

НОВЫЙ КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ДИНАМИКИ ПОВЫШЕНИЯ АДАПТИВНОСТИ И ГОМЕОСТАТИЧНОСТИ У СОРТОВ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ (НА ПРИМЕРЕ ДЛИТЕЛЬНОЙ ИСТОРИИ СЕЛЕКЦИИ В СЕВЕРНОМ ЗАУРАЛЬЕ)

В.В. НОВОХАТИН¹, Т.В. ШЕЛОМЕНЦЕВА¹, В.А. ДРАГАВЦЕВ² ✉

Естественные процессы развития и преобразования в живой природе рассматриваются в рамках различных эволюционных теорий. Однако для количественного описания изменений, наблюдаемых при реализации длительных селекционных программ, не предложено единого методического подхода. Для изучения механизмов селекции как эволюции, направляемой, по определению Н.И. Вавилова, волей человека, нами впервые предложен и применен метод исследования сдвигов генетико-статистических характеристик (ГСХ) во времени в совокупностях сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по этапам сортосмен примерно за 80-летний период. В течение 8 лет (2005-2012 годы) в условиях северной лесостепи Западной Сибири (опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья, г. Тюмень, 57°09' с.ш., 65°32' в.д.) изучали 23 сорта мягкой яровой пшеницы, последовательно районированных с 1930-х годов. Все они в разное время успешно возделывались в Северном Зауралье. У всех изученных сортов были определены эффекты взаимодействия генотип—среда, изменяющие их ранги урожайности по годам испытаний, и другие ГСХ. Средняя урожайность сортов, районированных в 1940-х годах, в нашем испытании составила 20,2 ц/га и была принята за базовую. Для этих сортов характерна выраженная пластичность и гомеостатичность урожая. Линии регрессии урожайности по экологическому ряду лет (от плохих условий к благоприятным) пологие (угол наклона от 31° до 39°). Первый районированный в регионе сорт Мильтурум 321 стабилен по урожайности зерна (дисперсия по S.A. Eberhart и W.F. Russell $S^2d_i = 3,5$). В период 1950-1970 годов были районированы саратовские сорта и позднеспелый сорт сибирской селекции Мильтурум 553. Средняя урожайность в этой группе в наших испытаниях — 23,4 ц/га, линии регрессии этих сортов на графике урожайность—качество лет (по условиям среды) идут выше линий для первой группы сортов с наклонами, сходными с таковыми у первой группы. Саратовские сорта, как и сорта первой группы, показывают гомеостатичность урожайности, но для них характерно полегание при урожайности выше 20-25 ц/га. В 1970-1990 годах в регионе получили распространение устойчивые к полеганию сорта со средней урожайностью 29,1 ц/га (+44 % к базовой), у которых линии регрессии урожайности имеют более крутой наклон — от 39° до 47°, что указывает на меньшую гомеостатичность урожайности. Эти сорта сильнее реагируют на улучшение и ухудшение условий среды по сравнению с сортами первой и второй групп. Сорта Стрела и Тюменская 80 местной селекции довольно стабильны по урожайности ($S^2d_i = 4,8-6,1$). Среднеспелые интенсивные сорта, возделываемые в настоящее время, урожайность которых в среднем возросла до 34,3 ц/га (+70,0 % к базовой), очень чувствительны к изменениям условий среды, что подтверждается углом наклона линий регрессии (50°-54°, $b_i = 1,21-1,40$). Пластичность характерна для сорта Чернява 13, имеющего пологую линию регрессии (угол наклона 29°, $b_i = 0,56$). Наиболее стабильно формируют урожаи сорта Лютеценс 70 и Икар ($S^2d_i = 8,7$ и $S^2d_i = 8,6$). Современные, районированные в регионе раннеспелые сорта менее урожайны, чем сорта предыдущей группы ($x_{ср.} = 31,1$ ц/га), с пологими линиями регрессии (углы наклона 37°-38°). При этом сорта Тулунская 12 и Новосибирская 15 не стабильны по урожайности (соответственно $S^2d_i = 26,6$ и $S^2d_i = 29,0$). Сорт Новосибирская 29 более урожайный (33,3 ц/га), по пластичности и стабильности имеет сходство со среднеспелыми сортами из предыдущей группы. Изучение эффектов реакции генотипов на сдвиги условий среды, определяющих пластичность сорта (и гомеостатичность урожайности) и стабильность сорта, которую характеризует крутизна линии регрессии и дисперсия по S.A. Eberhart и W.F. Russell, и в совокупности отражающих разные характеристики адаптивности, позволяет оценить поведение сортов в меняющихся условиях среды и эффективность их использования в Северном Зауралье, а также выявить оптимальное направление селекции культуры. В современных селекционных программах следует использовать урожайные сорта с хорошо выраженной адаптивностью.

Ключевые слова: сорт, урожайность, взаимодействие генотип—среда, лимитирующие факторы, пластичность, гомеостатичность, стабильность, генетико-физиологические системы адаптивности.

В настоящее время в России насчитывается около 40 селекционных

центров, из которых каждый имеет долгую историю создания районированных сортов и подготовки сортосмен, ведущих к повышению валовых сборов зерна в зонах возделывания. Н.И. Вавилов называл селекцию эволюцией, управляемой волей человека (1). Для процессов, происходящих в природе, предложены и обсуждаются разные эволюционные теории — ламаркизм (2), дарвинизм (3), синтетическая (4) и эпигенетическая (5) теории. Однако для количественного описания изменений, наблюдаемых в любом национальном селекционном центре при реализации длительных селекционных программ, не предложено единого методического подхода.

Н.И. Вавилов (1) подчеркивал важность приспособления вида и сорта к конкретным условиям среды и отмечал, что поведение сортов и видов неодинаково как в разных агроклиматических зонах, так и в одной зоне в зависимости от условий года. Рост урожайности пшеницы связан с возможностью сортов компенсировать эффекты лимитирующих факторов внешней среды, снижающих продуктивность (6-8), то есть со степенью выраженности адаптивных свойств сортов (9-11).

Экологические испытания — эффективный способ оценки как адаптивности (12, 13), так и пластичности сортов (и гомеостатичности урожайности) (14). Выраженность адаптивности сортов обусловлена способностью противостоять действию лимитирующих факторов среды (15-19) при наличии генетико-физиологических систем адаптивности (ГФСА) (20). Пластичность сорта и поддержание его урожайности по годам зависят от числа ГФСА в геноме (9, 21-23).

Влияние факторов среды на сорта сопровождается микроэволюционными процессами (искусственный и естественный отбор) (24, 25), сдвигами интенсивности рекомбиногенеза (26), возникновением провокационных фонов в разные годы (27-30), чем обусловлены конкретные результаты отборов (31-33). В итоге появляются урожайные сорта, высокоадаптированные к средним по годам местным погодно-климатическим условиям, с гомеостатичными урожаями по ряду лет, что служит одной из основных причин продолжительного производственного возделывания сорта (34). К характеристикам адаптивности сорта относится его экологическая пластичность (21, 35), которая отражает степень отзывчивости (прибавки урожая) на ослабление угнетающего действия лимитирующего фактора среды (22, 23). Адаптивностью сорта обусловлена его стабильность (17, 36, 37), которая позволяет сочетать высокие урожаи с их минимальным снижением при неблагоприятных условиях (38-41). Для оценки адаптивности и стабильности сортов используются статистические методы (42-44). Разработаны методы количественной оценки функциональной пластичности генома у сортов и взаимодействия генотип—среда через дисперсии (22, 45), через разнонаправленность эффектов генотипических факторов и вектора влияния среды на проявление признаков продуктивности (в двумерных системах координат-признаков), оцениваются вклады в урожай каждой из семи генетико-физиологических систем — ГФС (46). Показатели пластичности и стабильности урожая сорта между собой сопряжены (38, 47) и являются неотъемлемыми компонентными свойствами адаптивности (38). Гомеостатичность урожая (в селекционных терминах — пластичность сорта) — важная характеристика сортов (9, 48, 49).

На растения в течение вегетации влияют разные (по числу и интенсивности воздействия) абиотические и биотические факторы. Они вместе с ГФСА определяют особенности взаимодействия генотип—среда (ВГС) (18, 34). Природа эффектов такого взаимодействия сложна (50-52). Различия

сортов по взаимодействию генотип—среда довольно существенны (51, 53), что характеризует их модификационные возможности (14, 54) которые выражаются через эффекты ВГС (34, 55). Оценка последнего дает представление о пластичности и стабильности сортов (56–58). Смена экологических условий приводит к изменению лимитирующих факторов среды (лим-факторов), определяющих урожай (9, 59). При этом смена рангов продуктивности в наборе сортов (в разные годы в одной экологической точке или в один год, но в разных точках) обусловлена изменчивостью эффектов ВГС, определяющих урожайность (60). Управление эффектами ВГС (агротехнологические или генетико-селекционные мероприятия) представляет собой весомый резерв повышения урожая (20, 61), что подтверждается исследованиями, проведенными в Северном Зауралье (62). Здесь в формировании урожайности яровой пшеницы на сортовые особенности приходится 25,2–29,0 %, причем у стародавних возделываемых здесь сортов для ВГС этот показатель составляет 14,8 %, для фактора сорта — 11,5 %, а у современных первый показатель повышается до 19,3 %, второй — снижается до 5 % (62). Повышение экологической устойчивости (15, 40, 63) — важный фактор «выведения» систем адаптивности на обеспечение урожайности, что служит реальным вкладом селекции в наращивание производства продукции растениеводства (64, 65) и повышение урожайности пшеницы (66–70).

В своей работе мы предлагаем подход, который представляется нам оптимальным для количественной оценки результатов селекции пшеницы в историческом аспекте (на примере Тюменского селекционного центра).

Цель нашего исследования — описать динамику изменений пластичности и адаптивности сортов, созданных и районированных в Северном Зауралье, начиная с 1930-х годов до настоящего времени.

Методика. Основной набор из 23 сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), включая 19 сортов разных лет селекции в Тюменском селекционном центре и 4 сорта инорайонной селекции, районированных для Северного Зауралья, после уравнительного посева и размножения группировали по годам возделывания и в течение 8 лет (2005–2012 годы) изучали в условиях северной лесостепи Западной Сибири (опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья, г. Тюмень, 57°09' с.ш., 65°32' в.д.). Почва участка темно-серая лесная, предшественник — черный удобрённый пар (N₃₀P₄₅K₃₀ кг д.в./га), площадь делянки — 10 м², повторность 4-кратная, размещение рандомизированное, норма высева 650 всхожих семян на 1 м². Семена были получены в Сибирском НИИ растениеводства и селекции (пос. Краснообск, Новосибирская обл.). Посев выполняли в оптимальные для региона сроки сеялкой СКС-6-10 (Россия). Учеты урожайности и наблюдения проводили по стандартной методике («Методика Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур». М., 1989). Условия вегетации по годам испытаний различались по температурному режиму и количеству осадков.

Для статистической обработки экспериментальных данных применяли дисперсионный анализ (62, 71), вычисляли НСР₀₅, коэффициенты корреляции. Показатель эффекта реакции (Эр) сортов на условия среды рассчитывали по предложенной нами формуле (72), пластичность (значения b_i), стабильность (значения S^2d_i) и индекс среды (I_i) — по S.A. Eberhart и W.F. Russell (22) с помощью программы Р.А. Уразалиева с соавт. (73), гомеостатичность определяли по В.В. Хангильдину (74).

Результаты. За период наблюдений засушливыми были 2007 и 2008

годы, несмотря на значительное выпадение осадков за период вегетации (349 и 294 мм при норме 243 мм, по месяцам осадки имели ливневый характер). Значения ГТК за сезон составили 1,50 и 1,84 (влажно). Однако I-II декады каждого месяца были засушливыми (ГТК — 0,30-0,56 и 0,15-0,67). Сухим оказался 2009 год с дефицитом осадков за вегетацию — 62 мм (–26 %) при близких к средним многолетним значениям гидротермического коэффициента (ГТК = 0,96, сухо). При этом очень засушливым был июль (ГТК = 0,13) и вторая половина августа (ГТК = 0,26). Особенно сухим был 2012 год, когда за вегетацию выпало всего 98 мм осадков (44 % к норме 243 мм). На фоне повышенных активных температур (> 10 °С) их сумма составила 2210 °С при осадках 315 мм (или +20 % к норме), при этом в среднем ГТК = 0,44 (засушливо). Очень засушливым оказался июль (ГТК = 0,11-0,13). В эти годы колос формировался мелким, а зерно низконатурным. Средними по климатическим условиям были 2005, 2010 и 2011 годы, когда осадков за вегетацию выпало меньше нормы (213, 210 и 225 мм), а суммы активных температур были несколько выше нормы (+168 °С, +190 °С, +68 °С). Значения ГТК по годам составили 1,04, 1,06 и 1,18 (слабо увлажненно). Довольно влажным (349 мм осадков) и прохладным (–382 °С) был 2006 год (ГТК = 2,21, влажно). В целом следует отметить проявление во все годы весеннего-раннелетнего типа засухи (сибирский тип).

Контрастные условия при соблюдении принципа единственного различия позволили нам в своем исследовании дать объективную оценку всем изучаемым сортам.

Согласно «Каталогу сортов сельскохозяйственных культур, созданных учеными Сибири и включенных в Госреестр РФ (районированных) в 1929-2008 годах» (Новосибирск, 2009, т. 4, вып. 1), после создания в 1924 году Государственной сортоиспытательной сети при Наркомземе РСФСР на территории Северного Зауралья (Тюменская область) с 1929 года возделывали 29 сортов мягкой яровой пшеницы (с 10-15-20-летними периодами, последовательно охватывающими шесть сортосмен) (Государственная сортовая книга инспектуры сортоиспытания по Тюменской области, 2001 год; Каталог районированных сортов сельскохозяйственных культур в Сибири, 1997 год и 2009 год).

У первых селекционных сортов, районированных в Северном Зауралье (I группа) и возделываемых с 1930-х до 1950-х годов, урожайность зерна составила в среднем 20,2 ц/га (была принята нами за базовую при дальнейших оценках) (табл. 1). Потенциальная урожайность этих сортов не превысила 32,4-34,1 ц/га. Они сильно реагировали на засушливые условия, что оказалось более характерно для сорта Цезиум 111. Во влажные и средние по увлажнению годы эти сорта сильно полегали.

1. Урожайность зерна (ц/га) у сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), сгруппированных по периодам возделывания в Западной Сибири, в годы наблюдений (опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья, г. Тюмень, 57°09' с.ш., 65°32' в.д.)

Сорт	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	Среднее
I группа (1930-1950 годы)									
Лютеценс 956	21,8	17,3	17,6	16,5	29,7	32,4	17,3	15,2	21,0
Цезиум 111	18,2	9,6	10,4	16,2	22,0	34,1	19,4	14,7	18,1
Мильтурум 321	24,4	22,0	12,8	15,3	27,4	33,6	23,2	13,7	21,6
хер.	21,5	16,3	13,6	16,0	26,4	33,4	20,0	14,5	20,2
II группа (1951-1970 годы)									
Лютеценс 758	26,2	18,3	18,2	16,0	28,5	37,7	26,3	17,7	23,8
Мильтурум 553	29,7	25,9	14,4	15,1	29,5	43,3	16,5	13,5	23,5

Саратовская 29	28,1	19,1	18,7	17,9	31,2	37,3	26,7	19,9	24,9
Скала	22,4	29,7	20,4	20,2	29,7	40,5	36,8	18,1	27,2
хер.	26,6	23,3	17,9	17,3	29,7	39,7	26,6	17,3	24,9
III группа (1971-1990 годы)									
Стрела	28,8	27,3	21,1	24,6	34,5	45,8	34,3	20,0	29,6
Новосибирская 67	19,3	16,1	13,3	17,1	31,7	35,3	31,2	14,5	22,3
Ранг	33,3	37,1	28,8	19,4	36,6	39,1	35,6	19,2	31,2
Тюменская 80	34,5	35,5	30,5	22,7	41,2	49,4	44,6	23,1	35,2
хер.	29,0	29,0	23,4	21,0	36,0	42,4	36,4	19,2	29,6
IV группа (1991-2012 годы)									
Омская 20	35,3	42,3	23,3	21,7	38,3	48,9	37,9	18,7	33,3
Лютесценс 70	32,9	35,9	22,8	23,7	42,4	55,1	41,3	28,2	35,3
Ильинская	34,5	40,5	29,9	22,7	38,4	58,0	37,6	22,8	35,6
АВИАДа	35,3	27,9	28,8	19,5	41,5	50,5	50,0	19,6	34,2
Чернява 13	34,3	34,6	26,0	30,1	41,7	34,9	44,0	28,1	34,2
Икар	32,5	28,8	16,8	22,5	40,3	50,0	45,3	20,1	32,0
СКЭНТ 3	28,8	33,7	22,1	18,2	36,6	44,9	49,7	21,6	32,0
Рикс	47,0	38,7	18,0	28,2	38,3	57,6	46,3	30,1	38,0
хер.	35,1	35,3	23,5	23,3	39,7	50,0	44,0	23,7	34,3
V группа (1991-2012 годы)									
Тулунская 12	29,3	38,9	17,1	22,7	31,7	37,6	42,3	17,7	29,7
Новосибирская 15	27,9	39,3	23,5	29,1	39,2	38,8	31,1	15,1	30,5
Ирень	35,5	30,7	27,3	23,7	32,5	39,1	40,5	19,7	31,1
Новосибирская 29	33,6	35,3	25,8	21,9	45,0	46,3	42,3	16,5	33,3
хер.	31,6	36,1	23,4	24,4	37,1	40,5	39,1	17,3	31,2
Среднее	30,7	30,3	21,3	21,2	35,7	43,1	35,9	19,6	29,7
НСР ₀₅	1,8	1,9	1,5	1,6	2,2	2,5	2,2	1,5	1,9

Примечание. I-IV группы — среднеспелые сорта селекции Тюменского селекционного центра (кроме сорта Омская 20); V группа — раннеспелые сорта инорайонной селекции. Площадь делянки — 10 м², повторность 4-кратная.

В 1950-1970-е годы возделывали в основном сорта полуинтенсивного типа, из которых сорт Мильтурум 553 — позднеспелый, Скала — среднеранняя. Средняя урожайность по этой группе составила 24,9 ц/га, что на 20 % выше, чем у сортов предыдущей группы (см. табл. 1).

С интенсификацией системы земледелия (1971-1990 годы), связанной с развитием Тюменского энергетического комплекса СССР, в регионе получили распространение интенсивные среднеспелые сорта Стрела, Новосибирская 67, Ранг, Тюменская 80 (III группа). Их средняя урожайность в нашем испытании составила 29,6 ц/га, что на 46 % выше, чем в I группе. При этом лучшие показатели (соответственно 45,8; 35,3; 39,1 и 49,4 ц/га) отмечали в 2010 году. Во все годы изучения урожайность сорта Новосибирская 67 была ниже, чем у других сортов в группе. Это особенно проявилось в засушливых условиях (2007, 2008 и 2012 годы), которые существенно влияют на продуктивность (23, 33, 37). Для сортов Новосибирская 67 (var. *albidum*) и Тюменская 80 (var. *lutescens*) было характерно сильное прорастание зерна в колосе в предуборочный период во влажных условиях (в 2007, 2010 и 2011 году — соответственно от 46, 54 и до 86 %). Сорта Ранг и Тюменская 80 проявили устойчивость к полеганию. У сорта Ранг в прохладные влажные годы (2005, 2006) удлинялся период вегетации. Из-за выявленной чересчур сильной реакции сортов этой группы на выраженные лим-факторы среды (см. табл. 1) физические показатели и технологические свойства зерна снижаются.

В 1990-е годы применение минеральных удобрений сократилось более чем в 3 раза — с 87 до 22-24 кг д.в./га (с 2005 года и по настоящее время в среднем по Тюменской области вносят в количестве от 32 до 35 кг д.в./га, чего явно недостаточно). Несмотря на это за счет внедрения новых, более урожайных сортов (в основном местной селекции, IV группа) урожайность в тот период повысилась с 17-18 до 22-24 ц/га. В нашем опыте средняя

урожайность по группе за годы изучения была наибольшей — 34,3 ц/га (+70 % к показателю в I группе). Как и в ряде других программ (25, 66-70), наблюдаемая в этой группе прибавка стала возможна благодаря селекционной работе.

Среднераннюю группу в нашем исследовании представляли четыре сорта инорайонной селекции, возделываемые в регионе. Их потенциал продуктивности оказался несколько ниже, чем у сортов из IV группы, а реакция на засушливые условия, которые жестче всего проявились в 2012 году, была сильнее выражена (см. табл. 1).

Распределение изученных генотипов по рангам (по годам) и сумме рангов (табл. 2) отражает как сходство агроклиматических условий в годы исследований, так и выраженные различия, проявившиеся в засушливые 2007, 2008 и 2012 годы. Следует отметить, что засуха (особенно в условиях происходящей аридизации климата) рассматривается в качестве главного абиотического стресса и фактора риска потерь урожая при возделывании пшеницы (6, 17, 33).

2. Ранговое распределение по урожайности у сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), сгруппированных по периодам возделывания в Западной Сибири, в годы наблюдений (опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья, г. Тюмень, 57°09' с.ш., 65°32' в.д.)

Сорт	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	Сумма рангов	Ранжировка
I группа (1930-1950 годы)										
Лютеценс 956	16	21	16	16	14	22	21	17	143	19
Цезиум 111	18	23	22	17	18	20	20	19	157	21
Мильтурум 321	14	18	21	19	17	21	19	20	149	20
II группа (1951-1970 годы)										
Лютеценс 758	13	20	14	18	16	15	18	15	129	16
Мильтурум 553	9	17	19	20	15	11	22	21	184	17
Саратовская 29	11	19	13	14	13	17	17	9	113	15
Скала	15	13	12	10	14	12	12	14	102	14
III группа (1971-1990 годы)										
Стрела	10	16	11	4	11	9	14	8	83	12
Новосибирская 67	17	22	20	15	13	18	15	19	139	18
Ранг	7	6	3	12	10	13	13	12	76	10
Тюменская 80	5	8	1	6	5	6	5	4	40	2
IV группа (1991-2012 годы)										
Омская 20	4	1	8	9	9	7	10	13	61	6
Лютеценс 70	8	7	9	5	2	3	8	2	44	3
Ильинская	5	2	2	6	8	1	11	5	40	2
АВИАДа	3	15	3	11	4	4	1	11	52	4
Чернява 13	6	10	5	1	3	19	6	3	53	5
Икар	9	14	18	7	6	5	4	7	70	8
СКЭНТ 3	10	11	10	13	10	10	2	6	72	9
Рикс	1	5	15	3	9	2	3	1	39	1
V группа (1991-2012 годы)										
Тулунская 12	10	4	17	6	13	16	7	15	88	13
Новосибирская 15	12	3	7	2	7	14	16	18	79	11
Ирень	2	12	4	5	12	13	9	10	67	7
Новосибирская 29	6	9	6	8	1	8	7	16	61	6

Примечание: I-IV группы — среднеспелые сорта селекции Тюменского селекционного центра (кроме сорта Омская 20); V группа — раннеспелые сорта инорайонной селекции.

В 2007 и 2008 годах засушливым был первый период вегетации, что типично для региона. В 2012 году недостатком влаги характеризовался весь период вегетации, когда при норме 243 мм выпало всего 93 мм осадков. Наиболее благоприятным оказался 2010 год. Несмотря на проявляющиеся климатические различия, общая тенденция рангового распределения у сортов по годам имеет довольно значительное сходство, за исключением неко-

торых генотипов. Так, в засушливом 2012 году сорт Саратовская 29 по сравнению с предыдущими годами показал более высокую ранговую отметку, а у сорта Омская 20 она, наоборот, снизилась. Было показано, что резко реагируют на климатические изменения сорта раннеспелой группы. Сорта I, II группы и Новосибирская 67 во все годы наблюдений занимали низкие места в ранговом распределении. Меньшая сумма рангов и высокие места в ранжировке указывают на выраженную пластичность генотипов, что характерно для большинства сортов III и IV групп, а также для раннеспелых сортов Ирень и Новосибирская 29. Это обусловлено довольно сильной долей (до 20 %) влияния ВГС на формирование их урожайности, о чем ранее сообщалось (46) и что обсуждается в ряде других исследований (50-52, 55, 60).

3. Ранговая корреляция по урожайности у сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), сгруппированных по периодам возделывания в Западной Сибири, в годы наблюдений (опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья, г. Тюмень, 57°09' с.ш., 65°32' в.д.)

Год	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	Год
2005		0,6550*	0,6808*	0,5810*	0,6293*	0,7034*	0,6821*	0,6262*	2005
2006	0,6550*		0,6043*	0,7044*	0,5685*	0,5740*	0,5340*	0,4469*	2006
2007	0,6808*	0,6043*		0,5696*	0,6773*	0,4805*	0,5026*	0,5130*	2007
2008	0,5810*	0,7044*	0,5696*		0,6920*	0,4765*	0,6301*	0,6585*	2008
2009	0,6293*	0,5685*	0,6773*	0,6920*		0,6158*	0,7160*	0,5941*	2009
2010	0,7034*	0,5740*	0,4805*	0,4765*	0,6158*		0,6383*	0,6127*	2010
2011	0,6821*	0,5340*	0,5026*	0,6301*	0,7160*	0,6383*		0,7042*	2011
2012	0,6262*	0,4469*	0,5130*	0,6585*	0,5941*	0,6127*	0,7042*		2012

* Достоверно выше уровня значимости (уровень значимости $R_{05} \geq 0,413$).

Ранговая корреляция генотипов по годам исследований (табл. 3) оказалась довольно значимой ($R_{05} \geq 0,413$). Следует учитывать, что в случае, когда $r = 1$, ВГС = 0. Это указывает на довольно высокие различия ГФСА, детерминирующих признаки продуктивности (2, 16-19), которые влияют на формирование урожайности в экологической зоне. Анализ коэффициентов корреляций по годам наблюдений показывает, что в засушливые годы формирование урожайности контролируют другие наборы продуктов генов. Это обусловлено менее выраженными сопряженностями ($r = 0,447-0,480$) с лучшими по продуктивности годами. То же характерно и для благоприятных лет, когда значения коэффициента корреляции повышались (до $r = 0,716$). С учетом этого обстоятельства должна планироваться селекционная стратегия, направленная на создание продуктивных сортов яровой пшеницы с выраженной пластичностью формирования урожайности.

4. Эффекты реакции (Эр) на условия среды у сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), сгруппированных по периодам возделывания в Западной Сибири, в годы наблюдений (опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья, г. Тюмень, 57°09' с.ш., 65°32' в.д.)

Сорт	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
I группа (1930-1950 годы)								
Лютесценс 956	-0,12	-4,25	5,04	3,95	2,77	-1,96	-9,87	4,42
Цезиум 111	-0,81	-9,01	0,75	6,56	-2,02	2,65	-4,86	6,73
Мильтурум 321	2,36	-0,17	-0,38	2,13	-0,15	-1,38	-4,59	2,20
II группа (1951-1970 годы)								
Лютесценс 758	2,88	-6,05	2,84	0,65	-1,23	0,54	-3,67	4,02
Мильтурум 553	5,28	1,85	-0,66	0,05	0,12	6,44	-13,17	0,12
Саратовская 29	2,31	-6,32	2,27	1,48	0,40	-0,93	-4,34	5,15
Скала	-5,75	1,37	1,61	1,42	-3,46	-0,09	3,40	0,99
III группа (1971-1990 годы)								
Ранг	1,21	5,38	6,07	-3,32	-0,30	-5,43	-1,74	-1,85

Стрела	-1,68	-2,81	-0,02	3,49	-0,99	2,88	-1,43	0,56
Новосибирская 67	-3,94	-6,77	2,22	3,23	3,45	-0,38	2,71	2,30
Тюменская 80	-1,63	-0,26	3,73	-4,06	0,06	0,83	3,22	-1,99
IV группа (1991-2012 годы)								
Омская 20	1,07	8,44	-1,57	-3,16	-0,94	2,23	-1,58	-4,49
Лютесценс 70	-3,32	0,05	-4,06	-3,15	1,17	6,53	-0,17	3,02
Ильинская	-1,98	4,39	2,67	-4,41	-4,09	9,08	-4,13	-2,64
АВИАДа	0,19	-6,84	3,05	-6,24	1,38	2,95	9,64	4,17
Чернява 13	-0,84	-0,47	0,22	4,33	1,55	-12,68	3,61	4,00
Икар	-0,47	-3,80	-6,81	-1,10	2,32	4,59	7,08	-1,83
СКЭНТ 3	-4,08	1,19	-1,42	-5,31	-1,29	-0,42	11,57	-0,24
Рикс	8,04	0,12	-11,59	-1,38	-5,66	6,21	2,10	2,19
V группа (1991-2012 годы)								
Тулунская 12	-1,29	8,68	-4,13	1,48	-3,90	-5,43	6,46	-1,85
Новосибирская 15	-3,53	8,24	1,43	7,04	2,76	-5,07	-5,58	-5,29
Ирень	3,45	-0,98	4,61	1,02	-4,56	-3,39	3,20	-1,84
Новосибирская 29	-0,67	1,40	0,89	-3,00	5,72	-0,41	2,78	-6,73
<i>li</i>	+0,93	+0,56	-8,43	-8,44	+5,94	+13,37	+6,18	-10,11

Примечание: I-IV группы — среднеспелые сорта селекции Тюменского селекционного центра (кроме сорта Омская 20); V группа — раннеспелые сорта инорайонной селекции. *li* — индекс условий среды.

Реакцию сортов на климатические условия хорошо отражает индекс условий среды *li* (табл. 4), который был высоким в благоприятном 2010 году (+13,37) и хорошим в 2009 и 2011 годах (+5,94 и +6,18). В 2007, 2008 и 2012 годах этот индекс принимал отрицательные значения. Детерминацию урожая лим-факторами хорошо отражают эффекты реакции (\mathcal{E}_p) сортов на условия среды (72), которые имеют выраженную по годам ранжировку и во многом обусловлены генотипически. Экстенсивные (I группа) и полуинтенсивные (II группа) сорта из-за полегания показали отрицательные эффекты реакции во влажные годы и хорошо выраженные положительные — в засушливые (см. табл. 4).

У интенсивных сортов из III группы эффекты реакции при формировании урожайности менее контрастны. При этом у сорта Ранг в годы, когда в фазу формирования зерна прохладные температуры сочетаются с достаточным увлажнением, сроки вегетация удлиняются, что ведет к получению низконатурного зерна. В эти годы полегание у сорта Стрела и прорастание зерна в колосе — у сортов Новосибирская 67 и Тюменская 80 снизило урожайность до уровня таковой у сорта Ранг в засушливых условиях ($\mathcal{E}_p = -1,85...-1,99$ и $-3,32...-4,06$).

У современных интенсивных сортов эффекты реакции были выражены сильнее и более контрастно по годам. Это объясняется тем, что в доле генотипической изменчивости, определяющей формирование их урожайности (24,3 %), четыре пятых (19,3 %) приходится на взаимодействие генотип—среда (46). В этой группе меньше других на засушливые условия (2007, 2008, 2012 годы) реагировал сорт Чернява 13, показывающий в эти годы положительные значения \mathcal{E}_p (см. табл. 4). В благоприятные годы (2010 год) у него наблюдали сильно выраженный отрицательный эффект ($\mathcal{E}_p = -12,68$) из-за полегания, который проявляется и в 2005 и 2006 годах, хороших по климатическим условиям ($\mathcal{E}_p = -0,84$; $\mathcal{E}_p = -0,47$). Остальные сорта этой группы реагировали отрицательными значениями \mathcal{E}_p на засушливые условия, что характерно для указанного экотипа.

Раннеспелые сорта из V группы показали отрицательные эффекты \mathcal{E}_p разной выраженности в благоприятных условиях, что обусловлено невысоким потенциалом этих сортов, а в засушливые годы (например, в 2012 году) — отрицательные значения \mathcal{E}_p , что определялось биологическими

особенностями сортов в V группе.

Выявленные за довольно продолжительный период времени эффекты реакции (по годам) демонстрируют их хорошее проявление у большинства сортов в IV и некоторых сортов в V группах. Это указывает на выраженную адаптивность таких сортов к условиям Северного Зауралья и служит модельной характеристикой для вновь создаваемых здесь сортов мягкой яровой пшеницы. В дополнение к вышесказанному приводим оценку всего набора изучаемых сортов по экологической изменчивости их урожайности по ее максимальным (max) и минимальным (min) значениям, величине разброса R, стабильности S^2d_i , пластичности b_i и гомеостатичности Hom (22, 74).

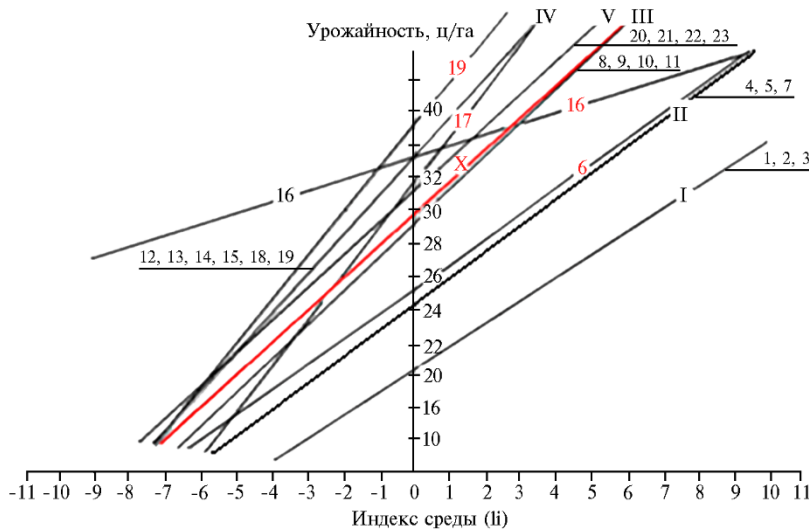
5. Экологическая изменчивость урожайности у сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), сгруппированных по периодам возделывания в Западной Сибири, за период наблюдений (опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья, г. Тюмень, 57°09' с.ш., 65°32' в.д., 2005-2012 годы)

Сорт	хср., ц/га	Lim, ц/га		R, ц/га	S^2d_i	b_i	Hom
		min	max				
I группа (1930-1950 годы)							
Цезиум 111	18,1	9,6	34,1	24,8	22,2	0,71	0,26
Мильтурум 321	21,6	12,8	33,6	20,8	3,4	0,83	0,94
Лютесценс 956	21,0	15,3	32,4	17,1	16,0	0,61	0,42
хср.	20,2					0,72	
II группа (1951-1970 годы)							
Лютесценс 758	23,8	16,0	37,7	21,7	9,6	0,81	0,61
Мильтурум 553	23,5	13,5	43,3	29,8	35,4	1,03	0,42
Саратовская 29	24,9	17,9	37,3	19,4	19,9	0,76	0,74
Скала	27,2	18,1	40,5	22,4	8,9	0,92	0,93
хср.	24,9					0,86	
III группа (1971-1990 годы)							
Стрела	29,6	20,0	45,8	25,8	4,8	0,97	1,50
Новосибирская 67	22,3	13,3	35,3	22,0	11,7	0,96	0,51
Ранг	31,2	20,9	46,3	26,3	14,2	0,83	0,98
Тюменская 80	35,2	22,7	49,4	26,7	6,1	1,11	1,90
хср.	29,6					0,97	
IV группа (1991-2012 годы)							
Омская 20	33,3	18,7	48,9	30,2	13,0	1,21	1,16
Лютесценс 70	35,3	23,7	55,1	31,4	8,7	1,24	1,60
Ильинская	35,6	22,7	58,0	35,3	19,7	1,24	0,93
АВИАДа	34,2	19,5	50,5	31,0	22,3	1,35	0,96
Чернява 13	34,2	26,0	44,0	18,0	16,6	0,56	1,08
Икар	32,0	16,8	50,0	33,2	8,6	1,40	1,31
СКЭНТ 3	32,0	18,2	49,7	31,5	22,6	1,23	0,81
Рикс	38,0	18,0	57,6	39,6	33,0	1,32	0,95
хср.	34,3					1,28	
V группа (1991-2012 годы)							
Тулунская 12	29,7	17,1	42,3	25,2	26,6	0,98	0,65
Новосибирская 15	30,5	15,1	39,2	24,1	29,0	0,79	0,65
Ирень	31,1	19,7	40,5	20,8	10,3	0,78	1,14
Новосибирская 29	33,3	16,5	46,3	29,8	9,1	1,26	1,40
хср.	31,2					0,95	
Среднее	29,7						
НСР ₀₅	2,2						

Примечание: I-IV группы — среднеспелые сорта селекции Тюменского селекционного центра (кроме сорта Омская 20); V группа — раннеспелые сорта инорайонной селекции.

При меньшей урожайности (20,2 ц/га) у экстенсивных сортов (I группа) по сравнению с другими генотипами ниже ее минимальные значения (9,6-15,3 ц/га) в засушливые годы и максимальные (32,4-34,1 ц/га) — в годы с высокой влагообеспеченностью (с разбросом R = 17,1-24,5 ц/га) (табл. 5). Среди них самым стабильным по урожайности оказался старый

сибирский сорт Мильтурум 321 ($S^2d_i = 3,4$), исходный материал для которого отобрал в начале XX века в Зауралье первый агроном Тобольской губернии Н.Л. Скалозубов. Невысокую стабильность урожайности отмечали у сорта Лютесценс 956 и особенно у сорта Цезиум 111 (соответственно ($S^2d_i = 16,0$ и $S^2d_i = 22,2$). При этом следует отметить выраженную пластичность последних ($b_i = 0,61$ и $b_i = 0,71$) (см. табл. 5), которую хорошо отражают линии регрессии, имеющие пологий наклон ($31^\circ-35^\circ$) (рис.).



Пластичность сортов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), сгруппированных по периодам возделывания в Западной Сибири, по урожайности за период наблюдений: I группа (1930-1950 годы), II группа (1951-1970 годы), III группа (1971-1990 годы), IV группа (1991-2012 годы) — среднеспелые сорта селекции Тюменского селекционного центра; V группа (1991-2012 годы) — раннеспелые сорта инорайонной селекции; I группа: 1 — Цезиум 111, 2 — Мильтурум 321, 3 — Лютесценс 956; II группа: 4 — Лютесценс 758, 5 — Мильтурум 553, 6 — Саратовская 29, 7 — Скала; III группа: 8 — Стрела, 9 — Новосибирская 67, 10 — Ранг, 11 — Тюменская 80; IV группа: 12 — Омская 20, 13 — Лютесценс 70, 14 — Ильинская, 15 — АВИАДа, 16 — Черныя 13, 17 — Икар, 18 — СКЭНТ 3, 19 — Рикс; V группа: 20 — Тулунская 12, 21 — Новосибирская 15, 22 — Ирень, 23 — Новосибирская 29. Опытное поле НИИ сельского хозяйства Северного Зауралья (г. Тюмень, $57^\circ 09'$ с.ш., $65^\circ 32'$ в.д., 2005-2012 годы). Красным цветом отмечена средняя по опыту линия регрессии.

У сорта Мильтурум 321 при $b_i = 0,83$ линия регрессии более крутая — с наклоном 39° , следовательно, он сильнее реагирует на изменение условий среды. Изложенное хорошо интерпретируется через показатели индексов условий среды — I_i (см. табл. 4, рис.). Показатель гомеостатичности (H_{om}), отражающий приспособленность сорта к варьированию внешних условий, был выше у сорта Мильтурум 321 ($H_{om} = 0,94$), ниже — у сорта Лютесценс 956 ($H_{om} = 0,42$) и очень низким — у сорта Цезиум 111 ($H_{om} = 0,26$). Это указывает на их недостаточную адаптивность к агроклиматическим условиям Северного Зауралья и служит одним из объяснений того, что с участием сорта Цезиум 111 методами классической селекции не был создан ни один сорт. Урожайность и изменчивость указанных сортов мы использовали в качестве базовых показателей для дальнейших оценок и интерпретации результатов испытаний.

У полуинтенсивных сортов, возделываемых в период 1950-1970 годов (II группа), средняя урожайность составила 24,9 ц/га при больших предельных значениях, чем в I группе. При этом разброс показателей (R) у большинства сортов из II группы сохранялся в пределах для описанных

выше генотипов. Исключение составил позднеспелый сорт Мильтурум 553 с высоким максимальным значением урожайности (43,3 ц/га) и его большим разбросом ($R = 29,8$ ц/га). У сорта Мильтурум 553 отмечалась низкая стабильность формирования урожаев ($S^2d_i = 35,4$) и меньший показатель гомеостатичности ($Hom = 0,42$), что указывает на неэффективность его возделывания в зоне исследования. Остальные сорта этой группы — Лютеценс 758, Саратовская 29 и Скала показали определенную стабильность формирования урожайности ($S^2d_i = 8,9-9,9-19,9$) и пластичность ($b_i = 0,76-0,81-0,92$). Линии регрессии, отражающие пластичность (см. рис.), проходят выше, чем для сорта Мильтурум 553, и под менее крутым наклоном ($37-39^\circ$ против 45° у сорта Мильтурум 553) и пересекают ось ординат выше (на отметке 24,9 ц/га). Следовательно, эти сорта реагируют на улучшение условий возделывания, но при урожайности выше 25 ц/га они склонны к полеганию. Сорт Скала оказался довольно устойчив к полеганию и хорошо адаптирован к местным условиям ($Hom = 0,93$), благодаря чему он долгие годы возделывался в Западно-Сибирском регионе.

Интенсивные среднеспелые сорта III группы (1971-1990 годы) давали хорошие средние урожаи по годам (29,6-35,2 ц/га). Исключение составил сорт Новосибирская 67, у которого средняя урожайность по годам (22,3 ц/га), ее предельные значения, а также показатель гомеостатичности ($Hom = 0,51$) оказались близки к таковым у ряда сортов из II группы, что относит сорт Новосибирская 67 к генотипам, менее адаптированным к условиям зоны. Зерно у сорта Новосибирская 67 (var. *albidum*) сильно прорастает в колосе осенью во влажных условиях. Все это повлияло на снятие сорта с районирования в Северном Зауралье. Самыми стабильными по урожайности созданными в Зауралье сортами были Стрела и Тюменская 80 ($S^2d_i = 4,8$ и $S^2d_i = 6,1$). При этом они оказались хорошо приспособленными к условиям зоны ($Hom = 1,50$ и $Hom = 1,90$). Сорт Ранг по показателям экологической изменчивости урожайности был идентичен сортам Стрела и Тюменская 80, но у него, в отличие от них, оказалась менее выраженной гомеостатичность ($Hom = 0,98$). Узколокальный сорт Ранг благодаря высокой устойчивости к полеганию возделывался только в условиях северной лесостепи Тюменской области в условиях интенсивного земледелия с применением минеральных удобрений в высоких дозах (100-120 кг д.в./га). При их снижении урожайность сорта Ранг резко падает. По пластичности сортов Ранг, Стрела и Тюменская 80 ($b_i = 0,83$; $b_i = 0,97$ и $b_i = 1,11$) видно, что эти сорта довольно заметно реагировали на изменение условий среды. Линии регрессии у них имели более крутой наклон (39° , 42° и 47°). При улучшении условий среды у них адекватно повышалась продуктивность, а при ухудшении — они сходно ее снижали. Это хорошо демонстрирует осредненная линия регрессии, которая пересекает ось ординат на отметке 29,6 ц/га, что значительно выше, чем у предыдущих двух групп (см. рис.). Наряду с производственной значимостью генотипы этой группы широко используются в гибридизации. Так, сорта Стрела, Новосибирская 67 и Ранг в числе 15 генотипов были включены в региональную Межведомственную программу ДИАС (изучение генетики признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири, 1973-1984 годы) (34) с широким экологическим размахом изучения (в восьми зонах Сибири). Проведенный масштабный гибридологический анализ (диаллельный анализ по Хейману) с последующей оценкой гибридов и родительских форм в восьми географических точках позволил

изучить генетику количественных признаков сортов в экологическом градиенте. Эти генотипы показывают хорошую сортообразующую способность. С их участием по указанной программе создан ряд районированных и зарегистрированных сортов: ДИАС-2, Лютесценс 70, Алтайская 88, Алтайская 92, Алтайский простор, Казахстанская раннеспелая, Казахстанская 17, Баганская 93, Кантегирская 89 (34). В Красноуфимске создан сорт яровой пшеницы Горноуральская (районирован в 2009 году), в Тюмени — сорта Рикс, Тюменская 29, Гренада (районированы в 2011, 2014, 2018 годах) (34) и находящийся в Государственном сортоиспытании с 2018 года сорт Атланта 1. У среднеспелых интенсивных сортов, возделываемых с конца 1990-х годов, — Омская 20, Лютесценс 70, Чернява 13, АВИАДа, Икар, СКЭНТ 3 и Рикс выросла урожайность ($x_{\text{ср.}} = 34,3$ ц/га, то есть +14,1 ц/га, или +70 % к базовому показателю), что было достоверно выше по отношению к предыдущей группе (+4,7 ц/га). Минимальная урожайность в засушливых условиях оставалась на уровне таковой у хорошо адаптированных к местным условиям сортов из III группы. Максимальная урожайность у них была значительно выше, чем у сравниваемых сортов (48,9-58,0 ц/га), из-за чего значительно возрос и показатель разброса ($R = 30,2-39,6$ ц/га), что связано с высоким значением ВГС (46). Из указанного набора стабильностью формирования урожая выделялись широко распространенные в Зауралье сорта Лютесценс 70 и Икар ($S^2d_i = 8,7$; $S^2d_i = 8,6$). Сорт Чернява 13 при хорошей средней урожайности (34,2 ц/га) показал довольно высокую минимальную (26,0 ц/га), что указывает на его хорошую засухоустойчивость. Максимальные урожаи у сорта Чернява 13 значительно меньше, чем у других сортов (44,0 ц/га), что обусловлено склонностью к полеганию. Из-за этого показатель разброса урожайности у этого сорта почти в 2 раза меньше, чем у других ($R = 18,0$ ц/га). Сорт Чернява 13 выделялся пластичностью ($b_i = 0,56$), линия регрессии у него имела небольшой угол наклона (29°) и пересекала ось ординат на высокой отметке (34,2 ц/га) (см. рис.). Следовательно, сорт Чернява 13 меньше других сортов реагирует на ухудшение условий среды. Все остальные сорта из IV группы имели высокие показатели экологической пластичности ($b_i = 1,21-1,40$). В графическом виде это отражали линии регрессии с углами наклона $50^\circ-54^\circ$, что характеризует сильную реакцию на улучшение условий выращивания сортов и указывает на их интенсивность.

Современные раннеспелые сорта Тулунская 12, Новосибирская 15, Ирень, Новосибирская 31 (V группа) оказались менее урожайными, чем возделываемые среднеспелые ($x_{\text{ср.}} = 31,2$ ц/га, или -3,1 ц/га по сравнению со среднеспелыми сортами). У раннеспелых сортов отмечали меньшую максимальную урожайность (39,2-42,3 ц/га) и меньший разброс этого показателя ($R = 20,8-25,2$ ц/га). Сорта Тулунская 12 и Новосибирская 15 были нестабильны по формированию урожаев ($S^2d_i = 26,6$ и $S^2d_i = 29,0$). Линии регрессии для сортов Новосибирская 15 и Ирень были более пологими с углами наклона $37^\circ-38^\circ$ ($b_i = 0,79-0,78$) (см. рис.), что указывает на более выраженную гомеостатичность урожаев у этих сортов по сравнению с сортом Тулунская 12 ($b_i = 0,98$), у которого линия регрессии довольно крутая (угол наклона 44°) и близка к средней по опыту. Сорт Новосибирская 29 по урожайности ($x_{\text{ср.}} = 33,3$ ц/га), ее разбросу ($R = 29,8$ ц/га), значениям показателей пластичности, стабильности и гомеостатичности ($b_i = 1,26$, $S^2d_i = 9,1$ и $\text{Ном} = 1,40$) имел сходство с широко распространенными в

Зауралье и адаптированными к местным условиям интенсивными средне-спелыми сортами Лютесценс 70 и Икар. Невысокий показатель гомеостатичности, выявленный нами у сортов Тулунская 12 и Новосибирская 15 ($\text{Hom} = 0,65$), указывает на их невысокую адаптацию к условиям зоны из-за слабой засухоустойчивости в раннелетний период, обусловленной быстрым ростом и ускоренным прохождением фазы кушения, а также из-за склонности к предуборочному прорастанию зерна в колосе.

Полученные результаты подтверждают выводы многих селекционеров о том, что сорта с высокой потенциальной продуктивностью при благоприятных условиях сильнее реагируют ее снижением в неблагоприятных условиях, чем менее урожайные сорта (13).

Итак, на основе 8-летнего изучения пяти групп сортов мягкой яровой пшеницы, которые были распространены в Северном Зауралье на протяжении 80-летнего периода, нами предложен подход для количественного описания изменений, происходящих при длительной селекции. Мониторинг основан на учете нескольких важных характеристик сортов: варьирования урожайности по годам испытания; эффектов реакции на условия среды, меняющих ранги урожайности по годам; параметров пластичности сортов (гомеостатичности урожайности); связей между скороспелостью и урожайностью. Изменчивость урожайности по годам для одного сорта и смена рангов урожайности по годам, наблюдаемая между сортами (эффекты реакции на условия среды), во многом зависят от смены адаптивных генетических систем, имеющих у каждого сорта и обеспечивающих урожайность при смене лимитирующих факторов среды от года к году или между географическими точками. Полученная предлагаемым методом информация позволяет предсказывать поведение сортов в меняющихся условиях среды и указывает оптимальные направления селекции. Адаптированные к местным условиям сорта с высокими вкладами систем адаптивности и эффектов реакции в формировании урожайности следует использовать в качестве исходного материала в селекционной работе.

¹ФБУН ФИЦ Тюменский научный центр СО РАН,
625000 Россия, г. Тюмень, ул. Малыгина, 86, а/я 1230,
e-mail: sciensec@ikz.ru;

²ФГБНУ Агрофизический научно-исследовательский институт,
195220 Россия, г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14,
e-mail: dravial@mail.ru ✉

Поступила в редакцию
22 сентября 2021 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2022, V. 57, № 1, pp. 81-97

A NOVEL INTEGRATIVE APPROACH TO STUDY THE DYNAMICS OF AN INCREASE IN COMMON SPRING WHEAT ADAPTIVITY AND HOMEOSTATICITY (on the example of breeding programs in the Northern Trans-Ural)

V.V. Novokhatin¹, T.V. Shelomentseva¹, V.A. Dragavtsev² ✉

¹Federal Research Center of the Tyumen Scientific Center SB RAS, 86, ul. Malygina, PO Box 1230, Tyumen, 625000 Russia, e-mail sciensec@ikz.ru;

²Agrophysical Research Institute, 14, Grazhdanskii prosp., St. Petersburg, 195220 Russia, e-mail dravial@mail.ru (✉ corresponding author)

ORCID:

Novokhatin V.V. orcid.ogr/0000-0002-2191-0420

Shelomentseva T.V. orcid.ogr/0000-0003-4855-6182

Dragavtsev V.A. orcid.ogr/0000-0002-0934-020X

The authors declare no conflict of interests

Received September 22, 2021

doi: 10.15389/agrobiol.2022.1.81eng

Abstract

Though there are a number of evolutionary theories of living nature, no approach is available to quantify changes occurring during long-term breeding programs. By N.I. Vavilov, selection is evolution directed by the man's will. Here, we suggest and used a novel method for studying shifts in statistical genetic parameters which have occurred in sets of varieties of soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) over an approximately 80-year period. During 8 years (in 2005-2012), 23 varieties of soft spring wheat zoned in the period from the 1930s were investigated in the conditions of the northern forest-steppe of Western Siberia (experimental field of the Research Institute of Agriculture of the Northern Trans-Urals, Tyumen, 57°09'N, 65°32'E). All of them were successfully cultivated in the Northern Trans-Urals in various years. The effects of genotype by environment interaction changing the crop ranks by year of testing were measured. The average yield of the varieties zoned in the 1940s was 20.2 c/ha (a reference point). These varieties showed a pronounced plasticity and homeostaticity of grain production. The regression lines for yields vs. ecological years (from bad to favorable conditions) were flat with a 31°-39° inclination. Militurum 321, the first zoned variety for the region is stable for grain yields ($S^2d_i = 3.5$). During 1950-1970s, Saratov varieties and the late-maturing variety of Siberian selection Militurum 553 have been zoned in the Northern Trans-Urals. The average yield of the group is 23.4 c/ha. The regression lines were above the lines of the first group and had similar inclination. Saratov varieties showed yield homeostaticity similarly to the varieties of the first group but lodging at yields above 20-25 c/ha. In 1970-1990s, the varieties resistant to lodging became widespread. Their yields in testing averaged 29.1 c/ha (+44 % to the reference point), the regression lines inclination reached 39°-47° indicating a decrease in yield homeostaticity. These varieties more strongly responded to a better or adverse environments compared to the varieties of the first and second groups. Strela and Tyumenskaja 80 varieties of local selection are quite stable in terms of yields ($S^2d_i = 4.8-6.1$). Currently used medium-ripe intensive varieties capable of producing grain yields of 34.3 c/ha on average (+70.0 % to the reference point) strongly responded to changes in environments, which followed from the inclination of the regression lines (50°-54°, $b_i = 1.21-1.40$). Plasticity and crop homeostaticity are characteristic of the Chernyava 13 variety showing a flat regression line (29°, $b_i = 0.56$). The most stable crop performance was characteristic of the varieties Lutescens 70 and Icar ($S^2d_i = 8.7$ and $S^2d_i = 8.6$, respectively). Modern zoned early-ripening varieties are less productive than the varieties of the previous group ($x = 31.1$ c/ha), with flat regression lines (37°-38°). The Tulunskaya 12 and Novosibirskaya 15 varieties are unstable in terms of yields ($S^2d_i = 26.6$ and $S^2d_i = 29.0$, respectively). The Novosibirskaya 29 variety is more productive (33.3 c/ha) and similar to the medium-ripe varieties from the previous group in terms of plasticity and stability. The assessment of a genotype response to environments affecting crop plasticity and stability (and homeostaticity) evaluates different characteristics of crop adaptability. So this allows us to investigate varieties under changing environments, to assess the effectiveness of their use in the Northern Trans-Urals environment, and to optimize breeding programs. High-yielding varieties with a well-pronounced adaptability should be involved in breeding.

Keywords: variety, yield, genotype by environment interaction, limiting factors, plasticity, homeostaticity, stability, statistical genetic parameters.

REFERENCES

1. Vavilov N.I. *Nauchnye osnovy seleksii pshenitsy* [Scientific basis of wheat breeding]. Moscow-Leningrad, 1935 (in Russ.).
2. Burkhardt R.W. Jr. Lamarck, evolution, and the inheritance of acquired characters *Genetics*, 2013, 194(4): 793-805 (doi: 10.1534/genetics.113.151852).
3. Partridge D. Darwin's two theories, 1844 and 1859. *J. Hist. Biol.*, 2018, 51(3): 563-592 (doi: 10.1007/s10739-018-9509-z).
4. Frías L.D. Omissions in the synthetic theory of evolution. *Biol. Res.*, 2010, 43(3): 299-306 (doi: 10.4067/S0716-97602010000300006).
5. Portera M., Mandrioli M. Who's afraid of epigenetics? Habits, instincts, and Charles Darwin's evolutionary theory. *Hist. Philos. Life Sci.*, 2021, 43(1): 20. (doi: 10.1007/s40656-021-00376-9).
6. Clarke D., Hess T.M., Haro-Montegudo D., Semenov M.A., Knox J.W. Assessing future drought risks and wheat yield losses in England. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 297: 108248 (doi: 10.1016/j.agrformet.2020.108248).
7. Kodan A.S., Yadav A., Kumar V., Mehra S. Determinants of wheat productivity, with special reference to Haryana. *IUP Journal of Agricultural Economics*, 2012, 0(1): 20-31.
8. Tollenaar M. Impact of stress tolerance on yield improvement and stability: physiological investigation from the field to gene level. *Field Crops Res.*, 2002, 75(2/3): 95-246 (doi: 10.1016/S0378-4290(02)00019-9).
9. Zhuchenko A.A. *Adaptivnyi potentsial kul'turnykh rastenii (ekologicheskie osnovy)* [Adaptive potential of cultivated plants (ecological foundations)]. Kishinev, 1988 (in Russ.).
10. Mądry W., Iwańska M. Measures of genotype wide adaptation level and their relationships in

- winter wheat. *Cereal Research Communications*, 2012, 40: 592-601 (doi: 10.1556/CRC.40.2012.0013).
11. Zamfir M.C, Zamfir I. Studiul comportarii unor soiuri de grau in conditiile pedoclimatice din campia Burnasului. *Univ. de Stiinte Agronomice si Medicina Veterinara. Ser. A: Agronomie*, 2004, 45: 82-90.
 12. Sivapalan S., O'Brien L., Ortiz-Ferrara G., Hollamby G.J., Barclay I., Martin P.J. Yield performance and adaptation of some Australian and CIMMYT/ICARDA developed wheat genotypes in the West Asia North Africa (WANA) region. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2001, 52(6) 661-670 (doi: 10.1071/AR00115).
 13. Madry W., Paderewski J., Rozbicki J., Gozdowski D., Golba J., Piechocinski M., Studnicki M., Derejko A. Yielding of winter wheat cultivars across environments — one-year multi-environment post-registration trial. *Biuletyn instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin*, 2012, 263: 189-204.
 14. Zhuchenko A.A. *Ekologicheskaya genetika kul'turnykh rastenii (adaptatsiya, rekombinogenez, agrobiotsenoz)* [Ecological genetics of cultivated plants (adaptation, recombination, agrobiocenosis)]. Kishinev, 1980 (in Russ.).
 15. Raza A., Razaq A., Mehmood S.S., Zou X., Zhang X., Lv Y., Xu J. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: a review. *Plants (Basel)*, 2019, 8(2): 34 (doi: 10.3390/plants8020034).
 16. Gao H., Jin M., Zheng X.M., Chen J., Yuan D., Xin Y., Wang M., Huang D., Zhang Z., Zhou K., Sheng P., Ma J., Ma W., Deng H., Jiang L., Liu S., Wang H., Wu C., Yuan L., Wan J. Days to heading 7, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2014, 111(46): 16337-16342 (doi: 10.1073/pnas.1418204111).
 17. Mohammadi R., Haghparast R., Sadeghzadeh B., Ahmadi H., Solimani K., Amri A. Adaptation patterns and yield stability of durum wheat landraces to highland cold rainfed areas of Iran. *Crop Science*, 2014, 54: 944-954 (doi: 10.2135/cropsci2013.05.0343).
 18. Dragavtsev V.A. *Mat. III Mizhn. Konf. «Rozvitok nauki u vik informatsiynikh tekhnologii»*. Kiev, 2017, ch. I: 36-49.
 19. Demelash T., Amou M., Gylbag A., Tesfay G., Xu Y. Adaptation potential of current wheat cultivars and planting dates under the changing climate in Ethiopia. *Agronomy*, 2022, 12: 37 (doi: 10.3390/agronomy12010037).
 20. Yakushev V.P., Mikhaïlenko I.M., Dragavtsev V.A. Reserves of agro-technologies and breeding for cereal yield increasing in the Russian Federation. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2015, 50(5): 550-560 (doi: 10.15389/agrobiologia.2015.5.550eng).
 21. Surin N.A., Lyakhova N.E., Gerasimov S.A., Lipshin A.G. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2017, 31(5): 28-31 (in Russ.).
 22. Eberhart S.A., Russel W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.*, 1966, 6(1): 36-40 (doi: 10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x).
 23. Liu H., Able A.J., Able J.A. Genotypic performance of Australian durum under single and combined water-deficit and heat stress during reproduction. *Sci. Rep.*, 2019, 9(1):14986 (doi: 10.1038/s41598-019-49871-x).
 24. Sun Q.M., Zhou R.H., Gao L.F., Zhao G.Y., Jia J.Z. The characterization and geographical distribution of the genes responsible for vernalization requirement in Chinese bread wheat. *J. Integr. Plant Biol.*, 2009, 51(4): 423-432.
 25. Ayalew H., Sorrells M.E., Carver B.F., Baenziger P.S., Ma X.-F. Selection signatures across seven decades of hard winter wheat breeding in the Great Plains of the United States. *Plant Genome*, 2020, 13: e20032 (doi: 10.1002/tpg2.20032).
 26. Zhuchenko A.A., Korol' A.V. *Rekombinatsiya v evolyutsii i seleksii* [Recombination in evolution and selection]. Moscow, 1985 (in Russ.).
 27. Haberle J., Holzapfel J., Hartl L. Die Genetik der Fusariumresistenz in europaischem Winterweizen. In: *Abwehrstrategien gegen biotische Schaderreger, Zuchtung von Hackfruchten und Sonderkulturen*. Irdning, 2009: 5-8.
 28. Kosova K., Chrpova J., Sip V. Cereal resistance to Fusarium head blight and possibilities of its improvement through breeding. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 2009, 45(3): 87-105 (doi: 10.17221/63/2009-CJGPB).
 29. Gubatov T., Raykov G., Chamurliyski P. New approaches for evaluation the grain yield of winter wheat in contrasting environments. *International Journal of Current Research*, 2017, 9: 44487-44495.
 30. Spanic V., Cosic J., Zdunic Z., Drezner G. Characterization of agronomical and quality traits of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) for fusarium head blight pressure in different environments. *Agronomy*, 2021, 11: 213 (doi: 10.3390/agronomy11020213).
 31. El-Hendaw S., Ruan Y., Hu Y., Sshmidhalteg U. A comparison or screening criteria for salt tolerance in wheat under field and controlled environmental conditions. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2009, 195(5): 356-367 (doi: 10.1111/j.1439-037X.2009.00372.x).
 32. Guo R., Wu Q., Liu Y. Single-plant similarity-difference selection in wheat breeding. *Advance Journal of Food Science and Technology*, 2013, 5(11): 1413-1417 (doi: 10.19026/ajfst.5.3358).

33. Mohammadi R., Armion M., Kahrizi D., Amri A. Efficiency of screening techniques for evaluating durum wheat genotypes under mild drought conditions. *International Journal of Plant Production*, 2010, 4(1): 11-24 (doi: 10.22069/IJPP.2012.677).
34. Novokhatin V.V., Dragavtsev V.A., Leonova T.A., Shelomentseva T.V. Creation of a spring soft wheat variety Grenada with the use of innovative breeding technologies based on the original theory of eco-genetic arrangement of quantitative traits. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2019, 54(5): 905-919 (doi: 10.15389/agrobiology.2019.5.905eng).
35. Krupin P.YU., Divashuk M.G., Karlov G.I. Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2019, 54(3): 409-425 (doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.409eng).
36. Strazdiņa V., Fetere V. Modifications of winter wheat grain yield and quality under different meteorological conditions. *Zinātniski praktiskā konference "Līdzsvarota lauksaimniecība 2019"*. Jelgava, Latvija, 2019: 67-71.
37. Mohammadi M., Ghogh H., Khanzadeh H., Hosseinpour T., Armion M. Assessment of yield stability of spring bread wheat genotypes in multi-environment trials under rainfed conditions of Iran using the AMMI model. *Crop Breeding Journal*, 2016, 6(2): 59-66 (doi: 10.22092/CBJ.2016.107108).
38. Zykin V.A., SHamanin V.P., Belan I.A. *Ekologiya pshenitsy [Ecology of wheat]*. Omsk, 2000 (in Russ.).
39. Pepó P., Györ, Z. A study of the yield stability of winter wheat varieties. *Cereal Research Communications*, 2005, 33(4): 769-776.
40. Golovochenko A.P. *Osobennosti adaptivnoi seleksii yarovoi myagkoi pshenitsy v lesostepnoi zone Srednego Povolzh'ya [Features of adaptive breeding of spring soft wheat in the forest-steppe zone of the Middle Volga region]*. Kinel', 2001 (in Russ.).
41. Hassan M.S., Mohamed G.I.A., El-Said R.A.R. Stability analysis for grain yield and its components of some durum wheat genotypes (*Triticum durum* L.) under different environments. *Asian Journal of Crop Science*, 2013, 5: 179-189 (doi: 10.3923/ajcs.2013.179.189).
42. Madry W., Gozdowski D. A history of the development of statistical methods for designing and analyzing agricultural experiments in the world and in Poland. *Biuletyn instytutu hodowli i aklimatyzacji roślin*, 2020, 288: 23-40.
43. Mohammadi R., Roostaei M., Ansari Y., Aghae M., Amri A. Relationships of phenotypic stability measures for genotypes of three cereal crops. *Canadian Journal of Plant Science*, 2010, 90: 819-830 (doi: 10.4141/CJPS09102).
44. Bornhofen E., Benin G., Storck L., Guilherme L., Thiago W., Matheus D., Stoco G., Marchioro S.V. Statistical methods to study adaptability and stability of wheat genotypes. *Bragantia*, 2017, 76(1): 1-10 (doi: 10.1590/1678-4499.557).
45. Dehghani H., Ebadi A., Yousefi A. Biplot analysis of genotype by environment interaction for barley yield in Iran. *Agron. J.*, 2006, 98(2): 388-393 (doi: 10.2134/agronj2004.0310).
46. Dragavtsev V.A., Makarova G.A., Kochetov A.A., Mirskaya G.V., Sinyavina N.G. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2012, 16(2): 427-436 (in Russ.).
47. Uhr Z., Rachovska G., Delchev G. Evaluation of Bulgarian winter common wheat varieties of yield stability in South Bulgaria. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2014, 6: 152-156.
48. Khangil'din V.V., Litvinenko N.A. *Nauch.-tekhn. byul. VSGI (Odessa)*, 1981, 1: 8-14 (in Russ.).
49. Yusufov A.G. Gomeostaz i ego znachenie v ontogeneze rastenii. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 1983, 1: 25-34 (in Russ.).
50. Dragavtsev V.A. *Biosfera*, 2012, 4(3): 251-262 (in Russ.).
51. Brancourt-Hulmel M. Selection varietale et milieu. Sélection pour l'adaptation au milieu et prise en compte des interactions génotype/milieu. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*, 2000, 7(6): 504-511 (doi: 10.1051/ocl.2000.0504).
52. Yan W., Hunt L.A. Interpretation of genotype×environment interaction for winter wheat yield in Ontario. *Crop Science*, 2001, 41(1): 19-25 (doi: 10.2135/cropsci2001.41119x).
53. Eltaher S., Baenziger P.S., Belamkar V., Emara H.A., Nower A.A., Salem K.F.M., Alqudah A.M., Sallam A. GWAS revealed effect of genotype × environment interactions for grain yield of Nebraska winter wheat. *BMC Genomics*, 2021, 22: 2 (doi: 10.1186/s12864-020-07308-0).
54. Nehe A., Akin B., Sanal T., Evlice A.K., Ünsal R., Dinçer N., Demir L., Geren H., Sevim I., Orhan S., Yaktubay S., Ezici A., Guzman C., Morgounov A. Genotype × environment interaction and genetic gain for grain yield and grain quality traits in Turkish spring wheat released between 1964 and 2010. *PLoS ONE*, 2019, 14(7): e0219432 (doi: 10.1371/journal.pone.0219432).
55. Novokhatin V.V. *Mat. nauch. chtenii «100-letie zakladki peryvkh polevykh opytov I.I. Zhilinskim» [Proc. of scientific readings «The 100th anniversary of the laying of the first field experiments by I.I. Zhilinsky»]*. Novosibirsk, 1997: 126-128 (in Russ.).
56. Rybas' I.A. Breeding grain crops to increase adaptability (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2016, 51(5): 617-626 (doi: 10.15389/agrobiology.2016.5.617eng).
57. Stasyuk A.I., Leonova I.N., Ponomareva M.L., Vasilova N.Z., SHamanin V.P., Salina E.A. Phenotypic variability of common wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding lines on yield components under environmental conditions of Western Siberia and Tatarstan. *Sel'skokhozyaistvennaya*

- biologiya [Agricultural Biology]*, 2021, 56(1): 78-91 (doi: 10.15389/agrobiology.2021.1.78eng).
58. Kendal E. Comparing durum wheat cultivars by genotype × yield × trait and genotype × trait biplot method. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 2019, 79(4): 512-522 (doi: 10.4067/S0718-58392019000400512).
 59. Dragavtsev V.A., Tsil'ke R.A., Reiter B.G., Vorob'ev V.A., Dubrovskaya A.G., Korabeinikov N.I., Novokhatin V.V., Maksimenko V.P., Babakishiev A.G., Ilyushchenko V.G., Kalashnik N.A., Zuikov Yu.P., Fedotov A.M. *Genetika priznakov produktivnosti yarovykh pshenits v Zapadnoi Sibiri [Genetics of signs of productivity of spring wheat in Western Siberia]*. Novosibirsk, 1984 (in Russ.).
 60. Dragavtsev V.A., Dragavtseva I.A., Efimova I.L., Morinets A.S., Savin I.Yu. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2016, 2(59): 105-121 (in Russ.).
 61. Dragavtsev V.A., Yakushev V.P. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2015, 3(54): 130-137 (in Russ.).
 62. Novokhatin V.V., Shelomentseva T.V. *Vestnik Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk*, 2014, 4: 14-17 (in Russ.).
 63. Tsonev S., Christov N.K., Mihova G., Dimitrova A., Todorovska E.G. Genetic diversity and population structure of bread wheat varieties grown in Bulgaria based on microsatellite and phenotypic analyses. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2021, 35(1): 1520-1533 (doi: 10.1080/13102818.2021.1996274).
 64. Zhuchenko A.A. *Adaptivnoe rastenievodstvo (ekologo-geneticheskie osnovy) [Adaptive crop production (ecological and genetic foundations)]*. Kishinev, 1990 (in Russ.).
 65. Podlaski S. Wpływ postępu hodowlanego na produkcję roślinną. *Postępy nauk rolniczych*, 2007, 59(1): 3-22.
 66. Yadav R., Gupta S., Gaikwad K.B., Bainsla N.K., Kumar M., Babu P., Ansari R., Dhar N., Dharmateja P., Prasad R. Genetic gain in yield and associated changes in agronomic traits in wheat cultivars developed between 1900 and 2016 for irrigated ecosystems of Northwestern Plain Zone of India. *Front. Plant Sci.*, 2021, 12: 719394 (doi: 10.3389/fpls.2021.719394).
 67. Yang Z., He Z., Xin-Min C., De-Sen W., Yong Z., Gai-Sheng Z. Genetic gain of wheat breeding for yield in Northern winter wheat zone over 30 years. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(9): 1530-1535.
 68. Woyann L., Zdziarski A., Zanella R., Rosa A., Castro R., Caiello, E., Toigo M., Storck L., Wu J., Benin G. Genetic gain over 30 years of spring wheat breeding in Brazil. *Crop Science*, 2019, 59: 1-10 (doi: 10.2135/cropsci2019.02.0136).
 69. Patané C., Tahir I.S.A., Elbasher E.M.E., Ibrahim M.A.S., Saad A.S.I., Abdalla O.S. Genetic gain in wheat grain yield and nitrogen use efficiency at different nitrogen levels in an irrigated hot environment. *International Journal of Agronomy*, 2020, 2020: Article ID 9024671 (doi: 10.1155/2020/9024671).
 70. Clarke J.M., Clarke F.R., Pozniak C.J. Forty-six years of genetic improvement in Canadian durum wheat cultivars. *Canadian Journal of Plant Science*, 2010, 90(6): 791-801 (doi: 10.4141/CJPS10091).
 71. Dospikhov B.A. *Metodika polevogo opyta [Methods of field trials]*. Moscow, 1983 (in Russ.).
 72. Novokhatin V.V. V sbornike: *Optimizatsiya selektsionnogo protsessa — faktor stabilizatsii i rosta produktivnosti rastenievodstva Sibiri OSP-2019* [In: Optimization of the breeding process - a factor of stabilization and growth of Siberian crop production OSP-2019]. Krasnoyarsk, 2019: 92-102 (in Russ.).
 73. Urazaliev R.A. *Genotip—sreda [Genotype×environment]*. Almalybak, 1985 (in Russ.).
 74. Khangil'din V.G. V sbornike: *Fiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty geterozisa i gomeostaza ras-tenii* [In: Physiological and biochemical aspects of plant heterosis and homeostasis]. Ufa, 1976: 210-230 (in Russ.).