

УДК 631.527.5:58.036.5:633.11

СРАВНЕНИЕ СПОСОБОВ ПОЛУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ НА ЗИМОСТОЙКОСТЬ В УСЛОВИЯХ СИБИРИ

© 2012 г. В.Е. Козлов

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: kozlov@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 16 ноября 2011 г. Принята к публикации 20 декабря 2011 г.

Высокая зимостойкость предполагает наличие длительности глубокого покоя, сопоставимой с продолжительностью зимовки, и высокой морозостойкости. Междисциплинарный подход к исследованию механизмов формирования зимостойкости позволил как разработать новый, так и усовершенствовать известные способы получения генетического разнообразия и сравнить их по эффективности. Такое разнообразие, в частности, необходимо для селекции сортов пшеницы, удовлетворяющих условиям Сибири. Так, обработка гиббереллином A_3 всходов озимых сортов позволила получить семьи (линии) с перезимовкой 85–100 % под глубоким снежным покровом в лесостепи. Перезимовка исходных сортов в этих же условиях была на порядок ниже. Стресс в двух смежных поколениях, вызванный гиббереллином, индуцировал у части выживших растений длительный глубокий покой, сопоставимый с продолжительностью зимовки, что обеспечило высокую выживаемость их потомств. Эти изменения наследовались. И чем жестче был отбор на продолжительность глубокого покоя среди «гиббереллиновых» линий, тем выше среди них была доля высокоморозостойких форм, выживших в бескулисных посевах при малоснежье в степи. При гибридизации между образцами пшеницы доля высокоморозостойких форм была наибольшей, если оба родителя обладали хотя бы одним из компонентов высокой зимостойкости. Инбредные клоны пырея сизого *Agropyron glaucum* оказались эффективным источником обоих компонентов зимостойкости при гибридизации с пшеницей. Наследственные изменения у образцов пшеницы под влиянием гиббереллина в двух смежных поколениях в условиях лесостепи и под влиянием умеренно сильных морозов в степи также в двух смежных поколениях, вероятно, имели регуляторную, эпигенетическую природу.

Ключевые слова: озимая пшеница, зимостойкость, морозостойкость, гиббереллин A_3 , гибридизация, инбредные клоны пырея, эпигенетическая изменчивость.

Перед исследователем нередко возникает проблема получения генетического разнообразия. Решить ее удастся в основном двумя путями: во-первых, привлекая уже существующие сорта и природные популяции, и, во-вторых, создавая экспериментально.

Более 40 лет назад Виктор Михайлович Чекуров, сотрудник лаборатории экспериментального мутагенеза ИЦиГ (Новосибирск), поставил задачу – получить генотипы пшеницы, зимующие в Сибири и способные стать исходным материалом для создания на их основе сортов, и совместить при этом в одном генотипе высо-

кую выраженность зимостойкости и остальных хозяйственно ценных признаков, присущих сортам-донорам. Но в то время, во-первых, существовало твердое представление об обратной корреляции зимостойкости и урожайности, и, во-вторых, отсутствовали сорта пшеницы, удовлетворяющие условиям Сибири. Для того чтобы преодолеть данные трудности и при этом решить поставленную задачу, необходимо было расширение знаний о механизмах формирования признака зимостойкости.

Исследования в этом направлении имели междисциплинарный характер: привлекались

знания и методы физиологии, биохимии, генетики и селекции растений. В результате была предположена и обоснована гипотеза о важнейшей роли длительности глубокого покоя, сопоставимой с продолжительностью зимовки, для обеспечения высокой устойчивости ко всем повреждающим факторам среды в ходе зимовки, в первую очередь к морозу (Чекуров, Козлов и др., 1992; Чекуров, Козлов, 2003; Chekurov, Kozlov, 2005). Еще И.И. Туманов в 1935 г. отметил прямую зависимость между уровнем морозостойкости и устойчивостью к ледяной корке (Барашкова, Виноградова, 1988). И.М. Васильев (1956) также показал у озимой пшеницы четкую связь уровня морозостойкости с устойчивостью к повреждающим средовым факторам зимой. Т.В. Удовенко с сотрудниками в 1974 г. (Барашкова, Виноградова, 1988) отметила существенную корреляцию между уровнем морозостойкости и зимостойкостью (устойчивостью ко всем повреждающим факторам среды в ходе зимовки, в том числе устойчивостью к вымоканию). Эта закономерность была ими прослежена на большом перечне сортов и видов травянистых растений (Барашкова, Виноградова, 1988). Таким образом, устойчивость к морозу является предпосылкой устойчивости к остальным повреждающим факторам среды в зимний период, т. е. неповрежденные морозом растения и сохраняющие достигнутый уровень устойчивости к нему будут устойчивы и к остальным факторам зимовки.

С другой стороны, у зимующих растений на всех этапах зимовки идут обменные процессы, которые из-за отсутствия фотосинтеза сопровождаются снижением их сухого веса. После завершения осеннего закалывания эти процессы протекают с наименьшей интенсивностью. Растения находятся в состоянии так называемого глубокого покоя. У них наблюдается наибольшая устойчивость к морозу и остальным повреждающим факторам среды. Следовательно, если у растений будет сохраняться глубокий покой на протяжении всей зимовки, то они успешно перезимуют при условии достижения достаточного уровня зимостойкости с осени. Другими словами, сохранение глубокого покоя зимой является предпосылкой сохранения достигнутого уровня зимостойкости и, в первую очередь, морозостойкости и, как следствие, к остальным неблагоприятным условиям среды.

Следовательно, поиск высокозимостойких образцов пшеницы должен включать два этапа. Первый этап – селекция на устойчивость к длительности зимовки, в ходе которой мороз не является основным повреждающим фактором среды. И второй этап – селекция на высокую морозостойкость. В данной работе сравнивается эффективность нескольких способов получения образцов озимой пшеницы, способных успешно проходить эти два этапа селекции в условиях Сибири. Кроме того, результаты опытов подтверждают сформулированную выше гипотезу о методике селекции на высокую зимостойкость.

Материал и методы

Осенняя обработка посевов озимой пшеницы гиббереллином A_3 производилась, как описано ранее (Козлов, Чекуров, 1983). В опытах в лесостепи посевы озимых проводили сеялкой деланками по 5 м^2 (1 м шириной) в 3 повторностях. Процент перезимовки на каждой деланке определяли, подсчитывая число живых растений на отмеченных 1-метровых отрезках некрайних рядков осенью и весной, согласно методике ВИР (Барашкова, Виноградова, 1988) и вычисляли среднее значение. В опытах в степи посев проводили сеялкой деланками по 15 м^2 (ширина 1 м) в 2 повторностях. Процент перезимовки на деланках определяли весной с возобновлением вегетации по методу В.Я. Юрьева (Барашкова, Виноградова, 1988).

Результаты и обсуждение

В середине 1960-х гг. В.М. Чекуров начал в Институте цитологии и генетики СО АН СССР исследования признака зимостойкости у пшеницы. У него было четкое представление о том, что получить генотипы озимой мягкой пшеницы, способные стать сортами в Сибири, можно двумя путями: во-первых, расширяя знания о механизмах формирования признака и в особенности изучая роль в этом процессе регуляторов роста растений, и, во-вторых, привлекая диких сородичей пшеницы в качестве доноров высокой зимостойкости при гибридизации. Обсуждаемые ниже способы получения генетического разнообразия являются результатом исследований по этим двум направлениям.

В результате исследований роли регуляторов роста в формировании признака зимостойкости было показано, что у озимой пшеницы так же, как и у древесных растений, во время осеннего развития происходит усиление процессов, связанных с ингибированием роста (Козлов, Чекуров, 1983; Козлов, 1997). Это сопровождается замедлением и прекращением ростовых процессов и формированием зимостойкого состояния. Дополнительное поступление ингибиторов роста усиливает эти процессы. При этом у растений формируются морфология и уровень зимостойкости, характерные для самой благоприятной осенней погоды. Напротив, обработка растений стимуляторами роста, например, гиббереллином A_3 , оказывает противоположный эффект на морфологию и зимостойкость растений, что характерно для неблагоприятной осени (Козлов, Чекуров, 1983). Поэтому В.М. Чекуров предложил с помощью обработки посевов озимых гиббереллином A_3 создавать условия, наименее благоприятные для развития зимостойкости – независимо от погодных условий конкретной осени, т. е. создать жесткий провокационный фон для отбора на зимостойкость на протяжении нескольких поколений. Двух смежных поколений оказалось достаточно для существенного повышения зимостойкости у потомков

части выживших растений. В качестве исходного материала для этих опытов были взяты в основном сорта интенсивного типа конца 1960-х гг. краснодарской и мироновской селекции. Часть результатов приведена в табл. 1.

Из табл. 1 следует, что у генотипов (сортов) интенсивного типа удалось достичь существенного наследуемого повышения зимостойкости вплоть до 85–100 % выживающих растений в лесостепи Западной Сибири. Как показали дальнейшие широкие экологические испытания этих «гиббереллиновых» линий, некоторые из них обладали высокой морозостойкостью. В частности, одна из них, выделенная из сорта Альбидум 114, стала сортом Кулундинка и была районирована в суровых условиях Тувы и Южной Якутии. Другая линия, выделенная из сорта Мироновская Юбилейная, в качестве сорта Багратионовская была районирована в Западной Сибири и Восточном Казахстане. Она также стала Государственным стандартом морозостойкости для озимой мягкой пшеницы. До этого времени данный статус более 25 лет принадлежал сорту Ульяновка. Пример этих двух «гиббереллиновых» линий указывает на то, что обработка гиббереллином A_3 исходных сортов стала предпосылкой наследственных изменений по крайней мере у некоторых из

Таблица 1

Сравнение зимостойкости исходных сортов и линий, отобранных на гиббереллиновом фоне (зима 1984–1985 гг., лесостепь близ г. Новосибирска)

Исходные сорта	Процент перезимовки сортов*	Количество выделенных линий	Количество линий с заданным процентом перезимовки**			
			1–64	65–74	75–84	85–100
Безостая 1	10,0	27	2	6	11	8
Аврора	10,0	42	2	8	20	12
Кавказ	12,5	57	4	7	22	24
Краснодарская 46	15,0	61	2	16	21	22
Краснодарская 39	25,0	47	0	11	12	24
Безостая 2	5,0	21	9	11	1	0
Ранняя 12	7,5	16	7	7	2	0
Ранняя 47	30,0	40	1	19	14	6
Мироновская Юбилейная	25,0	59	1	23	20	15
Ильичевка	40,0	51	0	6	30	15
Стелуца	35,0	16	4	12	0	0

* После 6–7 поколений пересева в условиях Новосибирска; ** F_9 после обработки гиббереллином.

выживших растений, приведших к резкому повышению их зимо-, а также морозостойкости. На этапе отбора на гиббереллиновом фоне эти изменения индуцировали развитие способности сохранять глубокий покой на протяжении зимовки, характерной для Сибири. А на этапе экологических испытаний, когда для выживания требовался высокий уровень морозостойкости, эти изменения также способствовали ее развитию. Было отмечено, что исходные сорта такой морозостойкостью не обладали, их посевы гибли. Возможная природа произошедших изменений будет обсуждаться ниже.

Во-первых, нужно отметить, что создание этих двух сортов подтверждает сформулированное выше предположение о методике отбора на высокую зимостойкость в условиях Сибири. Во-вторых, предложен и экспериментально проверен новый способ получения исходного материала для селекции сортов озимой мягкой пшеницы, удовлетворяющих условиям Сибири.

Предложенную выше методику отбора подтверждают также результаты испытаний на зимостойкость генетического разнообразия, полученного более традиционным способом. Так, отдельную группу образцов (группа I) образовали «гиббереллиновые» линии в качестве некоторого стандарта. После зимовки под глубоким снежным покровом на талой почве и холодной затяжной весны их посевы к уборке были крайне изрежены, а выжившие растения сильно угнетены. Причина была в том, что всю зиму и весну растения провели в условиях яровизирующих температур.

Потомства лучшего колоса с делянки образовали группу образцов II, т. е. эти образцы были результатом ужесточения отбора на глубину и продолжительность глубокого покоя среди «гиббереллиновых» линий: зимой на растения не воздействовал слабый мороз, который снижал бы интенсивность обменных процессов. Как показали испытания в степи, такая перезимовка существенно повлияла на морозостойкость образцов этой группы.

Группу образцов III образовали гибриды F_5 между линиями группы I и линиями с повышенной морозостойкостью из сорта Ульяновка. Группу IIIГ составили пшенично-пырейные гибриды F_{6-7} между инбредными I_{3-5} клонами дикого сородича пшеницы пырея сизого *Agro-*

pyron glaucum с сортами отечественной селекции конца 1960-х г. Группу K образовали 152 лучших образца из примерно 15 тыс. образцов коллекции пшеницы ВИР середины 1980-х гг., предварительно испытанных на Омском опорном пункте ВИР в кулисах и в СибНИИРС (пос. Краснообск).

Посевы образцов перечисленных групп на протяжении ряда лет показывали перезимовку 85–100 % растений на экспериментальных полях ИЦиГ СО РАН под глубоким снежным покровом; температура почвы на глубине 3 см не опускалась ниже -10°C . Поэтому главным повреждающим фактором среды для растений зимой мороз не являлся. Но из-за невыровненности рельефа и ветров снег на полях накапливается крайне неравномерно. Поэтому даже в пределах одного поля в почве могут наблюдаться температурные условия разных природных зон (Яковлев, 1966). Кроме того, количество снега и сроки установления снежного покрова колеблются по годам. Поэтому сорта в Сибири должны обладать устойчивостью ко всему диапазону температур почвы, которые возможны в регионе.

Так как целью данной работы явилось сравнение эффективности доступных способов получения исходного материала, пригодного для селекции таких сортов, то посевы всех групп образцов пшеницы были испытаны на морозостойкость в течение 3 лет в бескулисных посевах в степи Северной Кулунды (пос. Баган, Северо-Кулундинская опытная станция) (табл. 2).

Как видно из табл. 2, в группе I основной отсев слабоморозостойких форм произошел в первых 2 поколениях; исходные сорта в этих условиях полностью гибли. Следовательно, воздействие на растения гиббереллином A_3 в двух смежных поколениях на эти исходные сорта привело у части выживших растений к формированию способности как выживать под глубоким снежным покровом, так и развивать высокую морозоустойчивость. Ужесточение отбора на глубину и длительность глубокого покоя при селекции в лесостепи (группа II) существенно повышало долю высокоморозостойких образцов: 17 образцов в группе I против 40 образцов в группе II (табл. 2). Это говорит о принципиальном значении сохранения глубокого покоя для выживания растений

Таблица 2

Динамика выживания в течение 3 лет в степи образцов озимой пшеницы, полученных разными способами в условиях лесостепи*

Год посева	Группы образцов и их численность, n (%)					Минимальная t °C**
	I	II	III	ППГ	K	
1985	225 (100)	72 (100)	622 (100)	433 (100)	152 (100)	-16
1986	25 (11)	53 (73)	619 (95)	194 (68)	27 (18)	-19
1987	18 (8)	47 (65)	466 (75)	252 (58)	12 (8)	-34
Убрано образцов в 1988 г.	17 (7,5)	40 (55)	448 (72)	247 (57)	12 (8)	

* Выжившими считались делянки с перезимовкой 1–100 % растений, это позволило произвести посев следующего поколения; ** минимальная температура почвы на глубине 3 см.

пшеницы при разных температурных условиях в почве зимой.

Самая впечатляющая динамика снижения численности группы в ряду поколений (медленная) и самая высокая доля высокоморозостойких форм наблюдались у образцов группы III. Это гибриды форм с длительным глубоким покоем (группа I) и линий с повышенной морозостойкостью из сорта Ульяновка, т. е. второй родитель обладал обоими компонентами зимостойкости. С учетом того что наследование зимостойкости гибридами имеет, как правило, промежуточный характер, этот результат выглядит достаточно естественно. Существенным недостатком этих гибридов явилось то, что они унаследовали от сорта Ульяновка слабую соломинку, которая не выдерживала крупный колос с крупным зерном, унаследованный от родителя из группы I. В итоге наблюдалось сильное прикорневое полегание. Этот факт подчеркивает принципиальное значение приемлемого выражения у родителей остальных хозяйственно ценных признаков помимо зимостойкости.

Именно такой сценарий был осуществлен при получении пшенично-пырейных гибридов (группа ППГ). Так как их пшеничные родители были не приспособлены к условиям Сибири (в основном это исходные сорта, представленные в табл. 1), то, несомненно, донором обоих компонентов высокой зимостойкости стали клоны пырея сизого. И, вероятно, в силу промежуточного характера наследования доля высокоморозостойких образцов среди ППГ оказалась ниже, чем в группе III (табл. 2), тем не менее на уровне группы II: 57 % среди ППГ и 55 % в группе II (табл. 2). К настоящему времени из

числа ППГ получены сорта Новосибирская 32, Новосибирская 40, Новосибирская 51; сорт Бийская озимая проходит Государственные сортоиспытания.

Эти результаты показывают огромный потенциал пырея как донора зимостойкости для озимой мягкой пшеницы. Особенно наглядно потенциал пырея показали результаты промораживания в морозильных камерах потомств отдельных колосьев, собранных при уборке в степи всех групп образцов в 1988 г. (табл. 2). Растения в стадии начала кущения подверглись воздействию температуры $-24\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 3 суток. Доля выживших генотипов среди ППГ была почти в 9 раз выше, чем среди генотипов чисто пшеничного происхождения (Козлов, 1997; Чекуров, Козлов, 2003; Chekurov, Kozlov, 2005; Kozlov, 2011), т. е. пырей является донором не только высокой, но и продолжительной морозостойкости, а это особенно важно для сортов в Сибири.

Результаты, приведенные в табл. 1 и 2, позволяют сделать вывод о том, что экспериментально подтверждена работоспособность предложенной методики двухэтапной селекции на высокую зимостойкость в условиях Сибири. Первый этап – селекция на длительность глубокого покоя, близкую к продолжительности зимовки, которая наблюдается в регионе; второй этап – селекция на морозостойкость. То есть применение этой методики к образцам пшеницы, созданным с помощью каждого из обсуждаемых выше способов получения, позволило в каждом случае получить образцы пшеницы, способные стать сортами в Сибири. Экспериментально это подтверждают сорта, получен-

ные из «гиббереллиновых» линий, – группа I и группа II (табл. 2) и пшенично-пырейных гибридов – группа ППГ (табл. 2). Получение таких сортов из числа гибридов группы III стало невозможным из-за их слабой соломины, унаследованной от сорта Ульяновка. Но, тем не менее, среди образцов этой группы была самая большая доля высокоморозостойких форм, что подчеркивает эффективность этого способа получения высокозимостойких форм.

В целом отбор на гиббереллиновом фоне, вероятно, – самый быстрый путь получения исходного высокозимостойкого разнообразия, пригодного для селекции по всему комплексу хозяйственно ценных признаков, присущих сортам: 2 поколения – обработка посевов гиббереллином A_3 плюс 2–4 поколения размножения и оценки на зимостойкость потомств выживших растений. Результативность повысится, если добавить 1 поколение отбора с помощью зимовки на талой почве и 2 поколения отбора в степи на морозостойкость. В результате через 7–9 поколений можно получить требуемый высокозимостойкий материал для селекции сортов. И если исходно были взяты сорта интенсивного типа с недостаточной для условий Сибири зимостойкостью, то дальнейшая селекция потребует сравнительно небольшого числа поколений.

Гибридизация между образцами пшеницы потребует 4–6 поколений на размножение гибридов и отбор в условиях лесостепи и 2 поколения отбора на морозостойкость, после чего можно будет вести селекцию по остальным хозяйственно ценным признакам.

Гибридизация пшеницы с пыреем предполагает наличие инбредных клонов с глубиной инбридинга I_{3-5} , для получения которых может потребоваться 6–10 поколений. 3–4 поколения потребуются на получение нестерильных гибридов и 5–7 поколений – на размножение и выделение образцов с чисто пшеничным фенотипом, их оценку в лесостепи и 2 поколения отбора в степи. Но достоинством получаемых гибридов является большая доля образцов с высокой и длительной морозостойкостью, что показали результаты промораживания в морозильных камерах.

Таким образом, обсуждаемые способы получения исходного материала для селекции сортов имеют свои достоинства. Выбор любого из них будет зависеть от возможностей кон-

кретного исследователя. В этой связи нужно отметить, что образцы из коллекции озимой мягкой пшеницы ВИР середины 1980-х гг. оказались малоэффективным источником высокозимостойкого материала для селекции сортов в Сибири (табл. 2, группа К), но они могут успешно применяться как исходный материал для рассмотренных выше способов получения нужного разнообразия.

В заключение остается обсудить возможную природу тех изменений у растений, выживавших в лесостепи после обработки гиббереллином A_3 , и у растений, выживших в степи при отборе на морозостойкость.

Под влиянием гиббереллина A_3 в двух смежных поколениях у ряда слабозимостойких в лесостепи Западной Сибири сортов озимой мягкой пшеницы удалось получить линии с перезимовкой 85–100 % растений (табл. 1). Приведенные выше данные указывают на ключевое значение способности сохранять глубокий покой растениями в ходе зимовки для их выживания. Состояние глубокого покоя у растений формируется в ходе их осеннего развития. Перед наступлением зимовки у них существенно изменяется метаболизм, активность генома. Так, у наиболее изученного растительного объекта *Arabidopsis thaliana* показано, что понижение температуры затрагивает активность 939 генов: у 655 она повышается, а у 284 снижается. О многих генах, быстро реагирующих на понижение температуры, известно, что они кодируют транскрипционные факторы. У 23 из них изменения активности регистрировались лишь в течение первых трех часов воздействия холодом. Lee с соавт. (2005) приводят данные о том, что транскрипционные факторы включают множество транскрипционных каскадов.

Поэтому предположение о мутационном характере изменений у озимой пшеницы под влиянием гиббереллина A_3 , которые привели к наследуемому повышению зимостойкости потомков у части выживших растений, не может быть принято. Причина простая: число генов, вовлекаемых в формирование состояния глубокого покоя, велико, а частота мутаций для отдельного гена мала. Еще меньше частота мутационных событий, не наносящих вреда. Поэтому согласованный мутационный процесс в течение 2 поколений у довольно ограничен-

ного числа растений, который затрагивает существенную часть их генома, маловероятен. Следовательно, скорее всего имеет место согласованное регуляторное изменение активности генома, т. е. происходящие события имеют эпигенетический характер.

Из анализа табл. 2 можно сделать предположение, что под влиянием умеренно сильных морозов в первых 2 поколениях у выживших образцов пшеницы в степи произошло существенное повышение их морозостойкости, потому что в третью, самую суровую, зиму отсев в каждой группе образцов был небольшим. Это предположение подтверждается характером распределений внутри каждой группы в ряду поколений (Чекуров, Козлов и др., 1992).

Вероятная природа изменений, приведших к росту морозостойкости в течение 2 поколений, по нашему мнению, такая же, как и в предыдущем случае. То есть под влиянием гиббереллина A_3 во время зимовки посевов пшеницы под глубоким снежным покровом в лесостепи, а затем под влиянием умеренно сильных морозов в ходе зимовки при малоснежье в степи, вероятно, произошли эпигенетические изменения в геноме выживших растений. В первом случае они привели за 2 поколения к формированию наследуемой способности поддерживать глубокий покой на протяжении зимовки, характерной для лесостепи Западной Сибири. А во втором случае они привели к наследуемому росту морозостойкости у потомков выживших растений.

Таким образом, описанная в данной работе двухэтапная селекция является эффективным способом получения исходного разнообразия для селекции высокозимостойких сортов озимой мягкой пшеницы, удовлетворяющих условиям Сибири.

Литература

- Барашкова Э.А., Виноградова В.В. Оценка зимо- и морозостойкости полевых культур // *Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям*. Л.: ВИР, 1988. С. 128–154.
- Васильев И.М. Зимовка растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 308 с.
- Козлов В.Е. Исследование признака зимостойкости у озимой пшеницы в условиях Сибири. Генетические и селекционные аспекты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1997. 16 с.
- Козлов В.Е., Чекуров В.М. Связь между морфологией растений озимой пшеницы и зимостойкостью при изменении содержания рост-регулирующих веществ // *Роль фитогормонов в проявлении некоторых признаков у растений*: Сб. науч. тр. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1983. С. 85–96.
- Чекуров В.М., Козлов В.Е. Низкий метаболизм и высокая морозостойкость – важные компоненты выживаемости озимой пшеницы в Сибири // 1-я Центрально-Азиатская конференция по пшенице, г. Алматы, 10–13 июня 2003. Материалы. Алматы: CIMMYT, 2003. С. 222.
- Чекуров В.М., Козлов В.Е., Титков И.П., Митрофанов Н.Г. Проблемы и методические подходы к созданию сортов озимой пшеницы для Сибири // *Генетические методы в селекции растений*. Новосибирск: Наука, 1992. С. 180–210.
- Яковлев Н.Н. Климат и зимостойкость озимой пшеницы. Л.: *Гидрометеоздат*, 1966. 419 с.
- Chekurov V.M., Kozlov V.E. Winter wheat's main survival mechanisms in Siberia: Low metabolic rate and high frost tolerance / A.A. Morgunov, K.G. McHah. Campbell and Poroda // *Increasing Wheat Production in Central Asia through Science and Cooperation: Proc. of the First Central Asia Wheat Conf.*, Almaty, Kazakhstan: CIMMYT, 2005. P. 118–121.
- Lee Byeong-ha, Henderson D.A., Zhu J.-K. The Arabidopsis cold-responsive transcriptome and its regulation by ICE1 // *The Plant Cell*. 2005. V. 17. P. 3155–3175.
- Kozlov V.E. Comparison of methods of obtaining the genetic diversity for the selection of wheat to winter hardiness in Siberia // *The Intern. Conf. «Wheat genetic resources and genomics» (WGRG)*, Novosibirsk, Russia. August 28–September 1, 2011. Novosibirsk: Inst. Cytol. Genet, 2011. P. 19.

COMPARISON OF METHODS FOR OBTAINING GENETIC DIVERSITY FOR BREEDING WINTER-HARDY WHEAT IN SIBERIA

V.E. Kozlov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: kozlov@bionet.nsc.ru

Summary

High winter hardiness requires two features: (1) a duration of deep rest comparable to the duration of wintering and (2) high frost resistance. An interdisciplinary approach to studying the mechanisms governing the formation of winter hardiness permits one to develop new methods for increasing genetic diversity, to improve well-known ones, and to compare their efficiencies. Such diversity, in particular, is essential for breeding wheat varieties that would meet the conditions of Siberia. Treatment of shoots of winter varieties with gibberellin A₃ yielded families (lines) with 85–100 % survival under deep snow cover in the forest-steppe zone. The survival of original varieties under the same conditions was lower by an order of magnitude. Gibberellin stress in two consecutive generations induced a long deep rest in some survivors, comparable to the duration of wintering, which ensured high survival of their offspring. These changes were inherited. The harder was the selection for the duration of deep rest in «gibberellic» lines, the higher proportion of them was constituted by highly frost-resistant forms that survived under conditions of poor snow cover in the steppe. When both parents had at least one component of high winter hardiness, the crosses yielded the highest proportion of highly frost-resistant forms. Inbred clones of intermediate wheatgrass *Agropyron glaucum* were good donors of both components of winter hardiness when crossed to wheat. Hereditary changes in wheat accessions in two consecutive generations both in the forest-steppe under the influence of gibberellins and in the steppe under the effect of moderate to severe frosts are likely to have a regulatory epigenetic nature.

Key words: winter wheat, winter hardiness, frost resistance, gibberellin A₃, hybridization, inbred wheatgrass clones, epigenetic variability.