

Продукционный процесс

УДК 633.11:575.21

doi: 10.15389/agrobiology.2021.1.78rus

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕЛЕКЦИОННЫХ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) ПО ЭЛЕМЕНТАМ СТРУКТУРЫ УРОЖАЯ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И ТАТАРСТАНА*А.И. СТАСЮК¹ ✉, И.Н. ЛЕОНОВА¹, М.Л. ПОНОМАРЕВА², Н.З. ВАСИЛОВА², В.П. ШАМАНИН³, Е.А. САЛИНА⁴

Мягкая яровая пшеница — одна из широко возделываемых зерновых культур в Российской Федерации. Селекция яровой пшеницы направлена на создание сортов, характеризующихся высокой урожайностью и качеством зерна. Основное внимание при создании новых сортов обращают на устойчивость к климатическим факторам, которые отрицательно влияют на стабильность урожайности. Что касается скрещиваний озимых и яровых сортов пшеницы, то в настоящее время нет достаточной информации о проявлении и наследовании признаков продуктивности в более старших поколениях и в различных агроэкологических условиях. В представляемой работе мы изучили изменчивость элементов структуры урожая у 55 селекционных линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) поколений F₆₋₇, полученных от скрещивания озимых сортов мягкой пшеницы с яровыми донорами генов устойчивости к бурой ржавчине, с целью выделения генотипов, перспективных в качестве источников ценных агрономических признаков. Полевые исследования проводили в 2018 году в трех регионах — в Новосибирской и Омской областях и в Республике Татарстан. Оценивали следующие элементы структуры урожая: число продуктивных стеблей, число зерен с колоса, масса зерна с колоса, масса 1000 зерен и масса зерна с растения. Экологическую пластичность линий характеризовали с помощью показателей интенсивности и устойчивости индекса стабильности. Дисперсионный анализ, выполненный по результатам экологических испытаний, свидетельствует о достоверном ($p < 0,001$) влиянии генотипа, внешней среды и их взаимодействия на фенотипическое проявление всех изученных признаков. Наиболее высокий вклад генотипа показан для признаков число зерен с колоса (42,8 %) и масса 1000 зерен (57,0 %). Высокий вклад условий внешней среды установлен для продуктивной кустистости (41,8 %) и массы зерна с колоса (40,3 %). Для всех признаков существенное влияние оказывало взаимодействие генотип × среда, вклад которого варьировал от 25,9 % (масса 1000 зерен) до 41,0 % (масса зерна с колоса), что свидетельствует о значительной реакции генотипов на изменяющиеся условия. При полевых испытаниях наблюдалась высокая изменчивость всех признаков во всех трех климатических зонах, однако степень вариаций была различной. Усредненные показатели изученных признаков были ниже в полевых условиях Омской зоны по сравнению с Новосибирской областью и Татарстаном. Более высокие флуктуации отмечены для числа зерен с колоса (от 13,0 до 69,0), массы зерна с колоса (от 0,35 г до 2,65 г) и массы зерна с растения (от 0,15 г до 6,95 г) в условиях Татарстана по сравнению с другими регионами. Расчет индексов стабильности, устойчивости индексов стабильности и индексов интенсивности установил, что 16 генотипов из 55 входят в группу сортов интенсивного типа, 35 — полунтенсивного и 4 — экстенсивного. Анализ методом главных координат разделил образцы на четыре основных кластера по типу стабильности и интенсивности. Молекулярный анализ селекционных линий на наличие генов устойчивости к бурой ржавчине *Lr6Ai#2*, *LrAsp5* и *LrTi2*, интродуцированных соответственно от *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey, *Aegilops speltoides* Tausch и *Triticum timopheevii* Zhuk., показал, что 10 линий из 55 не содержат чужеродного генетического материала. Результаты маркерного анализа на присутствие генов устойчивости не коррелировали с кластеризацией образцов по типу интенсивности и стабильности. Этот факт позволяет предположить, что наличие фрагментов чужеродного генетического материала не влияет на стабильность селекционных линий. На основании проведенных исследований были отобраны генотипы, представляющие интерес в качестве источников продуктивности.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, мягкая пшеница, экологическая пластичность, хозяйственно важные признаки, продуктивность, бурая ржавчина.

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) имеет большое значение во всем мире как источник продовольствия для населения и кормового зерна для сельскохозяйственных животных. Российская Федерация в настоящее

* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-16-00011. Размножение селекционных линий до поколения F₆₋₇ проводилось в рамках госзадания ФИЦ ИЦиГ СО РАН № 0259-2021-0012, полевые испытания линий в Республике Татарстан проведены в соответствии с госзаданием ФИЦ КазНЦ РАН АААА-А18-118031390148-1.

время занимает лидирующие позиции по производству зерна озимой и яровой пшеницы (1). За последнее десятилетие в стране произошло увеличение посевных площадей, занятых этой культурой, увеличился валовой сбор зерна и повысилась урожайность (2, 3).

Основные производители яровой мягкой пшеницы в России — районы Поволжья, Уральский и Западно-Сибирский регионы, при этом до 40 % посевных площадей культуры приходится на Сибирский регион. Однако, несмотря на тенденцию повышения урожайности яровой пшеницы, отмечается значительное ее варьирование по годам. По данным Л.П. Силаевой и Е.В. Бариновой (3), урожайность яровой пшеницы в 2007-2017 годах в целом по стране изменялась от 9,5 до 18,5 ц/га. Существенное колебание урожая показано как для стародавних, так и для современных яровых сортов пшеницы, выращиваемых в Западной Сибири (4-6).

Генетическая основа сорта — базовый фактор, определяющий урожайность. В последние годы с появлением насыщенных молекулярных карт и развитием технологий высокопроизводительного гено- и фенотипирования достигнут существенный прогресс в изучении генетической архитектуры признаков урожая и его компонентов у мягкой пшеницы. Идентифицированы главные и минорные локусы, которые вносят вклад в фенотипическое проявление продуктивной кустистости, числа зерен и массы зерна с колоса, массы зерна с растения, параметров корневой системы и др. (7-9). Определены локусы количественных признаков (QTLs) и гены-кандидаты, детерминирующие урожайность в условиях абиотических стрессовых факторов (10-13). Однако реализация генетического потенциала пшеницы в значительной степени зависит от факторов внешней среды. Поэтому на определенных этапах получения новых форм необходимо изучение их фенотипической пластичности и адаптивности в различных почвенно-климатических условиях.

Озимая пшеница отличается от яровой более высокой продуктивной кустистостью, массой зерна с колоса и массой 1000 зерен, которые вносят основной вклад в урожайность сортов. Однако яровая пшеница в отличие от озимой характеризуется высокими показателями качества зерна и клейковины и более засухоустойчива (14-16). С середины XX века для получения новых яровых и озимых сортов пшеницы с высокой урожайностью и устойчивостью к болезням используется стратегия объединения генетических пулов этих культур. Несмотря на то, что у большинства сортов озимой пшеницы комбинационная способность при скрещивании с яровой пшеницей характеризуется как средняя либо слабая, показано, что в ряде случаев гибридизация может дать желательные генотипы (17, 18). Общую комбинационную способность (ОКС) популяций от скрещивания озимых и яровых образцов изучали в основном на стадии F₁ для выявления эффекта гетерозиса и отбора желательных генотипов с более высокими показателями по хозяйственно важным признакам (19, 20). Оценку ОКС в поколениях F₁-F₂ проводили в основном на гибридных популяциях, полученных на основе гибридизации либо озимых, либо яровых сортов. Авторы этих исследований утверждают, что поколение F₁ может использоваться для начальной стадии оценки ОКС и отбора доноров. Так, изучение комбинационной способности по признаку «зимостойкость» у 30 диаллельных гибридов поколения F₁, полученных от скрещивания 6 озимых сортов пшеницы, позволило выявить генотипы, характеризующиеся высокими эффектами ОКС и участием доминантных аллелей в увеличении признака (21). На основании полученных результатов был сделан вывод, что для отбора уникальных

генотипов с усиленной зимостойкостью необходима проверка гибридов поколений F₄-F₆. Исследования для признаков продуктивности, выполненное с использованием F₁-F₂ гибридов яровых и озимых сортов, указывают на значительный вклад генов с аддитивным типом действия, что, по мнению авторов, позволяет начинать отбор доноров в ранних поколениях (22, 23). Что касается скрещиваний озимых и яровых сортов пшеницы, то в настоящее время нет достаточной информации о проявлении и наследовании признаков продуктивности в более старших поколениях и в различных агро-экологических условиях.

Ранее нами для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы по генам устойчивости к болезням были созданы селекционные линии на основе гибридизации озимых сортов и яровых доноров генов резистентности (24, 25).

В настоящем исследовании выполнена оценка этих селекционных линий по элементам структуры урожая в разных экологических условиях.

Целью работы было изучение экологической пластичности образцов продвинутых поколений и выделение перспективных генотипов в качестве источников признаков продуктивности для селекции.

Методика. Исследования проводили на 55 линиях яровой мягкой пшеницы поколений F₆₋₇, полученных от скрещивания озимых сортов Новосибирская 3 (НЗ), Новосибирская 40 (Н40), Филатовка и Бийская озимая с яровыми донорами генов устойчивости к бурой ржавчине — сортом Тулайковская 10 (Т10) и линиями 5366-180 и 21-4, полученными соответственно на сортах Саратовская 29 и Новосибирская 29. Сорт Т10 содержит ген *Lr6Ai#2* от *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey, линия 8366-180 — ген *LrTt2* от *Triticum timopheevii* Zhuk., линия 21-4 — ген *LrAsp5* от *Aegilops speltoides* Tausch. (24, 26). Линии были отобраны по срокам колошения и параметрам продуктивности в поколениях F₃₋₅ и размножены до поколений F₆₋₇.

ДНК выделяли из листьев растений поколения F₂. Фрагмент листа (2-3 см) помещали в пробирку объемом 2 мл с матриксами для измельчения растительных тканей Lysing Matrix Z («MP Biomedicals», США), добавляли 700 мкл буфера для лизиса (1 мл 1 М Tris-HCl, 1 мл 5 М NaCl, 1 мл 0,5 М EDTA, 0,625 мл 20 % SDS и 0,04 г Na₂S₂O₅), измельчали на гомогенизаторе FastPrep-24 («MP Biomedicals», США) и инкубировали на водяной бане при 60 °С в течение 30 мин. Затем добавляли 700 мкл смеси хлороформ:изоамиловый спирт (24:1) и центрифугировали 25 мин при 12000 об/мин. Верхнюю фракцию помещали в пробирку объемом 2 мл, добавляли 1,4 мл 96 % охлажденного этанола (-20 °С) и центрифугировали 15 мин при 4500 об/мин. К осадку добавляли 700 мкл 70 % этанола и центрифугировали 5 мин при 4500 об/мин. Супернатант удаляли, осадок высушивали на воздухе и растворяли в 50 мкл буфера TE.

Для определения генотипов, содержащих ген *Lr6Ai#2* от *Th. intermedium*, использовались разработанные нами праймеры MF2 (5'-GATGTCG-AGGAGCATTTTC-3'), MR1r2 (5'-GTGGTAGATTACTAGAGTTCAAGTG-3') и MR4 (5'-CGAATAGTTATACTAGGAGTAC-3') (Патент № RU 2598275 С1, 2015). Эти праймеры доминантные, и для выявления гомозиготных и гетерозиготных по этому гену растений необходимо использовать две пары — MF2/MR1r2 и MF2/MR4. Для идентификации интрогрессированных фрагментов от *T. timopheevii*, содержащих ген *LrTt2*, использовали микросателлитный маркер Xbarc232 (F — 5'-CGCATCCAACCATCCCCACCCAACA-3', R — 5'-CGCAGTAGATCCACCACCCCGCCAGA-3') (27). Транслокации от

Ae. speltoides, содержащие ген *LrAsp5*, определяли с помощью пары праймеров P1/P5 (P1 — 5'-TACCCCTGCTACCAGTGC GC-3', P5 — 5'-GGCCA-ACCCTACACCCCAAG-3') (Патент № RU 2535985 C1, 2013).

ПЦР проводили на амплификаторе T-100 («Bio-Rad», США) в общем объеме реакционной смеси 20 мкл, содержащей ДНК (50–100 нг), 10× буфер для Taq полимеразы (650 mM Tris-HCl, pH 8,9; 160 mM (NH₄)₂SO₄, 25 mM MgCl₂, 0,01 % Tween 20), по 0,25 mM каждого dNTP, по 1 нг каждого праймера, 1 мкл Taq полимеразы (1 ед. активности/мкл), H₂O (до конечного объема). Условия полимеразной цепной реакции (ПЦР) для выявления генов описаны ранее (24). Продукты ПЦР разделяли с помощью электрофореза в 1,5 % агарозном геле, содержащем бромистый этидий.

Опытные испытания образцов проводили в полевых условиях Новосибирской и Омской областей и в Республике Татарстан (г. Казань) в 2018 году. Почва опытного участка в Новосибирской области — чернозем выщелоченный, в Омской — лугово-черноземная малогумусовая среднесуглинистая, в Татарстане — хорошо окультуренная серая лесная. Полевой опыт закладывали в 2 повторностях систематическим методом на делянках шириной 1 м, по 60 зерен в ряду.

Урожай собирали в снопы, после чего оценивали число продуктивных стеблей, число зерен в колосе, массу зерна с колоса и с растения, массу 1000 зерен. Структурный анализ выполняли для 20 растений каждого образца.

Экологическую пластичность линий оценивали на основании признака «масса зерна с растения», используя показатели индекса интенсивности (И), индекса стабильности (ИС) и устойчивости индекса стабильности (У) согласно методическим указаниям (28). Величину И, показывающую реакцию линий на фон, определяли, как отношение разности массы зерна с растения по двум крайним ее значениям для каждой линии к средней массе для всех линий на всех фонах: $I = (\bar{X}_{\text{опт.}} - \bar{X}_{\text{лим.}}) / \bar{X} \times 100 \%$, где \bar{X} — среднее значение массы зерна с растения для всех образцов на всех фонах, $\bar{X}_{\text{опт.}}$ и $\bar{X}_{\text{лим.}}$ — средние значения массы зерна с растения для образца на оптимальном и лимитированном фонах. Оптимальным фоном считали тот регион, где показатель массы зерна с растения у конкретного образца был наибольшим, лимитированным — регион, в котором масса зерна с растения была наименьшей. Кроме того, для отнесения линии к конкретному типу интенсивности был рассчитан обобщенный показатель интенсивности для гипотетической линии (И) по средним характеристикам всех линий на испытываемых фонах и наименьшая существенная разность (НСР) частных средних по остаточной дисперсии после проведения двухфакторного дисперсионного анализа (29). Классификацию линий по степени отзывчивости на агрофон проводили по соотношениям: $I_{\text{линии}} > I + \text{НСР}$ — интенсивная, $I - \text{НСР} \leq I_{\text{линии}} \leq I + \text{НСР}$ — полуинтенсивная, $I_{\text{линии}} < I - \text{НСР}$ — экстенсивная. Индекс стабильности (ИС), характеризующий проявление гомеостатических реакций линий в разных условиях среды, оценивали, как отношение квадрата средней величины массы зерна с растения у образца на конкретном фоне к величине среднеквадратичного отклонения этого показателя в определенных условиях: $IS = \bar{X}^2 / S$. Среднеквадратичное отклонение находили по формуле: $S = \sqrt{\sum X^2 / n - (\sum X / n)^2}$, где X — масса зерна с растения у линии в каждом повторении на определенном фоне (в регионе), n — число повторений в условиях этого фона. Показатель устойчивости индекса стабильности (У), характеризующий адаптивную способность линии, определяли по формуле: $U = (1 - IS_{\text{опт.}} - IS_{\text{лим.}}) / \bar{IS} \times 100 \%$, где \bar{IS} — среднее значение индекса стабильности на всех экспериментальных участках, $IS_{\text{опт.}}$ и $IS_{\text{лим.}}$ — индексы стабильности образцов на оптимальном и

лимитированном фоне. Фон, на котором вычисленный индекс стабильности был самым высоким, принимался за оптимальный, самым низким — за лимитированный.

Статистическую обработку результатов проводили с помощью программных пакетов MS Excel 2016 и STATISTICA v. 10.0 («StatSoft, Inc.», США). Оценивали среднее (M), минимальные (min) и максимальные (max) значения признаков, медиану (Me) и стандартную ошибку средней ($\pm SEM$). Вклад факторов рассматривали на основании среднего квадрата отклонений (MS). За достоверный принимали уровень значимости $p < 0,05$. Анализ методом главных координат выполняли с использованием программы PAST v. 3.15 (30).

Результаты. Западносибирский регион относится к территориям с рискованным земледелием и включает различные климатические зоны, о чем свидетельствуют метеорологические данные по Новосибирской и Омской областям в 2018 году. Погодные условия в Новосибирской области в период вегетации отличались от среднемноголетних, средняя температура в мае была значительно ниже ($6,9\text{ }^{\circ}\text{C}$), май и июнь характеризовались обильными осадками, превышающими норму почти в 3 раза. В Омской области средняя температура не отличалась от среднемноголетней, осадков за период май-сентябрь выпало 259 мм, при этом их наибольшее количество пришлось на вторую половину периода вегетации. В Татарстане в мае, наоборот, наблюдался дефицит осадков, в остальные месяцы они выпадали неравномерно; в июне среднесуточная температура воздуха была ниже нормы, в остальной период — на $2-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ выше нормы.

Характеристика 55 изученных линий по происхождению и структуре урожая при экологических испытаниях представлена в таблице 1 (см. <http://www.agrobiology.ru>).

Для оценки экологической пластичности использовали один из основных признаков продуктивности — массу зерна с растения, которая, по сути, служит показателем урожайности растения. Расчет показателей экологической пластичности позволил разделить изученные линии по интенсивности и адаптивности (табл. 2).

2. Параметры экологической пластичности 55 изученных образцов пшеницы F₆₋₇ от разных комбинаций скрещивания при испытаниях в трех регионах России (для каждого образца $n = 20$, 2-кратная биологическая повторность, 2018 год)

№ линии	И, %	У, %	ИС			Тип
			Новосибирск	Омск	Казань	
	Озимый сорт Бийская озимая × яровой сорт Тулайковская 10					
1	130,27	-3,3	7,35	2,62	8,55	Ин/С
2	92,95	48,1	7,72	4,74	5,71	Ин/С
	Озимый сорт Филатовка × яровая линия 5366-180					
3	108,84	-2,5	5,09	2,32	8,20	Ин/С
4	71,00	51,3	5,59	6,48	8,38	П-Ин/С
	Озимый сорт Филатовка × яровой сорт Тулайковская 10					
5	99,52	-52,7	14,15	7,02	15,78	Ин/НС
6	22,78	84,4	6,36	5,46	5,52	П-Ин/С
7	89,56	54,6	7,73	9,31	10,34	Ин/С
8	231,49	-138,5	5,78	2,66	16,35	Ин/НС
9	109,09	4,1	6,93	3,88	9,38	Ин/С
10	22,95	83,2	5,81	4,84	5,46	П-Ин/С
11	75,54	-24,2	9,36	2,23	4,32	П-Ин/НС
12	97,12	31,1	8,21	4,30	4,26	Ин/С
13	91,31	6,5	7,73	2,36	4,54	Ин/С
14	41,58	30,5	4,03	4,71	8,02	П-Ин/С
15	44,98	72,3	6,86	6,10	5,27	П-Ин/С
16	60,83	11,7	7,05	1,98	4,93	П-Ин/С
17	84,00	-36,4	7,72	3,17	11,00	Ин/НС
18	59,79	21,6	5,00	2,31	6,81	П-Ин/С
19	30,71	74,0	5,26	5,82	4,32	П-Ин/С

<i>Продолжение таблицы 2</i>						
20	39,65	64,8	3,47	2,77	4,79	П-Ин/С
21	117,18	13,6	6,65	3,03	7,99	Ин/С
Озимый сорт Новосибирская 3 × яровая линия 21-4						
22	33,05	52,6	4,68	2,64	5,36	П-Ин/С
23	72,26	30,9	5,58	3,76	7,73	П-Ин/С
24	34,73	75,0	4,10	3,95	5,38	П-Ин/С
25	31,93	85,4	5,14	4,77	4,30	П-Ин/С
Озимый сорт Новосибирская 40 × яровая линия 21-4						
26	42,53	67,5	6,34	7,09	5,22	П-Ин/С
27	19,85	44,3	6,64	3,44	6,04	П-Ин/С
28	22,78	53,6	6,17	7,60	4,94	П-Ин/С
29	50,62	91,0	5,81	5,62	6,14	П-Ин/С
30	13,53	68,4	4,36	2,55	4,20	Э/С
31	36,58	66,8	4,10	2,23	4,14	П-Ин/С
32	55,58	44,5	4,40	3,32	6,51	П-Ин/С
33	66,84	46,0	6,21	3,76	6,87	П-Ин/С
34	63,17	-27,9	10,36	3,54	3,01	П-Ин/НС
35	54,90	39,1	7,20	3,70	4,58	П-Ин/С
36	82,37	48,8	7,99	6,19	9,13	Ин/С
37	28,07	85,9	3,45	4,18	3,37	П-Ин/С
38	52,26	17,6	9,28	4,55	4,72	П-Ин/С
39	38,26	54,2	5,16	2,53	4,30	П-Ин/С
40	16,54	96,4	4,60	4,40	4,42	Э/С
41	18,26	5,1	9,03	3,58	3,90	Э/С
42	36,76	76,2	5,55	4,19	4,43	П-Ин/С
43	42,93	-18,2	11,19	4,41	5,88	П-Ин/НС
44	88,26	-46,2	12,28	3,89	7,14	Ин/НС
45	81,10	23,5	7,45	3,06	5,54	Ин/С
46	42,57	85,0	4,39	4,05	4,91	П-Ин/С
47	46,41	53,6	6,97	4,31	5,97	П-Ин/С
48	92,70	28,8	8,24	5,54	4,15	Ин/С
49	33,38	32,7	9,54	5,87	5,68	П-Ин/С
50	66,14	-11,6	10,26	3,86	3,90	П-Ин/С
51	54,85	-16,0	11,38	4,84	4,72	П-Ин/НС
52	96,35	37,2	4,49	5,19	8,09	Ин/С
53	15,06	57,7	5,31	2,88	4,72	Э/С
54	64,79	-15,8	9,56	3,90	2,91	П-Ин/НС
55	45,89	89,2	5,77	5,15	5,55	П-Ин/С

Примечание. И — индекс интенсивности, У — устойчивость индекса стабильности, ИС — индекс стабильности; Ин — интенсивный, П-Ин — полуинтенсивный, Э — экстенсивный; С — стабильный, НС — нестабильный. Описание см. в разделе «Методика».

Факторный дисперсионный анализ, выполненный на основании результатов полевых испытаний, показал достоверное влияние ($p < 0,001$) генотипа, условий внешней среды и их взаимодействия на фенотипическое проявление признаков (табл. 3). Вклад фактора «генотип» варьировал в зависимости от признака, при этом наиболее высокий вклад отмечали для числа зерен с колоса (42,8 %) и массы 1000 зерен (57,0 %). Влияние генотипических факторов на проявление фенотипической изменчивости продуктивной кустистости и массы зерна с растения было менее значительным по сравнению с факторами внешней среды (соответственно 20,4 и 22,1 %). Высоким вкладом в фенотипическую изменчивость всех изученных признаков характеризовалось взаимодействие генотип × среда, что свидетельствует о значительной реакции генотипов на почвенные и погодные условия.

Существенный вклад фактора «генотип × среда» описан для поколения F₁, полученного от скрещивания озимых и яровых сортов пшеницы (19). Однако авторы при этом установили, что эффект гетерозиса зависел не столько от условий выращивания гибридов, сколько от генотипа сортов, использованных для гибридизации. По данным многих исследований, колебание погодных условий в регионах испытаний, переувлажнение в начале вегетации, пониженные температуры приводят к значительным вариациям урожая и его компонентов (31, 32). Полученные нами результаты согласуются с данными литературы, которые свидетельствуют о неодинаковом вкладе генотипа и внешней среды в формирование урожая у мягкой пшеницы (6, 33,

34). Доля генотипа в фенотипической изменчивости урожая значительно меньше по сравнению с факторами внешней среды и агротехническими факторами, о чем свидетельствуют результаты большинства публикаций (35-37). В ряде работ показано, что реализация генетического потенциала сортов зависит не столько от влияния климатических факторов, сколько от агротехнологических мероприятий и использования интенсивных технологий, снижающих негативные эффекты внешней среды, что приводит к доминирующему влиянию генотипа (38-40).

3. Факторный дисперсионный анализ структуры урожая у 55 изученных образцов пшеницы F₆₋₇ от разных комбинаций скрещивания озимых форм с яровыми при испытаниях в Новосибирской, Омской областях и Республике Татарстан (для каждого образца $n = 20$, 2-кратная биологическая повторность, 2018 год)

Источники вариации	Генотип	Регион	Генотип × регион	Ошибка
Признак, параметр				
Продуктивная кустистость:				
df	54	2	108	
MS	4,06	225,13	3,77	0,86
F	4,7*	260,6*	4,4*	
вклад, %	20,4	41,8	35,9	
Число зерен с колоса:				
df	54	2	108	
MS	774	10451	325	80
F	9,7*	131,5*	4,1*	
вклад, %	42,8	21,4	35,9	
Масса зерна с колоса:				
df	54	2	108	
MS	1,22	23,11	0,72	0,16
F	7,6*	144,7*	4,5*	
вклад, %	34,6	24,4	41,0	
Масса 1000 зерен:				
df	54	2	108	
MS	422	3514	94	28
F	15,3*	127,7*	3,4*	
вклад, %	57,0	17,6	25,4	
Масса зерна с растения:				
df	54	2	108	
MS	9,33	458,70	7,94	1,43
F	6,5*	320,2*	5,5*	
вклад, %	22,1	40,3	37,6	

Примечание. df — число степеней свободы, MS — средний квадрат; F — критерий Фишера. Для каждого образца $n = 20$, 2-кратная биологическая повторность.

* Вклад фактора статистически значим при $p < 0,001$.

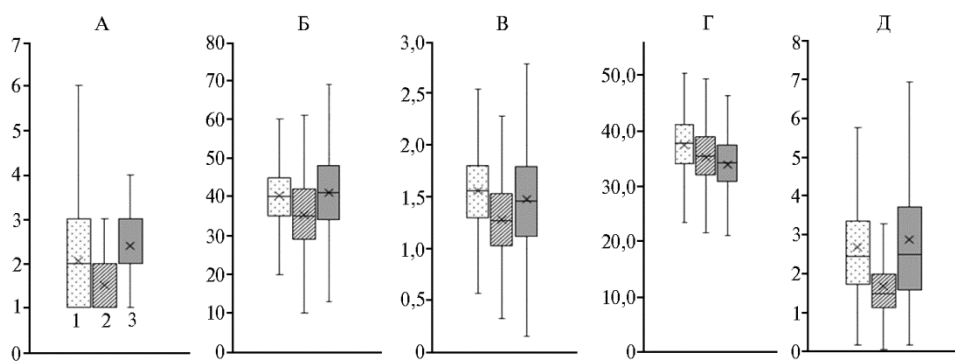


Рис. 1. Статистический анализ варибельности элементов структуры урожая у 55 изученных образцов пшеницы F₆₋₇ без учета их происхождения при испытаниях в Новосибирской области (1), Омской области (2) и Республике Татарстан (3) (2018 год): А — число продуктивных стеблей, шт.; Б — число зерен с колоса, шт.; В — масса зерен с колоса, г; Г — масса 1000 зерен, г; Д — масса зерен с растения. Усы обозначают минимальное (min) и максимальное (max) значения признака, горизонтальная черта в боксе — медиана (Me), знаком «x» отмечено среднее значение признака. Образцы получены в комбинациях скрещиваний озимых сортов с яровыми формами. Для каждого образца $n = 20$, 2-кратная биологическая повторность.

Для обобщенной оценки изменчивости признаков урожайности в каждом из трех регионов мы провели статистическую обработку данных полевых испытаний суммарно для 55 линий без учета их происхождения. Как видно из рисунка 1, значительная изменчивость всех признаков наблюдалась при выращивании образцов во всех трех климатических зонах, однако степень вариаций была различной. Для всех признаков полученное усредненное значение было ниже в полевых условиях Омской области. Наиболее контрастный размах колебаний наблюдался по числу продуктивных стеблей в Новосибирской области (1-6 стеблей) по сравнению с Омской (1-2 стебля) и Татарстаном (1-4 стебля). Более существенные флуктуации отмечались для числа зерен с колоса, массы зерна с колоса и массы зерна с растения в условиях Татарстана по сравнению с другими регионами (см. рис. 1).

В настоящее время для расчета параметров экологической пластичности используются различные методики, предложенные S.A. Eberhart и W.A. Russell, G.C.C. Tai, P.A. Удачным и А.П. Головоченко и др. (28, 41, 42). Наиболее универсальной признана методика S.A. Eberhart и W.A. Russell (41), которая применяется большинством исследователей для оценки экологической пластичности и адаптивности возделываемых сортов и на конечных этапах селекционных испытаний. Однако указанный способ расчетов не позволяет получить адекватные и статистически достоверные результаты в тех случаях, когда экспериментальные образцы находятся на ранних стадиях формообразовательного процесса либо число полевых испытаний ограничено. Для оценки экологической пластичности новых селекционных линий мы использовали методику Р.А. Удачина и А.П. Головоченко (28), с помощью которой можно определять тенденцию формирования пластичности на начальных стадиях создания образцов. Эффективность метода для получения предварительной информации о пластичности сортов в условиях ограниченного числа агрофонов и сезонов испытаний была подтверждена в ряде работ (6, 43, 44).

По результатам испытаний 55 линий для каждой из трех климатических зон были рассчитаны индексы стабильности (ИС), а также индексы интенсивности (И) и показатели устойчивости индексов стабильности (У) (см. табл. 2). Параметры интенсивности позволяют определить степень отзывчивости генотипов на изменение условий возделывания растений. Индекс стабильности показывает, насколько стабильно линия способна реализовать свой потенциал в разных условиях среды. Линии с большими индексами более стабильны, то есть лучше приспособлены к изменяющимся условиям. Исследование установило, что 16 генотипов входят в группу сортов интенсивного типа, 35 — полуинтенсивного и 4 — экстенсивного.

Анализ методом главных координат, выполненный на основании рассчитанных параметров экологической пластичности, дополнительно разделил изученные селекционные линии на четыре основных кластера (рис. 2). В первый кластер вошли 9 линий, для 8 из которых характерен низкий коэффициент устойчивости (У), свидетельствующий о нестабильном типе линий. Исключением была линия № 50, которая относится к стабильному типу. Среди генотипов этой группы присутствуют образцы как интенсивного, так и полуинтенсивного типа. Кластеры 2 и 3 включают соответственно 13 и 11 образцов стабильного типа, при этом все линии, за исключением образца № 53, относятся к полуинтенсивным. Отличительная особенность кластера 3 заключается в более высоких показателях устойчивости индекса стабильности по сравнению с образцами кластера 2. И, наконец,

кластер 4 объединяет 15 стабильных линий преимущественно интенсивного типа. Анализ методом главных координат также показал, что кластеры формируются из генотипов, происходящих из различных комбинаций скрещивания. Семь линий (№№ 8, 29, 30, 40, 41, 46, 55) не были отнесены ни к одному из кластеров, при этом линия № 8 существенно отличалась от всех образцов очень низким индексом стабильности (ИС = -138,54) и высоким коэффициентом интенсивности (И = 231,49). Несмотря на то, что комбинации Бийская озимая × Тулайковская 10 и Филатовка × 5366-180 представлены всего двумя образцами каждая, результаты оценки этих линий не влияют на группировку образцов.

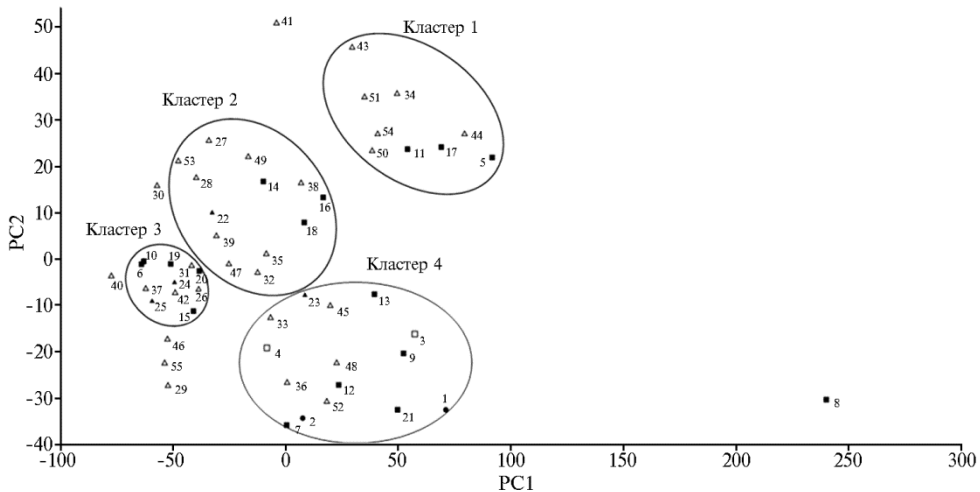


Рис. 2. Кластеризация методом главных координат 55 изученных образцов пшеницы F₆₋₇ от разных комбинаций скрещивания, обозначены следующими символами: ● — Бийская озимая × Тулайковская 10, □ — Филатовка × линия 5366-180, ■ — Филатовка × Тулайковская 10, ▲ — Новосибирская 3 × линия 21-4, △ — Новосибирская 40 × линия 21-4. Анализ выполнен по результатам оценки индексов стабильности (ИС), устойчивости индексов стабильности (У) и индексов интенсивности (И), рассчитанным по трем регионам испытаний (для каждого образца $n = 20$, 2-кратная биологическая повторность, Новосибирская обл., Омская обл., Республика Татарстан, 2018 год).

Генотипирование образцов маркерами генов *Lr6Ai#2*, *LrTt2* и *LrAsp5* установило наличие фрагментов амплификации с праймерами MF2/MR1r2 и MF2/MR4 у линий №№ 11-21 (Филатовка × Тулайковская 10), позволяющее предположить, что они несут транслокацию от *Th. intermedium* (рис. 3). Чужеродные транслокации с генами устойчивости мы не выявили у линий № 1 и № 2 (Бийская озимая × Тулайковская 10), а также у линий №№ 5, 6, 7, 8, 9 и 10 (Филатовка × Тулайковская 10). Присутствие фрагментов генома от *Ae. speltoides* установлено с помощью праймеров P1/P5 у линий №№ 22-55, полученных с участием сортов Новосибирская 3 и Новосибирская 40. ПЦР-анализ двух участвующих в исследовании линий — № 3 и № 4 (Филатовка × линия 5366-180) с помощью микросателлитного маркера Xbarc232 показал отсутствие у этих линий интрогрессий от *T. timopheevii*. Результаты маркерного анализа на присутствие генов устойчивости не коррелировали с кластеризацией образцов по типу интенсивности и стабильности. Полученные результаты позволяют сделать заключение, что наличие чужеродного генетического материала в генотипической среде озимых сортов-реципиентов не оказывает влияния на фенотипическое проявление признаков урожайности и параметры экологической пластичности.

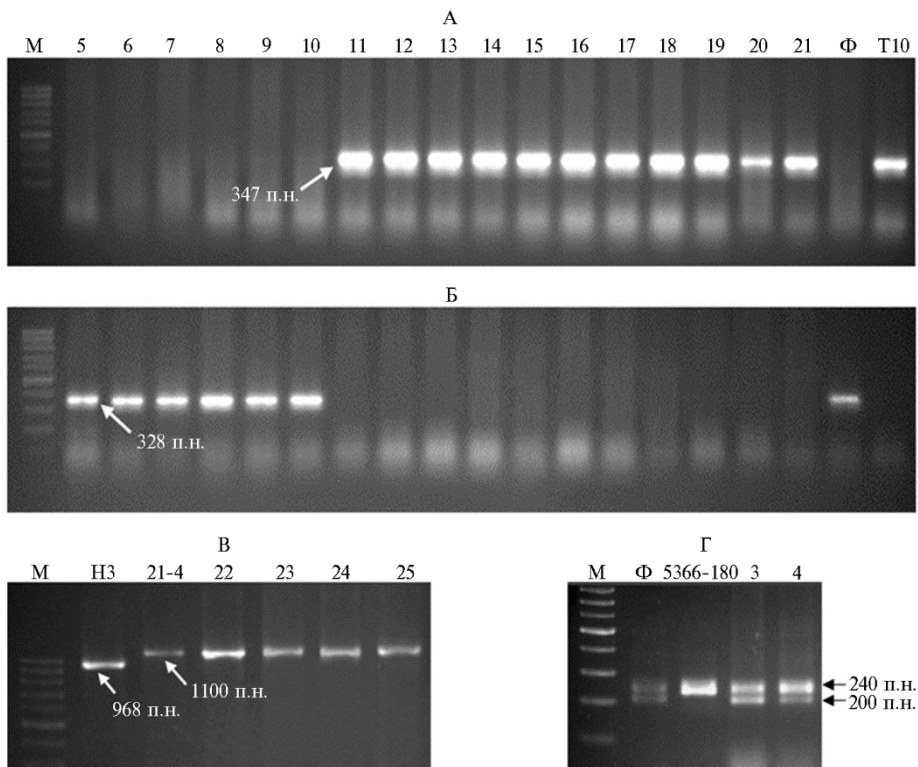


Рис. 3. Пример идентификации генотипов с генами устойчивости к бурой ржавчине среди 55 изученных образцов пшеницы F6-7 от разных комбинаций скрещивания озимых форм с яровыми. Праймеры MF2/MR1r2 (А) и MF2/MR4 (Б) выявляют ген *Lr6Ai#2*, праймеры P1/P5 (В) выявляют ген *LrAsp5*, маркер Xbarc232 (Г) выявляет ген *LrTt2*; 5-21 — линии, полученные от скрещивания сортов Филатовка × Тулайковская 10, Φ — сорт Филатовка, T10 — сорт Тулайковская 10; 22-25 — линии, полученные от скрещивания Новосибирская 3 × линия 21-4, H3 — сорт Новосибирская 3, 21-4 — родительская линия 21-4; 3, 4 — линии, полученные от скрещивания Филатовка × линия 5366-180. М — маркер длины фрагментов ДНК (100 bp ladder, ЗАО «Биосан», г. Новосибирск). Стрелки указывают на диагностические фрагменты 347 п.н., показывающие наличие транслокаций от *Thinopyrum intermedium*, и 328 п.н., свидетельствующие об отсутствии такой транслокаций. Фрагмент 1100 п.н. показывает наличие транслокаций от *Aegilops speltoides*, а 968 п.н. — ее отсутствие. Фрагмент 240 п.н. указывает на наличие транслокаций от *Triticum timopheevii*, амплификация двух фрагментов 200 и 240 п.н. свидетельствует об отсутствии транслокаций.

До настоящего времени не получено однозначных результатов о влиянии чужеродных транслокаций с генами устойчивости на проявление признаков продуктивности. Известно, что чужеродный генетический материал, входящий в состав протяженных интрогрессированных фрагментов, может оказывать как негативный, так и положительный эффект на такие признаки, как число зерен в колосе, масса зерна с колоса и масса 1000 зерен (45, 46). Подобные эффекты продемонстрированы на примере пшенично-ржаных транслокаций 1BL/1RS и 1AL/1RS, широко используемых в мире для создания сортов с комплексной устойчивостью к грибным болезням. Разнонаправленные эффекты в отношении компонентов урожайности при интрогрессии генетического материала различных видов пырея *Thinopyrum* ssp., эгилопсов *Aegilops* ssp. и *T. timopheevii* в геном мягкой пшеницы в значительной степени связаны с генотипической средой сорта-реципиента, о чем свидетельствуют данные литературы (47, 48).

Среди образцов, входящих в кластеры 2 и 3, мы отобрали 10 стабильных селекционных линий полуинтенсивного типа, выделяющихся

более высокой массой зерна с растением и массой 1000 зерен (табл. 4). Эти линии будут вовлечены в следующий этап испытаний для оценки перспективности в качестве источников продуктивности.

4. Характеристика стабильных селекционных линий пшеницы полуинтенсивного типа от разных комбинаций скрещивания озимых форм с яровыми, отобранных по результатам экологических испытаний (Новосибирская обл., Омская обл., Республика Татарстан, 2018 год)

№ линии	Элемент структуры урожая, $M \pm SEM$					Наличие генов устойчивости		
	число, шт.		масса, г			<i>Lr6Ai#2</i>	<i>LrTi2</i>	<i>LrAsp5</i>
	продуктивных стеблей	зерен в колосе	зерен с колоса	зерен с растения	1000 зерен			
14	1,50±0,09	43,28±1,43	1,60±0,06	2,18±0,13	37,34±1,07	+	-	-
15	1,75±0,10	37,63±0,96	1,49±0,05	2,23±0,13	38,81±0,57	+	-	-
19	1,85±0,12	38,00±1,59	1,50±0,07	2,18±0,14	37,62±0,85	+	-	-
20	1,83±0,15	37,48±1,41	1,45±0,07	2,27±0,19	37,71±0,62	+	-	-
24	2,02±0,13	33,25±1,04	1,22±0,04	2,11±0,14	35,86±0,96	-	-	+
26	1,77±0,13	41,13±1,11	1,57±0,05	2,30±0,15	36,74±0,60	-	-	+
32	1,60±0,10	39,33±1,56	1,52±0,07	2,09±1,52	37,78±0,75	-	-	+
42	2,22±0,14	34,85±1,13	1,30±0,05	2,34±0,16	35,57±0,64	-	-	+
47	2,12±0,13	39,40±0,98	1,50±0,05	2,62±0,17	35,26±0,62	-	-	+
49	2,05±0,12	39,88±0,97	1,56±0,04	2,62±0,14	37,16±0,64	-	-	+

Таким образом, в результате изучения набора селекционных линий мягкой пшеницы поколений F₆₋₇ в трех эколого-географических регионах было установлено, что вклад генотипа и условий внешней среды в фенотипическую изменчивость зависит от изучаемого признака. Отмечено высокое влияние взаимодействия генотип × среда (25,9-41,0 %) на все компоненты продуктивности. Проведенный анализ экологической пластичности показал, что линии группируются в четыре основных кластера по типу стабильности и интенсивности, при этом на кластеризацию образцов не влияет происхождение генотипов из комбинаций скрещивания и наличие фрагментов чужеродного материала от *Thinopyrum intermedium* и *Aegilops speltoides*. На основании оценки экологической пластичности отобраны стабильные генотипы полуинтенсивного типа (№№ 14, 15, 19, 20, 24, 26, 32, 42, 47 и 49) для дальнейших испытаний при различных технологиях возделывания в условиях одного региона.

¹ФГБНУ ФИЦ Институт цитологии и генетики
СО РАН,

630090 Россия, г. Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10,
e-mail: stasyuk@bionet.nsc.ru ✉, leonova@bionet.nsc.ru;

²Татарский НИИ сельского хозяйства —
обособленное подразделение

ФГБУН ФИЦ Казанский научный центр РАН,

420059 Россия, г. Казань, Оренбургский тракт, 48,
e-mail: smponomarev@yandex.ru, nurania59@mail.ru;

³ФГБУ ВО Омский государственный аграрный
университет им. П.А. Столыпина,

1644008 Россия, г. Омск, Институтская пл., 1,
e-mail: vp.shaminin@omgau.org;

⁴Отделение «Курчатовский геномный центр ИЦиГ
СО РАН»,

630090 Россия, г. Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10,
e-mail: salina@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию
15 июня 2020 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2021, V. 56, № 1, pp. 78-91

PHENOTYPIC VARIABILITY OF COMMON WHEAT
(*Triticum aestivum* L.) BREEDING LINES ON YIELD COMPONENTS
UNDER ENVIRONMENTAL CONDITIONS OF WESTERN SIBERIA

AND TATARSTAN

A.I. Stasyuk¹✉, I.N. Leonova¹, M.L. Ponomareva², N.Z. Vasilova², V.P. Shamanin³,
E.A. Salina⁴

¹Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics SB RAS, 10, pr. Akademika Lavrent'eva, Novosibirsk, 630090 Russia, e-mail stasyuk@bionet.nsc.ru (✉ corresponding author), leonova@bionet.nsc.ru;

²Tatar Research Institute of Agriculture — Subdivision of FRC Kazan Scientific Center RAS, 48, Orenburgsky trakt, Kazan, 420059 Russia, e-mail smponomarev@yandex.ru, nurania59@mail.ru;

³Stolypin Omsk State Agrarian University, 1, Institutskaya pl., Omsk, 644008 Russia, e-mail vp.shamanin@omgau.org;

⁴Kurchatov Genomics Center ICG SB RAS, 10, pr. Akademika Lavrent'eva, Novosibirsk, 630090 Russia, e-mail salina@bionet.nsc.ru

ORCID:

Stasyuk A.I. orcid.org/0000-0002-2931-6709

Vasilova N.Z. orcid.org/0000-0003-1135-486X

Leonova I.N. orcid.org/0000-0002-6516-0545

Shamanin V.P. orcid.org/0000-0003-4767-9957

Ponomareva M.L. orcid.org/0000-0002-1648-3938

Salina E.A. orcid.org/0000-0001-8590-847X

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially from the Russian Science Foundation, grant NF 16-16-00011. Reproduction of breeding lines was performed within the framework of the state assignment of the Federal Research Center ICG SB RAS № 0259-2021-0012. Field trials in the Republic of Tatarstan were carried out in accordance with the state assignment of the Federal Research Center of KazSC RAS AAAA-A18-118031390148-1.

Received June 15, 2020

doi: 10.15389/agrobiology.2021.1.78eng

Abstract

Spring wheat is one of the widely cultivated crops in the Russian Federation. Wheat breeding is aimed at creation of varieties characterized by high productivity and grain quality. When creating new varieties, the main attention is paid to ecological stability to environments, which negatively affects the agronomic traits and yield. Currently there is not enough information on the inheritance and manifestation of productivity traits in various agro-ecological conditions in advanced generations of the crosses between winter and spring wheat varieties. In this study, we analyzed the variability of the yield traits in wheat breeding lines (*Triticum aestivum* L.) of F₆₋₇ generations, obtained from hybridization of winter wheat varieties with spring donors of leaf rust resistance genes with the aim to identify promising genotypes as a source of valuable agronomic traits. Field trials were performed in 2018 in three regions, the Novosibirsk and Omsk region and the Republic of Tatarstan. The following traits were studied: tiller number per plant, the grain number per ear, the grain weight per ear, 1000 grain weight, and the grain weight per plant. Ecological plasticity of the lines was studied using indexes of the intensity and stability. Analysis of variance based on the results of field evaluation indicates a significant influence of the genotype, the environment and their interaction in the phenotypic manifestation of all the studied characters. The highest contribution of the genotype is shown for the grain number per ear (42.8 %) and the 1000 grain weight (57.0 %). A high contribution of environmental factors was found for tiller number (41.8 %) and grain weight per ear (40.3 %). The genotype × environment interaction had a significant effect on all traits, its contribution varied from 25.9 % (1000 grain weight) to 41.0 % (grain weight per ear), which indicates a significant response of genotypes to changing climatic factors. The results of field tests showed that there was a high variability of all characters in all three climatic zones, but the degree of variation differed. The averaged indicators of the studied traits were lower in the field conditions of the Omsk zone as compared to the Novosibirsk region and Tatarstan. Higher fluctuations were noted for the grain number per ear (13.0–69.0), the grain weight per ear (0.35–2.65 g), and the grain weight per plant (0.15–6.95) in Tatarstan's environments in comparison with other regions. The estimation of stability and intensity indices showed that 16 of 55 genotypes have intensive type, 35 were semi-intensive and 4 were extensive. The grouping of samples by the principal coordinate analysis method divided the genotypes into four main clusters according to the stability and intensity parameters. Molecular analysis for the presence of leaf rust resistance genes *Lr6Ai#2*, *LrAsp5*, and *LrTi2* introduced from *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey, *Aegilops speltoides* Tausch and *Triticum timopheevii* Zhuk., respectively, showed that 10 out of 55 lines do not contain alien genetic material. The results of marker analysis for the presence of resistance genes did not correlate with the clustering of samples by intensity and stability types. This fact suggests that the presence of alien genomes does not influence on the stability of breeding lines. Based on the obtained results, genotypes with valuable characters were selected as sources of productivity.

Keywords: *Triticum aestivum*, common wheat, ecological plasticity, agronomic traits, yield, leaf rust.

REFERENCES

1. FAOSTAT. Available: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>. Accessed: 16.01.2020.
2. Beshpalova L.A., Kudryashov I.N., Kolesnikov F.A., Novikov A.V., Puzymaya O.Yu., Gritsai T.I., Nabokov G.D., Borovik A.N., Kerimov V.R. *Zemledelie*, 2014, № 3: 9-12 (in Russ.).

3. Silaeva L.P., Barinova E.V. *Ekonomicheskii zhurnal*, 2019, 1(53): 33-42 (doi: 10.24411/2072-8220-2019-00003) (in Russ.).
4. Morgounov A., Zykin V., Belan I., Roseeva L., Zelenskiy Yu., Gomez-Becerrad H.F., Budak H., Bekes F. Genetic gains for grain yield in high latitude spring wheat grown in Western Siberia in 1900-2008. *Field Crops Research*, 2010, 117: 101-112 (doi: 10.1016/j.fcr.2010.02.001).
5. Plisko L.G., Pakul' V.N. *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal*, 2016, 12(54, ch. 1): 140-144 (doi: 10.18454/IRJ.2016.54.228) (in Russ.).
6. Ageeva E.V., Likhenko I.E., Sovetov V.V. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2018, 32(11): 26-29 (doi: 10.24411/0235-2451-2018-11106) (in Russ.).
7. Zhang L.Y., Liu D.C., Guo X.L., Yang W.L., Sun J.Z., Wang D.W., Zhang A. Genomic distribution of quantitative trait loci for yield and yield-related traits in common wheat. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(11): 996-1007 (doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00967.x).
8. Sun C., Zhang F., Yan X., Zhang X., Dong Z., Cui D., Chen F. Genome-wide association study for 13 agronomic traits reveals distribution of superior alleles in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15: 953-969 (doi: 10.1111/pbi.12690).
9. Yan X., Zhao L., Ren Y., Dong Z., Cui D., Chen F. Genome-wide association study revealed that the TaGW8 gene was associated with kernel size in Chinese bread wheat. *Scientific Reports*, 2019, 9: 2702 (doi: 10.1038/s41598-019-38570-2).
10. Ain Q., Rasheed A., Anwar A., Mahmood T., Imtiaz M., Mahmood T., Xia X., He Z., Qurashi U.M. Genome-wide association for grain yield under rainfed conditions in historical wheat cultivars from Pakistan. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 743 (doi: 10.3389/fpls.2015.00743).
11. Mwadzingeni L., Shimelis H., Rees D.J.G., Tsilo T.J. Genome-wide association analysis of agronomic traits in wheat under drought-stressed and non-stressed conditions. *PLoS ONE*, 2017, 12(2): e0171692 (doi: 10.1371/journal.pone.0171692).
12. Liu C., Khodae M., Lopes M.S., Sansaloni C., Dreisigacker S., Sukumaran S., Reynolds M. Multi-environment QTL analysis using an updated genetic map of a widely distributed Seri × Babax spring wheat population. *Molecular Breeding*, 2019, 39: 134 (doi: 10.1007/s11032-019-1040-1).
13. Tshikunde N.M., Mashilo J., Shimelis H., Odindo A. Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.). A Review. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1428 (doi: 10.3389/fpls.2019.01428).
14. Entz M.H., Fowler D.B. Agronomic performance of winter versus spring wheat. *Agronomy Journal*, 1991, 83: 527-532 (doi: 10.2134/agronj1991.00021962008300030002x).
15. Koppel R., Ingver A. A comparison of the yield and quality traits of winter and spring wheat. *Latvian Journal of Agronomy*, 2008, 11: 83-89.
16. Krupnova O.V. A comparison of grain quality in spring and winter wheats associated with market classes (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2013, 48, 15-25 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.1.15eng).
17. Shoran J., Kant L., Singh R.P. Winter and spring wheat: an analysis of combining ability. *Cereal Research Communication*, 2003, 31: 347-354 (doi: 10.1007/BF03543364).
18. Shah A.A., Mondal S.K., Rather I., Khurshid H., Wani A.A. Study of combining ability and gene action in F₁ generation of winter × spring wheat derivatives. *Journal of Pharmacognosy and Photochemistry*, 2018, 7: 649-654.
19. Grant M.N., McKenzie H. Heterosis in F₁ hybrids between spring and winter wheats. *Canadian Journal of Plant Science*, 1970, 50: 137-140 (doi: 10.4141/cjps70-026).
20. Kant L., Mani V.P., Gupta H.S. Winter × spring wheat hybridization — a promising avenue for yield enhancement. *Plant Breeding*, 2008, 120: 255-258 (doi: 10.1046/j.1439-0523.2001.00587.x).
21. Mukhordova M.E. *Vestnik NGAU*, 2019, 2: 35-41. (doi: 10.31677/2072-6724-2019-51-2-35-41) (in Russ.).
22. Korenyuk E.A., Meshkova L.V. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2013, 5: 6-8 (in Russ.).
23. Kosenko S.V. *Vestnik AGAU*, 2017, 8: 6-9 (in Russ.).
24. Leonova I.N., Stasyuk A.I., Skolotneva E.S., Salina E.A. Enhancement of leaf rust resistance of Siberian winter wheat varieties by marker-assisted selection. *Cereal Research Communication*, 2017, 45: 621-632 (doi: 10.1556/0806.45.2017.048).
25. Stasyuk A.I., Leonova I.N., Salina E.A. Variability of agronomically important traits in spring wheat hybrids obtained by marker-assisted selection from crosses of winter wheat with spring wheat donors of resistance genes. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2017, 52(3): 526-534 (doi: 10.15389/agrobiology.2017.3.526eng).
26. Stasyuk A.I., Leonova I.N., Salina E.A. Marker-assisted selection and yield component assessment of spring wheat plants derived from crosses between spring and winter wheat cultivars. *Proc. of the 5th Int. Sci. Conf. PlantGen, «Current Challenges in Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology»*. A. Kochetov, E. Salina (eds.). Novosibirsk, 2019: 193-195 (doi: 10.18699/ICG-PlantGen2019-62).
27. Song Q.J., Shi J.R., Singh S., Fickus E.W., Costa J.M., Lewis J., Gill B.S., Ward R., Cregan P.B. Development and mapping of microsatellite (SSR) markers in wheat. *Theoretical and Applied*

- Genetics*, 2005, 110: 550-560 (doi: 10.1007/s00122-004-1871-x).
28. Udachin R.A., Golovochenko A.P. *Selektsiya i semenovodstvo*, 1990, 5: 2-6 (in Russ.).
 29. Dospikhov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy)* [Methods of field trials]. Moscow, 1973 (in Russ.).
 30. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, 4(1): 1-9.
 31. Piskarev V.V., Timofeev A.A., Tsil'ke R.A. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki*, 2010, 8: 18-24 (in Russ.).
 32. Vasilova N.Z., Askhadullin Danil F., Askhadullin Damir F., Bagavieva E.Z., Tazutdinova M.R., Khusainova I.I., Nasikhova G.R. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2015, 29(11): 41-43 (in Russ.).
 33. Valekzhanin V.S., Korobeinikov N.I. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki*, 2008, 3(183): 31-36 (in Russ.).
 34. Gonzalez-Navarro O.E., Griffiths S., Molero G., Reynolds M.P., Slafer G.A. Variation in developmental patterns among elite wheat lines and relationships with yield, yield components and spike fertility. *Field Crops Research*, 2016, 196: 294-304 (doi: 10.1016/j.fcr.2016.07.019).
 35. Ageeva E.V., Likhenko I.E., Sovetov V.V., Piskarev V.V. *Vestnik NGAU*, 2015, 1(34): 22-28 (in Russ.).
 36. Artemova G.V., Stepochkin P.I., Ponomarenko V.I., Ermoshkina N.N., Ponomarenko G.V. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki*, 2015, 6(247): 5-11 (in Russ.).
 37. Volkova L.V. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka*, 2017, 4(59): 19-23 (in Russ.).
 38. Kadychegov A.N., Borodunya A.N., Kadychegova V.I. *Vestnik AGAU*, 2015, 7 (129): 11-15 (in Russ.).
 39. Slafer G.A., Savin R., Sadras V.O. Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research*, 2014, 157: 71-83 (doi: 10.1016/j.fcr.2013.12.004).
 40. Pushkarev D.V., Chursin A.S., Kuz'min O.G., Krasnova Yu.S., Karakoz I.I., Shamanin V.P. *Vestnik OmGAU*, 2017, 4(28): 61-67 (in Russ.).
 41. Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*, 1966, 6(1): 36-40 (doi: 10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x).
 42. Tai G.C.C. Genotypic stability analysis and application to potato regional trials. *Crop Science*, 1971, 11(2): 184-190 (doi: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100020006x).
 43. Potanin V.G., Aleinikov A.F., Stepochkin P.I. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2014, 18(3): 548-552 (in Russ.).
 44. Kurkova I.V., Terekhin M.V. *Vestnik AGAU*, 2008, 7(45): 8-11 (in Russ.).
 45. Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocation conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*, 1996, 91: 59-87 (doi: 10.1007/BF00035277).
 46. Hysing S.C., Hsam S.L.K., Singh R.P., Huerta-Espino J., Boyd L.A., Koebner R.M.D., Cambron S., Johnson J.W., Bland D.E., Liljeroth E., Merker A. Agronomic performance and multiple disease resistance in T2BS.2RL wheat-rye translocation lines. *Crop Science*, 2007, 47: 254-260 (doi: 10.2135/cropsci2006.04.0269).
 47. Leonova I.N., Budashkina E.B. The study of agronomical traits determining the productivity of the *Triticum aestivum/Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2017, 7(3): 299-307 (doi: 10.1134/S2079059717030091).
 48. Krupnov V.A., Sibikeev S.N. *Identifitsirovannyi genofond rastenii i selektsiya* /Pod redaktsiei B.V. Rigina, E.I. Gaevskoi [Identified gene pool of plants and breeding. B.V. Rigin, E.I. Gaevskaya (eds.)]. St. Petersburg, 2005: 740-758 (in Russ.).