СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ, 2018, том 53, № 5, с. 916-926

УДК 633.111:631.524.84:58.056 doi: 10.15389/agrobiology.2018.5.916rus

ОЦЕНКА ПРИЗНАКОВ ПРОДУКТИВНОСТИ У ИНТРОГРЕССИВНЫХ ЛИНИЙ *Triticum aestivum/T. timopheevii* В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ*

С.И. ВАКУЛА[1], О.А. ОРЛОВСКАЯ[1], Л.В. ХОТЫЛЕВА[1], И.Н. ЛЕОНОВА[2]

Линии мягкой пшеницы с интрогрессией чужеродного генетического материала — важный источник и донор генов устойчивости к грибным патогенам. Однако для эффективного вовлечения линий в селекционный процесс необходима информация об их экологической пластичности и продуктивности в различных условиях произрастания. В этой работе впервые приведены оценки адаптивных реакций, стабильности и селекционной ценности линий мягкой пшеницы с чужеродными замещениями и транслокациями, полученные в географически отдаленных регионах. Нашей целью был сравнительный анализ проявления хозяйственно ценных признаков у линий мягкой пшеницы, содержащих чужеродный генетический материал, при выращивании на участках, расположенных в различных эколого-географических зонах — в Западной Сибири в Российской Федерации и в Республике Беларусь. В работе использовали 21 интрогрессивную линию *Triticum aestivum/T. timopheevii* (BC_1F_{22-24}, $2n = 42$), полученную от скрещивания пяти сортов мягкой пшеницы (Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10, Целинная 20 и Новосибирская 67) с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii* var. *viticulosum*. Полевые испытания линий и их родительских форм проводили в 2015 году в условиях Западно-Сибирского (Новосибирская обл.) и Восточноевропейского (г. Минск, Республика Беларусь) агроклиматических регионов. Полевой опыт закладывали в двух повторностях на делянках шириной 1 м, по 40-60 зерен в ряду и с расстоянием между рядами 20 см, распределенных по участку согласно систематическому методу. Оценку продуктивной кустистости, высоты растений, длины колоса, числа колосков в колосе, числа и массы зерен с колоса, массы 1000 зерен проводили по методическим рекомендациям ВИР им. Н.И. Вавилова (20-25 случайным образом выбранных растений каждой линии). При выращивании в двух агроэкологических регионах показано сохранение рангов пяти групп интрогрессивных гибридов по продуктивной кустистости, длине колоса, числу колосков в колосе и числу зерен с колоса (влияние условий выращивания) и нарушение иерархической структуры по высоте растений, массе зерен с колоса и масса 1000 зерен (эффект взаимодействия генотип—среда). В условиях Западно-Сибирского региона гибридные линии пшеницы, как правило, превосходили родительские формы по признакам продуктивности колоса и уступали им по высоте растения. В Восточноевропейском регионе сорта мягкой пшеницы, вовлеченные в скрещивания, уступали созданным на их основе интрогрессивным линиям только по продуктивной кустистости. Исключением был сорт Скала, который в условиях Республики Беларусь характеризовался как среднерослый с высокими значениями длины колоса и числа колосков в колосе, но с низкими значениями числа и массы зерна с колоса. Аппроксимация величины признаков продуктивности, выполненная для интрогрессивных линий и их родительских форм с использованием метода главных компонент (PCA), также указывает на значимое влияние условий выращивания. Показатели, полученные в Западно-Сибирском регионе и Беларуси, образовывали два относительно дистантных облака дисперсии, которые различаются степенью перекрывания областей, соответствующих различным комбинациям скрещивания, и их положением относительно родительских форм в пространстве PCA. По результатам исследования интрогрессивные линии, созданные с участием сортов Саратовская 29, Скала и Иртышанка 10, рекомендованы как источники генов резистентности, которые не вызывают снижения продуктивности в сравнении с исходными сортами-реципиентами.

Ключевые слова*: Triticum aestivum,* мягкая пшеница, тетраплоидная пшеница *T. timopheevii,* интрогрессивные линии, продуктивность, эколого-генетический эксперимент.

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) — одна из наиболее важных сельскохозяйственных культур, играющая ключевую роль в обеспечении продовольствием населения во всем мире (1). Для получения высоких урожаев мягкой пшеницы необходимо создавать сорта, высокая урожайность которых сочетается с низким колебаниями хозяйственно ценных признаков при культивировании в регионах с различными почвенно-климатическими

* Исследование поддержано Белорусским республиканским фондом фундаментальных исследований (грант № Б18Р-028), РФФИ (грант № 18-516-00001), бюджетным проектом № 0324-2018-0018 ФИЦ ИЦиГ СО РАН.

условиями (2-4). Размах экологической пластичности определяет ареал оптимального агроэкологического районирования сорта (5-7).

Повышение продуктивности и поддержание стабильного урожая культуры в меняющихся условиях окружающей среды зависит от различных факторов, наиболее важные из которых — устойчивость сортов к биотическим и абиотическим стрессорам. Грибные болезни приводят к существенным потерям урожая озимой и яровой мягкой пшеницы: в период эпифитотий продуктивность восприимчивых сортов снижается на 50-70 %. В ряде работ высокую урожайность современных сортов и селекционных образцов мягкой пшеницы, в том числе линий, полученных с привлечением чужеродного генетического материала, связывают с устойчивостью к грибным патогенам (8-10).

Дикие и культурные сородичи мягкой пшеницы служат перспективными источниками расширения генетического разнообразия современных сортов по локусам устойчивости. На данный момент от сородичей и злаков из отдаленных таксономических групп в геном мягкой пшеницы интродуцировано более 50 генов устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине и мучнистой росе (11). Однако при интрогресии чужеродных локусов резистентности следует обращать внимание на степень влияния унаследованного генетического материала на другие хозяйственно важные признаки. Для многих чужеродных генов, детерминирующих резистентность к листостебельным инфекциям, отмечено снижение продуктивности колоса и других компонентов урожайности при переносе генов в коммерческие сорта пшеницы (12, 13).

Для использования интрогрессивных линий в качестве источников и доноров генов устойчивости к грибным патогенам необходима информация об экологической пластичности и адаптивности линий в различных экологических условиях. Ранее мы изучили коллекцию интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных с участием тетраплоидного вида *T. timopheevii* var. *viticulosum*. Многолетние наблюдения показали, что линии характеризуются эффективной устойчивостью к бурой ржавчине и мучнистой росе, часть из них проявляет устойчивость к стеблевой ржавчине, септориозу и пыльной головне; ряд линий имеют групповую устойчивость к болезням (14). С помощью молекулярно-генетического анализа были картированы эффективные гены, детерминирующие устойчивость интрогрессивных линий к бурой ржавчине (15, 16).

В настоящей работе впервые приведены оценки адаптивных реакций, стабильности и селекционной ценности линий мягкой пшеницы с чужеродными замещениями и транслокациями, полученные в эколого-генетическом исследовании.

Целью работы был сравнительный анализ проявления хозяйственно важных признаков у линий мягкой пшеницы, содержащих генетический материал *Triticum timopheevii*, при выращивании в Западно-Сибирском регионе России и в Республике Беларусь, расположенных в различных географических зонах.

Методика. Использовали 21 интрогрессивную линию *Triticum aestivum*/*T. timopheevii* (BC_1F_{22-24}, $2n = 42$), полученную от скрещивания пяти сортов мягкой пшеницы (Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10, Целинная 20 и Новосибирская 67) с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii* var. *viticulosum* (14). Полевые испытания линий и их родительских форм проводили в 2015 году в условиях Западно-Сибирского (Новосибирская обл.) и Восточноевропейского (г. Минск, Республика Беларусь) агроклиматических регионов.

Полевой опыт закладывали в 2 повторностях на делянках шириной 1 м, по 40-60 зерен в ряду и с расстоянием между рядами 20 см, распределенных по участку согласно систематическому методу. Оценку продуктивной кустистости, высоты растения, длины колоса, числа колосков в колосе, числа зерен с колоса, массы зерен с колоса и массы 1000 зерен проводили по методическим рекомендациям ВИР им. Н.И. Вавилова (20-25 случайным образом выбранных растений каждой линии) (17).

Полученные данные обрабатывали в программных пакетах STATISTICA 10.0 («StatSoft, Inc.», США) и Microsoft Excel. В работе использовали методы описательной статистики (рассчитывали среднее арифметическое *M* и стандартную ошибку среднего ±SEM) и непараметрического корреляционного анализа (коэффициент корреляции Спирмена *r*). По разности между средним значением признака интрогрессивной линии и средним значением признака каждой из родительских форм в двух испытаниях строили лепестковые диаграммы. Методом главных компонент (PCA) оценивали общность каждой из переменных и ее вклад в главные компоненты изменчивости.

Результаты. Климат Западной Сибири континентальный, с продолжительной зимой и коротким жарким летом. Климат Беларуси умеренно континентальный с частыми атлантическими циклонами, мягкой и влажной зимой, теплым летом. Сравнительный анализ метеоусловий 2015 года (http://rp5.by) показал, что в Западно-Сибирском регионе скорость накопления суммы активных температур (САТ) на 11-15 % превышала значения, отмеченные для Восточноевропейского экспериментального участка. В Новосибирском регионе САТ за период май—июль превысила необходимые для созревания яровой пшеницы 1600 °С (18), что способствовало ускорению ростовых и репродуктивных процессов, сокращению вегетационного периода культуры. На протяжении всего периода роста и развития пшеницы наблюдалось недостаточное количество осадков (в условиях Республики Беларусь дефицит осадков был выражен сильнее).

Построенные лепестковые диаграммы отражают разность между средним значением признака интрогрессивной линии и средним значением признака каждой из родительских форм в двух испытаниях и позволяют сравнить продуктивность изучаемых образцов пшеницы в условиях Западно-Сибирского и Восточноевропейского регионов. Растения вида *T. timopheevii* характеризовались максимальным значением продуктивной кустистости (в среднем 2,7±0,1 стебля в Новосибирске, 4,7±0,2 стебля в Минске) и превосходили по этому признаку как привлеченные в скрещивания сорта *T. aestivum*, так и полученные на их основе интрогрессивные линии (рис. 1). В условиях Западно-Сибирского региона линии, созданные на основе сортов Саратовская 29 и Новосибирская 67, уступали по продуктивной кустистости родительскому сорту *T. aestivum*. Независимо от условий выращивания, достоверные трансгрессии признака (по отношению к сорту) были показаны в комбинациях на основе сортов Скала и Целинная 20.

Существенные различия были установлены по высоте растений, выращенных в разных агроклиматических зонах. Как гибридные формы, так и исходные сорта в условиях континентального климата Сибири формировали более высокую соломину. При этом в Западно-Сибирском регионе 75 и 57 % интрогрессивных линий уступали по высоте исходному сорту и *T. timopheevii*. По результатам, полученным в условиях белорусского эксперимента, только 48 % интрогрессивных линий оказались ниже обеих родительских форм.

Растения *T. timopheevii* формировали короткий колос (соответствен-

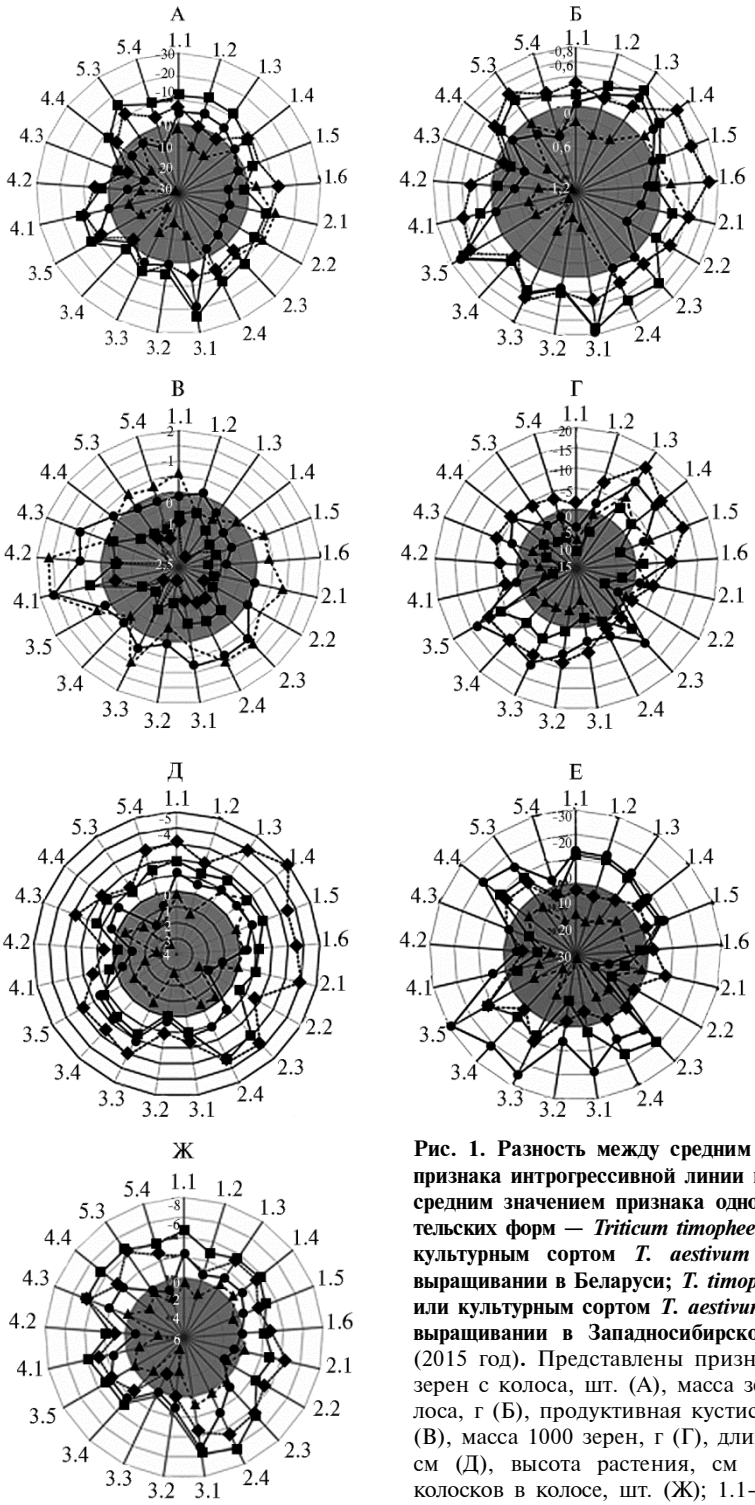

Рис. 1. Разность между средним значением признака интрогрессивной линии пшеницы и средним значением признака одной из родительских форм — *Triticum timopheevii* ··◆·· или культурным сортом *T. aestivum* -▲- при выращивании в Беларуси; *T. timopheevii* —■— или культурным сортом *T. aestivum* —●— при выращивании в Западносибирском регионе (2015 год)**.** Представлены признаки число зерен с колоса, шт. (А), масса зерен с колоса, г (Б), продуктивная кустистость, шт. (В), масса 1000 зерен, г (Г), длина колоса, см (Д), высота растения, см (Е), число колосков в колосе, шт. (Ж); 1.1-1.6 — линии, созданные на основе гибрида Саратовская 29 × *T. timopheevii*; 2.1-2.4 — Скала × *T. timopheevii*; 3.1-3.5 — Иртышанка 10 × *T. timopheevii*; 4.1-4.4 — Целинная 20 × *T. timopheevii*; 5.3-5.4 — Новосибирская 67 × *T. timopheevii.* Темный сектор диаграммы — интрогрессивная линия уступает родительской форме по среднему значению анализируемого признака, светлый сектор — интрогрессивная линия превосходит родительскую форму по среднему значению анализируемого признака.

но 5,3±0,1 и 5,6±0,1 см в условиях Беларуси и России) с небольшим количеством колосков (10,8±0,7 шт.) вне зависимости от условий выращивания. Его параметрам уступал колос у линий Иртышанка 10 × *T. timopheevii* (см. рис. 1, Ж, 3.3) и Целинная 20 × *T. timopheevii* (см. рис. 1, Ж, 4.2). В условиях Беларуси увеличение длины колоса по сравнению с сортом отмечали у четырех линий, созданных на основе сорта Саратовская 29 (среднее значение длины колоса у Саратовской 29 — 8,6±0,3 см, у гибридов оно могло достигать 10,3±0,1 см). В Западно-Сибирском регионе более половины линий, полученных на основе сортов Скала и Целинная 20, и все линии комбинаций Саратовская 29 × *T. timopheevi* и Иртышанка 10 × *T. timopheevi* достоверно превосходили исходный сорт пшеницы по длине колоса. В Восточноевропейском регионе более 60 % гибридных линий уступали родительскому сорту по числу колосков в колосе. Трансгрессию признака отмечали для шести линий (в комбинациях с сортами Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10 и Целинная 20). Интрогрессия генетического материала *T. timopheevii* в сорт Новосибирская 67 привела к достоверному снижению длины колоса у гибридов независимо от условий выращивания, при этом число колосков в колосе практически не уменьшалось по сравнению с таковым у культурного сорта.

В целом по двум экологическим испытаниям среднее число зерен с колоса и масса зерен с колоса (см. рис. 1, А, Б) варьировали от 11,6±0,8 шт. и 0,4±0,04 г у линии 4.3 (комбинация Целинная 20 × *T. timopheevii*) до 32,03±2,9 шт. и 1,13±0,09 г у линии 3.1 (Иртышанка 10 × *T. timopheevii*). В условиях Западно-Сибирского региона растения *T. timopheevii* в среднем формировали 15,6±0,5 зерен с колоса с массой 0,61±0,03 г. При выращивании в Беларуси семенная продуктивность колоса *T. timopheevii* достигала 19,4±0,9 шт., но средняя масса зерна снижалась до 0,59±0,04 г. То есть часть интрогрессивных линий уступали дикорастущему предку по числу зерен (10 и 20 % образцов соответственно в условиях Западно-Сибирского региона и Беларуси) и массе зерна с колоса (20 и 15 % образцов). В Восточноевропейском регионе семенную продуктивность культурного сорта превосходили только четыре линии, созданные на основе сорта Скала, и две линии на основе сорта Саратовская 29. В Западно-Сибирском регионе трансгрессия по числу зерен и массе зерен с колоса наблюдалась для комбинаций сортов Иртышанка 10, Саратовская 29 и Целинная 20.

Условия выращивания повлияли на массу 1000 зерен у вида *T. timopheevii*. Если в Западно-Сибирском регионе этот показатель достигал 37,9±0,8 г, превышая значение у всех родительских сортов и уступая таковому только у восьми интрогрессивных линий (три линии комбинации Саратовская 29 × *T. timopheevii*; четыре — Иртышанка 10 × *T. timopheevii*; одна линия Скала × *T. timopheevii*), то в Беларуси масса 1000 зерен у *T. timopheevii* составляла только 30,4±1,3 г, что ниже, чем у большинства выращенных в тех же условиях сортов и интрогрессивных линий. По массе 1000 зерен 76,2 % интрогрессивных линий пшеницы в Западно-Сибирском регионе и 9,5 % линий в условиях Беларуси превосходили культурные сорта. Не исключено, что это обусловлено разницей в размере семян, которые формируют родительские формы при изменении условий выращивания.

Для пяти гибридных комбинаций показаны достоверные корреляции средних значений четырех признаков в двух регионах выращивания (рис. 2). По сравнению с Западно-Сибирским регионом, в условиях Беларуси наблюдалось увеличение продуктивной кустистости на 87,0 %, числа колосков в колосе — на 17,0 %, длины колоса — на 15,0 %, числа зерен с

колоса — на 2,6 %. Низкорослые в условиях Беларуси линии на основе сорта Саратовская 29 в Западно-Сибирском регионе характеризовались максимальной высотой стебля. По сравнению с белорусским опытом, при выращивании в Западно-Сибирском регионе у линий, созданных с участием сортов Скала и Иртышанка 10, наблюдался прирост массы зерна с колоса и массы 1000 зерен. Однако в условиях Новосибирска снижалась семенная продуктивность линий, созданных на основе сортов Саратовская 29, Целинная 20 и Новосибирская 67.

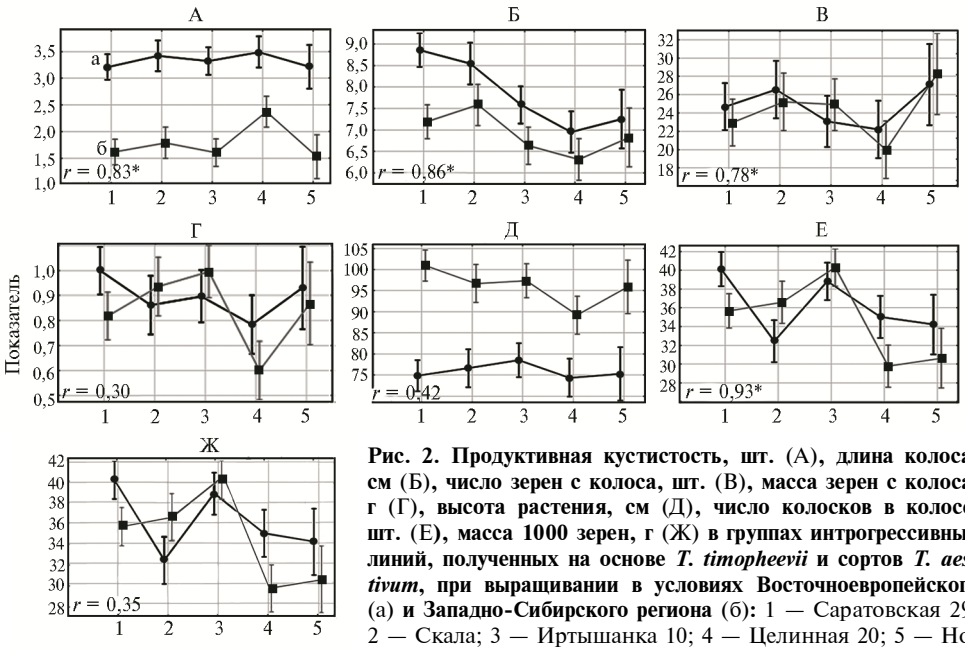

Рис. 2. Продуктивная кустистость, шт. (А)**, длина колоса, см** (Б)**, число зерен с колоса, шт.** (В)**, масса зерен с колоса, г** (Г)**, высота растения, см** (Д)**, число колосков в колосе, шт.** (Е)**, масса 1000 зерен, г** (Ж) **в группах интрогрессивных линий, полученных на основе *T. timopheevii* и сортов *T. aestivum*, при выращивании в условиях Восточноевропейского** (а) **и Западно-Сибирского региона** (б)**:** 1 — Саратовская 29; 2 — Скала; 3 — Иртышанка 10; 4 — Целинная 20; 5 — Новосибирская 67 (2015 год). На рисунке представлены средние арифметические значения с доверительными интервалами (95 %); *r* — коэффициент корреляции Спирмена между средними значениями признаков интрогрессивных линий пшеницы, выращенных в условиях Западно-Сибирского региона и Беларуси; звездочкой отмечены коэффициенты корреляции, статистически значимые при $p < 0,05$.

Метод главных компонент позволяет оценить общность каждой из переменных и ее вклад в главные компоненты изменчивости. Мы использовали PCA для классификации интрогрессивных линий и родительских форм по комплексу фенотипических признаков и сравнительного анализа продуктивности при выращивании в двух агроклиматических регионах (рис. 3). Метод позволил сократить число переменных, описывающих продуктивность пшеницы, до трех главных компонент (собственные значения выше единицы). Два первых фактора PCA совместно обеспечивали 66,2 % дисперсии, третий фактор объяснял дополнительные 15,5 %. Для интерпретации полученного решения была выбрана двухфакторная модель PCA, воспроизводящая для шести признаков продуктивности 0,60-0,89 общности (доли дисперсии при заданном числе факторов). Исходя из факторных нагрузок, первый главный компонент объяснял изменчивость признаков главного колоса (длина, количество колосков, количество и масса зерен с колоса). Со вторым выделенным компонентом коррелировали продуктивная кустистость и высота растения, что позволило интерпретировать этот фактор как габитус растения. Добавление в анализ третьего главного компонента существенно повышало общность решения только для массы 1000 зерен (для двух главных компонент общность признака составляла 0,28, для трех главных компонент — 0,85) и не влияло на диа-

грамму классификации образцов.

Оценка методом РСА продуктивности образцов интрогрессивных линий и их родительских форм, выращенных в Западной Сибири и Восточной Европе, указывала на значимое влияние условий выращивания. Результаты наблюдений, соответствующие Новосибирскому региону и Беларуси, образовали два облака дисперсии с центрами тяжести во второй и четвертой четвертях графика. Региональные варианты опыта можно было разделить диагональной линией через третью и первую четверти графика (см. рис. 3). Вдоль этой линии наблюдался рост значений продуктивной кустистости, высоты растения, размера и урожая главного колоса. Проекции индивидуальных интрогрессивных линий на плоскость РСА были объединены в планарные кластеры, соответствующие одной комбинации скрещивания, испытанной в каждом из регионов выращивания. Положение кластеров соотносили с проекциями региональных вариантов испытания родительских форм (*T. timopheevii*, Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10, Новосибирская 67, Целинная 20).

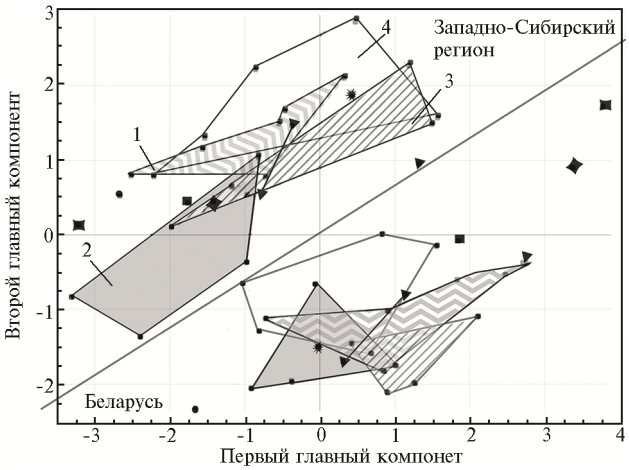

Рис. 3. Проекция наблюдений интрогрессивных линий мягкой пшеницы Саратовская 29 × *T. timopheevii* (1)**, Целинная 20 × *T. timopheevii*** (2)**, Скала × *T. timopheevii*** (3)**, Иртышанка 10 × *T. timopheevii*** (4)**, Новосибирская 67 × *T. timopheevii*** (▼▼) **и родительских форм *T. timopheevii*** (●)**, Саратовская 29** (■)**, Целинная 20** (✦)**, Новосибирская 67** (▲)**, Скала** (✷)**, Иртышанка 10** (■) **на пространство двух первых компонент РСА** (2015 год)**.** Первый главный компонент: собственное значение 2,8, объясняемая дисперсия 39,8 %; второй главный компонент: собственное значение 1,9, объясняемая дисперсия 26,4 %.

Общая площадь перекрывания кластеров и привязка области перекрывания к анализируемым образцам для условий Западной Сибири и Беларуси различались. В белорусском эксперименте отмечали большую компактность кластеров, более широкий диапазон разброса и удаленность родительских форм от анализируемых гибридных комбинаций. В условиях Западно-Сибирского региона к области изменчивости группы интрогрессивной линий на основе сортов Целинная 20 и Скала были близки проекции родительских сортов пшеницы. В Западно-Сибирском эксперименте проекция *T. timopheevii* попадала в диапазон изменчивости гибридной комбинации на основе сорта Саратовская 29. Относительно групп линий, созданных с участием сортов Целинная 20, Иртышанка 10, Новосибирская 67 и Скала, родитель *T. timopheevii* демонстрировал более низкие значения длины колоса, числа колосков в колосе, семенной продуктивности колоса. Выращенный в условиях Беларуси вид *T. timopheevii* характеризовался низким значением двух главных компонент (координат), относительно вовлеченных в скрещивания сортов, что помещало кластеры интрогрессивных линий одной комбинации скрещивания на вектор, соединяющий проекции родительских форм (см. рис. 3).

Факторный анализ и его варианты (метод главных компонент, биплот анализ и др.) удобны для оценки компонентов системы сорт—год—

условия выращивания, поскольку позволяют одновременно оценить дисперсию и взаимосвязь большого числа признаков, а также сократить число экспериментальных параметров до нескольких факторов, объясняющих наблюдаемую вариацию признаков (19, 20). Так, Ю.Ф. Осипов с соавт. (21) на основе факторного анализа 44 показателей агрофитоценоза озимой пшеницы выделили пять автокомпенсаторных систем, что позволило определить влияние фотосинтетической деятельности, минерального питании и густоты посева на продуктивность пшеницы. В другой работе с использованием би-плот анализа проведена диверсификация сортов яровой мягкой пшеницы по специфике отклика генотип—среда и выделены наиболее продуктивные и устойчивые сорта для четырех участков государственного сортоиспытания в Самарской области (22). Эти подходы демонстрируют широкий диапазон возможностей факторного анализа при сортоиспытаниях в конкретных почвенно-климатических условиях.

В настоящее время в дополнение к биоинформатическим методам анализа стало возможным использовать молекулярно-генетические, позволяющие проводить диссекцию хозяйственно важных признаков и выявлять минорные локусы (quantitative trait loci, QTLs) с различными эффектами. В результате комплексного подхода удается идентифицировать генотипы, содержащие в геноме сочетания QTLs, которые вносят положительный вклад в фенотипическое проявление ряда признаков при различных условиях внешней среды (23-25).

Выделение главных факторов, определяющих формирование урожая пшеницы в различных эколого-географических условиях, позволяет создавать сорта с высокой экологической пластичностью, что убедительно продемонстрировано для разных видов сельскохозяйственных культур, включая пшеницу (26, 27). В нашем эксперименте метод главных компонент, использованный при анализе семи признаков продуктивности, позволил дифференцировать интрогрессивные линии и родительские формы пшеницы, выращенные в условиях Республики Беларусь и в Западно-Сибирском регионе, выделить два признака, описывающие продуктивность главного колоса и габитус растений, а также выявить группы интрогрессивных линий, существенно изменяющие продуктивность в зависимости от условий выращивания (гибриды на основе сортов Иртышанка 10 и Саратовская 29). Отметим, что для родительских форм и гибридов, у которых элементы продуктивности в меньшей степени зависят от неконтролируемых факторов (что наблюдали, например, у родительских растений *T. timopheevii*), сборы зерна следует повышать за счет изменения элементов технологии при возделывании культуры.

Результаты, полученные в нашей работе, свидетельствуют о преобладающем влиянии эколого-географических условий на проявление хозяйственно важных признаков. При этом наиболее значительные различия отмечены для продуктивной кустистости, высоты растений и длины колоса. Ранее с помощью факторного анализа данных по оценке линий в условиях Новосибирской области было установлено, что вклад генотипа в фенотипические различия между линиями и исходными сортами незначителен (28). Выявленные колебания по признакам между группами линий, созданных на основе разных сортов мягкой пшеницы, могут быть связаны с неодинаковой реакцией сорта-основателя на погодные условия, что показано другими исследователями как для коммерческих сортов, так и для интрогрессивных линий (29-31).

Таким образом, интрогрессия генома *Triticum timopheevii* в сорта *T. aestivum* приводит к заметной диверсификации интрогрессивных линий по комплексу признаков продуктивности. Степень выраженности наблюдаемой диверсификации зависит от условий вегетации образцов. В Западно-Сибирском регионе гибридные линии пшеницы, как правило, превосходят родительские формы по продуктивности колоса и уступают им по высоте растения. В Восточноевропейском регионе сорта, вовлеченные в скрещивания, уступают созданным на их основе интрогрессивным линиям только по продуктивной кустистости. Исключение составляет сорт Скала, который в условиях Республики Беларусь характеризуется как среднерослый с высокими значениями длины колоса и числа колосков в колосе, но низкими значениями числа и массы зерна с колоса. По результатам исследования интрогрессивные линии, созданные с участием сортов Саратовская 29, Скала и Иртышанка 10, выделяются более высокой адаптивностью к стрессовым условиям внешней среды и могут быть рекомендованы как источники генов резистентности, не вызывающие снижения продуктивности сортов-реципиентов.

Авторы благодарят Е.Б. Будашкину (ФИЦ ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск) за предоставленные линии Triticum aestivum/T. timopheevii.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жученко А.А. *Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика)*. М., 2004.
2. Вавилов Н.И. *Избранные труды*. М., 1996.
3. Sadras V.O., Reynolds M.P., de la Vega A.J., Petrie P.R., Robinson R. Phenotypic plasticity of yield and phenology in wheat, sunflower and grapevine. *Field Crop. Res.*, 2009, 110(3): 242-250 (doi: 10.1016/j.fcr.2008.09.004).
4. Краснова Ю.С., Шаманин В.П., Петуховский С.Л., Кирилюк Л.М. Экологическая пластичность сортов мягкой яровой пшеницы в условиях южной лесостепи Западной Сибири. *Современные проблемы науки и образования*, 2014, 6. Режим доступа: http://www.science-education.ru/120-16182. Без даты.
5. Амелин А.В., Азарева Е.Ф. Роль сорта в формировании урожая. *Земледелие*, 2002, 1: 20.
6. Мамеев В.В., Никифоров В.М. Оценка урожайности, адаптивности, экологической стабильности и пластичности сортов озимой пшеницы в условиях Брянской области. *Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии*, 2015, 7: 125-129.
7. Sadras V.O., Rebetzke J.G. Plasticity of wheat grain yield is associated with plasticity of ear number. *Crop Pasture Sci.*, 2013, 64(30): 234-243 (doi: 10.1071/CP13117).
8. Коваленко Е.В., Жемчужина А.И., Киселева М.И., Коломиец Т.М., Щербик А.А. Стратегия селекции пшеницы на устойчивость к ржавчинным заболеваниям. *Защита и карантин растений*, 2012, 9: 19-22.
9. Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Белов В.Н., Жемчужина А.И., Коваленко Е.Д., Упелниек В.П., Карлов Г.И. Исследование промежуточных пшенично-пырейных гибридов на устойчивость к листовой ржавчине. *Сельскохозяйственная биология*, 2013, 1: 68-73 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.1.68rus).
10. Сагендыкова А.Т., Плотникова Л.Я., Кузьмина С.П. Оценка экологической пластичности и устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генами *Agropyrone longatum*. *Аграрная Россия*, 2016, 9: 5-13.
11. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. *12th Int. Wheat Genetics Symposium, 2013 Yokohama, Japan*. Режим доступа: http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp. Без даты.
12. McIntosh R.A. *Wheat rusts: an atlas of resistance genes*. CSIRO Publishing, Sydney, 1995.
13. Zhang W., Lukaszewskii A.J., Soria M.A., Goyal S., Dubcovsky J. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (*Lr19*) and yellow pigment (Y) genes from *Lophopyrum ponticum*. *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 111(3): 573-582 (doi: 10.1007/s00122-005-2048-y).
14. Leonova I.N., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Röder M.S., Börner A., Salina E.A. *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes.

Czech J. Genet. Plant Breed., 2011, 47: S49-S55 (doi: 10.17221/3254-CJGPB).
15. Leonova I.N., Kalinina N.P., Budashkina E.B., Röder M.S. Genetic analysis and localization of loci controlling leaf rust resistance of *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines. *Russ. J. Genet.*, 2008, 44(12): 1431 (doi: 10.1134/S1022795408120077).
16. Timonova E.M., Leonova I.N., Röder M.S., Salina E.A. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome. *Mol. Breeding*, 2013, 31(1): 123-136 (doi: 10.1007/S11032-012-9776-x).
17. Мережко А.Ф. *Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале.* СПб, 1999.
18. Карпук В.В., Сидорова С.Г. *Растениеводство.* Минск, 2011.
19. Sarembaud J., Pinto R., Rutledge D.N., Feinberg M. Application of the ANOV-PCA method to stability studies of reference materials. *Anal. Chim Acta*, 2007, 604(2): 147-154 (doi: 10.1016/j.aca.2007.09.046).
20. Pržulj N., Mirosavljević M., Čanak P., Zorić M., Boćanski J. Evaluation of spring barley performance by biplot analysis. *Cereal Res. Commun.*, 2015, 43(4): 692-703 (doi: 10.1556/0806.43.2015.018).
21. Осипов Ю.Ф., Иваницкий Я.В. Оценка роли агроэкологических условий в формировании зерновой продуктивности агрофитоценоза озимой пшеницы с помощью факторного анализа. *Научный журнал КубГАУ*, 2011, 68(4). Режим доступа: http://www.ej.kubagro.ru/2011/04/pdf/15.pdf. Без даты.
22. Сюков В.В., Гулаева Н.И. Диверсифицированная система сортов яровой мягкой пшеницы для создания высокопродуктивных агроэкосистем различного уровня интенсификации. *Достижения науки и техники АПК,* 2015, 29(8): 55-57.
23. Zhang D., Zhou Y., Zhao X., Lv L., Zhang C., Li J., Sun G., Li S., Song C. Development and utilization of introgression lines using synthetic octaploid wheat (*Aegilops tauschii* × Hexaploid Wheat) as donor. *Front. Plant Sci.*, 2018, 9: 1113 (doi: 10.3389/fpls.2018.01113).
24. Wang X., Pang Y., Zhang J., Zhang Q., Tao Y., Feng B., Zheng T., Xu J., Li Z. Genetic background effects on QTL and QTL × environmental interaction for yield and its component traits as revealed by reciprocal introgression lines in rice. *The Crop Journal*, 2014, 2(6): 345-357 (doi: 10.1016/j.cj.2014.06.004).
25. Quarrie S.A., Quarrie S.P., Radosevic R., Rancic D., Kaminska A., Barnes J.D., Leverington M., Ceoloni C., Dodig D. Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes. *J. Exp. Bot.*, 2006, 57(11): 2627-2637 (doi: 10.1093/jxb/erl026).
26. Peltonen-Sainio P., Jauhiainen L., Sadras V.O. Phenotipic plasticity of yield and agronomic traits in cereals and rapeseed at high latitudes. *Field Crop Research*, 2011, 124(2): 261-269 (doi: 10.1016/j.fcr.2011.06.016).
27. Nikotra A.B., Atkin O.K., Bonser S.P., Davidson A.M., Finnegan E.J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M.D., Richards C.L., Valladares F., van Kleunen M. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.*, 2010, 15(12): 685-692 (doi: 10.1016/j.tplants.2010.09.008).
28. 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).
29. Balakrishnan D., Subrahmanyam D., Badri J., Raju A.K., Rao Y.V., Beerelli K., Mesapogu S., Surapaneni M., Ponnuswamy R., Padmavathi G., Babu V.R., Neelamraju S. Genotype × environment interactions of yield traits in backcross introgression lines derived from *Oryza sativa* cv. Swarna/*Oryza nivara. Front. Plant Sci.*, 2016, 7: 1530 (doi: 10.3389/fpls.2016.01530).
30. Hanamaratti N.G., Salimath P.M., Vijayakumar C.H.M., Ravikumar R.L., Kajjidoni S.T. Genotype × environment interaction of near isogenic introgression lines (NIILs) under drought stress and non-stress environments in upland rice (*Oryza sativa* L.). *Indian Society of Genetics & Plant Breeding*, 2010, 70(3): 222-228.
31. Jafarzadeh J., Bonnett D., Jannink J.-L., Akdemir D., Dreisigacker S., Sorrells M.E. Breeding value of primary synthetic wheat genotypes for grain yield. *PLoS ONE*, 2016, 11(9): e0162860 (doi: 10.1371/journal.pone.0162860).

[1]ГНУ Институт генетики и цитологии НАН Беларуси,
220072 Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, 27,
e-mail: svettera@yandex.ru ✉, O.Orlovskata@igc.by, L.Khotyleva@igc.by;
[2]ФГБУН ФИЦ Институт цитологии и генетики СО РАН,
630090 Россия, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10,

Поступила в редакцию 17 июля 2018 года

e-mail: leonova@bionet.nsc.ru

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [*Agricultural Biology*], 2018, V. 53, № 5, pp. 916-926

MANIFESTATION OF PRODUCTIVITY TRAITS IN *Triticum aestivum/T. timopheevii* INTROGRESSION LINES IN DIFFERENT ENVIRONMENTAL CONDITIONS

S.I. Vakula[1], O.A. Orlovskaya[1], L.V. Khotyleva[1], I.N. Leonova[2]

[1]*Institute of Genetic and Cytology of National Academy of Science of Belarus,* 27, ul. Akademicheskaya, Minsk, 220072 Republic of Belarus, e-mail svettera@yandex.ru (✉ corresponding author), O.Orlovskata@igc.by, L.Khotyleva@igc.by;
[2]*Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics SB RAS,* Federal Agency for Scientific Organizations, 10, prosp. Akademika Lavrent'eva, Novosibirsk, 630090 Russia, e-mail leonova@bionet.nsc.ru
ORCID:
Vakula S.I. orcid.org/0000-0002-2242-7107
Khotyleva L.V. orcid.org/0000-0003-0295-5022
Orlovskaya O.A. orcid.org/0000-0002-1187-1317
Leonova I.N. orcid.org/0000-0002-6516-0545
The authors declare no conflict of interests
Acknowledgements:
The authors thank for *Triticum aestivum/T. timopheevii* lines by courtesy of E.B. Budashkina (FRC ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
Supported financially by Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant № B18R-028), Russian Foundation for Basic Research (grant № 18-516-00001), and FRC ICG SB RAS budget project № 0324-2018-0018
Received July 17, 2018
doi:10.15389/agrobiology.2018.5.916eng

Abstract

Common wheat lines containing introgression of alien genetic material are an important source and donors of pathogen resistance genes. However, for the effective involvement of lines in breeding, information is needed on their ecological plasticity and productivity in different environments. This paper is the first report on estimates of adaptive responses, stability and breeding value of common wheat lines with alien substitutions and translocations in geographically distant regions. The aim of our investigation was comparative analysis of manifestation of agronomic important traits of common wheat introgression lines containing alien genetic material, when grown in different eco-geographical zones, the Western Siberia (the Russian Federation) and Eastern Europe (the Republic of Belarus). Twenty one fungal disease-resistant *T. aestivum/T. timopheevii* introgression lines (BC_1F_{22-24}, $2n$ = 42) from crossing of five common wheat varieties (Saratovskaya 29, Skala, Irtyshanka 10, Tcelinnaya 20 and Novosibirskaya 67) with tetraploid wheat *T. timopheevii* var. *viticulosum* were tested. Field evaluation of the lines and parental wheat cultivars was carried out in 2015 in the conditions of the West Siberian (Novosibirsk Region) and Eastern European (Minsk, Republic of Belarus) agro-climatic zones. The field experiment was arranged in two replicates on 1 m plots, 40-60 grains per row and 20 cm distance between rows, according to the systematic method. The evaluation of the tiller number, plant height, ear length, spikelet number, ear grain number, ear grain weight and 1000-grain weight were carried out according to the methodological recommendations of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) (for 20-25 randomly selected plants of each line). Our results show conserved ranks of tiller number, ear length, number of spikelets per ear, and ear grain number in five groups of introgression hybrids in two agro-ecological regions, as influenced by growing conditions, while hierarchical structures for plant height, ear grain weight and 1000-grain weight dissociate due to effect of the genotype × environment interaction. In the West Siberian region, hybrid wheat lines, as a rule, overcome parental forms on productivity traits and are below them in height. In the Eastern European region, soft wheat varieties involved in crossings are inferior to the introgression lines created on their basis only on tiller number. The exception was cultivar Scala, which in the conditions of the Republic of Belarus was characterized as medium-sized with high spike-lengths and the number of spikelets per ear, but with low values of the ear grain number and ear grain weight. Approximation of the productivity of introgression lines and their parents by PCA also indicates a significant influence of environmental conditions. Observations corresponding to the Western Siberian region and Belarus constitute two relatively distant dispersion clouds, differing in the degree of overlapping of the areas corresponding to different cross combinations and their positions relative to the parental forms in the PCA space. According to the results of the research, introgression lines created on the base of varieties Saratovskaya 29, Skala and Irtyshanka 10 are recommended as sources of resistance genes without reducing productivity of recipient varieties.

Keywords: *Triticum aestivum,* common wheat, tetraploid wheat *T. timopheevii,* introgression lines, productivity, eco-genetic experiment.