

УДК 581.1:575.22:57.084:57.017.32

РЕТРОСПЕКТИВА ИССЛЕДОВАНИЙ ВОДНОГО СТАТУСА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ НА БАЗЕ КОЛЛЕКЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ВИР

Э. А. Гончарова, Ю. В. Чесноков, М. Н. Ситников

*Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова Россельхозакадемии*

Приводится обзор исследований водного режима растений, включая физиологические классические и современные методы, а также современные данные по молекулярно-генетическому картированию QTL (Quantitative Trait Loci) физиологических признаков водообмена у культурных растений. Представлена ретроспектива развития физиолого-генетического изучения водного режима на базе коллекции генетических ресурсов растений Всероссийского НИИ растениеводства (ВИР). Показано, что использование современных и традиционных методических приемов может быть эффективным при выявлении генетических детерминант (QTL), определяющих проявление количественных физиологических хозяйственно ценных признаков. Выявленные QTL могут представлять интерес для углубленного изучения физиолого-генетических механизмов водообмена и осуществления маркер-вспомогательной селекции пшеницы на засухоустойчивость.

Ключевые слова : водообмен, количественные физиологические признаки, засухоустойчивость, картирование, QTL.

E. A. Goncharova, Yu. V. Chesnokov, M. N. Sitnikov. A RETROSPECTIVE REVIEW OF RESEARCH INTO THE WATER STATUS OF CULTIVATED PLANTS BASED ON THE GENETIC RESOURCES COLLECTION OF THE ALL-RUSSIAN RESEARCH INSTITUTE OF PLANT INDUSTRY

An overview of research into the water regime of plants carried out at the All-Russian Research Institute of Plant Industry (VIR), including classic and modern physiological techniques, as well as recent data on molecular genetic mapping of QTL (Quantitative Trait Loci) of the physiological traits of the water exchange in cultivated plants is provided. The evolution of physiological-genetic studies of the water regime is represented in retrospective relying on the VIR collection of plant genetic resources. We show that modern and traditional techniques can be effectively applied to find the genetic determinants (QTL) that control the manifestation of quantitative physiological commercially valuable traits. The QTL identified may be of interest for in-depth study of the physiological-genetic mechanisms that drive water exchange and for marker-aided selection of wheat for drought tolerance.

Key words : water exchange, quantitative physiological traits, drought tolerance, mapping, QTL.

Введение

Разностороннее изучение генетических растительных ресурсов в Государственном научном центре РФ ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) обязывает разрабатывать новые подходы и усовершенствовать методологии физиолого-биохимических, эколого-генетических и молекулярных исследований. Их значительная часть использована для изучения стрессоустойчивости культурных растений к разным погодноклиматическим условиям.

Известно, что важнейшую регуляторную роль в жизнедеятельности растений играет их водный статус, оценка которого разными современными методами (физиологическими, биохимическими, биофизическими, радиоизотопными и молекулярными) позволяет определить его вклад в ростовые, продукционные, адаптационные процессы при разных взаимодействиях «генотип-среда».

Для понимания причинной обусловленности названных явлений необходимо выявить внутренне физиолого-генетические механизмы регуляции формирования элементов структуры урожая и проявления их в экстремальных условиях внешней среды.

Устойчивость сельскохозяйственных культур к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям должна быть обеспечена на основе существенной перестройки физиологических и метаболических процессов в растениях, с тем чтобы свести к минимуму потери хозяйственно ценной части урожая за счет прекращения или замедления процессов синтеза и реутилизации органических веществ [Жученко, 2009].

Одним из наиболее разрушительных абиотических стрессовых факторов, которым подвергается растительный организм, является недостаточное обеспечение растений водой. Так, ущерб, наносимый засухой, порой превышает ущерб от любого другого стрессора. Засуха и борьба с ней сопровождают всю историю мирового земледелия. Около 70 % воды, используемой человечеством, потребляется в сельском хозяйстве. Сокращение ее запасов, а также глобальное изменение климата и увеличение численности населения все более остро ставят вопрос об эффективности пользования пресной водой. Для решения этого вопроса обычно применяют два связанных между собой пути – совершенствование агротехнологий и выведение сортов, устойчивых к недостаточной влагообеспеченности. В современных условиях эффективная селекционная работа в этом направлении возможна только на основе знаний о физиолого-генетических механизмах,

обеспечивающих растению устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды.

Водный дефицит в растениях приводит прежде всего к снижению содержания свободной воды, одновременно возрастает концентрация клеточного сока. Происходят глубокие изменения в цитоплазме, увеличивается ее вязкость. Возрастает проницаемость мембран. Клетки теряют способность к поглощению питательных веществ. Изменения связаны с нарушениями в структуре мембран, которые наблюдаются при снижении содержания воды ниже 20 % от массы. В результате нарушения гидратных оболочек меняется конфигурация белков-ферментов и, как следствие, их активность. Изменяется нуклеиновый обмен, при возрастании водного дефицита усиливается распад РНК, возрастает активность рибонуклеаз, приостанавливается синтез ДНК. Возможно, изменение в нуклеиновом обмене является одной из причин остановки синтеза белков. В условиях водного дефицита при закрытых устьицах в клетках тормозится поступление углекислого газа. Недостаток CO_2 вызывает ослабление фотосинтеза и, как следствие, некоторый избыток кислорода. В таких условиях возможно накопление супероксидных радикалов, что приводит к развитию перекисного окисления липидов и повреждению мембран. В этой связи важным моментом адаптации растений к условиям засухи является развитие антиоксидантной системы и образование соответствующих ферментов. Как и при других стрессорах, важное значение в обеспечении устойчивости при засухе имеет образование особых стрессовых белков. Это, например, большая группа белков-дегидринов (LEA-белки). Они обычно синтезируются в период позднего эмбриогенеза, когда происходит естественное обезвоживание семян. При обезвоживании LEA-белки предохраняют клеточные структуры от дегградации, связывая воду. Возрастает роль белков, участвующих в транспорте воды через мембраны, – аквапоринов. Защита ДНК при засухе осуществляется другими стрессовыми белками – шаперонами. Значение этих белков заключается в поддержании целостности ДНК при обезвоживании [Кузнецов, 2005]. Вместе с тем дальнейшее воздействие недостатка воды приводит к таким нарушениям, которые вызывают повреждение организма. Нарушения могут иметь обратимый и необратимый характер.

Следует отметить, что существует два определения засухоустойчивости, за которыми скрываются разные механизмы. Первое (экологическое) – способность растений выжить

в условиях засухи. При этом сохранение урожайности не так важно. Второе определение – агрономическое: под засухоустойчивостью понимают способность растений сохранить урожайность в условиях засухи. Здесь необходимо учитывать специфическую особенность физиологической адаптации растений, связанную с тем, что такая адаптация базируется на использовании свободно протекающих в растительных организмах, почве и агроэкосистеме биологических процессах. Весьма ограниченные способности культивируемых растений регулировать свою внутреннюю среду (особенно температурный и водный режим) обуславливают необычно высокую зависимость такой отрасли сельского хозяйства, как растениеводство, от почвенно-климатических и погодных условий, основные параметры которых (температура, освещенность, влагообеспечение и др.), как известно, нельзя оптимизировать только за счет агротехники [Жученко, 2009].

Выяснение физиологических особенностей, определяющих устойчивость растений к недостатку влаги, является одной из важнейших задач, решение которой имеет большое теоретическое и практическое сельскохозяйственное значение. И для этого решения необходимы всесторонние знания о водообмене растительного организма.

Исторический аспект изучения водного режима и устойчивости растений в ВИР

Проблема изучения водного режима растений в связи с условиями окружающей среды издавна привлекает внимание исследователей: начиная с работы К. А. Тимирязева «Борьба растений с засухой» [1922] и до 61-х Тимирязевских чтений «Транспорт воды в растении и его регуляция» [Жолкевич, 2001]. Н. И. Вавилов был одним из первых, кто понял всю важность изучения физиолого-экологических основ адаптации растений к окружающей среде. Он подчеркивал не только необходимость сбора и сохранения зародышевой плазмы диких видов и примитивных форм, но и целесообразность изучения и использования ее в селекции [Вавилов, 1967].

Исследования в области устойчивости растений к стрессам начались в ВИР с середины 20-х годов прошлого века, со времени организации отдела физиологии растений, который возглавляли известные ученые Н. А. Максимов (с 1924 по 1933) и И. И. Туманов (с 1933 по 1941). Под их руководством развернулись широкие исследования засухо- и морозоустойчивости растений (в основном зерновых злаков), результаты которых внесли принципиально но-

вый вклад в теорию познания и методологию диагностики устойчивости растений к стрессам, не утратившие своего значения и до настоящего времени. С самого зарождения отдела основное внимание его коллектива сосредоточилось на изучении вопросов зимостойкости и засухоустойчивости растений. Научные труды этих ученых, среди которых наиболее известны монографии «Физиологические основы засухоустойчивости растений» Н. А. Максимова [1926], удостоенная в 1930 г. Ленинской премии, и «Физиологические основы зимостойкости культурных растений» И. И. Туманова [1940], получили всемирное признание и оказали большое влияние на развитие советской и мировой науки. Они легли в основу интенсивно развивавшейся в СССР в довоенный период экологической физиологии растений, раскрыли узловые моменты повреждения растений засухой и морозами, дали толчок разработке методов количественного учета степени повреждения растений стрессами (метод учета повреждения протоплазмы по ее проницаемости, метод засушников и т. д.), а также массовой оценки сортовых различий устойчивости к стрессам у культурных растений. Все эти направления работ, особенно два последних (разработка методов оценки устойчивости растений, оценка сортовых различий устойчивости), имели существенное значение для интродукции и селекции растений, т. е. явились реализацией основополагающих заветов Н. И. Вавилова о целевых задачах физиологии в раскрытии потенциала растительных ресурсов мира.

Н. А. Максимов сформулировал основные теоретические концепции в этой области. Была доказана полная несостоятельность господствовавшей до этого теории засухоустойчивости А. Шимпера, построенной на морфологических признаках растения. Работа Максимова оказала огромное влияние на дальнейшее изучение проблемы засухоустойчивости не только в Советском Союзе, но и за рубежом. Начав с изучения почвенной засухи, Н. А. Максимов организует исследования и по атмосферной засухе. Первые физиологические данные о различном влиянии атмосферной и почвенной засухи получили Т. А. Красносельская и И. Н. Кондо, использовавшие для этого сконструированную в ВИР первую в стране сушвейную установку. Были выдвинуты такие понятия, как «захват», вызываемый нарушением водного баланса растений, и «запал», получающийся в результате действия высокой температуры. У растений, выращенных при пониженной влажности почвы, повышалась устойчивость (закаленность) к повторной засухе.

Основным итогом исследований Н. А. Максимова и его учеников стал вывод, что одним из важнейших свойств засухоустойчивых растений является их способность (с наименьшим для себя вредом) выдерживать большую потерю воды, способность их протоплазмы переносить глубокое обезвоживание, не подвергаясь необратимой коагуляции. На первое место выдвинулись физико-химические особенности составляющих протоплазму коллоидов. Этим проблему засухоустойчивости перевели из области морфолого-анатомических построений в разряд проблем коллоидно-химического характера.

Теория засухоустойчивости, разработанная Н. А. Максимовым в ВИР, послужила основой для развития частной (агроэкологической) физиологии растений. Это направление потребовало новых методов оценки засухоустойчивости растений. Разработанный в тот период И. И. Тумановым вегетационный метод завядания получил всеобщее признание и до настоящего времени является одним из основных способов лабораторной оценки устойчивости растений к почвенной засухе [Гончарова, 2005, 2011а, б].

С 1932 по 1941 гг. под руководством И. И. Туманова проведена большая комплексная работа по изучению коллекции яровой пшеницы на устойчивость к почвенной и атмосферной засухе в различных географических пунктах.

В послевоенный период исследования по физиологии устойчивости растений в ВИР осуществлялись под руководством В. И. Разумова (1947–1971 гг.). Тогда основное внимание сотрудников лаборатории было обращено на исследование устойчивости растений в связи с изучением их роста и развития. В 1961 г. В. И. Разумовым была опубликована монография «Среда и развитие растений», в которой он описал влияние света и температуры на развитие сельскохозяйственных растений. На большом числе образцов из коллекции ВИР была доказана зависимость фотопериодической реакции культурных растений от их происхождения, выявлена связь между температурными условиями прохождения этапов энтогенеза и климатическими условиями места происхождения растений. В эти годы лаборатория внесла большой вклад в развитие частной физиологии культурных растений. При этом установлено явление «фотопериодического последствия», выяснена роль интенсивности света в фотопериодической реакции и определены пределы изменчивости длины дня, благоприятные для генеративного развития или клубнеобразования растений.

С 1967 г. отделом физиологии устойчивости растений руководил профессор Г. В. Удовенко, организовавший и в течение 35 лет возглавляв-

ший систематические физиолого-генетические исследования стрессоустойчивости мирового генофонда культурных растений и их диких родичей к абиотическим факторам. Итогом этих исследований под руководством Г. В. Удовенко в ВИР явился целый ряд новых обобщений важного теоретического и практического значения. Г. В. Удовенко обнаружил значительную общность в характере реакций растений на разные типы стрессорных факторов. Анализ результатов показал качественно одинаковый характер изменения параметров у растений под влиянием разнотипных стрессоров, что позволило автору уже в эти годы сделать выводы об однотипной (неспецифической) адаптации растений к различным экстремальным воздействиям. Вывод о неспецифичности адаптации растений к разным неблагоприятным факторам имеет принципиально важное значение для более глубокого и детального выяснения общей природы устойчивости растений к различным стрессам, а также для разработки общих принципов диагностики приемов повышения устойчивости растений. Особо ценными явились разработанные теоретические представления об общности метаболических перестроек у растений при разных видах стрессов и концепция о механизмах отдельных фаз адаптации растений к стрессам, впервые сформулированная в обобщенном виде в монографии «Солеустойчивость культурных растений» [1977]. На основании этих исследований была разработана теория устойчивости и адаптации сельскохозяйственных растений к экстремальным воздействиям и предложены принципы их диагностики [Удовенко, 1977; Физиологические..., 1995].

Многолетние исследования мирового генофонда растений из коллекции ВИР позволили установить новые закономерности взаимодействия «генотип-среда», выявить существенные изменения проявления генотипических различий адаптивности сортов к стрессам в зависимости от этапа органогенеза, морфотипа растений и сопутствующих стрессу средовых факторов, составить рабочую модель оптимального средового комплекса для эффективного выявления ценных генетических источников [Драгавцев и др., 1995].

В разные годы для изучения механизмов адаптации растений к экстремальным условиям физиологи использовали различные методы (радиоизотопные, биофизические, биохимические и т. д.). Так, например, при изучении транспорта ассимилятов [Удовенко, 1977; Гончарова, 2005] использовалось введение радиоактивной ^{32}P -метки, при изучении передвижения воды между органами растения – три-

тивной метки. Для моделирования различных условий засухи – градиент осмотического потенциала [Кожушко, 1988, 1991].

Следует отметить, что в современной литературе имеется большое количество публикаций о влиянии экстремальных гидротермических условий среды на водный обмен различных видов и семейств растений. Анализируя хорошо согласованные между собой данные по этой проблеме, возможно заключить следующее. Как правило, в стрессовых условиях существенно снижается оводненность тканей растений и происходит перераспределение подфондов воды в клетке. При этом возрастает количество трудноизвлекаемой и резко снижается количество слабосвязанной воды. В результате снижается подвижность воды и активность метаболических процессов, но возрастает водоудерживающая способность тканей и устойчивость растений к экстремальным воздействиям.

В 1970–90-е гг. было обращено внимание на изучение водного статуса растений различных представителей ботанических семейств и видов с использованием физиологических, биофизических и радиоизотопных методов с целью определения роли воды в формировании продуктивности и устойчивости растений. В оптимальных и экстремальных условиях (засуха, засоление, высокие температуры) изучены донорно-акцепторные связи в системе вегетирующего растения между разными органами. Описана специфика аттракции и определен их вклад в адаптивный потенциал растения. Представлена топография транспорта воды, показаны особенности водных потоков и транспирации в зависимости от генотипа и условий окружающей среды у большой группы (плодово-ягодные, овощные, цитрусовые и др.) культивируемых растений [Гончарова, 1985, 2005, 2011а, б].

Полученные и накопленные к сегодняшнему дню результаты многоплановых исследований в ВИР легли в основу современных подходов для выявления генетических детерминант, определяющих проявление количественных физиологических признаков, обуславливающих водный статус растений и используемых в лаборатории молекулярной и экологической генетики ВИР.

QTL анализ и выявление генетических детерминант, определяющих эколого-физиологический контроль водного статуса растений

Отечественный и зарубежный опыт свидетельствует о крайне низких темпах измене-

ния продуктивности пшеницы в связи с засухоустойчивостью с помощью традиционной селекции. Среднегодовой вклад селекции в урожайность колеблется от 0,2 % в острозасушливых районах до 1 % в благополучных по водному режиму. Поэтому большие перспективы в этом направлении открывает маркерная селекция, т. е. выявление, идентификация, локализация и картирование хромосомных локусов и генов, с которыми ассоциируется толерантность к засухе и жаре. Идея использовать маркеры, сцепленные с хозяйственно ценными признаками, не нова. Так, например, у томата первый случай сцепления (гены *d* – карликовости и *o* – формы плода) установлен в 1917 г. [цит. по Жученко, 1973]. К 1934 г. был идентифицирован 21 ген, а в 1956 г. у томатов уже известно 118 генов, из которых 56 были картированы. Сейчас у томата построены молекулярно-генетические карты, на которых нанесено не только расположение целого ряда генов и хромосомных локусов, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков, но и различного рода маркеры, которые можно использовать для ускорения селекционного процесса.

Начало исследованиям по построению и использованию генетических карт у растений было положено Н. И. Вавиловым, еще в 1935 г. опубликовавшим первую генетическую карту первой группы сцепления пшеницы, на которой были картированы гены скверхедности, безостости и спельтоидности [Вавилов, 1935]. В том же году опубликована первая генетическая карта кукурузы [Emerson et al., 1935]. Благодаря этим работам генетическое картирование у высших растений продвинулось намного вперед. Стали постоянно пополняться списки генов растений [Жученко, 1973; Захаров, 1979; Кобылянский, Фадеева, 1986; Дорофеев и др., 1988; Фадеева, Буренин, 1990]. Свой вклад в этом направлении внесли и продолжают вносить сотрудники Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова. Так, ими были дополнены списки генов пшеницы, ржи, ячменя [Кобылянский, Фадеева, 1986], а также других злаков: кукурузы, риса, проса, овса [Дорофеев и др., 1988]. Не остались без внимания зернобобовые, овощные и бахчевые культуры [Фадеева, Буренин, 1990]. Кроме того, на основании собранных ими данных в середине второй половины XX в. сотрудниками ВИР были построены генетические карты групп сцепления мягкой пшеницы, которые были соотнесены с конкретными хромосомами [Кобылянский, Фадеева, 1986]. С развитием достижений молекулярной генети-

ки в этом направлении открылись дополнительные возможности. Начатое в 80–90-х годах прошлого столетия широкое использование молекулярных ДНК-маркеров, а также применение методологии идентификации и локализации на хромосомах, так называемых локусов количественных признаков, значительно расширили границы исследований.

В последние годы большое развитие получил метод QTL анализа (Quantitative Trait Loci), который основан на использовании молекулярных маркеров для локализации количественного признака на хромосомной карте [Чесноков, 2009]. На сегодняшний день это один из основных методов, позволяющих идентифицировать и осуществлять контролируемый перенос локусов хромосом, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков. Для эффективного использования QTL в селекции растений необходимо знать, какие морфологические и физиологические признаки играют решающую роль в контроле урожая в тех условиях, для которых создается сорт, и также надежно идентифицировать QTL, с которыми тесно связан селектируемый признак [Чесноков, 2009; Крупнов, 2011]. Для физиологических признаков установлены два типа локусов [Collins et al., 2008]: конститутивные, которые обнаруживаются в большинстве условий, и специфические (или адаптивные), проявляющиеся в зависимости от степени влияния стрессового фактора. Подобные результаты отмечались и в наших приоритетных для России эколого-генетических исследованиях как на пшенице [Чесноков и др., 2008; Mitrofanova et al., 2008], так и на капустных [Артемьева и др., 2008; Artemyeva et al., 2008] для целого ряда морфологических и фенологических признаков. П. А. Генкель [1982] показал, что засухо- и жаростойкость – динамические свойства, развивающиеся в процессе онтогенеза растений, и обезвоживание растений вызывает целый комплекс ответных защитно-приспособительных реакций, часть которых носит общий характер, а часть специфична. Имеются сообщения об идентификации QTL у пшеницы, контролирующей одновременно толерантность к жаре и к засухе [Olivares-Villegas et al., 2007]. У сои выявлено от 4 до 6 локусов, детерминирующих эффективность использования воды. Опыты с хлопчатником при разных уровнях водообеспеченности показали, что урожайность хлопка-сырца и качество волокна определяются разными и независимыми локусами, что принципиально позволяет совместить в одном генотипе адаптивные эффекты к дефициту почвенной влаги [Кошкин, 2010].

В наших экспериментах [Чесноков и др., 2008, 2012] по изучению азотного питания [Chesnokov et al., 2011] и водного обмена [Sitnikov et al., 2011] у растений яровой мягкой пшеницы были идентифицированы QTL, детерминирующие морфо-биологические признаки, определяющие урожайность, а также физиологические параметры водного режима растений, такие как водосберегающая способность и водный дефицит [Ситников и др., 2011].

При анализе полученных результатов было установлено, что почти все выявленные QTL превышали пороговое значение (LOD-оценка $\geq 2,5$). Процент изменчивости признаков, определяемый идентифицированными QTL, колебался от 12,5 % для признака «масса корней» до 31 % для признака «водоудерживающая способность листьев через 3 ч» (LOD-оценка $\geq 3,7$). Наибольшее количество QTL локализованы в А геноме, в то время как в D геноме были идентифицированы только три QTL.

В работах ряда авторов указывается, что наиболее засухоустойчивые сорта пшеницы отличаются большим числом корней всех типов и их суммарной массой [Крупнов, 2011]. В наших исследованиях масса корней определялась QTL, локализованными на хромосомах 5В, с изменчивостью 12,5 %, оводненность корней определялась QTL на хромосомах 5В и 6D с суммарной изменчивостью более 45 %. Необходимо также отметить совпадение локализации на хромосомах 1А и 4А QTL, детерминирующих оводненность, содержание сухого вещества и водоудерживающую способность через 24 ч. Также наблюдалось совпадение локализации QTL в контроле признаков «оводненность» и «содержание сухого вещества в корнях» на хромосоме 6D. Эти результаты подтверждают взаимосвязь физиологических механизмов, определяющих водный статус растения. Однако, как следует из полученных данных, выявленные блоки ко-адаптированных генов, определяющие водный статус надземной части и корневой системы, различаются по своему месторасположению в геноме яровой мягкой пшеницы. Это говорит об эволюционной приспособленности систем физиологической адаптации растительных организмов и необходимости комплексной оценки этих систем. Кроме того, существование ко-адаптированных блоков генов свидетельствует о явной взаимосвязи систем индивидуальной и популяционной приспособленности (*F* и *R* системы), как систем, призванных способствовать выживанию организмов в экстремальных условиях среды [Жученко, Король, 1985]. В целом идентифицированные QTL обуславливались

как доминантными, так и аддитивными эффектами, хотя большинство активных локусов было привнесено отцовской формой.

Ранее [Кожушко, 1991] при изучении коллекции пшениц было установлено, что наибольшая водоудерживающая способность листьев характерна для многих тетраплоидов – носителей геномов А и В, с присоединением генома D увеличивается водоудерживающая способность генеративных органов, что, по-видимому, способствовало распространению гексаплоидных пшениц. Так, если хромосомный набор генома А в диплоидной пшенице дегенерирует при воздействии температурного шока, то в гексаплоидной пшенице, где наблюдается взаимодействие с геномами В и D, он более устойчив. При общей слабой физиологической засухоустойчивости *Aegilops tauschii*, по сравнению с мягкой пшеницей, в наших исследованиях D геном играет существенную роль в обеспечении водного статуса растений. Полученные нами данные позволяют прояснить роль различных геномов в эволюционном формировании физиолого-генетических механизмов водообмена и засухоустойчивости у современных видов и могут быть использованы для создания высокопродуктивных засухоустойчивых сортов пшеницы.

Таким образом, накопленный на сегодняшний день огромный экспериментальный материал как теоретической, так и практической значимости и современная методология позволяют вплотную подойти к раскрытию физиолого-генетической природы водообмена в связи с засухоустойчивостью растений.

Литература

- Артемьева А. М., Калинина Е. Н., Чесноков Ю. В. Картирование QTL морфологических признаков и времени перехода к цветению вида *Brassica rapa* L. // Материалы докладов I Международной научно-практической конференции «Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур: традиции и перспективы». М.: ВНИИССОК, 2008. Т. 2. С. 56–58.
- Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы. М., Л.: Сельхозгис, 1935. 246 с.
- Вавилов Н. И. Избранные произведения в двух томах. Л.: Наука, 1967. 432 с.
- Генкель П. А. Жаро- и засухоустойчивость растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Гончарова Э. А. Эндогенная регуляция плодоношения сочноплодных культур, адаптация их к экстремальным воздействиям и проблемы диагностики устойчивости. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кишинев. 1985. 46 с.
- Гончарова Э. А. Водный статус культурных растений и его диагностика / Под ред. акад. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 2005. 112 с.
- Гончарова Э. А. Изучение устойчивости и адаптации культурных растений к абиотическим стрессам на базе мировой коллекции генетических ресурсов. СПб.: ВИР, 2011а. 353 с.
- Гончарова Э. А. Стратегия диагностики и прогноза устойчивости сельскохозяйственных растений к погоднo-климатическим аномалиям // С.-х. биология, 2011б. № 1. С. 24–31.
- Дорофеев В. Ф., Фадеева Т. С., Шмараев Г. Е. (ред.). Генетика культурных растений: кукуруза, рис, просо, овес. Л.: Агропромиздат, 1988. 272 с.
- Драгавцев В. А., Гончарова Э. А., Удовенко Г. В., Выриков В. А., Туде Я. А. Взаимодействие генотип-среда при саморегуляции физиологических процессов // Докл. РАСХН. 1995. № 1. С. 5–9.
- Жолкевич В. Н. Транспорт воды в растении и его эндогенная регуляция // LXI Тимирязевские чтения. М.: Наука, 2001. 73 с.
- Жученко А. А. Генетика томатов. Кишинев: Штинца, 1973. 420 с.
- Жученко А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика: В трех томах. М.: изд-во «Агрорус», 2009. 2014 с.
- Жученко А. А., Король А. Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
- Захаров И. А. Генетические карты высших организмов. Л.: Наука, 1979. 157 с.
- Кобылянский В. Д., Фадеева Т. С. (ред.). Генетика культурных растений: зерновые культуры. Л.: Агропромиздат, 1986. 264 с.
- Кожушко Н. Н. Оценка засухоустойчивости полевых культур // В кн. «Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям» / Под ред. проф. Г. В. Удовенко. Л.: ВИР, 1988. С. 10–25.
- Кожушко Н. Н. Изучение засухоустойчивости мирового генофонда яровой пшеницы для селекционных целей: методические указания. ВИР, 1991. 92 с.
- Кошкин Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 2010. 640 с.
- Крупнов В. А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход // С.-х. биология. 2011. № 1. С. 12–24.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2005. 736 с.
- Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л.: Госиздат, 1926. 308 с.
- Ситников М. Н., Гончарова Э. А., Чесноков Ю. В. Генетическая детерминация водного режима растений яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. // Мат-лы VII съезда Общества физиологов растений России. Нижний Новгород, 2011. Т. 2. С. 640–641.
- Тимирязев К. А. Борьба растений с засухой // Избр. соч. М. 1922. Т. 2. 209 с.
- Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.; Л.: Сельхозгиз. 1940. 365 с.
- Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: 1977. 215 с.
- Фадеева Т. С., Буренин В. И. (ред.). Генетика культурных растений: зернобобовые, овощные, бахчевые. Л.: Агропромиздат, 1990. 287 с.
- Чесноков Ю. В. Картирование локусов количественных признаков у растений. СПб.: ВИР, 2009. 100 с.

Чесноков Ю. В., Гончарова Э. А., Почепня Н. В. и др. Идентификация и картирование QTL физиолого-агрономических признаков яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в градиенте азотного питания // С.-х. биология. 2012. № 3. С. 1–13.

Чесноков Ю. В., Почепня Н. В., Бернер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // ДАН. 2008. Т. 418. С. 693–696.

Физиологические основы селекции растений / Под ред. проф. Г. В. Удовенко и акад. РАСХН В. С. Шевелухи. СПб.: ВИР, 1995. 648 с.

Artemyeva A. M., Kalinina E. N., Zhao J. et al. Evaluation of QTL for Phenotypic Characters of *Brassica rapa* // 5th ISHS International Symposium on Brassicas and 16th Crucifer Genetic Workshop. Lillehammer, Norway. 8–12 September 2008. P. 127.

Börner A., Schumann E., Fürste A. et al. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 105. P. 921–936.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Гончарова Эльза Андреевна

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
ГНУ ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии
ул. Большая Морская, 42, Санкт-Петербург,
Россия, 190000
эл. почта: e.goncharova@vir.nw.ru

Чесноков Юрий Валентинович

зав. лаб. молекулярной
и экологической генетики, д. б. н., проф.
ГНУ ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии
ул. Большая Морская, 42, Санкт-Петербург,
Россия, 190000
эл. почта: yu.chesnokov@vir.nw.ru

Ситников Максим Николаевич

старший научный сотрудник
ГНУ ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии
ул. Большая Морская, 42, Санкт-Петербург,
Россия, 190000
эл. почта: e.goncharova@vir.nw.ru

Chesnokov Yu. V., Goncharova E. A., Sitnikov M. N. et al. Mapping of agronomically important QTLs in soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in gradient of nitrogen nutrition // The 15th International EWAC Conference. 2011. P. 49.

Collins N. C., Tardieu F., Tuberosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand? // Plant Physiology. 2008. Vol. 147. P. 469–486.

Emerson R. A., Beadle G. W., Fraser A. C. A summary of linkage studies in maize // Cornell Univ. Agr. Exp. Stn. Mem. 1935. P. 1–80.

Mitrofanova O. P., Velinda Chibomba, Kozlenko L. V. et al. Mapping of agronomic important QTL in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Studia Universitatis. Seria “Stiinta ale naturii”. Chisinau, CEP USM. 2008. Vol. 7 (17). P. 140–143.

Olivares-Villegas J. J., Reynold M. P., McDonald G. K. Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population // Func. Plant Biol. 2007. Vol. 34. P. 189–203.

Sitnikov M. N., Goncharova E. A., Chesnokov Yu. V. Genetic determination of plant water regime of bread spring wheat *Triticum aestivum* L. // The International conference «Wheat genetic resources and genomics». 2011. P. 74.

Goncharova, El'za

Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS
42 Bol'shaya Morskaya St.,
190000 St. Petersburg, Russia
e-mail: e.goncharova@vir.nw.ru

Chesnokov, Yuri

Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS
42 Bol'shaya Morskaya St.,
190000 St. Petersburg, Russia
e-mail: yu.chesnokov@vir.nw.ru

Sitnikov, Maxim

Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS
42 Bol'shaya Morskaya St.,
190000 St. Petersburg, Russia
e-mail: e.goncharova@vir.nw.ru