

# Пластичность образа жизни у группы озимых образцов пшеницы и тритикале

В.Е. Козлов , В.И. Пономаренко, Е.П. Размахнин

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Использование «яровых аналогов» для исследования зимостойкости пшеницы дает возможность создавать более зимостойкие сорта. Пластичность образа жизни (способность развиваться по яровому типу при яровом посеве) озимых сортов позволяет выделять такие «аналоги». В условиях Западной Сибири проверена зимостойкость 34 озимых образцов пшеницы и тритикале из Краснодара. Их потомства были посеяны ранней весной вблизи Новосибирска для изучения их пластичности и получения «яровых аналогов». Осенью у пяти образцов не было фертильных растений, а у остальных 29 образцов их доля не превышала 59.3 % отчасти из-за наличия стерильных растений. Полученное яровое потомство было высеяно на месяц позже в следующем году. Осенью среди потомков лишь 15 озимых образцов обнаружены фертильные растения. Но у 28 образцов присутствовали также растения в стадии кущения к началу зимовки. Некоторые из них перезимовали и сформировали семена на следующий год раньше посевов озимых сортов. Несмотря на песчанистую почву (низкое содержание влаги) и сильную майско-июньскую засуху, среди этих растений наблюдалась изменчивость по продуктивности. Такие «озимо-яровые» растения можно использовать для селекции образцов пшеницы и тритикале, пригодных для посева в конце весны – начале лета и уборки на следующий год раньше озимых сортов. Эти образцы будут соответствовать требованиям *sustainable agriculture*, потому что «озимо-яровые» растения были выделены в крайне неблагоприятных условиях: песчанистая кислая (рН 4.9–5.3) малоплодородная почва без внесения удобрений, содержание азота в верхнем слое 0–40 см ниже 25 кг/га. Существует теоретическая возможность селекции «озимо-яровых» растений в качестве подпокровной культуры.

Ключевые слова: зимостойкость; озимая пшеница; тритикале; «яровые аналоги»; пластичность образа жизни; стерильность.

## Seasonal life history plasticity of the group of winter wheat and triticale accessions

V.E. Kozlov , V.I. Ponomarenko, E.P. Razmakhnin

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

The application of “spring analogs” to explore winterhardiness of wheat gives the possibility to obtain cultivars with higher hardiness. Seasonal life history plasticity of winter cultivars gives the possibility to obtain such “analogs”. Winterhardiness of 34 winter wheat and triticale accessions from Krasnodar was tested in West Siberia environment. Their offsprings were sown early in the spring near Novosibirsk to study their plasticity and to obtain “spring analogs”. In the fall the percentage of fertile plants was equal to 0 in the case of 5 accessions and to not more than 59.3 in other 29 accessions partly because of the presence of sterile plants. The progeny of this sowing was sown next year late in the spring. As a result, in the fall fertile plants were observed in the progeny of only 15 winter accessions. Also plants at the stage of tillering were observed in the progeny of 28 accessions at the beginning of winter. Some of them survived and developed seeds next year earlier than winter cultivars. Variability in performance was observed between these plants in spite of sandy soil (low humidity content) and May-June strong drought. So, such “winter-spring” plants can be used for breeding wheat and triticale accessions suitable for sowing late in the spring or early in the summer and harvesting next year earlier than winter cultivars. They can be developed in accordance with *sustainable agriculture*, because “winter-spring” plants were generated in an extremely unfavourable environment: sandy acid soil (pH 4.9–5.3) with low fertility (nitrogen content in the upper 40-cm layer was below 25 kg/ha) without fertilizer application. There is a theoretical possibility to breed “winter-spring” plants in simultaneous sowings with spring cultivars.

Key words: winterhardiness; winter wheat; triticale; “spring analogs”; seasonal life history plasticity; sterility.

### КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Козлов В.Е., Пономаренко В.И., Размахнин Е.П. Пластичность образа жизни у группы озимых образцов пшеницы и тритикале. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(3):310-315. DOI 10.18699/VJ18.365

### HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Kozlov V.E., Ponomarenko V.I., Razmakhnin E.P. Seasonal life history plasticity of the group of winter wheat and triticale accessions. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(3):310-315. DOI 10.18699/VJ18.365 (in Russian)

**В** настоящее время мы проводим селекцию на увеличение зимостойкости группы современных озимых сортов пшеницы и тритикале, выведенных в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко». Сорта обладают прочной соломиной и потенциалом урожайности зерна 90–100 ц/га. Расширение знаний о механизмах формирования признака зимостойкости, несомненно, может внести вклад в решение поставленной задачи. Об этом, в частности, говорит опыт наших исследований. Так, ощутимый прогресс в исследовании зимостойкости достигнут нами в результате сравнительного исследования динамики биологической активности рострегулирующих веществ в процессе осеннего закалывания озимых сортов мягкой пшеницы и их так называемых яровых аналогов – растений с яровым типом развития. Они были получены В.М. Чекуровым у среднезимостойкого сорта пшеницы Мироновская 808 и высокозимостойкого сорта Ульяновка в яровом посеве (Козлов, 1987). Активность этих веществ проверяли с помощью биотеста на отрезках coleoptiles пшеницы (зона клеток, растущих растяжением) после фракционирования экстрактов тканей растений тонкослойной хроматографией.

Выбор биотеста основан на том, что мелкоклеточность зимующих травянистых растений повышает их зимостойкость (Туманов, 1979). Поэтому предполагалось, что ощутимый уровень активности ингибиторов роста клеток растяжением способен вносить вклад в повышение зимостойкости. Химическая идентификация содержимого хроматографических зон не производилась. Показано, что и у озимого сорта, и у его «ярового аналога» в процессе осеннего развития качественно одинаково, но количественно по-разному снижалась активность стимуляторов роста клеток растяжением и возрастала активность их антагонистов, ингибиторов. У озимого сорта эти изменения были выражены отчетливее. У пары Ульяновка – ее «яровой аналог» такие изменения опережали события пары Мироновская 808 – ее «яровой аналог» и были выражены гораздо сильнее. В то же время растения «ярового аналога» Ульяновки погибли под снежным покровом в ходе зимовки, а растения «ярового аналога» Мироновской 808 погибли спустя 10 дней при температуре воздуха –7, –10 °С без снежного покрова. Очевидно, что это наблюдение не противоречит предположению о вкладе ингибиторов роста клеток растяжением в формирование зимостойкого состояния и позволяет расширить его. Чем выше уровень такой активности, развиваемой в осенний период, тем выше достигаемый уровень зимостойкости.

Между озимым сортом и его «яровым аналогом» существует достаточно близкое генетическое родство, отчасти нарушаемое наличием свойств, соответственно, озимости и яровости. Поэтому наше предположение можно переформулировать. Растения пшеницы, независимо от их образа жизни, высеянные осенью, в ответ на осенние условия среды качественно одинаково снижают ростовые процессы и накапливают активность ингибиторов роста клеток растяжением, что вносит вклад в их устойчивость к предстоящим неблагоприятным условиям среды в зимний период. И чем выше достигаемый уровень активности ин-

гибиторов, тем выше уровень достигаемой устойчивости. Более того, активность ингибиторов у высокозимостойкого сорта Ульяновка незначительно изменилась на протяжении зимовки в отличие от среднезимостойкого сорта Мироновская 808. Снижение в этот период сухого веса растений обоих сортов из-за метаболизма без фотосинтеза под снежным покровом следовало той же тенденции. Таким образом, у Ульяновки стабильнее поддерживался низкий уровень метаболизма, что является одной из предпосылок высокой зимостойкости (Козлов, 1983а, б, 2012; Чекуров и др., 1992; Чекуров, Козлов, 2003; Chekurov, Kozlov, 2005). На основании этого сделано предположение о необходимости отбора на способность сохранять низкий уровень метаболизма в ходе зимовки при селекции озимой пшеницы в Сибири. Его подтвердили наши полевые опыты в условиях малоснежья, которое слабо защищает растения от действия мороза. Предварительный отбор по этому показателю существенно повышал долю растений, выживавших в условиях сильных морозов. По результатам можно сделать вывод, что сохранение у растений зимой низкого уровня метаболизма и развиваемая в итоге высокая морозостойкость на протяжении зимовки – необходимые условия успешного выживания посевов озимых в Сибири. Селекция по этим двум показателям позволила получить группу сортов озимой пшеницы, возделываемых в Сибири (Чекуров и др., 1992; Chekurov, Kozlov, 2005; Kozlov, 2011). В их числе сорта: Багратионовская (стандарт морозостойкости пшеницы в СССР), Кулундинка, Новосибирская 32 (стандарт морозостойкости пшеницы в России в настоящее время), Новосибирская 40 и Новосибирская 51.

Пример привлечения «яровых аналогов» в исследование механизмов формирования зимостойкости у пшеницы показал, что образцы пшеницы, независимо от типа развития (образ жизни: яровой или озимый), в ответ на осенние условия среды качественно одинаково изменяют свой метаболизм. Такое изменение служит для увеличения устойчивости к предстоящим условиям зимнего периода. Это наблюдение дало возможность сделать экспериментально подтвержденное предположение о необходимости селекции на сохранение у озимых низкого уровня метаболизма в течение зимовки для выживания. В настоящей работе исследуется пластичность образа жизни (способность развиваться по яровому типу при яровом посеве) у озимых злаков, селекционируемых нами в настоящее время, на увеличение зимостойкости до уровня, требуемого в условиях Сибири. Возможно, привлечение «яровых аналогов» совместно с исходными озимыми сортами в молекулярно-генетические исследования механизмов формирования зимостойкости позволит расширить знания в этой области и решить поставленную задачу.

### Материалы и методы

Исследовали 25 сортов озимой пшеницы, три сорта озимой тритикале и шесть гибридных популяций озимой пшеницы, выведенных в ФГБНУ «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко» и любезно предоставленных академиком Л.А. Беспаловой. Это сорта озимой пшеницы: Айвина, Афина (двуручка), Батько, Васса, Вершина, Виза, Вита, Восторг, Грация, Гром, Дмитрий, Есаул, Зимница,

Таблица 1. Доверительные интервалы

| A*             | 0     | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     | 9     | 10    |
|----------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Верхний предел | 0.259 | 0.394 | 0.507 | 0.607 | 0.696 | 0.778 | 0.850 | 0.913 | 0.963 | 0.995 | 1.000 |
| Нижний предел  | 0.000 | 0.005 | 0.037 | 0.087 | 0.150 | 0.222 | 0.304 | 0.393 | 0.493 | 0.606 | 0.720 |

\* A – число озимых растений-предков.

Зимтра, Коллега, Краля, Краснодарская 99, Кума, Лебедь, Лига 1, Первица, Протон, Таня, Творец и Фишт; озимой тритикале: Валентин 90, Дозор и Сотник; пшеничные межсортовые гибридные популяции: Новосибирская 40 × Афина 7, Новосибирская 51 × Афина 7, Новосибирская 40 × Дмитрий, Новосибирская 40 × Творец, Новосибирская 51 × Дмитрий и Новосибирская 51 × Творец.

Все посеы производили на кислых серых лесных почвах с низким уровнем плодородия без внесения минеральных удобрений. Такие почвенные условия существенно ослабляют количественное выражение ряда признаков у растений, включая зимостойкость и урожайность. В кислых почвах ионы алюминия (Al) переходят в растворенное состояние. Токсичность Al – главный фактор, ограничивающий производство в растениеводстве. Кислые почвы охватывают около 40 % всех возделываемых земель в мире (Ma et al., 2000). Кроме того, в настоящее время широко ведутся исследования в области *sustainable agriculture*. Они направлены на увеличение производства продуктов растениеводства при минимальном использовании, в частности минеральных удобрений, путем повышения эффективности их использования новыми сортами (Ruttan, 1999). Перечисленные обстоятельства указывают на актуальность проведения нашего исследования на серых лесных супесчаных почвах с низким уровнем плодородия без внесения минеральных удобрений. pH почвы был в пределах 4.9–5.3; обеспеченность азотом в слое почвы 0–40 см составляла менее 25 кг/га, что соответствует очень низкому уровню, так как это следствие низкого уровня содержания гумуса – меньше 1.5 % (Сысо и др., 2010).

Для размножения семян и оценки зимостойкости эти образцы были высеяны осенью 2012 г. в лесостепи в окрестностях Новосибирска (Западная Сибирь). Часть зимовки посевов проходила на талой почве под толстым снежным покровом, который лег на незамерзшую почву, т.е. основным повреждающим фактором в зимний период для растений была его длительность в отсутствие фотосинтеза. Она достигала 6 мес, что существенно больше, чем в условиях Краснодарского края (Чекуров и др., 1992). У каждого из изученных нами образцов было выбрано 10 наиболее продуктивных растений. В ранневесенний посев (28.04.2014) у этих растений индивидуально высеяли по 15 зерен, которые взошли. Выросшие из них растения были убраны 15 сентября. Их семена высеяли на следующий год в поздневесеннем посеве (24.05.2015) индивидуально по растениям. Такое чередование сроков посева позволяет, на наш взгляд, селективировать растения, которые в условиях ярового посева, проводимого в Западной Сибири, способны развиваться по яровому типу и формировать семена. Статистическая обработка проведена согласно (Миллс, 1958). Доверительные пределы для числа озимых растений-предков (A, изменялось от 0

до 10), давших фертильные яровое и «озимо-яровое» (яровой посев–созревание по озимому типу) потомства, приведены в табл. 1 (уровень достоверности 0.95) (Большев, Смирнов, 1983).

## Результаты

Исследование пластичности образа жизни проводили в двух поколениях ярового посева. При ранневесеннем посеве не дали ярового потомства растения лишь трех сортов пшеницы: Айвина, Гром и Протон; тритикале Дозор и гибридной популяции Новосибирская 51 × Афина 7. Растения этих образцов либо не достигли спелости, либо оказались стерильными. У остальных 29 изученных образцов доля фертильных потомков в яровом посеве не превышала 59.3 % (табл. 2; сорт Вита) и не достигала доли спелых растений. Таким образом, в условиях ранневесеннего посева у испытанных злаков наблюдался полиморфизм по способности формировать яровое потомство. Эта гетерогенность сохранилась у полученных нами яровых потомков, высеянных на следующий год в полевых условиях в поздневесеннем посеве, что привело к тому, что среди яровых потомков еще 14 озимых образцов не было фертильных растений (см. табл. 2). У сорта-двуручки Афина все яровые потомки двух растений-предков из озимого посева оказались стерильными во втором яровом поколении. Такие растения у этого сорта не наблюдались в озимом посеве в поле и яровом – в теплице. Это, вероятно, говорит о существенном влиянии почвенно-климатических условий опыта на испытанные злаки. За исключением сорта-двуручки Афина, в поздневесеннем посеве 28 образцов в конце вегетационного периода присутствовали растения в стадии розетки листьев–кущения. Часть из них смогла успешно пройти осеннее закалывание и перезимовать, несмотря на крайне неблагоприятные для этого почвенно-климатические условия: низкое плодородие почвы и ее сильная кислотность; пасмурная осенняя погода с частыми дождями (Козлов, 1983а, б); снежный покров лег на незамерзшую почву; в начале зимовки при толщине снега 4–5 см мороз достигал –20 °С, затем наступила длительная оттепель. В табл. 2 в последней графе приведено количество озимых предков из числа озимых растений, исходно взятых в ранневесенний яровой посев, среди яровых потомков которых в поздневесеннем посеве зарегистрированы растения, выжившие после зимовки.

## Обсуждение

Исследование пластичности образа жизни у группы озимых злаков предпринято в рамках расширения знаний о механизмах формирования у них признака зимостойкости. У каждого образца было выбрано 10 самых продуктивных растений, т.е. наиболее устойчивых к длительности зимовки. В ранневесеннем посеве у каждого них высеяли

**Таблица 2.** Фертильность у 34 образцов озимых злаков при ранневесеннем посеве и поздневесеннем пересеве тех, которые дали семена

| Ранневесенний посев (28.04.2014) |  |   |   | Поздевесенний пересев (24.05.2015)                                    |                |
|----------------------------------|--|---|---|---|----------------|
| Название образца злака           | Число озимых растений-предков, давших потомство (n = 10) | Доля фертильных растений, равная $P \pm t \times s$ , % (m = 150) | Фенотипические стадии развития растений (1.09.2014)                                     | Число озимых растений, яровые потомки которых дали потомство (n = 10) |                |
|                                  |  |   |   | яровое  | «озимо-яровое» |
| Айвина                           | 0  | 0*  | Колошение у $\approx 30$ % растений, у остальных – розетка листьев                      | –   | –              |
| Афина                            | 10   | 54.0 $\pm$ 7.84   | Созревание у всех растений (10.08.2014)   | 8   | –              |
| Батько                           | 9  | 31.3 $\pm$ 7.25   | Созревание у $\approx 90$ % растений, у остальных – кущение–цветение                    | 0   | 8              |
| Васса                            | 10   | 52.7 $\pm$ 7.84   | »   | 8   | 8              |
| Вершина                          | 10   | 31.3 $\pm$ 7.25   | Молочная спелость у $\approx 90$ % растений   | 0   | 7              |
| Виза                             | 8  | 18.7 $\pm$ 6.07   | Молочная спелость у $\approx 60$ % растений, у остальных – кущение                      | 2   | 4              |
| Вита                             | 10   | 59.3 $\pm$ 7.84   | Восковая спелость у $\approx 85$ % растений   | 5   | 8              |
| Восторг                          | 7  | 21.3 $\pm$ 6.46   | Цветение–молочная спелость у $\approx 70$ % растений, у остальных – кущение–трубкавание | 0   | 4              |
| Грация                           | 10   | 58.7 $\pm$ 7.84   | Восковая спелость у $\approx 90$ % растений   | 5   | 10             |
| Гром                             | 0  | 0*  | Колошение у $\approx 10$ % растений, у остальных – розетка листьев–кущение              | –   | –              |
| Дмитрий                          | 10   | 34.7 $\pm$ 7.44   | Молочная спелость у $\approx 85$ % растений, у остальных – кущение–трубкавание          | 1   | 10             |
| Есаул                            | 9  | 34.7 $\pm$ 7.44   | Молочная спелость у $\approx 95$ % растений   | 0   | 7              |
| Зимница                          | 9  | 25.7 $\pm$ 6.86   | Цветение–восковая спелость у $\approx 95$ % растений, у остальных – кущение             | 0   | 4              |
| Зимтра                           | 8  | 18.0 $\pm$ 6.07   | Молочно-восковая спелость у $\approx 80$ % растений, у остальных – кущение              | 0   | 5              |
| Коллега                          | 10   | 41.7 $\pm$ 7.84   | Восковая спелость у всех растений   | 3   | 10             |
| Крала                            | 10   | 49.3 $\pm$ 7.84   | »   | 2   | 9              |
| Краснодарская 99                 | 10   | 54.7 $\pm$ 7.84   | »   | 8   | 10             |
| Кума                             | 10   | 48.7 $\pm$ 7.84   | »   | 9   | 10             |
| Лебедь                           | 10   | 38.0 $\pm$ 7.84   | Молочная спелость у $\approx 60$ % растений   | 10  | 10             |
| Лига 1                           | 10   | 32.7 $\pm$ 7.44   | Молочная спелость у всех растений   | 0   | 7              |
| Первица                          | 9  | 34.7 $\pm$ 7.64   | Молочно-восковая спелость у всех растений   | 1   | 8              |
| Протон                           | 0  | 0*  | Кущение–трубкавание у $\approx 70$ % растений, у остальных – цветение                   | –   | –              |
| Таня                             | 7  | 22.0 $\pm$ 6.66   | Молочно-восковая спелость у $\approx 90$ % растений, у остальных кущение–трубкавание    | 2   | 6              |
| Творец                           | 3  | 4.7 $\pm$ 3.33  | Молочно-восковая спелость у $\approx 40$ % растений, у остальных кущение–цветение       | 0   | 2              |
| Фишт                             | 2  | 8.0 $\pm$ 4.34  | Полная спелость у $\approx 40$ % растений, у остальных – кущение–цветение               | 0   | 1              |
| Валентин 90                      | 10   | 32.3 $\pm$ 7.44   | Полная спелость у всех растений (раннее созревание: 20.08.2014)                         | 5   | 1              |
| Дозор                            | 0  | 0*  | Колошение у $\approx 10$ % растений, у остальных розетка листьев–кущение                | –   | –              |
| Сотник                           | 8  | 37.3 $\pm$ 7.64   | Полная спелость у $\approx 50$ % растений, у остальных восковая спелость                | 8   | 7              |
| Н-40 $\times$ Афина 7            | 9  | 42.9 $\pm$ 7.84   | Молочно-восковая спелость у всех растений   | 0   | 7              |
| Н-51 $\times$ Афина 7            | 0  | 0*  | Полная спелость у всех растений   | –   | –              |

## Окончание табл. 2

| Ранневесенний посев (28.04.2014) |  |   |  | Поздневесенний посев (24.05.2015)   |                |
|----------------------------------|--|---|--|---|----------------|
| Название образца злака           | Число озимых растений-предков, давших потомство ( $n = 10$ ) | Доля фертильных растений, равная $P \pm t \times s$ , % ( $m = 150$ ) | Фенотипические стадии развития растений (1.09.2014)  | Число озимых растений, яровые потомки которых дали потомство ( $n = 10$ ) |                |
|                                  |  |   |  | яровое  | «озимо-яровое» |
| Н-40 × Дмитрий                   | 2  | $3.3 \pm 2.74$  | Цветение–молочная спелость у $\approx 95$ % растений | 0   | 2              |
| Н-40 × Творец                    | 4  | $8.7 \pm 4.50$  | Кущение–восковая спелость у всех растений            | 0   | 4              |
| Н-51 × Дмитрий                   | 8  | $27.6 \pm 7.05$   | Цветение–молочная спелость у всех растений           | 0   | 8              |
| Н-51 × Творец                    | 4  | $9.3 \pm 4.50$  | »  | 0   | 4              |

Примечание. ( $n = 10$ ) – число озимых растений отдельного образца, высеванных весной; ( $m = 150$ ) – число растений в яровом посеве отдельного образца при уборке осенью. Н-40 и Н-51 – сорта озимой пшеницы Новосибирская 40 и Новосибирская 51 в обозначениях гибридных популяций. «Озимо-яровое» потомство – потомство растений весеннего посева, которые до начала зимовки оставались в стадии розетки листьев–кущения, перезимовали и сформировали семена на следующий год.

\* – верхний доверительный предел доли фертильных растений, равной нулю, меньше 3; нижний равен 0 (Большев, Смирнов, 1983).  $P$  – доля фертильных растений (%),  $s$  – квадратическое отклонение,  $t = 1.96$  – коэффициент для уровня достоверности 0.95 (биномиальное распределение) (Миллс, 1958).

15 зерен, которые взошли. В середине сентября лишь у каждого из 13 образцов часть растений в посеве всех 10 озимых предков достигла спелости (см. табл. 2), но не все они были фертильными. Так, даже среди яровых потомков сорта-двурочки Афина фертильными оказались лишь 54 % из 150 растений (см. табл. 2). У каждого из остальных 16 образцов в ранневесеннем посеве не у всех 10 озимых предков наблюдалось хотя бы одно фертильное яровое растение. Таким образом, ранневесенний посев наиболее продуктивных растений из числа выживших после зимовки в условиях Западной Сибири у всех 34 образцов озимых злаков показал их гетерогенность по способности в своем развитии реагировать на необычные агроклиматические условия при таком сроке сева. Это, в частности, привело к неодинаковой скорости прохождения ими стадий онтогенеза и, как следствие, к разному образу жизни их потомков в яровом посеве. При ранневесеннем посеве не исключено воздействие яровизирующих температур на растения, например, в ночные часы. Действительно, в течение месяца со дня посева положительные температуры, не превышающие  $10^\circ\text{C}$ , наблюдались 17 раз (<https://www.gismeteo.ru/diary/4690/2014/5/>). Для исключения возможного влияния таких температур на начальные стадии развития растений семена, полученные от первого ярового посева, были посеяны индивидуально по растениям в поле на следующий год примерно на месяц позднее. Температуры ниже  $+10^\circ\text{C}$  в ночные часы лишь дважды наблюдались в течение месяца после посева (<https://www.gismeteo.ru/diary/4690/2015/5/>).

Такие условия развития растений существенно уменьшили у многих озимых образцов число исходных озимых предков, среди яровых потомков которых были фертильные растения (см. табл. 2). Только у сорта пшеницы Лебедь в потомствах всех десяти озимых предков в обоих яровых посевах присутствовали фертильные растения. У тритикале сорта Сотник такая картина наблюдалась для восьми озимых предков (см. табл. 2). У сорта-двурочки Афина потомки восьми из десяти озимых предков смогли

дать семена во втором яровом посеве. Вероятно, это стало результатом влияния условий выращивания предыдущих озимого и ярового поколений в Сибири.

Таким образом, при обоих сроках ярового посева установлена гетерогенность группы озимых злаков по способности либо завершать онтогенез по яровому типу и давать семена, либо задерживать свое развитие, нередко оставаясь в стадии кущения. Отмечен также высокий уровень стерильности, который, вероятно, является результатом действия комплекса причин.

Еще одна особенность второго ярового посева – часть растений у 28 образцов осталась в стадии розетки листьев–кущения, смогла пройти осеннее закаливание, перезимовать и сформировать семена на следующий год. Развитие зимостойкости у этих «озимо-яровых» растений угнетали кислая малоплодородная почва, токсичность ионов  $\text{Al}$ , пасмурная осенняя погода с частыми дождями (Козлов, 1983а, б). Затем наступил быстрый переход к морозам до  $-20^\circ\text{C}$  при толщине снега 4–5 см. Кроме того, выживание растений также существенно затрудняла их большая надземная масса, образующаяся при ранних посевах и зачастую приводящая к гибели посевов. Весной после стаивания снега наблюдались частые заморозки, под влиянием которых у посевов озимых сортов пшеницы произошло временное изменение зеленой окраски на красно-фиолетовую. В марте 2016 г. снег таял при отрицательной ночной температуре воздуха (кроме шести суток) (<https://www.gismeteo.ru/diary/179528/2016/3/>). Выживаемость «озимо-яровых» растений в таких экстремально неблагоприятных условиях наводит мысль о гетерозисном проявлении у них признака зимостойкости, в особенности морозостойкости в конце зимовки. Это свойство принципиально важно для сохранения посевов озимых в Сибири, где нередко наблюдаются возвратные заморозки весной. С большой долей уверенности можно предположить, что выживаемость в таких условиях посевов испытанных образцов, выполненных осенью семенами из Краснодарского края, была бы нулевой.

«Озимо-яровые» растения выделены у 21 из 25 сортов озимой пшеницы, у двух из трех сортов озимой тритикале и у пяти из шести гибридных популяций озимой пшеницы. Практическое использование таких растений будет во многом зависеть от того, удастся ли достичь у их потомков стабильного в ряду поколений проявления такого уровня зимостойкости.

Помимо очевидной высокой зимостойкости, «озимо-яровые» растения продемонстрировали еще одну особенность. Весной с началом вегетации в своем развитии они сразу перешли к стадии выхода в трубку, т. е. к генеративному развитию, в то время как рядом росшие посеvy сортов озимой пшеницы проходили стадию весеннего кущения и приступили к стадии выхода в трубку примерно на 20 дней позже. Такое быстрое весеннее развитие «озимо-яровых» растений привело их к более раннему созреванию по сравнению с озимыми сортами. Несмотря на сильную воздушную и почвенную засуху с конца мая до середины июня, среди «озимо-яровых» растений наблюдалась широкая изменчивость по их продуктивности (данные не приводятся). Это открывает возможность селекции среди них не только на способность к сверхранним посевам озимых с конца мая в условиях лесостепи Западной Сибири, но и на высокую выраженность других признаков, присущих сортам. Сорта будут более раннеспелыми, чем озимые. Вместе с тем среди растений, которые успешно завершили яровой цикл развития при обоих сроках ярового посева, можно вести селекцию на получение яровых сортов. Исследование этих сортов совместно с «озимо-яровыми» образцами, вероятно, внесет вклад в расширение знаний о механизмах формирования признака зимостойкости у злаков и тем самым поможет решить поставленную задачу: повысить зимостойкость изучаемой группы озимых злаков краснодарской селекции до уровня, требуемого в условиях Сибири. В практике яровые сорта, фенотипически очень близкие к исходным озимым сортам, можно использовать, в частности, для пересева весной участков погибших посевов озимых сортов (Федоров, 1959). Возможная природа молекулярно-генетических процессов, которые лежали в основе наблюдений, описанных выше, обсуждается в работе (Kozlov, 2017).

Кроме того, существует теоретическая возможность селекции «озимо-яровых» растений в качестве подпокровной культуры. Применение таких сортов позволило бы, в частности, сохранить объемы работ, связанных с подготовкой почвы к посеву.

### Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания (проект № 0324-2018-0018). Авторы выражают благодарность академику Л.А. Беспаловой за предоставленные семена.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Список литературы

- Большев Л.Н., Смирнов Н.В. Таблицы математической статистики. М.: Наука, 1983.
- Козлов В.Е. Связь между морфологией озимой пшеницы и зимостойкостью при изменении содержания рострегулирующих веществ. Роль фитогормонов в проявлении некоторых признаков у растений. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1983а;85-96.
- Козлов В.Е. Динамика активности рострегулирующих веществ в узлах кущения двух сортов озимой пшеницы и их яровых аналогов. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1983б;97-109.
- Козлов В.Е. Сравнение способов получения генетического разнообразия для селекции пшеницы на зимостойкость в условиях Сибири. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1): 232-239.
- Миллс Ф. Статистические методы. Ред. П.П. Маслов. М.: Госстатиздат, 1958.
- Сысо А.И., Смоленцев Б.А., Якименко В.Н. Почвенный покров Новосибирского научного центра и его природная и агрохимическая оценка. Сиб. экол. журн. 2010;3:363-367.
- Туманов И.И. Физиология закаливания и зимостойкость растений. М.: Наука, 1979.
- Федоров А.К. Особенности развития зимующих растений. М.: АН СССР, 1959.
- Чекуров В.М., Козлов В.Е. Низкий уровень метаболизма и высокая морозостойкость – важные компоненты выживаемости пшеницы в Сибири. Материалы 1-й Центрально-Азиатской конференции по пшенице (Казахстан, Алматы, 10-13 июня 2003 г.). Алматы, 2003;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;180-210.
- Chekurov V.M., Kozlov V.E. Winter wheat's survival mechanisms in Siberia: Low metabolic rate and high frost tolerance. Ed. A.A. Morgunov, K.G. McHol, R. Campbell, R. Poroda. Increasing Wheat Production in Central Asia through Science and Cooperation. Pros. of the First Central Asia wheat conference. Almaty, Kazakhstan: CIMMYT. 2005;118-121.
- Kozlov V.E. Comparison of methods of obtaining the genetic diversity for the selection of wheat to winter hardiness in Siberia. The International Conference "Wheat Genetic Resources and Genomics", Novosibirsk, Russia, August 28–September 1, 2011. Novosibirsk: Inst. Cytol. Genet., 2011;19.
- Kozlov V.E. Life history plasticity in large winter cereal group and sharp increasing of winterhardiness of flexible ("winter-spring") plants. Беляевские чтения: Международная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения академика АН СССР Д.К. Беляева (7–10 августа 2017 г., Новосибирск, Россия): Тезисы докладов = Belyaev conference: A triumphant event in commemoration of the centenary of the birth of Academician Dmitri Belyaev (August 7–10, 2017, Novosibirsk, Russia): Abstracts. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2017;219.
- Ma J.F., Taketa S., Yang Z.M. Aluminum tolerance genes on the short arm of chromosome 3R are linked to organic acid release in Triticale. Plant Physiol. 2000;122:687-694.
- Ruttan V.W. The transition to agricultural sustainability. Proc. Natl. Acad. Sci. 1999;96(11):5960-5967. DOI 10.1073/pnas.96.11.5960.