-199).

вость культурных злаков? Для ответа необходимо, как требует сформулированный Н.И. Вавиловым закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (3), найти факты наличия повышенной засухоустойчивости у диких сородичей традиционных зерновых культур. Известно, что некоторые злаковые (*Gramineae*) превосходят по засухоустойчивости культурные сорта зерновых: тимофеевка степная (*Phleum phleoides* Wib.), полевица обыкновенная (*Agrostis vulgaris* With.), ковыль (*Stipa capillata* L.), чий (*Lasiagrostis splendens* Kunth.), мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.), овсяницы (*Festuca ovina* L., *F. sulcata* L.), костер безостый (*Bromus inermis* Leyss.), костер бесплодный (*B. sterilis* L.), пырей гребенчатый (*Agropyrum cristatum* L.), ячмень дикий (*Hordeum spontaneum* C. Koch.) растут на сухих почвах, где не может существовать ни один культурный сорт хлебных злаков (4). Следовательно, можно говорить о принципиальной возможности существенно повысить засухоустойчивость у традиционных зерновых культур. Дикие виды повышали это свойство в процессе естественного отбора в течение десятков тысяч лет. Современные генетики, физиологи и селекционеры должны создать новые засухоустойчивые сорта в ближайшее десятилетие.

В рамках традиционной геноцентрической парадигмы (гены детерминируют величину признаков продуктивности и адаптивности и генотипическую изменчивость этих признаков) засухоустойчивость рассматривается как признак, который можно изучать методами менделевской генетики. В случае если не удастся получить четкую гистограмму расщеплений, можно использовать анализ диаллельных скрещиваний по Хейману (5), в основе алгоритмов которого лежат постулаты той же менделевской генетики. Отсюда возникает стремление найти ген (полигены) засухоустойчивости. При этом обычно не рассматривается многокомпонентность очень сложного временного процесса — развития засухоустойчивости, компоненты которого формируются в онтогенезе (по фазам развития) как в процессе дифференциальной активности генов, так и эпигенетически (явления закалки и индукция засухой экспрессии спящих генов). Эти особенности изменяют гипотетически однозначный путь от гена к признаку.

Существуют различные типы засухи (6), и для каждого в результирующее свойство засухоустойчивости вносят вклад множество компонентов физиологического и морфологического состояния растений. Основные из них следующие: ортотропность и глубина корневой системы (7-10); лабильная функционально активная часть корневой системы (небольшое количество глубинных корешков, достигших влажного горизонта почвы, в несколько раз усиливает всасывание влаги, тогда как основная масса корней в верхнем сухом горизонте почвы практически не работает) (7); глубина заложения узла кущения, определяемая балансом гормонов (11); осмотическое давление в корневых волосках (12-14); энергетика транспорта почвенных растворов (15, 16); энергетика ферментативных реакций (17); температурный коридор каталитической активности узловых ферментов (17); синтез АТФ в растении (18); эффективность работы мембран (19); общая площадь поверхности листьев по отношению к их объему и массе (20); толщина и плотность кутикулы (11); число устьиц на единицу площади листа и их размеры (21); осмотический режим открытия и закрытия устьиц (21); опушение листьев (плотность волосяного покрова, длина волосков, их жесткость и светоотражение) (11); способность листа скручиваться при засухе (14); вертикальная ориентация листьев (14); короткие и узкие листья (11); сдвиг критической фазы онтогенеза под действием типичного стрессора в определенное время (11); интенсивность образования метаболической воды (14); структура хлоропластов, оптимальная для усло-

вий засухи (14); ассимиляция единицы объема  $\text{CO}_2$  на единицу потери влаги (22); энергетические затраты на процесс аттракции (23). В литературе начинают появляться работы по фенотайпингу (расчленению) признака засухоустойчивости на элементарные компоненты (24).

Каждый из перечисленных компонентов засухоустойчивости как сложного свойства не может детерминироваться одним или двумя менделевскими генами. Для примера рассмотрим генетическую детерминацию компонента «осмотическое давление в корневых волосках». Известно (25), что общее число генов, экспрессируемых в клетках человека, — около 24 000, из которых примерно 11 000 присутствуют в клетках любого типа. Если этот принцип справедлив для растений, то можно предположить, что в каждой клетке корневого волоска имеется пул продуктов более 10 000 генов и каждый продукт вносит свой вклад в результирующее осмотическое давление клеток волоска, позволяющее извлекать почвенный раствор из полусухого субстрата. Традиционными методами селекции (парными скрещиваниями и отборами по фенотипам) вряд ли можно собрать в одном сорте 10 000 генов, продукты которых обладают максимальной осмотической активностью. Остальные компоненты засухоустойчивости, вероятнее всего, детерминируются меньшим числом генов, однако ни для одного из 22 перечисленных компонентов генетики пока не нашли отчетливых дискретных гистограмм менделевских расщеплений. Н.Л. Удольская еще в 1936 году показала (25), что степень засухоустойчивости сорта меняется в онтогенезе и зависит от сочетания факторов, обуславливающих засуху. Засухоустойчивые сорта могут стать незасухоустойчивыми в других условиях с иным распределением осадков.

Установлено, что продуктивность и урожаи определяются не генами количественных признаков, а эффектами взаимодействия генотип—среда (ВГС), которые представляют собой эмерджентные (заново возникающие) свойства высоких уровней организации (онтогенетический, популяционный, фитоценотический) и отсутствуют на молекулярном уровне (26). Н.И. Вавилов писал: «Мы не будем удивлены, если основательное изучение наследственности количественных признаков приведет к коренной ревизии упрощенных менделистических представлений» (27, с. 275). До сих пор не найдены, не выделены, не локализованы, не клонированы и не секвенированы специфические гены продуктивности, величины и гомеостаза урожая (пластичности сорта), горизонтального иммунитета, видового иммунитета, засухо-, зимо-, жаро-, холодоустойчивости и т.д. (28). Аналогичным образом процессы, ответственные, например, за сознание, задолго до перехода на молекулярный уровень распадутся до обычных реакций, происходящих в организме (29).

В настоящее время предлагается радикально повысить засухоустойчивость с помощью трансгеноза, посредством введения менделевских генов в незасухоустойчивые формы. Иногда на фоне определенного типа засухи такой ген способен несущественно повысить урожай. К сожалению, менделевских генов в растениях описано очень мало — всего 1-3 % от суммарного числа в родовом геноме. Продукты остальных 97 % генов, во-первых, пока почти неизвестны, во-вторых, находятся в сложнейших взаимодействиях друг с другом, но главное — с постоянно меняющимися (даже в течение суток) лимитирующими факторами внешней среды, в результате чего при смене лим-факторов эти продукты поочередно детерминируют как компоненты, так и результирующее свойство засухоустойчивости.

У трансгеноза, который в настоящее время позволяет переносить только менделевские гены, очень много слабых мест: существующие мето-

ды трансформации растений малоэффективны, видо- и сортоспецифичны, приводят к случайному встраиванию чужеродной ДНК в геном реципиента, накладывают ограничения на количество переносимой информации и т.д. Передача трансгенов из одного сорта в другой требует многократных возвратных скрещиваний и не может считаться генетически чистой процедурой, поскольку вместе с чужеродной ДНК при случайной рекомбинации происходит перенос различных фрагментов ДНК сорта-донора. Трансгены в коммерческих сортах экспрессируются постоянно и, как правило, во всех органах и тканях растения (подобно тому, как ведут себя раковые клетки, которые выходят из-под контроля корреляций в целостном организме и делятся произвольно в любых тканях). Поскольку осуществить эффективное встраивание трансгенов в заранее заданный участок генома проблематично, манипулирование даже несколькими независимыми признаками и их координированный перенос в сотни сортов — крайне сложная задача, с которой сталкиваются селекционные компании (30).

К сожалению, некоторые генетики, включая специалистов по трансгенезу, рассматривают такое сложнейшее свойство, как засухоустойчивость, формирующееся во времени на фоне дифференциальной активности генов по фазам онтогенеза, в качестве признака, который генетически контролируется подобно элементарным менделевским. При этом не принимается во внимание разнообразие типов засухи и ее продолжительность, периоды чувствительности растений к засухе и фазы онтогенеза, в которые закладываются разные элементы продуктивности, количественные показатели которых снижаются при воздействии засухи в соответствующую фазу онтогенеза (изучать закладку разных органов и компонентов продуктивности по фазам онтогенеза призывал еще основатель отечественной научной школы физиологов растений Д.А. Сабинин) (31).

Селекционеры и агрономы традиционно оценивают засухоустойчивость по урожайности, хотя существуют сорта с одинаковой сухой биомассой растения (то есть фактически с одинаковой засухоустойчивостью), но с разными ГФС аттракции, за счет неодинаковой активности которых будет получен разный урожай зерна. То есть урожай зерна не может быть объективной и строгой мерой засухоустойчивости. Таким образом, во-первых, необходимо в каждом конкретном случае учитывать тип засухи в связи с фазой онтогенеза, в которую она наступила, и охарактеризовать засуху по силе действия и продолжительности. Во-вторых, «устойчивость», по нашему мнению, — биологически очень неопределенный термин (это понятие, используемое в физике), и уместнее пользоваться обозначениями «засухотолерантность», «засуховыносливость» или «засухопродуктивность» (последнее понятие представляется наиболее адекватным). Строгой итоговой количественной мерой засухопродуктивности должна быть величина снижения сухой биомассы растения по сравнению с показателем у аналогов того же сорта в комфортных условиях. В настоящей статье под термином засухоустойчивость мы будем понимать засухопродуктивность.

Заметим, что урожай биомассы с единицы площади агрофитоценоза (засухоурожайность) определяется не только компонентами засухоустойчивости, но и полигенами конкурентоспособности и толерантности к загущению, то есть этот критерий значительно менее строгий, чем засухопродуктивность сухой биомассы одного растения.

Селекционеры испытывают на разных фонах засухи множество сортов, скрещивают наиболее засухоустойчивые и в расщепляющихся поколениях, начиная с  $F_2$ , визуально отбирают по фенотипу наиболее продуктивных особей. При этом каждый признак продуктивности имеет в по-

пуляции наблюдаемую фенотипическую изменчивость, включающую экологическую (модификационную), генотипическую, генетическую (аддитивную) и эпигенетическую компоненты изменчивости, не видимые глазом. Доля генотипической изменчивости компонентов продуктивности составляет обычно 10-20 %, экологической — 80-90 % (если растения располагаются на достаточном расстоянии друг от друга и не взаимодействуют). При обычной для питомника густоте возникают дополнительные шумы, маскирующие нужные селекционеру уникальные генотипы: генотипический и экологический (конкурентные), а также онтогенетический (32). П.П. Литун (33) на модельных популяциях пшеницы проверил надежность отбора по фенотипам на фоне засухи. При этом из 10 000 визуально выделенных растений только одно оказалось генетически засухоустойчивым.

Столь низкая эффективность идентификации генотипов по их фенотипам при индивидуальном отборе создает существенное препятствие для наследственного повышения засухоустойчивости. Проблемы радикально решает применение принципа фоновых признаков (34) и новый метод генетического анализа количественных признаков (35).

К сожалению, пока недостаточно изучена индуцируемая засухой экспрессия так называемых спящих генов, подобных индуцибельным генам белков теплового и холодового шока (1). Известна реакция растений на водный дефицит посредством синтеза абсцизовой кислоты (АБК), которая закрывает устьица, чем снижается потеря воды (20). При водном дефиците активируется синтез низкомолекулярных осмотически активных веществ (моно- и олигосахаридов, а также аминокислот, в первую очередь пролина), бетаинов, многоатомных спиртов и разных стрессовых белков (осмотин, дегидрины). Особое значение имеет пролин, содержание которого резко возрастает при засухе (36, 37). Гены *RD29* (responsive to dehydration), например, активируются при осмотическом шоке, охлаждении, водном дефиците и обработке АБК, то есть известны гены, реагирующие на воздействие разных стрессоров (24).

Из всех 12 фаз онтогенеза у зерновых для нашего упрощенного анализа мы выделяем фазу кущения как одну из определяющих конечную продуктивность. Именно в указанную фазу воздействие засухи существенно влияет на число зерен в колосе, поэтому актуально создание засухоустойчивых сортов для климатических зон с засухой, действующей в период наступления этой фазы (большинство зерновых зон Сибири). Количественной мерой засухоустойчивости в фазу кущения (по аналогии с критерием общей результирующей засухоустойчивости) служит снижение числа зерен в колосе у растения, подвергшегося засухе, по сравнению с тем же показателем у растения того же сорта в комфортных условиях. Вторая фаза, которую мы рассмотрим, — налив зерна. На фоне засухи саратовского типа, наибольшие последствия которой наблюдаются в этот период, мерой засухоустойчивости служит степень щуплости зерна.

Таким образом, существуют две серьезные преграды для наследственного повышения засухоустойчивости: сложность комбинаторики лучших полигенов в одном сорте и очень низкая эффективность достоверной идентификации генотипов по их фенотипам при визуальной оценке. Вторую проблему практически снимает наша инновационная технология отбора, которая в отличие от всех существующих построена на принципах фоновых признаков (34) и «ортогональной» (разнонаправленной) идентификации (23). Согласно этой технологии, признаки продуктивности (35) как таковые не используются для визуального выявления растений, обладающих нужным селекционеру свойством. Они служат координатами, в

которых вклады генетико-физиологических систем разнонаправлены, что позволяет элиминировать все шумы, снижающие эффективность визуальной идентификации генотипов в поле, и безошибочно находить индивидуальные положительные наследственные отклонения по любой из семи ГФС, в том числе по системе адаптивности, проявление которой на фоне засухи становится засухоустойчивостью.

В настоящей работе представлено развитие нашего формализованного подхода к селекции по заданному ГФС на примере наследственного повышения засухоустойчивости у культурных злаков. Мы считаем, что управление этим процессом должно осуществляться не на молекулярном уровне (ДНК и менделевские гены), а на уровне закладки и формирования каждого из 22 компонентов результирующей засухоустойчивости и оценки для каждого компонента его аддитивной доли дисперсии в конкретном наборе сортов. После обнаружения генотипов, несущих аддитивные полигены с максимальным вкладом в каждый компонент засухоустойчивости, следует попытаться объединить эти полигены в одном сорте посредством диаллельных скрещиваний 22 сортов с аддитивными генами, для которых характерен максимальный вклад в засухоустойчивость хотя бы по одному компоненту. Для решения этой задачи предлагается использовать разработанную нами модель количественного признака продуктивности, заменившую для растений традиционную модель Рональда Фишера (Ronald Aylmer Fisher) (32). Предложенная нами модель формализована в соответствующих алгоритмах и программах (38).

Успехи в селекции пшеницы свидетельствуют о наличии у этой культуры очень значительной аддитивной (генетической) вариации (дисперсии) (11). Именно поэтому оптимальный подход к повышению наследственной засухоустойчивости — это использование методов экологической генетики количественных признаков (одной из ветвей эпигенетики количественных свойств) (39). С ее помощью можно оценить аддитивную дисперсию по каждому из 22 компонентов засухоустойчивости и объединить самые ценные аддитивные плюсовые сдвиги в одном сорте.

Развивая нашу модель (38, 40, 41), мы исходим из того, что у растений существуют семь следующих ГФС, управляя которыми селекционеры осуществляют эколого-генетическое повышение продуктивности и урожая. Первая — это система аттракции продуктов фотосинтеза из стеблей и листьев в колос (зерновые злаки), корзинку (подсолнечник), початок (кукуруза), во фрукты и ягоды; вторая — микрораспределения пластических веществ между зерном и мякиной в колосе, ядром и лузгой в семени подсолнечника и т.п.; третья — адаптивности (определяет общую адаптивность к локальным условиям зоны, поля и года испытаний, а также адаптивность к определенному лим-фактору в условиях провокационного фона, например засухи, холода, жары, засоления, изменения рН почвы и т.д.); четвертая — горизонтального иммунитета; пятая — оплаты сухой биомассой растений малой дозы почвенного питания (азота, фосфора, калия и т.п.); шестая — толерантности к загущению; седьмая — генетической вариабельности длительности фаз онтогенеза. Для селекционера наиболее важны следующие типы абиотической адаптивности (то есть способности к адаптации): засухоустойчивость, холодостойкость, морозостойкость, зимостойкость, жаростойкость, устойчивость к засоленным и кислым почвам, к полеганию, к прорастанию семян в колосе.

Количественные генетики, физиологи и селекционеры могут игнорировать сложность сочетаний множества генов и их продуктов, влияющих на работу ГФС, и рассматривать лишь семь ГФС (вместо совокуп-

ности 120 000 генов у мягкой пшеницы) как достаточно неделимые единицы, способные комбинироваться друг с другом, собираясь вместе в идеальном будущем сорте. Конечно, эти системы не на 100 % аддитивны, и между ними существуют определенные взаимодействия, которые не очень сильно мешают историческому тренду селекционного повышения урожая. Эта точка зрения подтверждается фактами создания сортов озимой пшеницы на Кубани и в Подмосковье с урожаями более 100 ц/га на основе традиционных подходов (без применения методов геномной инженерии, а также геномики, протеомики и метаболомики).

Определим формализованный вид критериев засухоустойчивости зерновых в соответствии с вербальными определениями, сформулированными выше.

Для общей засухоустойчивости (в фазу налива)

$$J_{\Sigma}(T) = \frac{x_{dr}(T) - \Delta_{dr}(T)}{x_{dr}(T)} \cdot 100 \%, \quad [1]$$

для частной засухоустойчивости (в фазу кушения)

$$J_k(T_k) = \frac{n_k(T_k) - \delta_k(T_k)}{n_k(T_k)} \cdot 100 \%, \quad [2]$$

где  $x_{dr}(T)$  — сухая масса растения в момент наступления фазы налива  $T$  для благоприятных условий,  $\Delta_{dr}$  — потери сухой массы за счет действия засухи,  $n_k(T_k)$  — число зерен в колосе для благоприятных условий в момент наступления фазы кушения,  $\delta_k(T_k)$  — потери числа зерен массы за счет действия засухи.

При прогнозировании приведенных критериев засухоустойчивости нам потребуются следующие математические модели: для структуры «влага—сухое вещество» —

$$\begin{bmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} b \\ 0 \end{bmatrix} u(t) + \begin{bmatrix} c_{11} & c_{12} & c_{13} \\ 0 & c_{22} & c_{23} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} f_1(t) \\ f_2(t) \\ f_3(t) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \xi_1(t) \\ \xi_2(t) \end{bmatrix}, \quad [3]$$

$$t \in (0, T);$$

для числа зерен в колосе —

$$n_k = b_1 f_1 + b_2 f_2 + b_3 f_3 + \zeta_k, \quad [4]$$

где  $x_1$  — сухая масса растения,  $x_2$  — сырая масса растения,  $u$  — содержание доступного азота в почве;  $f_1$  — величина ФАР как фактор продуктивности по биомассе,  $f_2$  — температура воздуха как фактор продуктивности по биомассе,  $f_3$  — влагосодержание в почве как фактор продуктивности по биомассе;  $\xi_1, \xi_2$  — случайные возмущения, отражающие информационную неопределенность модели;  $a_{11}, a_{22}$  — параметры динамической модели [3];  $n_k$  — число зерен в колосе, формируемое на фазе кушения;  $b_1, b_2, b_3$  — параметры модели [4];  $\zeta_k$  — ошибка моделирования.

Модели [3], [4] отражают состояние одного из исходных сортов, используемого в качестве родителя при селекции нового засухоустойчивого поколения. Состояния других родителей описываются так же, но имеют другие параметры. Начало постановки задачи связано с определением необходимого сочетания требуемых компонентов засухоустойчивости в конечном сорте. Однако уже во втором (расщепляющемся) поколении начнут возникать парные сочетания лучших плюсовых аддитивных сдвигов по компонентам засухоустойчивости. Информационно-алгорит-

мической основой этих задач служит понятие «эколого-генетический портрет» (ЭГП) (42). Он представляет собой комбинацию положительных сдвигов каждой из семи ГФС (или компонентов внутри одной ГФС, например компонентов засухоустойчивости), которые желательны объединить в будущем сорте.

Модель [3] определяет состояние растений для комфортных условий. Их нарушение, как и действие ГФС, приводит к возмущениям и возникновению у растений средовых и генетических дисперсий. Однако перечисленные выше 22 компонента физиологического и морфологического состояния растений указывают на возможность дальнейшего углубления предлагаемого подхода, основанного на использовании ЭГП. Ведь каждая из семи ГФС характеризуется своим числом компонентов состояний, причем большинство из них могут быть измерены в условиях использования камер искусственного климата. Приведем связь 22 компонентов, определяющих засухоустойчивость, со всеми ГФС. Для этого обозначим эти состояния вектором  $Z = (22 \times 1)$  и представим его структуру для всех семи ГФС, сохраняя их нумерацию:

$$Z_1^T = (z_1 0),$$

$$Z_2^T = (0 0),$$

$$Z_3^T = (z_1 z_2 z_3 z_4 z_5 z_6 z_7 z_8 z_9 z_{10} z_{11} z_{12} z_{13} z_{14} z_{15} z_{16} z_{17} z_{18} z_{19} z_{20} z_{21} z_{22}),$$

$$Z_4^T = (0 0 0 z_4 z_5 z_6 z_7 z_8 z_9 z_{10} 0 0 z_{13} 0 0 0 0 0 0 z_{21} 0),$$

$$Z_5^T = (0 0),$$

$$Z_6^T = (0 z_2 0 0 0 0 0 0 z_{10} 0 0 z_{13} 0 0 0 0 0 0 z_{21} z_{22}),$$

$$Z_7^T = (z_1 z_2 z_3 z_4 z_5 z_6 z_7 z_8 z_9 z_{10} 0 0 z_{13} 0 0 0 z_{18} 0 0 z_{21} z_{22}),$$

где  $T$  — индекс транспонирования вектора и матрицы.

Как видно из структуры векторов состояний, характеризующих засухоустойчивость, вклады ГФС в этот селекционный признак очень различны. По сути, целесообразно учитывать вклады следующих ГФС, одновременно оставляя наиболее существенные состояния:

$$Z_3^T = (0 0 0 z_4 0 0 0 z_8 0 0 z_{11} 0 0 0 0 0 0 0 0 z_{21} 0),$$

$$Z_6^T = (0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 z_{21} 0),$$

$$Z_7^T = (0 0 0 z_4 0 0 0 z_8 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 z_{21} 0),$$

(обеспечивает засухоустойчивость в фазу кущения, когда закладывается признак число зерен в колосе);

$$Z_3^T = (z_1 z_2 0 z_4 0 0 0 z_8 0 0 0 0 0 0 0 0 z_{18} 0 0 0 0),$$

$$Z_6^T = (z_1 z_2 0),$$

$$Z_7^T = (z_1 z_2 0 z_4 z_5 0 0 z_8 0 0 0 0 0 0 0 0 z_{18} 0 0 0 0),$$

(обеспечивает засухоустойчивость в фазу налива зерна, когда формируется признак масса 1000 зерен/масса одного зерна).

Воздействие ГФС с приведенной структурой влияющих компонентов отражается на структуре и параметрах моделей [3], [4]. Строго говоря, выявление места и степени такого влияния — одна из задач идентификаций, проводимых в камерах искусственного климата. Но поскольку мы ведем речь об общих принципах формализации процедур селекции, то



ограничимся следующей гипотезой влияния (для математического ожидания по времени):

$$\begin{bmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11}(Z_3) & a_{12} \\ a_{21} & a_{22}(Z_3) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} b(Z_6) \\ 0 \end{bmatrix} u(t) + \begin{bmatrix} c_{11}(Z_6) & c_{12}(Z_3) & c_{13}(Z_3) \\ 0 & c_{22}(Z_3) & c_{23}(Z_6) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} f_1(t) + \delta f_1(t) \\ f_2(t) + \delta f_2(t) \\ f_3(t) + \delta f_3(t) \end{bmatrix}, \quad [5]$$

$t \in (0, T(Z_7));$

$$n_k = b_1(Z_6)(f_1 + \delta f_1) + b_2(Z_3)(f_2 + \delta f_2) + b_3(Z_3)(f_3 + \delta f_3). \quad [6]$$

В классе рассматриваемых моделей ГФС они оказывают влияние на общую динамику накопления биомассы растений, их реакцию на удобрения, свет, тепловой и водный режимы среды, а также определяют продолжительность вегетационного периода.

Представим модели [5], [6] в более компактной и удобной форме, где все переменные и параметры объединены в соответствующие векторы и матрицы:

$$\dot{X} = A(Z_3)X(t) + b(Z_6)u(t) + C(Z_3, Z_6)(F(t) + DF(t)), \quad [7]$$

$$t \in [t_0; T(Z_7)];$$

$$n_k = B^T(Z_3, Z_6)(F_k + \Delta F_k), \quad [8]$$

Гипотеза о таком влиянии ГФС будет неполной без введения параметрических аппроксимаций параметрических возмущений, вносимых ГФС:

$$A(Z_3) = A_0 + P^T \Delta Z_3, \quad [9]$$

$$b(Z_6) = b_0 + D^T \Delta Z_6, \quad [10]$$

$$C(Z_3, Z_6) = C_0 + G \Delta Z_3 + Q \Delta Z_6, \quad [11]$$

$$B(Z_3, Z_6) = B_0 + V^T \Delta Z_3 + W^T \Delta Z_6, \quad [12]$$

$$T(Z_7) = T \pm dT. \quad [13]$$

Таким образом, мы можем моделировать состояние растений для комфортных условий [3], [4] и с учетом экологических возмущений и воздействий генетико-физиологических систем [7]-[12]. По результатам моделирования можно прогнозировать критерии засухоустойчивости [1], [2]. Однако такое моделирование возможно только при уточнении содержания ЭГП с учетом рассматриваемых здесь векторов состояния, характеризующих засухоустойчивость и являющихся результатом воздействия ГФС. Теперь ЭГП — это нормированный отклик состояний, характеризующих засухоустойчивость, на нарушение комфортных экологических условий и формируемый тремя основными ГФС — адаптивностью, толерантностью к загущению и генетической вариабельностью длин фаз онтогенеза.

Представим это в формализованном виде. Сначала объединим критерии засухоустойчивости [1], [2] в общий критерий, что облегчит последующее решение задач классификации и выбора родительских пар:

$$J = J_\Sigma + gJ_k, \quad [14]$$

где  $g$  — весовой множитель, служащий дополнительной независимой переменной (аргументом) при оптимизации общей задачи селекции. Скрещивая растения, мы заранее не знаем, какие генотипы и в каком количестве получим в новом поколении. Можно только обозначить меру их различия  $\Omega_n$ , для чего область существования общего критерия засухоустойчивости (14) разделяют на  $N$  интервалов:

$$\Omega_n = \frac{J}{N} * n, \quad n = 1, N - 1. \quad [15]$$

Тогда ЭГП будет представлять собой комбинацию компонентов

векторов ГФС  $\Delta\varphi_n [\Delta Z_3, \Delta Z_6, \Delta Z_7 | \Omega_n]$ , обеспечивающую попадание критерия засухоустойчивости в область  $\Omega_n$ .

Поскольку все указанные компоненты можно оценить количественно в камерах искусственного климата, формирование ЭГП становится одной из задач предварительной идентификации исходных сортов родительских пар. Рассмотрим, каков при этом алгоритм оптимального подбора родительских пар для наследственного повышения засухоустойчивости. В распоряжении селекционера есть критерий выбора селекционного результата при скрещивании (в нашем случае — повышенная засухоустойчивость), а также имеются данные о типичной динамике всех лимитирующих факторов для места возделывания будущего сорта. Кроме того, селекционер располагает исходным базовым сортом или гибридом, засухоустойчивость которого должна быть улучшена, а также банком данных по потенциальным родителям в соответствии с вышеуказанными математическими моделями, посредством которых для заданной динамики экологических условий и используемой технологии может быть предсказан результат повышения засухоустойчивости. Сам базовый сорт был ранее создан методами селекции, и кроме математической модели, селекционер располагает его ЭГП, полученным в предварительных испытаниях в камерах искусственного климата. Используя принцип экспрессной оценки аддитивности действия ГФС (43), которую следует подтвердить в экспериментах в камерах искусственного климата, мы формируем полный ЭГП родителей, отражающий все учитываемые показатели, и получаем прогнозный ЭГП лучших трансгрессий в поколении  $F_2$  —  $\Delta\varphi_n [\Delta Z_3, \Delta Z_6, \Delta Z_7 | \Omega_n]$ , после ввода которого в математическую модель «сухая—сырая биомасса» можно предсказать ожидаемое повышение засухоустойчивости  $J$ . Сравнивая его с требуемым значением  $J^*$ , мы можем принять решение об останове процесса или переходе к следующему возможному варианту скрещивания. Последовательно перебирая доступные для скрещивания варианты, выявляют тот, который обеспечивает наибольшее приближение к требуемой засухоустойчивости  $J^*$ .

Мы понимаем, что находимся на начальном этапе формализации селекционного процесса и приведенная в настоящей работе простая модель компонентов засухоустойчивости — первоначальный подход к построению сложной математической модели эволюции по рассмотренным 22 параметрам, определяющим сложное свойство засухоустойчивость. В частности, центральную проблему составляет идентификация моделей засухоустойчивости в камерах искусственного климата, так как именно эти модели призваны в большей степени раскрыть возможности предлагаемой нами теории эколого-генетической организации количественного признака в популяции, важным элементом которой выступает представление о семи ГФС и о наличии компонентов внутри каждой ГФС. Предлагаемая теория пришла на смену общей модели Р. Фишера и адаптирована для растений. Если селекционер знает вклады каждой из семи ГФС в урожай на фоне типичной динамики лим-факторов в зоне селекции, то это дает ему инструмент управления формированием ЭГП в реальном времени в процессе вегетации, что позволяет превратить селекционный процесс из пассивного ожидания вероятного результата в управляемую селекционную технологию.

Для реализации предлагаемой упрощенной схемы необходимо, во-первых, на начальном экспериментальном этапе в камерах искусственного климата выполнить идентификацию математической модели динамики состояния растений в процессе вегетации (на основании этой модели осуществляется прогноз повышения засухоустойчивости и определяются критерии подбора родительских пар); во-вторых, по результатам вегетации

определить структуру действия всех семи ГФС и сопоставить их измеряемые параметры состояния с состояниями динамической модели; в-третьих, по результатам вегетации построить ЭГП для исходных сортов, используемых в качестве потенциальных родителей для последующих скрещиваний и получения желаемого сорта; в-четвертых, после получения поколения  $F_2$  определить модель взаимодействия ЭГП родителей, которую следует использовать при формировании прогнозного (требуемого) ЭГП будущего сорта.

Таким образом, анализ проблемы существенного повышения засухоустойчивости хлебных злаков как в региональном, так и в глобальном масштабе показывает, что ее решение вряд ли возможно на основе классической (менделизм), молекулярной генетики или методами современного трансгеноза ввиду чрезвычайной сложности организации многокомпонентного свойства засухоустойчивости, включающего, как минимум, 22 компонента. Каждый из них формируется по фазам онтогенеза (на фоне дифференциальной активности генов) и в процессе вегетации попадает под воздействие разных типов засухи неодинаковой длительности и напряженности. Оптимальное решение проблемы заключается в применении методов недавно возникшего нового направления генетики — экологической генетики количественных признаков (одна из ветвей эпигенетики). В камерах искусственного климата, воздействуя засухой, типичной для конкретной зоны селекции, в фазы, критические для закладки каждого компонента продуктивности, необходимо оценить его генотипическую и генетическую (аддитивную) изменчивость в наборе сортов стартовой коллекции, созданной для селекции в соответствующей зоне, или в мировых коллекциях, например в коллекции ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург). Далее надо выбрать сорта, несущие как минимум один максимальный аддитивный плюсовой сдвиг хотя бы по одному компоненту засухоустойчивости. Затем отобранные 22 сорта (их может быть меньше, если найдутся сорта, несущие по два аддитивных плюсовых сдвига и более) следует скрестить каждый с каждым (по схеме диаллельных скрещиваний), после чего в поколении  $F_2$  идентифицировать и отобрать особи с несколькими плюсовыми сдвигами. Затем их снова скрестить и, наконец, отобрать генотип, в который войдут 22 (это желаемый максимум) положительных аддитивных сдвига. Это и будет новый сорт с повышенной засухоустойчивостью, близкой к максимально возможной.

Структурный анализ задачи наследственного повышения засухоустойчивости у растений стал для нас базой для дальнейшего развития методических основ селекции на повышение продуктивности и урожая с использованием теории эколого-генетической организации количественных признаков (ТЭГОКП) (44). Введение в модель измеряемых вкладов компонентных характеристик результирующей засухоустойчивости позволяет строить ЭГП родительских пар на стадии исследований структуры засухоустойчивости в камерах искусственного климата. Кроме того, можно подбирать родительские пары с дополняющими друг друга вкладами всех семи ГФС, создавая ЭГП каждого потенциального родителя, и на основании математических моделей, отражающих вклады каждой из семи ГФС, прогнозировать степень повышения продуктивности и урожая за счет контролируемого подбора родительских пар.

Отметим, что в работах последних лет, посвященных физиологическим механизмам засухоустойчивости растений (45-47), перспективным сценариям фенотипирования (48, 49), изучению наследования засухоустойчивости и связи фенотипа с генотипом (50-52), геномике (53) и феномике

(54), исследователи пока не пытаются подойти к фенотайпингу этого сложного адаптивного свойства с позиций эколого-генетической организации семи ГФС и ЭГП для подбора родительских пар и управления селекционным процессом на основе инновационных фитотронных технологий.

Итак, предложенный нами оригинальный фенотайпинг расчленяет сложные характеристики «продуктивность» и «урожай» не на компонентные признаки структуры урожая (длина колоса, масса колоса, масса зерен в колоске и колосе, масса 1000 зерен и т.д.), как это принято в традиционной селекции, а на вклады каждой из семи генетико-физиологических систем (ГФС), с помощью которых селекционеры де-факто повышают урожай, чаще всего не имея информации о вкладах в урожай каждой ГФС у используемого родительского сорта. Из-за этого традиционное получение нового сорта в поле требует огромных затрат времени и сил (лучшие отечественные сорта создавались П.П. Лукьяненко и Б.И. Сандухадзе около 30 лет). Одна из семи ГФС (адаптивность) подразделяется на засухо-, холодо-, зимо-, солестойкость, устойчивость к кислым почвам и т.д. В статье приведена первая попытка фенотайпинга сложного свойства — засухоустойчивости, определяемого как минимум 22 компонентами, и даны рекомендации по разработке инновационных фитотронных технологий, способных быстро и эффективно повысить наследственную засухоустойчивость у новых сортов хлебных злаков.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. Теория и практика. Краснодар, 2010.
2. Левенко Б.А. Генетически модифицированные (трансгенные) растения. Киев, 2010.
3. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избранные произведения. Л., 1967. Т. 1: 7-61.
4. Монтеверде Н.А. Ботанический атлас. СПб, 1906.
5. Науман В.И. The theory and analysis of diallel crosses. II. Genetics, 1958, 43(1): 63-85.
6. Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход. Сельскохозяйственная биология, 2011, 1: 12-23.
7. Декалб — мощные корни. Агробизнес, 2013, спецвыпуск (Зерновой рынок): 16-17.
8. Pinthus M.G., Eshel Y. Observation on the development of the root system of some wheat varieties. Israel J. Agr. Res., 1962, 12: 13-20.
9. Zimmerman P.W., Crocker W., Hitchcock A.E. Initiation and stimulation of roots from exposure of plants to carbon monoxide gas. Contrib. Boyce Thompson Inst. (USA), 1933, 5: 1-17.
10. Sears E.R. The aneuploids of common wheat. Amer. Nat., 1953, 87: 245-252.
11. Ауземус Э.Р., Мак-Нил Ф.Х., Шмидт Ю.У. Генетика и наследование. В кн.: Пшеница и ее улучшение. М., 1970: 250-295.
12. Russel M.B. Water and its relation to soil and crops. In: Advances in Agronomy. Academic Press, 1959, V. 11: 1-131 (doi: 10.1016/S0065-2113(08)60122-4).
13. Molinari H.B.C., Marur C.J., Daros E., De Campos M.K.F., De Carvalho J.F.R.P., Filho J.C.B., Pereira L.F.P., Vieira L.G.E. Evaluation of the stress-inducible production in transgenic sugarcane: osmotic adjustment, chlorophyll fluorescence and oxidative stress. Physiologia Plantarum, 2007, 130: 218-226 (doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00909.x).
14. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М., 2011.
15. Levitt J. The hardiness of plants. V. 6. Agronomy. Academic Press, NY.
16. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М., 1976.
17. Финчем Дж. Генетическая комплементация. М., 1968.
18. Воннер J. The molecular biology of development. Clarendon Press, Oxford, 1965.
19. Скулачев В.П. Энергетика биологических мембран. М., 1989.
20. Maximov N.A. Internal factors of frost and drought resistance in plants. Protoplasma, 1929, 7: 259-291.
21. Медведев С.С. Физиология растений. СПб, 2004.
22. Ort D.R., Long S.P. Botany. Limits on yields in the corn belt. Science, 2014, 344: 484-485 (doi: 10.1126/science.1253884).
23. Dragavtsev V.A. Algorithms of an ecology-genetic survey of the genefund and methods of

- creating the varieties of crop plants for yield, resistance and quality. St. Petersburg, 2002.
24. Chen D., Neumann K., Friedel S., Kilian B., Chen M., Altman T., Klukas C. Dissecting the phenotypic components of crop plant growth and drought responses based on high-throughput image analysis. *Plant Cell*, 2014, 26: 4636-4655 (doi: 10.1105/tpc.114.129601).
  25. Удольская Н.Л. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. М., 1936.
  26. Драгавцев В.А. О путях создания теории селекции и технологий эколого-генетического повышения продуктивности и урожая растений. В сб.: Факторы экспериментальной эволюции организмов. Киев, 2013, т. 12: 38-41.
  27. Вавилов Н.И. Избранные труды. Т. 5. М.-Л., 1965.
  28. Драгавцев В.А. Как помочь накормить человечество. *Биосфера*, 2013, 5(3): 279-290.
  29. Стент Г. Молекулярная генетика. М., 1974.
  30. Лутова Л.А. Современные технологии в биологии растений. Мат. Всерос. Школы молодых ученых по экологической генетике. Краснодар, 2011: 82-100.
  31. Сабанин Д.А. Физиология развития растений. М., 1963.
  32. Кочерина Н.В., Драгавцев В.А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб, 2008.
  33. Литун П.П., Зозуля А.Л., Драгавцев В.А. Решение задач селекции на базе эколого-генетической модели количественного признака. *Селекция и семеноводство* (Киев), 1986, 61: 6-13.
  34. Dragavtsev V.A., Pesek J. Estimation of genotypic and environmental variation in plants. *Basic life science (Encyclopaedia)*. V. 8. Plenum Press, NY-London, 1977: 233-240.
  35. Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб, 2003.
  36. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Проллин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция. *Физиология растений*, 1999, 46(2): 321-336.
  37. Yamada M., Morishita C., Urano K. Effects of free proline accumulation in petunia under drought stress. *J. Exp. Bot.*, 2005, 56: 1975-1981 (doi: 10.1093/jxb/eri195).
  38. Михайленко И.М., Драгавцев В.А. Математические модели в селекции растений. Сообщение I. Теоретические основы идентификации генотипов по их фенотипам при отборе в расщепляющихся поколениях. *Сельскохозяйственная биология*, 2013, 1: 26-34 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.1.26rus).
  39. Драгавцев В.А., Малецкий С.И. Пути «гены-признаки» неисповедимы. *Биосфера*, 2016, 8(2): 143-150.
  40. Драгавцев В.А., Дьяков А.Б. Теория селекционной идентификации генотипов растений по фенотипам на ранних этапах селекции. В сб.: Фенетика популяций. М., 1982: 30-37.
  41. Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству (новые подходы). СПб, 1998.
  42. Михайленко И.М., Драгавцев В.А. Математические модели в селекции растений. Сообщение II. Алгоритмы управления генетико-селекционным улучшением хозяйственно ценных свойств самоопылителей. *Сельскохозяйственная биология*, 2013, 1: 35-41 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.1.35rus).
  43. Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. О корреляции между уровнем аддитивной вариации и степенью симилярности реакции количественных признаков пшеницы. *Генетика*, 1979, 15(3): 518-526.
  44. Драгавцев В.А. Уроки эволюции генетики растений. *Биосфера*, 2012, 4(3): 251-262.
  45. Araus J.L., Slafer G.A., Reynolds M.P., Royo C. Plant breeding and drought in C3 cereals: what should we breed for? *Ann. Bot.*, 2002, 89: 925-940.
  46. Berger B., Parent B., Tester M. High-throughput shoot imaging to study drought responses. *J. Exp. Bot.*, 2010, 61: 3519-3528 (doi: 10.1093/jxb/erq201).
  47. Dhondt S., Wuyts N., Inze D. Cell to whole-plant phenotyping: the best is yet to come. *Trends Plant Sci.*, 2013, 18: 428-439 (doi: 10.1016/j.tplants.2013.04.008).
  48. Florani F., Schurr U. Future scenarios for plant phenotyping. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2013, 64: 267-291 (doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120137).
  49. Klukas C., Chen D., Pape J.M. Integrated analysis platform: an open source information system for high-throughput plant phenotyping. *Plant Physiol.*, 2014, 165: 506-518 (doi: 10.1104/pp.113.233932).
  50. Sellammal R., Robin S., Raveendran M. Association and heritability studies for drought resistance under varied moisture stress regimes in backcross inbred population of rice. *Rice Sci.*, 2014, 21: 150-161 (doi: 10.1016/S1672-6308(13)60177-8).
  51. Sozzani R., Benfey P.N. High-throughput phenotyping of multicellular organisms: finding the link between genotype and phenotype. *Genome Biology*, 2011, 12: 219 (doi: 10.1186/gb-2011-12-3-219).
  52. Xiong L., Wang R.G., Mao G., Koczan J.M. Identification of drought tolerance determinants by genetic analysis of root response to drought stress and abscisic acid. *Plant Phys-*

- iol., 2006, 142: 1065-1074 (doi: 10.1104/pp.106.084632).
53. Tuberosa R. Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Front. Physiol.* 2012. Vol. 3: 347 (doi: 10.3389/fphys.2012.00347).
54. Furbank R.T., Tester M. Phenomics — technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends Plant Sci.*, 2011, 16(12): 635-644 (doi: 10.1016/j.tplants.2011.09.005).

<sup>1</sup>ФГБНУ Агрофизический научно-исследовательский институт,

195220 Россия, г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14,  
e-mail: dravial@mail.ru, ilya.mihailenko@yandex.ru;

<sup>2</sup>РГП на ПХВ Институт ботаники и фитointродукции

Комитета науки Министерства образования и науки

Республики Казахстан,

6050040 Республика Казахстан, г. Алматы, ул. Тимирязева, 36 «Д»,

e-mail: proskuryakov\_137@mail.ru

Поступила в редакцию  
21 марта 2017 года

*Sel'skokhozyaistvennaya biologiya (Agricultural Biology)*, 2017, V. 52, № 3, pp. 487-500

## ON HOW WE CAN NON-CANONICALLY INCREASE HEREDITARY DROUGHT RESISTANCE IN PLANTS (BY AN EXAMPLE OF CEREALS)

V.A. Dragavtsev<sup>1</sup>, I.M. Mikhailenko<sup>1</sup>, M.A. Proskuryakov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Agrophysical Research Institute*, Federal Agency of Scientific Organizations, 14, Grazhdanskii prosp., St. Petersburg, 195220 Russia, e-mail ilya.mihailenko@yandex.ru, dravial@mail.ru (corresponding author);

<sup>2</sup>*Institute of Botany and Phytoinroduction*, Science Committee of Kazakhstan Ministry of Education and Science, 36 «D», ul. Timiryazeva, Almaty, 6050040 Republic of Kazakhstan, e-mail proskuryakov\_137@mail.ru

ORCID:

Dragavtsev V.A. orcid.org/0000-0002-0934-020X

Mikhailenko I.M. orcid.org/0000-0002-6181-0686

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported by Russian Foundation for Basic Research under grant № 16-04-199

Received March 21, 2017

doi: 10.15389/agrobiology.2017.3.487eng

### Abstract

Improvement of hereditary drought resistance in crops is recently being among the main objectives for food security of humanity because of global warming and the growing costs for bakery and forage grain. Analysis of complex properties of drought resistance in cereals (phenotyping) shows the limitations of a canonical genocentric approach and the approaches based on molecular genetics to solve the problem of significant hereditary improvement of drought resistance. The priority epigenetic approach that we propose is based on the theory of eco-genetic organization of quantitative traits (TEGOQT). In TEGOQT seven genetic-physiological systems (GPS) involved in harvest increasing, but not particular traits of productivity, are to be operated with. These GPS are attractions; micro-distribution of attractive plastic substances between grains and chaff in ear; adaptability to drought, cold, frost, heat, salt, etc; horizontal immunity; «payment» by dry biomass for a limitative factor of soil nutrition — N, P, K, etc; tolerance to plant density in phytocenosis; hereditary variability in duration of the phases of ontogenesis). In this paper we discuss drought adaptability as a part of GPS complex. It is shown that phenotyping evaluation is necessary to analyze drought tolerance, the complex property to which no less than 22 component characters contribute. This allows to construct a set of eco-genetic portraits (EGP) of parent plants at different types of drought simulated in an artificial climate control chamber. The EGP are histograms which reflect the values of all components of drought resistance for each parent thus allowing to select pairs complementary in the elements of the EGP. Based on a predictive EGP, it is possible to define, through mathematical models that reflect the contribution of each component to the resulting drought tolerance, the optimum combination of components for ensuring maximum positive additive effect, and thus to manage selection of the parents for hybridization in view to create new drought resistant varieties.

Keywords: crop cereals, drought resistance, phenotyping, eco-genetic portraits, management by selection of parental pairs.

### Научные собрания

3<sup>rd</sup> INTERNATIONAL CONFERENCE ON GLOBAL FOOD SECURITY:  
GLOBAL CHALLENGES, LOCAL SOLUTIONS AND CONNECTED PATHWAYS

(3-6 December 2017, Cape Town, South Africa)

**Core themes:** food creation, safety and bio security, loss and waste, utilization

**Information:** <http://www.globalfoodsecurityconference.com/>