

Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова (ВИР)

А.Н. Фесенко, Н.Н. Фесенко, О.И. Романова

**МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЙ
МЕТОД СЕЛЕКЦИИ ГРЕЧИХИ
(*Fagopyrum esculentum* Moench)**

Монография

Санкт-Петербург, ВИР, 2017

Светлой памяти выдающегося

исследователя и наставника

Николая Валерьевича Фесенко

посвящается



УДК 633.12:631.52+631.531.12

Фесенко А.Н., Фесенко Н.Н., Романова О.И.

Морфогенетический метод селекции гречихи (*Fagopyrum esculentum Moench*) / Монография – СПб.: ВИР, 2017. – 164 с.

В книге изложены проблемы и наиболее результативные направления селекции гречихи, связанные с генетическим корректированием морфогенеза на базе эволюционно перспективных морфологических мутаций, затрагивающих количественные и качественные параметры развития вегетативной и генеративной сфер растения.

Для селекционеров, семеноводов, ботаников-ресурсоведов, преподавателей, аспирантов и студентов вузов биологического и сельскохозяйственного профиля.

Ил. 6, табл. 90 . библиогр. 151 назв.

Fesenko A.N., Fesenko N.N., Romanova O.I.

Morphogenetic method in common buckwheat breeding (*Fagopyrum esculentum Moench*)/ Monography – St.Petersburg: VIR, 2017. – 164 p.

The book considers the problems and the most efficient trends in buckwheat breeding which are associated with genetic control of morphogenesis on the basis of promising evolutionary morphological mutations that influence quantitative and qualitative parameters of vegetative and generative organs development in a plant.

The book is aimed at breeders, seed producers, botanists and plant genetic resources specialists, as well as at teachers, postgraduates and students specializing in biological and agricultural sciences.

III. – 6. Tab. – 90. Ref. – 151 en.

Рецензенты:

Доктор сельскохозяйственных наук, чл.-кор. АН РТ, профессор кафедры общего земледелия, защиты растений и селекции Казанского государственного аграрного университета Кадырова Ф.З.

Доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник отдела генетики Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова Ригин Б.В.

Утверждено Ученым советом
протокол № 8 от 01.06.2016

© Коллектив авторов, 2017

© ВНИИЗБК, 2017

© ВИР, 2017

ISBN 978-5-905954-28-3

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	9
Глава 1. РАЗРАБОТКА ОСНОВ МЕТАМЕРИЙНОГО ПОДХОДА В СЕЛЕКЦИИ ГРЕЧИХИ.....	16
Глава 2. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОГЕНЕЗА.....	20
Влияние инбредной депрессии на развитие селекционно-значимых количественных признаков у растений гречихи	20
Вегетационный период	21
Фитомерное строение растения и вегетационный период	22
Морфотипы, традиционные по зоне ветвления стебля.....	26
Морфотипы, мутантные по зоне ветвления стебля	27
Размер зоны плодообразования.....	30
Реакция на фотопериод	31
Глава 3. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ ГРЕЧИХИ.....	37
Особенности защитно-приспособительного комплекса культурной и предковой форм гречихи	37
Влияние условий выращивания на развитие зоны ветвления у растений местных образцов гречихи различного происхождения... 46	
Морфогенетические механизмы адаптации местных популяций гречихи посевной к условиям восточноевропейской части её ареала	54
Глава 4. МЕТАМЕРИЙНАЯ АРХИТЕКТОНИКА КАК СИСТЕМНЫЙ КРИТЕРИЙ АДАПТИВНЫХ И ПРОДУКЦИОННЫХ СВОЙСТВ РАСТЕНИЙ И СОРТОВ ГРЕЧИХИ	66
Особенности архитектоники вегетативной сферы растений современных районированных сортов гречихи	66
Влияние архитектоники растений на динамику процесса цветения сортов гречихи.....	70
Связь архитектоники с урожайностью современных сортов гречихи.....	79
Глава 5. РОЛЬ АРХИТЕКТОНИКИ В ОПРЕДЕЛЕНИИ ПРОДУКЦИОННЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ИНДЕТЕРМИНАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЁ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ	86
Плейотропный эффект аллеля <i>lsb</i> в морфогенезе репродуктивной системы гречихи.....	86
Продукционные свойства морфотипов гречихи с различной архитектоникой вегетативной зоны ветвей	89

Продуктивность ограниченноветвящихся растений в условиях загущения	92
Влияние ветвления на реализацию продуктивного потенциала растений гречихи	96
Перспективы использования в селекции формы с блокированным ветвлением....	100
Глава 6. ВЛИЯНИЕ АРХИТЕКТОНИКИ НА ПРОДУКЦИОННЫЕ СВОЙСТВА ДЕТЕРМИНАНТНЫХ РАСТЕНИЙ ГРЕЧИХИ	108
Особенности цветения и плodoобразования различных морфотипов детерминантной гречихи	108
Связь архитектоники зоны ветвления ветвей с продукционными свойствами детерминантных растений	112
Влияние аллеля <i>lsb</i> на развитие репродуктивной сферы детерминантных растений гречихи	115
Урожайность ограниченноветвящихся сортов гречихи детерминантного морфотипа.....	118
Сравнительный анализ продуктивности растений ограниченноветвящихся детерминантных морфотипов гречихи	125
Влияние архитектоники зоны плodoобразования стебля на продуктивность растений детерминантного морфотипа.....	131
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	135
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	154

ВВЕДЕНИЕ

Гречиха – ценнейшая крупяная культура; отличается достаточно высоким содержанием белка, состоящего в основном из легкорастворимых фракций, сбалансированного по аминокислотному составу с высокой долей незаменимых аминокислот; содержит антиоксиданты, пищевые волокна, витамины и микроэлементы (Фесенко Н.В., 1983; Kreft et al., 2007). На посевах гречихи практически не применяются пестициды, поэтому крупа является экологически чистой. Всё это делает гречневую крупу незаменимым продуктом не только лечебного и детского, но и повседневного сбалансированного питания, способствующего профилактике сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний. Высокая нектаропродуктивность обеспечивает не только сбор 70–100 кг мёда с гектара, но и делает гречиху резерватом полезной энтомофауны (Клименкова и др., 1978, цит. по Фесенко Н.В., 1983).

Хотя гречиха производится более чем в двадцати странах всех континентов, традиционными лидерами в производстве этой культуры являются Китай, Россия и Украина (табл. 1).

Таблица 1.
Производство гречихи в основных странах-производителях, тыс. т

Страна	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2010
СССР	853,5	818,5	973,0		
Россия				719,0	635,0
Украина				370,0	248,5
Казахстан				71,4	46,5
Беларусь				12,8	12,8
Китай	1600,0	2337,0	2161,5	2281,0	812,0
Япония	29,4	22,6	18,9	21,4	25,8
Южная Корея	7,1	6,6	8,9	5,3	2,7
США	18,5	23,9	84,6	80,1	71,4
Канада	30,8	36,9	31,8	15,5	6,9
Франция	33,3	11,8	11,7	25,3	105,2
Польша	45,8	49,3	62,2	49,3	63,3
В мире	2649,5	3347,5	3402,5	3710,5	2121,5

Анализ данных ФАО (с 1961 года) показывает, что с середины XX по начало XXI вв. урожайность гречихи как в мире в целом, так и в стра-

нах-производителях этой культуры выросла в меньшей степени, чем урожайность основных зерновых культур (табл. 2). В США и Украине средняя урожайность гречихи даже несколько снизилась. Главной причиной этого являются биологические особенности культуры (склонность к израстанию на плодородных агрофонах, растянутость цветения, недружное созревание посева). В то же время, современное земледелие требует создания сортов «интенсивного» типа – отзывчивых на внесение удобрений, дружносозревающих и устойчивых к полеганию.

Таблица 2.
Рост урожайности некоторых культур
в основных странах-производителях гречихи

Культура, страна	Средняя урожайность (1961–1970), ц/га	Средняя урожайность (2001–2012)	
		ц/га	% к (1961–1970)
Пшеница			
в мире	13,0	29,2	225
Франция	31,7	69,5	219
США	18,1	28,5	158
Украина	20,8	28,4	136
Россия	11,8	20,4	173
Китай	9,4	44,5	473
Кукуруза			
в мире	21,8	48,7	224
Франция	38,9	88,8	229
США	45,4	92,0	203
Украина	25,9	42,9	166
Россия	21,8	34,4	158
Китай	16,1	53,0	329
Гречиха			
в мире	5,8	9,0	156
Франция	11,2	31,0	277
США	11,8	10,4	88
Украина	8,0	7,7	96
Россия	4,9	7,6	155
Китай	6,2	9,7	155

Гречиха – перекрестноопыляющаяся культура. До разработки метода экранной изоляции посевов (Неттевич, Фесенко, 1964) это обстоятельство вынуждало использовать пространственную изоляцию, что сильно ограничивало количество прорабатываемых сортобразцов.

Кроме того, научное изучение гречихи началось только в начале XX в. исследованиями российских ученых: по биологии и агротехнике культуры – И. А. Пульман (1905), В. В. Винер (1906); биологии опыления – С. И. Коржинский и Н. А. Монтерверде (1898), Л. Ф. Альтгаузен (1910), А. Н. Лебедянцев (1919); агрохимии – Д. Н. Прянишников (1902); генетике – С. А. Эгиз (1924–1925) и другие. Советский Союз и Китай, основные производители гречихи, в первой половине XX в. находились в эпицентре ряда мировых и социально-политических конфликтов, что сказалось на научных исследованиях. На протяжении длительного времени основным методом создания новых сортов являлся отбор из местных популяций.

Только на рубеже 60–70-х гг. XX в. в бывшем СССР сложился арсенал методов селекции гречихи, используемый в настоящее время. Вместе с тем, в селекции отчетливо проявились кризисные явления. Длительное время в селекции гречихи признаками отбора служили оптимальный вегетационный период, наличие большого количества развитых ветвей, интенсивное цветение и плodoобразование, крупность и плёнчатость плода. В комплексе эти признаки определяют общий и семенной потенциал продуктивности растений. Их использование позволило повысить урожайность и технологические качества семян новых сортов. Однако потенциал повышения продуктивности гречихи оказался исчерпан. Вновь выводимые сорта сохраняли весь комплекс недостатков, присущих гречихе: сильно выраженную конкуренцию за свет в ценозе; совмещение фаз интенсивного роста и плodoобразования; израстание на удобренных фонах и при избыточном увлажнении; низкую эффективность продукционного процесса при огромной избыточности цветения и др. В условиях интенсификации земледелия на первый план выступил поиск аллелей ограниченного роста и толерантности к загущению. Стало ясно, что в адаптивном геноме гречихи такие аллели отсутствуют как несовместимые с её адаптивной стратегией, и для повышения урожайности требуется реконструкция адаптивного генома.

Родиной гречихи обыкновенной *F. esculentum* Moench является субтропическая зона южного Китая (Ohnishi, 1991, 1995). Обилие тепла и влаги в зоне становления вида способствовало энергичному росту растений и предопределило сильно выраженную конкуренцию за свет. Гречиха относится к типу виолентов (Миркин и др., 1999; Фесенко Н. В. и др., 2006). Способность к длительному интенсивному росту является основой её защитно-приспособительного комплекса. Все остальные биологические и морфологические свойства так или иначе скоррелированы с ним и служат его обеспечению. Плодовитость вида в таких условиях

обеспечивается способностью к длительному массированному цветению (развитой ремонтантностью).

В связи с этим, перед селекционерами встала задача создать сорта с изменённым габитусом растения, позволяющим достичь высокой продуктивности, но без избыточного увеличения их морфологического потенциала. Необходимость изменения габитуса гречихи была осознана исследователями уже в середине прошлого века. Г.М. Соловьёв (1948) указывал на целесообразность ограничения ростовых потенций. Талантливой исследовательнице Наталье Николаевне Петелиной выпала удача выделения уникального крупноплодного морфотипа, послужившего родоначальником сорта Краснострелецкая и последующей серии сортов такого же морфотипа, условно называемого нами «краснострелецким» (Петелина, 1968). Этот морфотип отличает ряд комплексно наследующихся особенностей: крупнолистность; крупноплодность в сочетании со своеобразной формой околовплодника; наличие фасциаций побегов; выраженная физиологическая детерминация роста и развития (дружное отцветание и созревание растений).

На основе глубокого изучения защитно-приспособительного комплекса гречихи Николай Валерьевич Фесенко (1983) пришел к выводу, что эффективное проведение селекции на ограничение ростовых процессов возможно только с использованием мутантных аллелей с положительным эволюционным статусом, т.е. вовлеченных в адаптивный геном вида естественным отбором (Фесенко Н.В., Мартыненко, 1998).

Для решения этой проблемы во Всероссийском научно-исследовательском институте зернобобовых и крупяных культур (ВНИИЗБК) был разработан и использован эволюционно-генетический метод: изучение и использование в селекции микроэволюционных процессов, протекающих в настоящее время в популяциях гречихи в восточно-европейской части её ареала.

Причиной ожидаемого накопления аллелей ограниченного роста было изменение вектора естественного отбора в процессе вовлечения гречихи в земледельческую культуру. Если в естественных условиях ведущим фактором было выживание вида, то в условиях земледелия им стала урожайность (Fesenko N.V., 2001). У гречихи роль этого фактора может быть особенно велика, поскольку векторы естественного отбора у неё изменились в диаметрально противоположном направлении (от сильно выраженной конкуренции в ценозе к толерантности к загущению). К этому следует добавить, что условия произрастания гречихи на ее родине кардинально отличаются от параметров умеренного климата средней полосы России. Кроме того, период адаптации гречихи к условиям восточно-европейской части её ареала (особенно его средней и северной частей), относительно краток: заселение этой территории славянами, принесшими сюда земледелие, началось лишь в XII–XIII вв. (Ключевский, 1992).

Мониторинг распространения и закрепления в фенотипически открытом полиморфизме вида спонтанных мутаций и рекомбинаций вскрыл феномен разнонаправленной адаптации современной гречихи к условиям произрастания в северных и южных регионах восточно-европейской части её ареала (Фесенко Н.В., 2002): адаптация к условиям северного региона протекает на основе мутации ограниченного ветвления, а к условиям южной зоны – детерминантного типа побегов. Во ВНИИ зернобобовых и крупяных культур с начала 70-х гг. XX в. с этими формами проводятся широкие исследования и селекционная работа.

Особое внимание привлекла мутация детерминантного типа роста гречихи. В настоящее время использование детерминантных форм стало ведущим направлением в селекции многих неродственных культур (томаты, горох, бобы, люпин, люцерна и др.). Изучение особенностей детерминантной формы гречихи показало, что она отличается повышенной засухоустойчивостью, что связано с повышенной корнеобеспеченностью надземной массы в фазе плodoобразования. Кроме того, у детерминантной формы преодолены некоторые «узкие места», ограничивающие рост урожайности: частично снят «параллелизм» роста и плodoобразования (продолжительность роста побегов уменьшилась на 8–10 дней), а также повышена «козернённость» цветков при значительном снижении их количества (Мартыненко, 1984, 1994).

Ограниченнное ветвление и детерминантный тип побегов являются основными признаками в идеатипах сортов, создаваемых для регионов с различными типами термического и водного режимов. Ограниченноветвящиеся сорта Баллада, Есень, Молва и Скороспелая 86, районированы в Северо-Западном, Центральном, Волго-Вятском, Центрально-Черноземном и Уральском регионах России. Детерминантные сорта Сумчанка, Деметра, Дождик и Дикуль возделываются в Центрально-Черноземном, Средне - и Нижне-Волжском, Уральском и Северо-Кавказском регионах России, в Украине, Казахстане и Белоруссии.

В настоящее время сорта морфотипов с ограниченным ростом занимают ведущее место в сортименте гречихи России (табл. 3). Доля сортов «краснострелецкого», ограниченноветвящегося и детерминантного морфотипов, в общей площади сортовых посевов составляет более 90%. Особенно заметен рост площадей под детерминантными сортами – их доля возросла с 1999 к 2012 гг. с 9 до 56% (Фесенко А. Н., Мартыненко, Селихов, 2012).

