

Обзор / Review

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-4-12-19>
УДК 633/635:575.116.4:631.58:631.559

Чесноков Ю.В.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Агрофизический научно-исследовательский институт»
195220, Россия, г. Санкт-Петербург,
Гражданский пр-т, д.14
E-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

Конфликт интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Чесноков Ю.В. QTL анализ и управление продуктивностью растений в системе точного земледелия. *Овощи России*. 2020;(4):12-19. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-4-12-19>

Поступила в редакцию: 27.06.2020

Принята к печати: 08.08.2020

Опубликована: 25.08.2020

Yuriy V. Chesnokov

Agrophysical Research Institute
14, Grazhdanskiy ave.,
St.-Petersburg, 195220, Russia
E-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

Conflict of interest: The author declare no conflict of interest.

For citation: Chesnokov Yu.V. QTL analysis and management of plant productivity in the precision agriculture. *Vegetable crops of Russia*. 2020;(4):12-19. (In Russ.)
<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-4-12-19>

Received: 27.06.2020

Accepted for publication: 08.08.2020

Accepted: 25.08.2020

QTL анализ и управление продуктивностью растений в системе точного земледелия



Современные технологии возделывания сельскохозяйственных культур достигли пределов «насыщения» как в экологическом (загрязнение природной среды, подавление механизмов ее саморегулирования), энергетическом (экспоненциальный рост затрат невозполнимой энергии на каждую дополнительную единицу продукции), так и в продукционном. В этой связи все большее значение в обеспечении устойчивого роста урожайности возделываемых форм растений приобретают факторы внешней среды (воздушная засуха, морозы, активные температуры и т.д.), оптимизировать которые невозможно. В последние десятилетия все больше внимания уделяется техногенным и биологическим системам земледелия, основанным экологизации и биологизации интенсификационных процессов адаптивного растениеводства. Такими подходами является система точного земледелия (ТЗ) и QTL анализ. Использование этих подходов позволяет не только обеспечить устойчивый рост урожайности за счет совокупного использования преимуществ точного земледелия и молекулярно-генетической оценки, включая создание новых форм и сортов отзывчивых на агроприемы ТЗ, но и нивелировать отрицательное влияние абиотических и биотических факторов среды, лимитирующих величину и качество урожая, а также продуктивность растений. Показано, что стратегия адаптивной интенсификации растениеводства за счет использования системы ТЗ и подходов QTL анализа не является альтернативной по отношению к существующим системам земледелия, однако она ориентирует современное сельское хозяйство на рост наукоемкости сельскохозяйственного производства в целом. Анализ рассматриваемых причин существующих на сегодня неблагоприятных тенденций в современном растениеводстве и земледелии, со всей очевидностью показывает их масштабность и долговременный характер, а следовательно, и неизбежность поиска новых приоритетов интенсификации растениеводства и земледелия, обеспечивающих качественно новый этап их развития в интересах человека.

Ключевые слова: адаптивное растениеводство, точное земледелие, QTL анализ, продуктивность, рост урожайности.

QTL analysis and management of plant productivity in the precision agriculture

ABSTRACT

Modern crop cultivation technologies have reached the limits of “saturation” both in the ecological (environmental pollution, suppression of the mechanisms of its self-regulation), energy (exponential growth of irreplaceable energy costs for each additional unit of production), and in production. In this regard, environmental factors (air drought, frosts, active temperatures, etc.), which cannot be optimized, are becoming increasingly important in ensuring a steady increase in the yield of cultivated plant forms. In recent decades, more and more attention has been paid to technogenic and biological systems of agriculture, based on the ecologization and biologization of the intensification processes of adaptive crop production. Such approaches are the precision agriculture system (PA) and QTL analysis. Using these approaches allows not only to ensure a steady increase in productivity due to the combined use of the advantages of precision farming and molecular genetic assessment, including the creation of new forms and varieties that are responsive to PA agricultural practices, but also to level the negative impact of abiotic and biotic environmental factors that limit the size and quality of the crop as well as plant productivity. It is shown that the strategy of adaptive intensification of crop production through the use of the TK system and QTL analysis approaches is not alternative to existing farming systems, however, it focuses modern agriculture on the growth of knowledge-intensive agricultural production as a whole. An analysis of the causes under consideration, the current unfavorable trends in modern crop production and agriculture, clearly shows their scale and long-term nature, and therefore the inevitability of the search for new priorities for intensification of crop production and agriculture, providing a qualitatively new stage of their development in the interests of man.

Keywords: adaptive crop production, precision agriculture, QTL analysis, productivity, yield growth.

Переход к адаптивному растениеводству, включая адаптивное овощеводство – составной части первого, в XXI веке будет базироваться на дифференцированном, т.е. высокоточном, использовании природных, биологических и техногенных ресурсов, в основе которого лежит познание эколого-генетических особенностей формирования потенциальной продуктивности и экологической устойчивости культивируемых видов и сортов растений. Важнейшая роль при этом принадлежит экзогенному (агротехника) и эндогенному (селекция) регулированию минерального питания, величины рН почвы и водообеспеченности, позволяющему обеспечить не только устойчивый рост величины и качества урожая, в том числе в неблагоприятных условиях выращивания (внешняя среда), но и ресурсоэкономичность, природоохранность и рентабельность агроэкосистем. Поэтому изучение генетической природы и специфики адаптации важнейших культивируемых видов и сортов растений к действующим природным и техногенным факторам играет решающую роль в адаптивно-дифференцированном их использовании, а, следовательно, и переходе к высокоточному (прецизионному) земледелию [1, 2].

Многие виды растений в процессе эволюции выработали специфические приспособления к широкому спектру агрофизических почвенных факторов, связанных с тепловым, воздушным и водным режимами почвы, ее гранулометрическим и физико-химическим составом. Эдафические условия произрастания культурных растений обусловлены также факторами орографическими (рельеф, микрорельеф), биотическими и антропогенными (влияние человека на весь комплекс компонентов субстрата и/или его отдельные части). Разная степень адаптированности растений к химическому составу субстрата выражается, прежде всего, в их способности поглощать и усваивать определенное количество зольных элементов. Вопросы эдафической адаптации растений имеют особенно важное значение с точки зрения эффективного использования почвенно-климатических и погодных условий, характерных для каждой зоны. Ее роль для культивируемых видов растений существенно возрастает в условиях химико-техногенной интенсификации растениеводства, поскольку большинство элементов соответствующей агротехники (обработка почвы, внесение удобрений и мелиорантов, орошение и др.) направлено на оптимизацию условий среды именно субстрата (его химического состава, физических и физико-химических свойств, водного и воздушного режимов), тогда как параметры приземных слоев воздуха остаются практически нерегулируемыми. Очевидно, что особенности эдафической адаптации культивируемых видов и сортов растений позволяют за счет дифференцированного (высокоточного) применения макро- и микроудобрений более эффективно регулировать ростовые процессы с целью обеспечения их высокой потенциальной продуктивности и экологической устойчивости [3, 4].

Система точного земледелия

В начале 1990-х гг. в мировой сельскохозяйственной науке появилось новое направление, получившее название (высоко)точное или прецизионное земледелие (precision agriculture). Возникновение этого направления обусловлено появлением глобальных навигационных систем (GPS, ГЛОНАСС и др.), обеспечением бортовой электроникой сельскохозяйственных машин и созданием специализированного программного обеспечения, и целым рядом экономико-

социальных факторов. И хотя, принципиально, земледелие никогда не сможет стать абсолютно точным, концепция точного земледелия (ТЗ) на современном этапе своего развития уже отражает объединение усилий ученых по совершенствованию процесса управления производственным процессом культивируемых видов и сортов растений, причем с учетом локальных особенностей внутри каждого сельскохозяйственного поля. В связи с этим технологические операции (приемы), производимые на поле в рамках реализации агроприемов технологии ТЗ, должны быть дифференцированы не только во времени и по полям севооборота, но и варьировать в пределах одного поля [5].

Принципиальное отличие современной концепции ТЗ заключается в том, что система точного земледелия рассматривает каждое сельскохозяйственное поле как неоднородное. При реализации технологий ТЗ оно разделяется на некоторое количество новых единиц управления (внутриполевых участков), которые являются однородными (квазиоднородными). Суть процесса состоит в том, что для получения с данного поля максимального количества качественной растительной продукции, для всех генотипов создаются оптимальные условия по квазиоднородным участкам произрастания с учетом выявленной неоднородности данного сельскохозяйственного поля [6].

Как указывалось выше, при внедрении современных методов управления производственным процессом в сельскохозяйственную практику требуется оснащение пользователей специальным оборудованием и аппаратно-программным обеспечением. Эффективность агротехнологий ТЗ во многом зависит от того, как быстро и точно будут измерены те или иные параметры, характеризующие состояние агроценоза сельскохозяйственных полей. Частота измерений (пространственная и временная) зависит от изменчивости измеряемого показателя. В связи с этим возникает большая необходимость в разработке специальных технических средств для автоматизированного сбора и анализа информации с привязкой измерений к глобальной системе позиционирования (GPS). Именно с появлением GPS открылась принципиальная возможность для перехода от традиционных технологий к высокоточным, воздействующим на агроэкосистемы с учетом локальной изменчивости почвенного покрова поля.

Для обработки информации, получаемой с помощью информационно-измерительных систем, используют стационарный (устанавливается в офисе или имеется у оператора) и бортовой компьютеры (устанавливается на сельскохозяйственной технике) с соответствующим программным обеспечением. Из существующего программного обеспечения заслуживает внимания отечественная разработка Панорама-АГРО для стационарного компьютера и Панорама-мобайл для бортового (в качестве бортового компьютера могут использоваться КПК, коммуникаторы с платформой Windows Mobile), а также, соответственно, Farmworks Office и Farmworks Site Mate производства США. На рынке представлены и другие англоязычные продукты SSToolbox, ПО немецких производителей Agrar Office, AgroNet NG, AgroMap PF и др. Запись навигационных данных проводится в широко известных форматах NMEA 0183, ESRI Shapefile и KML (Google Earth), в связи с чем их легко импортировать в любую географическую информационную систему (ГИС) для дальнейшей обработки и выполнения необходимых агротехнических расчетов при реализации агроприемов технологий ТЗ [7].

Реализация компьютерных систем поддержки агротехнологических решений зависит от понятийного аппарата, обеспечивающего электронное представление и комплексирование описательных процедурных знаний в агрономии на основе общения на естественном языке с ЭВМ и специализированной обработки знаний. Данной проблемой на протяжении длительного периода времени занимаются сотрудники Агрофизического научно-исследовательского института (АФИ), в котором разработаны теоретические и методологические основы построения единого компьютеризированного технологического пространства в области агрономии, предложен понятийный аппарат компьютерного описания технологических операций и агротехнологий в целом [8], а также накоплен определенный опыт создания и реализации с помощью ЭВМ систем поддержки агротехнологических решений [9-11].

За последние два десятилетия в АФИ были существенно расширены работы по созданию информационного обеспечения и испытанию технологических приемов точного земледелия на биополигоне института с использованием накопленного опыта и технической базы. Результатом данных усилий явились разработка первой очереди системы поддержки принятия агротехнологических решений (СППР) нового поколения и создание информационно-технологической базы функционирования СППР, предназначенной, в частности, для использования на всех этапах поддержки информационных технологий ТЗ (сбора, хранения, и визуализации разнородных данных) с целью анализа и выработки на их основе агротехнологических дифференцированных решений, а также выполнения агроприемов в поле в одном из двух основных режимов реализации в системе ТЗ («off-line» или «on-line») [11-13]. Важно отметить, что рассматриваемая СППР может использоваться не только в хозяйствах,

где имеется техническая возможность применения элементов точного земледелия, но и во всех остальных хозяйствах с целью информационного обеспечения системы земледелия, что в любом случае будет способствовать повышению эффективности производства сельскохозяйственной продукции (рис. 1).

Современное прецизионное производство растениеводческой продукции, на основе использования СППР и ТЗ в целом, невозможно без применения эффективных контактных и дистанционных оптических методов контроля физиологического состояния посевов. Так, например, неразрушающие методы диагностики состояния растений применяются в практике сельского хозяйства уже почти четыре десятилетия [6]. Наиболее перспективными для систем точного земледелия представляются методы, основанные на регистрации спектральных характеристик, отраженной от листьев растений радиации видимого и ближнего инфракрасного диапазона. В этой связи исследователями АФИ было установлено, что рассчитанные по спектрам отражения спектральные индексы, или отражение отдельных волн радиации видимого и ИК-диапазонов, позволяют достаточно точно характеризовать азотный статус растения, являющийся, как известно, одним из основных показателей физиологического состояния растений в процессе их вегетации [14, 15]. Для диагностики эффективности фотосинтетического аппарата и исследования механизмов ответной реакции растений на дефицит основных элементов питания составлен реестр индексов отражения, изменение величины которых является симптомом окислительного стресса, возникающего в ответ на действие различных абиотических стрессоров [15]. ChIRI (Chlorophyll Reflection Index) – индекс отражения хлорофилла; SIPI (Structure Insensitive Pigment Index) – независимый от структуры листа индекс пигментов, характеризующий отношение суммы каротиноидов к



Рис. 1. Основные этапы и преимущества использования технологий точного земледелия
 Fig. 1. The main stages and advantages of using precision agriculture technologies

сумме хлорофиллов; PRI (Photochemical Activity Index) – индекс фотохимической активности фотосинтетического аппарата; ARI (Anthocyanins Reflection Index) – индекс отражения, характеризующий содержание антоцианов в листе; R_{800} – показатель интенсивности рассеяния света листом, зависящий от структуры листа; ALAS (Area of Leaf Assimilating Surface) – площадь ассимилирующей листовой поверхности и некоторые другие вошли в этот реестр. На их основе проводились и проводятся испытания и оценка физиологического состояния как посевов, так и отдельного растения. Причем и то, и другое можно эффективно производить как в полевых, так и в лабораторных условиях.

Очевидно, что способность растений к поглощению света зависит от концентрации фотосинтезирующих пигментов и общей площади листовой ассимилирующей поверхности, приходящейся на единицу поверхности почвы – показателя, известного как индекс листовой поверхности (ИЛП). Известно, что отражение почвы монотонно возрастает в диапазоне видимого и ближнего ИК излучения [16, 17], в то время как отражение растений достигает максимума в видимой и ближней ИК областях, а в красном диапазоне отражение листьев из-за абсорбции хлорофилла является минимальным. В связи с этим наипростейшие фотометрические индексы, позволяющие оценить рост растений, являются либо простым отношением между отражением в двух спектральных областях, либо разницей в отражении между ними [18, 19]. Наиболее широкое применение в оценке ИЛП получил нормализованный индекс различий отражений растительного покрова $NDVI = (NIR - RED)/(NIR + RED)$, где NIR и RED – отражение при 750 и 680 нм, соответственно [20].

В Агрофизическом институте, в результате проведенных многолетних исследований с применением различных индексов отражения, было установлено, что при дефиците минерального питания индекс ChIRI уменьшается, а SIPI, PRI, ARI и R_{800} увеличиваются, что свидетельствует о сокращении емкости фотосинтетического аппарата и снижении его эффективности в превращении световой энергии в фотосинтетических процессах роста и развития растений. При дефиците минерального питания, существенно лимитирующем рост и значительно снижающем концентрацию хлорофилла, вывод об угнетении растений ухудшении их физиологическом состоянии можно сделать, зафиксировав уменьшение ChIRI, заранее определенного для каждой культуры, возделываемой в оптимальных условиях. Сигналом угнетения растений при неглубоком или маловыраженном стрессовом воздействии, вызванном дефицитом питательных веществ, а также на ранних этапах его возникновения, когда концентрация хлорофилла не меняется (или меняется незначительно), может служить увеличение SIPI, PRI, ARI и R_{800} , свидетельствующее о снижении эффективности работы фотосинтетического аппарата и замедлении роста растений [6, 14, 15]. То же самое можно отнести и к индексу различий отражений растительного покрова NDVI, применяемому на сегодня в основном в полевых условиях и при аэрофотосъемке растительного покрова полей.

Таким образом, применение технологий ТЗ, подразумевающих внесение биологически активных элементов (удобрений, мелиорантов и др.) с учетом пространственной физико-химической неоднородности полей и содержания питательных элементов в почве, а также физиологического состояния растений, способствует формированию фотосинтетического аппарата,

обеспечивающего растению возможность более эффективно поглощать и комплексно усваивать большое количество солнечной энергии, тем самым, позволяя управлять ростом и развитием растений, посредством целенаправленного применения агроприемов в системе точного земледелия.

Роль сортовых агроприемов в системе точного земледелия

При разработке селекционно-агротехнических программ и сортовой агротехники, особенно в системе точного земледелия, следует исходить из того, что создаваемые сорта и конструируемые посевами и специфическими агротехнологиями агроэкосистемы должны возможно в меньшей степени зависеть от нерегулируемых факторов внешней среды и в то же время обладать высокой отзывчивостью на те из них, которые находятся под агротехническим контролем, включая систему технологий ТЗ. Динамичность факторов внешней среды, лимитирующих величину и качество урожая в открытом грунте, обычно весьма велика. В этой связи следует различать генетическую защищенность хозяйственно ценных признаков от действия стрессовых факторов («генотип доминирует над средой»), а также генетическую детерминированность отзывчивости на регулируемые факторы внешней среды.

Сортовая агротехника (агроприемы) базируется на управлении модификационной изменчивостью растений, т.е. определяется спецификой адаптивных реакций каждого сорта, линии, гибрида на разных этапах онтогенеза, а также характером корреляций (положительных и отрицательных) между компонентами потенциальной продуктивности и экологической устойчивости. По мере увеличения числа факторов внешней среды, регулируемых за счет специфических агроприемов, необходимо создавать сорта с более высоким уровнем отзывчивости на эти факторы. К сегодняшнему дню получены многочисленные данные, свидетельствующие о специфичности реакции различных сортов (генотипов) на действие факторов внешней среды. Так в работах Львова (1930), Прянишникова (1955), Harvey (1939, 1941, 1956), Буткевича (1947), Брежнева (1950), Сказкина (1961), Балашова (1965), Годуновой (1967) и других показана специфичность отзывчивости сортов и гибридов разных культур на орошение и удобрения (дозы N, P, K и их соотношение, сроки внесения и т.д.) (цит. по [21]). К примеру, сортовая специфика отзывчивости томата на изменение условий внешней среды проявлялась по признакам как урожайности, так и средней массы плода, способности завязывать плоды в условиях высоких и низких температур, содержанию сухих веществ, сахаров и витамина С в плодах и др. [1, 21]. Если сорта томата Сибирский скороспелый и Грунтовый грибовский оказались весьма отзывчивыми на микроудобрения (прирост урожая составил 59-150%), то у сорта Сибирский штамбовый под действием тех же факторов урожайность изменилась всего лишь на 3-23%. Различия между разными сортами фасоли по эффективности использования поглощенных элементов питания достигали 44% для азота, 72% для фосфора и 100% для калия. В благоприятные годы продуктивность сорта ячменя Ганна Лоосфдорфская от внесения NPK повышалась в 2-2,5 раза, тогда как у сорта Южный – лишь на 15% [1, 2, 4]. Влияние азотных удобрений на величину и качество урожая разных сортов озимой пшеницы продемонстрировано в опытах Сандухадзе с коллегами [22].

На сегодняшний день основным агротехническим мероприятием, при проведении которого осуществляется наиболее эффективное применение агротехнологий точного земледелия, является внесение минеральных удобрений и агрохимикатов. Это обусловлено следующими факторами:

- высокой степенью антропогенного влияния на окружающую среду агрохимикатов в случае их чрезмерного внесения на отдельных участках поля (исключается при дифференцированном внесении);
- высокой стоимостью агрохимикатов (при дифференцированном внесении может снижаться в разы);
- развитой технической базой сельскохозяйственных машин прежде всего импортного производства для дифференцированного внесения жидких и твердых минеральных удобрений и агрохимикатов;
- появлением на рынке программного обеспечения, бортовых компьютеров и средств навигации (GPS/ГЛОНАСС-приемников), позволяющих с высокой точностью создавать пространственно-ориентированные карты полей и осуществлять управление дифференцированным внесением удобрений и агрохимикатов в режиме реального времени;
- появлением на рынке, датчиков, определяющих дефицит питания посевов сельскохозяйственных культур, и программного обеспечения по формированию и реализации агроприемов в системе точного земледелия.

Однако, все выше перечисленное требует вовлечение и пристального внимания в отношении создания генотипов, линий и сортов, отзывчивых на предлагаемые и проводимые агроприемы, и целенаправленно создаваемых для их применения в системе точного земледелия. Одним из подходов, который может быть использован для этих целей, является картирование локусов хромосом, ответственных за проявление хозяйственно ценных признаков, в том числе определяющих рост и развитие у сельскохозяйственных растений, а также связанных с выявленными локусами индексов отражения.

Картирование QTL индексов диффузного отражения поверхности листьев

В экспериментах, проведенных в Агрофизическом институте, впервые были картированы QTL индексов диффузного отражения листовой пластинки, определяющих содержание хлорофилла, отношение каротиноидов к хлорофиллу, фотохимическую активность фотосинтетического аппарата, содержание антоцианов, меру рассеяния света листом, а также площади листовой ассимилирующей поверхности и показателей зерновой продуктивности у линий картирующей популяции ITMI яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), проявляющихся в контролируемых условиях регулируемой агроэкосистемы биополигона в отсутствие и при внесении азотного удобрения [23].

Необходимо отметить, что ранее зарубежными учеными были проведены работы по картированию QTL у пшеницы в условиях обычной теплицы [24], специально сконструированных политунелях [25], ростовых камерах [26, 27] или даже в, так называемых, феномикс-теплицах [25]. Однако, как указывают В. Parent с коллегами [25], во всех этих или подобного рода случаях отмечаются полуконтролируемые условия выращивания, поскольку полностью контролировать рост и развитие растений в различного рода теплицах, политунелях или феномикс-теплицах, невозможно, а ростовые камеры, как правило, обладают недостаточными площадями для расположения в них большого количе-

ства вегетационных сосудов, что не дает возможности одновременного выращивания значительного количества растений в строго одинаковых условиях вегетационного опыта. Исключение составляет специализированный агроэкобиополигон с регулируемыми и контролируемыми условиями, обладающий изолированными от солнечного света и иного внешнего воздействия вегетационными помещениями. Помещения оснащены системами строгого контроля и регуляции микроклимата и соответствующим вегетационно-облучательным оборудованием различного типа для круглогодичного интенсивного выращивания растений различной высоты (последнее особенно важно для работы с сельскохозяйственными культурами), а также аппаратурой для дистанционной и контактной диагностики физиологического и морфо-биологического состояния вегетирующих растений. Это позволяет проводить в строго контролируемых условиях регулируемой агроэкосистемы биополигона физиолого-генетические эксперименты с большим количеством растений, как в отдельных вегетационных сосудах, так и на специализированных наполненных торфогрунтом стеллажах [28, 29]. В таких условиях и были осуществлены наши инициативные исследования по картированию QTL индексов диффузного отражения листовой пластинки [23].

Условия проведения экспериментов были идентичны условиям проведения экспериментов по идентификации и картированию QTL, определяющих эффективность поглощения азота, как это было описано ранее [30]. Спектральные характеристики диффузного отражения листовых пластинок определяли в начале стадии «выход в трубку». Спектры отраженной от поверхности листьев радиации регистрировали *in situ* с помощью миниатюрной оптоволоконной спектрометрической системы фирмы Ocean Optics (США), которая обеспечивает оптическое разрешение 0.065 нм в диапазоне от 400 до 1100 нм с шагом 0,3 нм. Данная система включает 4 основных элемента: спектрометр HR2000, специальное программное обеспечение SpectraSuite, эталонный вольфрам-галогеновый источник света (LS-1) и оптические аксессуары для проведения измерений. Перед измерениями листьев записывали спектр отражения эталона (WS-1), изготовленного из материала «spectralon» отражающего более 99% падающей радиации в измеряемом диапазоне длин волн. Для регистрации спектров использовали полностью закончившие рост листья, располагая датчик в средней части листовой пластинки, избегая попадания на центральную жилку. В среднем для каждого варианта и каждой линии регистрировали не менее 15 спектров. Записанные спектры в цифровой форме переносили в программу Excel 2007, где рассчитывали средние значения коэффициентов отражения для каждой длины и индексы отражения, характеризующие физиологическое состояние растений. Расчетные формулы индексов отражения, которые были использованы для оценки физиологического состояния растений приведены в [23].

В результате проведенных исследований было установлено, что все шесть физиологических показателей отражения листовой пластинки, оцененные в двух одновременно проведенных экспериментах, проявляли нестабильность локализации на группах сцепления при идентификации QTL, определяющих их проявление. Проведенный корреляционный анализ позволил установить, что внесение азотного удобрения значимо влияет на проявление пяти из шести исследованных оптических характеристик активности фото-

синтетического аппарата яровой мягкой пшеницы в контролируемых условиях агроэкополигона. Полученные результаты корреляционного анализа практически совпадают с результатами QTL анализа. В целом, результаты корреляционного и QTL анализов подтверждают друг друга, что указывает на достоверность эффектов влияния внесения азотного удобрения на проявление изучаемых показателей отражения листовой пластинки у яровой мягкой пшеницы в строго контролируемых условиях агроэкополигона.

Ранее нами был проведен биохимический анализ листьев каждой из 115 линий картирующей популяции ITMI яровой мягкой пшеницы, включая две родительские формы, произрастающих в Пушкинском филиале ВИР в полевых условиях, на количественное содержание в них хлорофиллов а и b, а также их суммы. Параллельно в тех же условиях у этих же линий фотометрическим способом также было измерено количественное содержание хлорофиллов а и b. По результатам двух независимых экспериментов было установлено, что QTL содержания хлорофиллов а и b располагается в хромосоме 4В (рис. 2). LOD-оценка была в пределах 2,36 для фотометрического метода измерения (R^2 при этом составил 14,95%), а для биохимического метода анализа – от 2,41 до 2,83 (R^2 – от 16,71 до 19,21%) [31]. Полученные результаты экспериментально показали справедливость и достоверность использования фотометрических способов для определения генетических детерминант, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков у культивируемых в полевых условиях растений. Тем самым

позволяя использование методологии выявления и картирования QTL для целенаправленного создания генотипов, линий и сортов, отзывчивых на агроприемы их возделывания и для эффективного использования созданных форм в системе точного земледелия.

Картирование локусов хромосом, вовлеченных в проявление изучаемых физиологических признаков отражения листовой пластинки позволило установить не только группы сцепления, на которых расположены идентифицированные QTL, но и то какой формой – отцовской или материнской – был привнесен тот или иной аллель, а также процент фенотипической изменчивости, определяемый выявленным и картированным QTL. Необходимо отметить, что все изученные физиологические показатели отражения листовой пластинки, как и следовало ожидать, проявили нестабильность в их локализации на группах сцепления, в зависимости от того вносилось или нет азотное удобрение. По данным QTL анализа проявление всех изученных нами оптических показателей зависело от внесения азотного удобрения, что указывает на физиологическую роль привнесенного минерального азота, и на его влияние на физиологические показатели отражения листовой пластинки яровой гексаплоидной пшеницы. Помимо этого, было установлено, что ряд генов, контролирующих один и тот же или коррелирующие друг с другом признаки, могут быть сцеплены в блок или локализованы в разных группах сцепления или разных плечах хромосом, а их активация может контролироваться геном-координатором. Поэтому хромосомные локусы следует рассматривать не в каче-

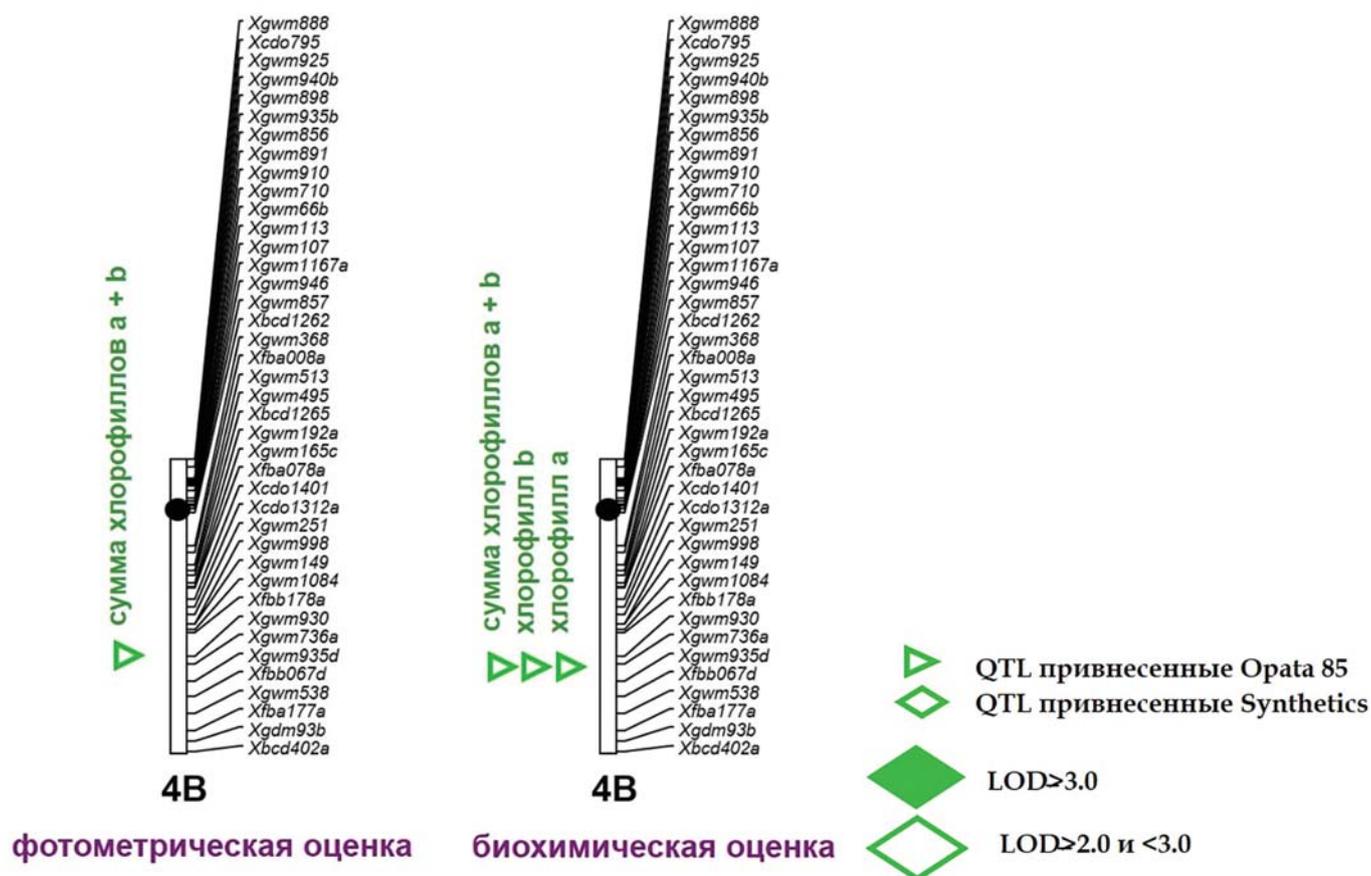


Рис. 2. Идентификация QTL, определяющих содержание хлорофиллов у яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. посредством независимых фотометрической и биохимической оценок линий картирующей популяции ITMI. Opata 85 – материнская и Synthetics – отцовская формы, соответственно
Fig. 2. Identification of QTLs determining chlorophyll content in spring bread wheat *Triticum aestivum* L. by independent photometric and biochemical estimates of the lines of the ITMI mapping population. Opata 85 is maternal and Synthetics is paternal, respectively

стве чисто механического сцепления генов, а как определенную степень их органического упорядочения, как группу функционально взаимосвязанных генов или как блоки коадаптированных генов. Кроме того, вклад некоторых групп сцепления, содержащих блоки агрономически важных генов, играющих роль в формировании определенных физиологических и морфофизиологических признаков (например, наличие воскового налета), связанных с реализацией потенциальной продуктивности весьма показателен, поскольку известно, что генетические детерминанты признаков проявляющихся на поздних стадиях развития высших растений, нередко оказываются сцепленными с генами, влияющими на рост и жизнеспособность организма на ранних стадиях развития – системы M-V (Morphology-Viability). Такие системы ранее были обнаружены в гомологичных хромосомных сегментах у родственных видов в пределах родов *Gossypium*, *Lycopersicon*, *Triticum*, *Phaseolus* и у ряда других [1, 4]. Но главное заключается в том, что QTL индексов диффузного отражения листовых пластинок совпали по своему месторасположению на группах сцепления с основными QTL, определяющими проявление роста и развития растений, что указывает на возможность использования показателей диффузного отражения листовых пластинок, применяемых в агротехнологиях ТЗ, в качестве показателей физиолого-генетического состояния растений и указания зон генома на которые необходимо воздействовать агроприемами технологий ТЗ. Кроме того, выявление

применение неинвазивных оптических методов позволяет с высокой пропускной способностью оценивать интенсивность фотосинтетического аппарата растений и может быть использовано для эффективного отбора перспективных генотипов пшеницы при селекции по признаку зерновой продуктивности не только в контролируемых условиях агроэкобиополитона, но в перспективе и в полевых условиях. А наличие идентифицированных молекулярных маркеров, генетически сцепленных с выявленными QTL, предоставляет возможность целенаправленно, посредством маркер-вспомогательной селекции, создавать генотипы (линии, сорта) для их последующего использования в системе точного земледелия. В настоящий момент проводятся подобного рода эксперименты с картирующими популяциями линий удвоенных гаплоидов *Brassica rapa* L. [32], что позволит не только выявить и установить месторасположение изучаемых QTL, но и провести сравнительные корреляции между геномами одно- и двудольных растений по выявлению хозяйственно ценных и эволюционно значимых коадаптированных блоков генов и блоков коадаптированных генов в их геномах.

Таким образом, в наших экспериментах впервые показана взаимосвязь адаптивного растениеводства и точного земледелия, которая эффективно может быть использована как при целенаправленном создании генотипов, линий и сортов культурных растений, так и при их последующем использовании в агротехнологиях точного земледелия.

Об авторе:

Чесноков Юрий Валентинович – доктор биол. наук, директор ФГБНУ АФИ, <https://orcid.org/0000-0002-1134-0292>

About the author:

Yuriy V. Chesnokov – Doc. Sci. (Biology), Director of Agrophysical Research Institute, <https://orcid.org/0000-0002-1134-0292>

● Литература

1. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев: «Штиинца». 1980. 588 с.
2. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Кишинев: «Штиинца». 1990. 432 с.
3. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). В двух томах. М.: Изд-во РУДН. 2001. 780 с.
4. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В трех томах. М.: Изд-во Агрорус. 2009. 1104 с.
5. Якушев В.П., Полуэктов Р.А. Точное земледелие. Концептуальные положения. Материалы научной сессии Россельхозакадемии «Научно-технический прогресс в АПК России – стратегия машинно-технологического обеспечения производства с/х продукции на период до 2010 г.» (13-14 октября 2003 г.). М.: Россельхозакадемия. 2004. С.115-123
6. Якушев В.В. Точное земледелие: теория и практика. СПб.: ФГБНУ АФИ. 2016. 364 с.
7. Кирюшин В.И. Теория адаптивно-ландшафтного земледелия и проектирования агроландшафтов. М.: КолосС. 2011. 443 с.
8. Якушев В.П. На пути к точному земледелию. СПб.: Издательство ПИЯФ РАН. 2002. 458 с.
9. Михайленко И.М. Управление системами точного земледелия. СПб.: Изд-во СПбГУ. 2005. 234 с.
10. Полуэктов Р.А., Смоляр Э.И., Терлеев В.В., Топаж А.Г. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур. СПб.: Изд-во СПбГУ. 2006. 396 с.
11. Якушев В.П., Якушев В.В. Информационное обеспечение точного земледелия. СПб.: Издательство ПИЯФ РАН. 2007. 384 с.
12. Якушев В.П., Якушев В.В. Математические модели и методы реализации информационно-технологических приемов в точном земледелии. Доклады РАСХН. 2008;(4):56-59.
13. Якушев В.В. Интеллектуальные системы управления для ресурсосберегающих технологий точного земледелия. Экологические системы и приборы. 2010;(7):26-33.

14. Канаш Е.В., Осипов Ю.А. Диагностика физиологического состояния и устойчивости растений к действию стрессовых факторов среды (на примере УФ-В радиации). СПб. РАСХН/ГНУ АФИ Россельхозакадемии. 2008. 35 с.
15. Якушев В.П., Канаш Е.В., Осипов Ю.А., Якушев В.В., Леконцев П.В., Воропаев В.В. Оптические критерии при контактной и дистанционной диагностике состояния посевов. Сельскохозяйственная биология. 2010;(3):94-101.
16. Заварзина А.Г., Розанова М.С., Суханова Н.И. Содержание гумуса и отражательная способность верхних горизонтов почв юга европейской части России. Почвоведение. 1995.:(10):1248-1255.
17. Орлов Д.С., Суханова Н.И., Розанова М.С. Спектральная отражательная способность почв и их компонентов. М.: Изд-во МГУ. 2001. 176 с.
18. Jordan C.F. Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. Ecology. 1969;(50):663-666.
19. Tucker C.J. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. Remote Sensing of Environment. 1979;(8):127-150.
20. Rouse J.W., Haas R.H., Schell J.A., Deering D.W. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS. 3rd ERTS Symposium (NASA SP-351). NASA. Washington, DS. 1973;(1):309-317
21. Жученко А.А. Генетика томатов. Кишинев: «Штиинца». 1973. 663 с.
22. Сандухадзе Б.И., Журавлева Е.В., Кочетыгов Г.В. Озимая пшеница Нечерноземья в решении продовольственной безопасности Российской Федерации. М.: ООО «НИПКЦ Восход-А». 2011. 156 с.
23. Chesnokov Yu.V., Kanash E.V., Mirskaya G.V., Kocherina N.V., Rusakov D.V., Lohwasser U., Börner A. QTL mapping of diffuse reflectance indices of leaves in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Russian Journal of Plant Physiology. 2019;(66):77-86.
24. Habash D.Z., Bernard S., Schondelmaier J., Weyen J., Quarrie S.A. The genetics of nitrogen use in hexaploidy wheat: N utilisation, development and yield. Theor. Appl. Genet. 2007;(114):403-419.
25. Parent B., Shahinnia F., Maphosa L., Berger B., Rabie H., Chalmers K., Kovalchuk A., Langridge P., Fleury D. Combining field performance

with controlled environment plant imaging to identify the genetic control of growth and transpiration underlying yield response to water-deficit stress in wheat. *J. Exp. Bot.* 2015;(66):5481–5492.

26. Börner A., Schumann E., Furste A., Goster H., Leithold B., Roder M.S., Weber W.E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2002;(105):921–936.

27. Eriksen L., Borum F., Jahoor A. Inheritance and localization of resistance to *Mycosphaerella graminicola* causing septoria tritici blotch and plant height in the wheat (*Triticum aestivum* L.) genome with DNA markers. *Theor. Appl. Genet.* 2003;(107):515–527.

28. Ермаков Е.И., Макарова Г.А., Нерушева Г.В. Программированное получение в регулируемой агроэко системе трансгрессивных по сроку колошения линий пшеницы. Методические рекомендации. СПб.: РАСХН, ГНУ АФНИИ. 2002. 32 с.

29. Панова Г.Г., Драгавцев В.А., Канаш Е.В., Архипов М.В., Черноусов И.Н. Научно-технические основы оптимизации продукционного процесса в регулируемой агроэко системе. *Агрофизика.* 2011;(1):29–37.

30. Chesnokov Yu.V., Mirskaya G.V., Kanash E.V., Kocherina N.V., Rusakov D.V., Lohwasser U., Börner A. QTL identification and mapping in soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) under controlled agroecological and biological testing area conditions with and without nitrogen fertilizer. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2018;(65):123–135.

31. Чесноков Ю.В., Сюков В.В., Журавлева Е.В., Хомяков Ю.В., Гончарова Э.А., Кочерина Н.В., Гулаева Н.В., Ловассер У., Бернер А. Картирование QTL агрономически значимых признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных эколого-географических регионах России. Сборник материалов Всероссийск. научной конф. с междунар. участием и школы для молодых ученых, посвященной 125-летию Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН «Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений» (23-27 ноября 2015 г.). г.Москва: ИФР РАН. 2015. С.708-712.

32. Егорова К.В., Синявина Н.Г., Кочетов А.А., Чесноков Ю.В. Оценка селекционно значимых морфологических признаков в популяции удвоенных гаплоидов *Brassica rapa* L. в контролируемых условиях регулируемой агроэко системы. *Овощи России.* 2020;(4):28-31. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-4-28-31>

References

- Zhuchenko A.A. Ecological genetics of cultivated plants. *Kishinev: Shtiintsa.* 1980. 588 p. (In Russ.)
- Zhuchenko A.A. Adaptive crop production (ecological and genetic basis). *Kishinev: Shtiintsa.* 1990. 432 p. (In Russ.)
- Zhuchenko A.A. Adaptive plant breeding system (ecological and genetic basis). In two volumes. M.: Publishing House of RUDN. 2001. 780 p. (In Russ.)
- Zhuchenko A.A. Adaptive crop production (ecological and genetic basis). Theory and practice. In three volumes. M.: Publishing house Agrorus. 2009. 1104 p. (In Russ.)
- Yakushev V.P., Poluektov R.A. Precision agriculture. Conceptual provisions. *Materials of the scientific session of the Russian Agricultural Academy "Scientific and technological progress in the agro-industrial complex of Russia - a strategy of machine-technological support for the production of agricultural products for the period until 2010"* (October 13-14, 2003). M.: Russian Agricultural Academy. 2004. P.115-123. (In Russ.)
- Yakushev V.V. Precision agriculture: theory and practice. SPb.: FGBNU AFI. 2016. 364 p. (In Russ.)
- Kiryushin V.I. The theory of adaptive landscape farming and the design of agrolandscapes. M.: KolosS. 2011. 443 p. (In Russ.)
- Yakushev V.P. On the way to precision farming. SPb.: Publishing House of PIAF RAS. 2002. 458 p. (In Russ.)
- Mikhailenko I.M. Precision agriculture systems management. SPb.: Publishing House of SPbGU. 2005. 234 p. (In Russ.)
- Poluektov R.A., Smolyar E.I., Terleev V.V., Topazh A.G. Models of the production process of crops. SPb.: Publishing House of SPbGU. 2006. 396 p. (In Russ.)
- Yakushev V.P., Yakushev V.V. Information support of precision agriculture. SPb.: Publishing House of PNPI RAS. 2007. 384 p. (In Russ.)
- Yakushev V.P., Yakushev V.V. Mathematical models and methods for implementing information technology in precision farming. *Reports of RAAS.* 2008;(4):56-59. (In Russ.)
- Yakushev V.V. Intelligent management systems for resource-saving

precision agriculture technologies. *Ecological systems and devices.* 2010;(7):26-33. (In Russ.)

14. Kanash E.V., Osipov Yu.A. Diagnostics of the physiological state and plant resistance to the action of stress factors of the environment (by the example of UV-B radiation). *SPb. RAAS / GNU AFI of the Russian Agricultural Academy.* 2008. 35 p. (In Russ.)

15. Yakushev V.P., Kanash E.V., Osipov Yu.A., Yakushev V.V., Lekomtsev P.B., Voropaev V.V. Optical criteria for contact and remote diagnostics of the state of crops. *Selskokhozyaistvennaya biologiya.* 2010;(3):94-101. (In Russ.)

16. Zavarzina A.G., Rozanova M.S., Sukhanova N.I. Humus content and reflectivity of the upper soil horizons in the south of the European part of Russia. *Pochvovedenie.* 1995;(10):1248-1255. (In Russ.)

17. Orlov D.S., Sukhanova N.I., Rozanova M.S. Spectral reflectivity of soils and their components. M.: Publishing house of Moscow State University. 2001. 176 p. (In Russ.)

18. Jordan C.F. Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. *Ecology.* 1969;(50):663-666.

19. Tucker C.J. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment.* 1979;(8):127-150.

20. Rouse J.W., Haas R.H., Schell J.A., Deering D.W. Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS. 3rd ERTS Symposium (NASA SP-351). NASA. Washington, DS. 1973;(1):309-317.

21. Zhuchenko A.A. Genetics of tomatoes. *Kishinev: "Stiintza".* 1973. 663 p. (In Russ.)

22. Sandukhadze B.I., Zhuravleva E.V., Kochetygov G.V. Non-chernozern winter wheat in the food security solution of the Russian Federation. M.: LLC "NIPKTS Voskhod-A". 2011. 156 p. (In Russ.)

23. Chesnokov Yu.V., Kanash E.V., Mirskaya G.V., Kocherina N.V., Rusakov D.V., Lohwasser U., Börner A. QTL mapping of diffuse reflectance indices of leaves in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Russian Journal of Plant Physiology.* 2019;(66):77–86.

24. Habash D.Z., Bernard S., Schondelmaier J., Weyen J., Quarrie S.A. The genetics of nitrogen use in hexaploidy wheat: N utilisation, development and yield. *Theor. Appl. Genet.* 2007;(114):403–419.

25. Parent B., Shahinnia F., Maphosa L., Berger B., Rabie H., Chalmers K., Kovalchuk A., Langridge P., Fleury D. Combining field performance with controlled environment plant imaging to identify the genetic control of growth and transpiration underlying yield response to water-deficit stress in wheat. *J. Exp. Bot.* 2015;(66):5481–5492.

26. Börner A., Schumann E., Furste A., Goster H., Leithold B., Roder M.S., Weber W.E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2002;(105):921–936.

27. Eriksen L., Borum F., Jahoor A. Inheritance and localization of resistance to *Mycosphaerella graminicola* causing septoria tritici blotch and plant height in the wheat (*Triticum aestivum* L.) genome with DNA markers. *Theor. Appl. Genet.* 2003;(107):515–527.

28. Ermakov E.I., Makarova G.A., Nerusheva G.V. Programmed production of wheat lines transgressive in terms of heading in a regulated agroecosystem. Guidelines. SPb.: RAAS, GNU AFNII. 2002. 32 p. (In Russ.)

29. Панова Г.Г., Драгавцев В.А., Канаш Е.В., Архипов М.В., Черноусов И.Н. Scientific and technical basis for optimizing the production process in a regulated agroecosystem. *Agrophysica.* 2011;(1):29–37. (In Russ.)

30. Chesnokov Yu.V., Mirskaya G.V., Kanash E.V., Kocherina N.V., Rusakov D.V., Lohwasser U., Börner A. QTL identification and mapping in soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) under controlled agroecological and biological testing area conditions with and without nitrogen fertilizer. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2018;(65):123–135.

31. Chesnokov Yu.V., Syukov V.V., Zhuravleva E.V., Khomyakov Yu.V., Goncharova E.A., Kocherina N.V., Gulayeva N.V., Lovasser U., Börner A. QTL mapping of agronomically significant traits in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in different ecological-geographical regions of Russia. Proc. All-Russian Scientific Conf. with Int. Participation and a School for Young Scientists Dedicated to the 125th anniversary of the Institute of Plant Physiology. K.A. Timiryazev RAS "Fundamental and Applied Problems of Modern Experimental Plant Biology" (November 23-27, 2015). Moscow: IPR RAS. 2015. P. 708-712. (In Russ.)

32. Egorova K.V., Sinyavina N.G., Kochetov A.A., Chesnokov Yu.V. Assessment of significant for breeding morphological traits in the double haploid population of *Brassica rapa* L. in controlled conditions of a regulated agroecosystem. *Vegetable crops of Russia.* 2020;(4):28-31. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-4-28-31>