

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Научная статья
УДК 633.111.1:57.085.23:631.524.85
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-144-153



Фенотипическая стабильность регенерантных линий яровой мягкой пшеницы

В. Ю. Ступко, А. В. Сидоров

Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Валентина Юрьевна Ступко, stupko@list.ru

Актуальность. В создании сортов с высоким адаптивным потенциалом соматоклональная изменчивость может стать основой для появления линий с отличающимся от донорных генотипов уровнем фенотипической стабильности. Цель исследования – определение применимости культур дедифференцированных клеток для получения форм с различным уровнем адаптивности.

Материалы и методы. Объектами исследования служили 10 регенерантных линий пшеницы, полученных на базе каллусной культуры, и генотипы, чьи незрелые зародыши послужили основой для ее формирования (доноры). Опыты проводили на делянках 1 м².

Результаты. Анализ данных по массе 1000 зерен и урожайности показал большую стабильность регенерантных линий от сорта 'Новосибирская 15', как агрономическую ($s^2_d P_{i, \text{масса1000}} P_{i, \text{урожайность}}$), так и биологическую (σ^2_{CAC}), по сравнению с донорным сортом. По данным GGE-biplot-анализа они отнесены к одной экологической нише и характеризуются близким к единице коэффициентом b_i . Находящиеся в противоположных нишах сорт 'Таёжная' и высокопродуктивная регенерантная линия РС(Таёжная)3.6 занимали первые места в рейтинге по s^2_d и σ^2_{CAC} и отнесены к генотипам, хорошо переносящим неблагоприятные условия возделывания ($b_i < 0,7$). Регенерантные линии от высокоурожайной линии К-142-4 продемонстрировали большую вариабельность значений параметров стабильности, но в среднем были более требовательны к условиям культивирования, чем генотип сравнения – сорт 'Минуса'. Регенерантная линия от этого сорта имела меньшую стабильность массы зерна.

Заключение. Культура дедифференцированных клеток служит источником образцов, значительно отличающихся по фенотипической стабильности как от своих донорных, так и от полученных в этой же клеточной культуре генотипов.

Ключевые слова: взаимодействие «генотип × среда», соматоклональная изменчивость, GGE, повышение адаптивности, селекция *in vitro*

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания согласно тематическому плану по проекту № 121052500127-8 (FWES-2021-0037) «Комплексный подход к отбору новых генотипов растений с высокими хозяйственно ценными признаками продуктивности и устойчивости к био- и абиострессорам с использованием физиологических, биотехнологических, генетических и иммунологических способов в сочетании с традиционными селекционными подходами».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Ступко В.Ю., Сидоров А.В. Фенотипическая стабильность регенерантных линий яровой мягкой пшеницы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(1):144-153. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-144-153

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-144-153

Phenotypic stability of spring bread wheat regenerant lines

Valentina Yu. Stupko, Aleksandr V. Sidorov

*Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture, Krasnoyarsk, Russia***Corresponding author:** Valentina Yu. Stupko, stupko@list.ru

Background. Selection of somaclonal variation under callus culture (CC) conditions is one of the methods of undirected genome change induction which has become actively used in the development of cultivars with high adaptive potential. The aim of the present study was the estimation of the applicability of dedifferentiated cell culture to obtain cultivars with different levels of phenotypic stability.

Materials and methods. Ten wheat regenerant lines (RLs), obtained under selective (NaCl, low pH, drought) and nonselective conditions on the basis of CC were assessed along with their donor genotypes or the ones considered equivalent to them (in the case where the breeding variety was a donor) under field conditions on plots of 1 m². 1000 grain weight data were used for the evaluation of the agronomic (b_p , s^2_{di}) and biological (σ^2_{CAC}) stability. The yield-based superiority measure (P_i) was also calculated.

Results. RLs from cv. 'Novosibirskaya 15' were more stable than their donor genotype from the biological viewpoint as well as from the agronomic one. The GGE-biplot analysis shows that they belong to the same "environment" (sector) with the vertex genotype 'Novosibirskaya 15' with b_i being close to 1. Cv. 'Tayozhnaya' and its high-yielding salt tolerant RL RS(Tayozhnaya)3.6 were located in the opposite sectors and appeared to be highly stable genotypes. They are considered to be better adapted to low-yielding locations ($b_i < 0,7$) along with the RZ(K-79-2)7.16 RL, selected for drought tolerance. The RLs from the high-yielding K-142-4 line showed a wide range of values of the stability parameters. They were better adapted to high-yielding locations than their reference genotype, cv. 'Minusa'. Thus, its RL had a low stability of 1000 grain weight.

Conclusion. Consequently, cell selection is a valuable source of breeding material that differs significantly in phenotypic stability both from the donor genotype and from other RLs, developed under CC of the same donor plant.

Keywords: genotype × environment interaction, somaclonal variability, GGE, adaptability increase, *in vitro* selection

Acknowledgments: the work was done within the framework of the state task according to the thematic plan under Project No. 121052500127-8 (FWES-2021-0037) "An integrated approach to the selection of new plant genotypes with high economically valuable productivity traits and resistance to biotic and abiotic stressors using physiological, biotechnological, genetic and immunological methods in combination with traditional breeding approaches".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Stupko V.Yu., Sidorov A.V. Phenotypic stability of spring bread wheat regenerant lines. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):144-153. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-144-153

Введение

Характер генотип-средового взаимодействия (ГСВ) вносит значительный вклад в план селекционной работы. Целью в конечном итоге является не только создание и отбор генотипов, но поиск экологической ниши для созданного образца (Kilchevsky, 2005), где он в идеале сможет обеспечить высокую стабильную урожайность (Eberhart, Russel, 1966). Так же верно и утверждение о целесообразности создания, например, для Сибирского региона с его разнообразием почвенно-климатических зон узкоспециализированных сортов под имеющуюся «нишу» (Popolzukhina et al., 2020).

Создание новых адаптивных сортов возможно как с использованием гибридизации с привлечением диких сородичей (Krupin et al., 2019; Terletskaia et al., 2021) или коллекций (Khakimova et al., 2020), так и путем изменения генома, индуцированного мутагенами (Bome et al., 2017) или условиями каллусной культуры, где частота соматональных вариаций, по некоторым данным, в три раза выше частоты спонтанных мутаций (Yegorova, Stavtzeva, 2013).

Регенерантные линии, полученные в условиях каллусной культуры, характеризуются большой вариабельностью признаков (Stupko et al., 2014; Nikitina et al., 2015).

(Pour-Aboughadareh et al., 2022), применимость которых для характеристики ГСВ зависит от этапа и направления селекции, а взаимозаменяемость служит основанием для научных дебатов (Yan et al., 2007; Gauch et al., 2008; Gubator, Delibaltov, 2021). При этом выделяют два вида стабильности: биологическую, когда реакция на изменение среды у генотипа минимальна, и агрономическую – формирование от года к году стабильного урожая.

Проведена оценка стабильности регенерантных линий яровой мягкой пшеницы и их донорных генотипов с целью определения применимости дедифференцированных клеток растений как инструмента получения форм с различным уровнем адаптивности.

Материалы и методы

Объектами исследования служили 10 регенерантных линий яровой мягкой пшеницы, полученных методом отбора соматональных вариантов в условиях каллусной культуры на селективных (NaCl, низкая pH среды, имитация засухи – полиэтиленгликоль 6000) и оптимальных средах (табл. 1). Методика и этапы культивирования каллусной культуры в ходе получения растений-регенерантов подробно описаны в работе Н. В. Зобовой с соавторами (Zobova et al., 2011).

Таблица 1. Происхождение и направление отбора регенерантных линий мягкой яровой пшеницы, полученных в культуре изолированных тканей

Table 1. Origin and selection direction of spring bread wheat regenerant lines obtained under isolated tissue culture

Наименование регенерантной линии / Name of the regenerant line	Направление отбора / Selection direction	Аббревиатура / Abbreviation
PK(Минуса)3.14 / RK(Минуса)3.14	pH 4,0	RK(M)3.14
PK(K-142-4)7.3 / RK(K-142-4)7.3		RK(K142)7.3
PK(Новосибирская 15)16.10 / RK(Novosibirskaya 15)16.10	pH 3,0	RK(N)16.10
PC(Новосибирская 15)12.2 / RS(Novosibirskaya 15)12.2	NaCl 0,42%	RS(N)12.2
PC(Таёжная)3.6 / RS(Таюzhная)3.6	NaCl 0,84%	RS(T)3.6
PC(K-142-4)1.10 / RS(K-142-4)1.10		RS(K142)1.10
PH(K-142-4)2.1 / RN(K-142-4)2.1	Оптимальная среда / Optimum medium	RN(K142)2.1
PH(P-6-2)4.1 / RN(R-6-2)4.1		RN(R6)4.1
PZ(K-142-4)2.28 / RZ(K-142-4)2.28	Полиэтиленгликоль (6000) 6,3% вес/объем / Polyethylene glycol (6000) 6.3% w/v	RZ(K142)2.28
PZ(K-79-2)7.16 / RZ(K-79-2)7.16		RZ(K79)7.16

Поскольку в качестве донорных генотипов чаще всего используются сорта или перспективные линии, то наблюдается асимметричность размаха наследуемых вариаций по параметрам продуктивности в сторону ухудшения (Rozhanskaya, Gorshkova, 2019). Таким образом, получение высокопродуктивных генотипов в условиях каллусной культуры представляется маловероятным. Однако возможно получение форм с близкой к донорному генотипу продуктивностью, но с большей стабильностью.

Начиная с середины прошлого века разработано множество параметрических и непараметрических подходов к оценке стабильности сельскохозяйственных культур

В исследовании задействованы также сорта донорных растений: 'Минуса', 'Новосибирская 15', 'Таёжная'. В условиях конкурсного сортоиспытания (КСИ) донорные линии K-142-4, P-6-2, K-79-2 оценивали совместно с донорными сортами 'Минуса', 'Новосибирская 15' и региональными стандартами 'Омская 32' и 'Тулунская 12'. Определяли продуктивную кустистость, сохранность растений к уборке, высоту стеблестоя, озерненность главного колоса, длину главного колоса.

Стабильность фенотипа оценивали на основе данных по признаку «масса 1000 зерен» с использованием пакета Agrostab (Cheshkova et al., 2020a). В качестве непарамет-

рического критерия оценки использовали показатель преимущества сорта P_i (Lin, Binns, 1988). Для графического анализа генотип-средовых взаимодействий (GGE-biplot) и дисперсионного анализа (ANOVA) применяли пакет metan (Olivoto, Lúcio, 2020).

Эксперименты проводили на опытных полях, расположенных в центральной части Красноярской лесостепи (ОПХ «Минино»), согласно методике ГСИ (Methods of state..., 1985). Сроки посева – 20–25 мая. Метеоусловия периода вегетации приведены в таблице 2.

верное взаимодействие факторов «условия» и «генотип» для этого показателя (табл. 3). Тест Левина подтверждает гомогенность дисперсий ($F = 1,83$, $p = 0,05$). Наибольшую силу эффекта имел параметр «условия». Вклад в изменчивость генотипа и взаимодействия «генотип × среда» соизмеримы.

Донорные селекционные линии К-79-2, К-142-4 и Р-6-2 не высевались совместно с регенерантными линиями в опытах 2012–2014 гг. Их норма реакции на условия соотнесена с таковой сортов 'Минуса' и 'Новосибирская 15'

Таблица 2. Метеоусловия периода вегетации в 2012–2014 гг. (ОПХ «Минино»)

Table 2. Meteorological conditions of the growing season in 2012–2014 (Minino Experimental Production Farm)

Месяц / Month	Среднесуточная температура, °C / Mean daily temperature, °C					
	Среднемесячная / Mean monthly			% к среднемноголетней / % of the mean for many years		
	2012	2013	2014	2012	2013	2014
Май / May	10,3	8,1	7,3	103	81	73
Июнь / June	20,2	16,0	16,5	135	107	110
Июль / July	20,1	18,2	19,7	106	96	104
Август / August	14,8	16,6	16,5	93	104	103
Сентябрь / September	11,2		8,0	140		100
Месяц / Month	Количество осадков, мм / Precipitation amount, mm					
	за месяц / total per month			% к среднемноголетнему / % of the mean for many years		
	2012	2013	2014	2012	2013	2014
Май / May	19,6	55,9	56,0	68	193	193
Июнь / June	17,7	57,8	73,0	41	134	170
Июль / July	61,4	112,3	103,0	93	170	156
Август / August	58,2	133,1	100,0	95	218	164
Сентябрь / September	27,7	31,1	18,0	81	91	53
ГТК / hydrothermal index	0,83	2,26	2,11			

В связи с малым объемом посевного материала, эксперименты в 2012–2014 гг. закладывались на делянках площадью 1 м^2 ($n = 3$). Норма посева – 500 всхожих семян/ м^2 . Образцы донорных генотипов на полях КСИ (2006–2008 гг.) высевали на делянки площадью 30 м^2 ($n = 4$). Предшественник – чистый пар.

Статистический анализ данных проводили с использованием статистического пакета R 4.0.4 в среде разработки RStudio 1.4.1103 (2009–2021 RStudio, PBC).

Нормальность распределения определяли тестом Шапиро – Уилка, гомогенность распределения параметра по критерию Левина.

Результаты

Малая площадь делянок и сильный краевой эффект, вероятно, стали причиной того, что большинство параметров структуры урожая имели характер распределения значений отличный от нормального, за исключением массы 1000 зерен ($W = 0,98$, $p = 0,15$). Показано досто-

в условиях КСИ за предшествующие введению в каллусную культуру годы (табл. 4).

Для сравнительной оценки сортов и линий в условиях КСИ выбран параметр P_i , который был предложен авторами метода (Lin, Binns, 1988) как критерий оценки стабильности, позволяющий сравнивать генотипы, исследованные в разных наборах сред, при наличии лишь частичного пересечения по составу задействованных в этих испытаниях генотипов. Поскольку результаты 2006–2008 гг. получены на делянках большей площади, то не кажется оправданным включать напрямую эти данные в анализ стабильности регенерантных линий, исследуемых на делянках малой площади в 2012–2014 гг. Однако возможно соотнести ранги генотипов. Как видно из таблиц 4 и 5, сорта 'Минуса' и 'Новосибирская 15' сохранили отличия и порядок рангов в обоих наборах сред. Соответственно и соотношение рангов линий К-79-2, К-142-4 и Р-6-2 с этими сортами, полученное по данным КСИ, должно было бы сохраниться и в условиях 2012–2014 гг. Показано, что линии К-142-4 и Р-6-2

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа данных по массе 1000 зерен регенерантных линий и их донорных генотипов яровой мягкой пшеницы**Table 3. ANOVA results for 1000 grain weight of spring bread wheat regenerant lines and their donor genotypes**

Источник изменчивости / Source of variation	Df	SS	MS	F	Доля фактора, % / Factor's effect size, %
Условия / Environment	2	676,77	338,39	194,57***	53,12
Генотип / Genotype	12	236,99	19,75	11,36***	18,60
Условия × Генотип / Environment × Genotype	24	205,78	8,57	4,93***	16,15
Ошибка / Error	78	154,45	1,98		

Примечание: *** – значение достоверно при $p < 0,01$

Note: *** – the value is statistically significant at $p < 0.01$

Таблица 4. Характеристика урожайности донорных генотипов в питомнике конкурсного сортоиспытания (2006–2008 гг.)**Table 4. Yield characteristics of donor genotypes under competitive variety trial conditions (2006–2008)**

Генотип / Genotype	Урожайность, т/га / Yield, t/ha				P _i	R
	2006	2007	2008	Среднее / Mean		
Омская 32 (St.) / Omskaya 32	2,85	3,44	2,67	2,97	0,25	4
К-142-4	3,76	3,41	3,32	3,50	0,02	2
Р-6-2 / R-6-2	3,47	3,74	3,29	3,50	0,02	1
Минуса / Minusa	3,41	3,58	3,39	3,46	0,03	3
Тулунская 12 (St.) / Tulunskaya	2,78	2,56	2,06	2,47	0,69	7
Новосибирская 15 / Novosibirskaya	2,63	2,76	2,30	2,56	0,57	6
К-79-2	3,22	2,72	2,37	2,77	0,40	5
НСР ₀₅ / LSD ₀₅	0,50	0,34	0,36	0,19		

Примечание: St. – сорт стандарт

Note: St. – standard reference cultivar. Regenerant lines from K-142-4 and R-6-2 are further compared with cv. 'Minusa' and one from K-79-2 is compared with cv. 'Novosibirskaya 15'

в 2006–2008 гг. имели P_i близкие к уровню сорта 'Минуса'. В свою очередь, линия К-79-2 была ближе к сорту 'Новосибирская 15' по этому параметру. На основании этого далее регенерантные линии от линий К-142-4 и Р-6-2 соотносятся в порядке ранжирования с сортом 'Минуса', а от К-79-2 – с сортом 'Новосибирская 15'.

Характер ГСВ анализировали с применением GGE-biplot-анализа. Показано, что первые две компоненты объясняют 89,77% от общей изменчивости, вызванной ГСВ (рисунок). В работе W. Yan и M. S. Kang (2003) подробно описан порядок интерпретации GGE-biplot «кто-где-победил». Генотипы, наиболее удаленные от центра (пересечения двух перпендикуляров), образуют полигон. В вершинах многоугольника находятся 'Новосибирская 15', РС(К-142-4)1.10, РН(К-142-4)2.1, РН(Р-6-2)4.1, РС(Таёжная)3.6, РК(Минуса)3.14.

Расположенные на соседних вершинах генотипы можно сравнить по величине исследуемого параметра. Так, РС(Таёжная)3.6 превосходила по массе 1000 зерен

сорт 'Новосибирская 15', и находящуюся на той же линии РК(Минуса)3.14. Линия с неселективной среды РН(Р-6-2)4.1 превосходила по этому параметру РН(К-142-4)2.1, также полученную в отсутствии индуцированного стресса.

Поле GGE-biplot «кто-где-победил» разделено пунктирными линиями на сектора, которые представляют собой гипотетические среды. В каждом секторе вершину угла формирует генотип, показавший наилучший результат по исследуемому параметру в данной «среде» (секторе). Генотипы, находящиеся внутри сектора, уступают ему по адаптивности. РС(Таёжная)3.6, РК(Минуса)3.14 превосходили остальные генотипы в условиях 2014 г. РН(Р-6-2)4.1 имела максимальные показатели в условиях 2012 и 2013 г. 'Новосибирская 15', РС(К-142-4)1.10, РН(К-142-4)2.1, являющиеся вершинами секторов, в которых не попала ни одна из «сред», соответственно характеризуются как менее успешные во всех исследованных условиях.

Таблица 5. Ранжирование регенерантных линий и донорных генотипов по параметрам стабильности
 Table 5. Results of ranking regenerant lines and their donor genotypes according to stability indicators

Генотип / Genotype	Масса 1000 зерен, г (среднее ± ст. ош.) / 1000 grain weight, g (mean ± SE)	R	σ^2_{GAC}	R	b_i	R	s^2_{di}	R	$\frac{P_{L, mass 1000}}{P_{L, 1000 grain}}$	R	$\frac{P_{L, урожайность}}{P_{L, yield}}$	R
P3(K-79-2)7.16 / RZ(K-79-2)7.16	28,50 ± 0,71 ^{cd}	8	3,93	3	0,68*	6	0,77	5	8,81	7	1,67	3
P3(K-142-4)2.28 / RZ(K-142-4)2.28	27,83 ± 1,47 ^d	11	25,05	13	1,71**	10	0,03	3	15,34	11	0,84	2
PC(K-142-4)1.10 / RS(K-142-4)1.10	27,3 ^d	13	14,75	10	1,27	5	2,47*	7	15,64	13	3,09	10
PK(K-142-4)7.3 / RK(K-142-4)7.3	29,42 ± 1,33 ^{bcd}	5	17,37	11	1,43**	9	0,16	4	7,26	5	1,88	7
PH(K-142-4)2.1 / RN(K-142-4)2.1	27,5 ^d	12	19,48	12	1,38**	8	6,85***	11	15,48	12	0,04	1
Минуса / Minusa	30,3 ^{ac}	4	7,25	4	0,88	2	1,94*	6	4,25	3	1,87	6
PK(Минуса)3.14 / RK(Минуса)3.14	30,3 ^{ac}	3	7,67	6	0,89	1	2,57*	8	4,43	4	2,49	8
Новосибирская 15 / Novosibirskaya 15	28,0 ^d	9	10,06	8	0,87	3	7,82***	12	14,14	10	3,69	13
PK(Новосибирская 15)16.10 / RK(Novosibirskaya 15)16.10	29,1 ^{cd}	6	7,50	5	0,85	4	3,42**	9	8,14	6	3,34	12
PC(Новосибирская 15)12.2 / RS(Novosibirskaya 15)12.2	28,8 ^{cd}	7	7,83	7	0,87	3	3,53**	10	9,24	8	2,69	9
Таёжная / Tayozhnaya	27,9 ^d	10	2,92	1	0,62***	8	0,00	2	11,6	9	3,17	11
PC(Таёжная)3.6 / RS(Tayozhnaya)3.6	31,7 ^a	1	3,44	2	0,67***	7	0,00	1	0,78	1	1,76	4,5
PH(P-6-2)4.1 / RN(R-6-2)4.1	31,5 ^{ab}	2	14,11	9	0,89	1	15,38***	13	1,97	2	1,76	4,5

Примечание: разными буквами отмечены значения статистически различающиеся при $p < 0,05$; $b_i \neq 1$, $s^2_{di} \neq 0$ при * - $p < 0,1$, ** - $p < 0,05$, *** - $p < 0,01$
 Note: different letters indicate significant differences at $p < 0,05$; $b_i \neq 1$, $s^2_{di} \neq 0$ at * - $p < 0,1$, ** - $p < 0,05$, *** - $p < 0,01$

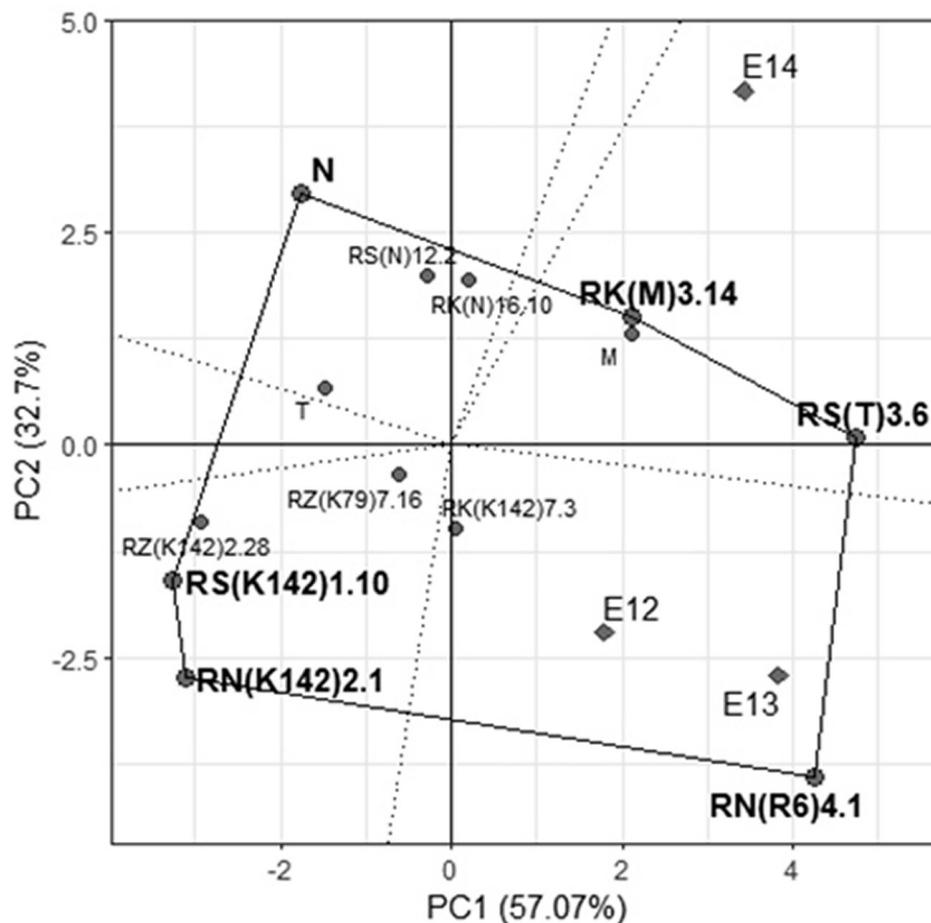


Рисунок. Полигональный тип GGE-biplot «кто-где-победил», характеризующий превосходство генотипов по массе 1000 зерен в 2012–2014 гг. (E12, E13, E14).

(‘Минуса’ – М, ‘Новосибирская 15’ – N, ‘Таёжная’ – Т; подробно см. таблицу 1)

Figure. Polygon view of a GGE biplot for the “which-won-where” pattern showing the genotype superiority in 1000 grain weight in 2012–2014 (E12, E13 and E14).

(‘Minusa’ – M, ‘Novosibirskaya 15’ – N, ‘Tayozhnaya’ – T; for details see Table 1)

Анализ стабильности проводили в трех направлениях согласно классификации, представленной в работе С. С. Лин с соавторами (1986), с использованием некоторых индексов (см. табл. 5), определенных для этих типов стабильности в работе А. Ф. Чешковой с соавторами (Cheshkova et al., 2020b):

Тип 1. Генотип считается более стабильным, чем меньше его межсредовая вариация. Сюда относится биологическая стабильность, характеризуемая предложенной А. В. Кильчевским и Л. В. Хотылевой (Kilchevsky, 2005) вариацией специфической адаптивной способности – σ^2_{CAG} .

Тип 2. Генотип считается стабильным, если его реакция на изменение условий согласуется со средним ответом всех исследуемых генотипов. Для оценки рассчитывали коэффициент линейной регрессии – b_i (Eberhart, Russel, 1966).

Тип 3. Генотип считается стабильным, если остаточная ошибка от регрессии на средовой индекс минимальная, что можно оценить по методике (Eberhart, Russel, 1966), рассчитав среднеквадратичное отклонение s^2_{di} .

В соответствии с индексами среды 2013 и 2014 г. определены как неблагоприятные ($I_{j,2013} = -2.11$, $I_{j,2014} = -1.26$). Благоприятным в отношении массы 1000 зерен был 2012 год ($I_j = 3.65$).

Обсуждение результатов

Наследование признаков, приобретенных регенерантами в результате прохождения клеток через условия *in vitro*, может отличаться нестабильностью проявления (Pérez-Clemente, Gómez-Cadenas, 2012). Их полевые испытания с использованием генераций 3-4 года, как в предшествующем исследовании, способствуют более полной характеристике получаемых форм.

В условиях *in vitro* нет возможности канализировать изменчивость в сторону высокой продуктивности, и отобранные при этом соматклоны могут изменять параметр урожайности в нежелательном направлении (Kilchevsky, 2005). Задействованные в исследованиях регенерантные линии в среднем за три года имели близкую к своим донорным генотипам массу 1000 зерен. Гораздо более редким является результат, продемонстрированный линией РС(Таёжная)3.6, превзошедшей свой донорный генотип по этому параметру. При использовании в качестве донорных сортов и высокопродуктивных линий (‘Новосибирская 15’, ‘Таёжная’, ‘Минуса’) ожидаемо получена «асимметрия» в сторону снижения продуктивности (Rozhanskaya, Gorshkova, 2019).

Регенерантные линии, сформировавшиеся в условиях индуцированного солевого стресса, как показано нами

ранее (Stupko et al., 2014), при недостаточной водообеспеченности превосходят свои донорные генотипы по ряду параметров структуры урожая, уступая им в годы с избыточным увлажнением. Условия вегетационного периода в 2012–2014 гг. не позволили оценить засухоустойчивость линий по параметру «масса 1000 зерен». Так, весенне-летняя (май-июнь) засуха 2012 года не привели к снижению этого параметра, что видно из индекса среды. В подобных условиях зачастую формируется укороченный колос. На этом фоне благоприятные условия июля-августа, в свою очередь, способствовали формированию крупного зерна. В 2013 и 2014 г. избыточное увлажнение на протяжении всего вегетационного периода отрицательно сказалось на наливе и созревании зерна. Однако выявлены различия при сравнении стабильности линий и донорных генотипов.

В среднем за все годы испытаний максимальную массу 1000 зерен продемонстрировала линия РС(Таёжная)3.6, минимальную – РС(К-142-4)1.10 (см. табл. 5). При этом РС(Таёжная)3.6 и ее донорный сорт 'Таёжная' характеризовались как высокостабильные как с биологической, так и с агрономической точки зрения. А также, наряду с линией РЗ(К-79-2)7.16, могут быть отнесены к генотипам, хорошо переносящим неблагоприятные условия возделывания ($b_i < 0,7$) (Lin, Binns, 1988). Эти три образца имели довольно высокую медианную урожайность, однако сильно различались по параметру превосходства $P_{i, \text{масса1000}}$. Обе линии расположились выше по рангу, чем сорт 'Таёжная'. Данный донорный сорт разделял сектор в GGE-biplot (гипотетическую среду) с сортом 'Новосибирская 15' и его линиями, находящимися в противоположном секторе по отношению к дочерней регенерантной линии от сорта 'Таёжная'.

В свою очередь линия РК(Минуса)3.14 имела меньшую стабильность, чем донорный сорт 'Минуса'. Сравнимая с ним линия РН(Р-6-2)4.1 характеризовалась высокими значениями $\sigma^2_{\text{САС}}$ и $s^2_{\text{дР}}$ и низкими $P_{i, \text{масса1000}}$ и $P_{i, \text{урожайность}}$. Регенерантные линии от селекционной линии К-142-4, занимавшие одну «среду» в GGE-biplot-полигоне, продемонстрировали большую вариабельность значений параметров стабильности при сравнении их между собой (см. табл. 5). Все они демонстрировали низкую биологическую стабильность ($\sigma^2_{\text{САС}}$): ниже, чем у сорта 'Минуса'. Линия РС(К-142-4)1.10 оказалась худшей с точки зрения селекционной ценности ($P_{i, \text{масса1000}}$, $P_{i, \text{урожайность}}$). Остальные регенерантные линии из этой группы характеризовались высокой отзывчивостью на улучшение условий. Наиболее стабильной среди них с агрономической точки зрения являлась РК(К-142-4)7.3.

При сравнении сорта 'Новосибирская 15' и регенерантных линий, полученных на основе его каллусной культуры, можно отметить близкие, статистически не отличающиеся от единицы значения b_i . Несмотря на тот факт, что линии от сорта 'Новосибирская 15' согласно результатам GGE-biplot-анализа попали в ту же экологическую нишу, что и донорный генотип, их стабильность была выше в сравнении с донорным сортом: как агрономическая ($s^2_{\text{дР}}$, $P_{i, \text{масса1000}}$, $P_{i, \text{урожайность}}$), так и биологическая ($\sigma^2_{\text{САС}}$). При сравнении линии РЗ(К-79-2)7.16 с аналогом донорного генотипа, сортом 'Новосибирская 15', показана большая агрономическая стабильность массы 1000 зерен и выше ранг по параметрам $P_{i, \text{масса1000}}$. Наблюдался сдвиг реакции в сторону экстенсивности у данного регенеранта в сравнении с сортом 'Новосибирская 15'.

Заключение

Таким образом, клеточная селекция в условиях каллусной культуры и индуцированного стресса не позволяет канализировать высокую продуктивность соматического варианта. Однако служит источником селекционных образцов, значительно отличающихся от своих донорных генотипов так же, как и от регенерантных линий, полученных от этого же донора, по фенотипической стабильности. Прослеживается тенденция к повышению адаптивности при таком методе формирования линий. Это, как и показанная ранее эффективность отбора на устойчивость к используемым в каллусной культуре селективным факторам, позволяет применять данную технологию для расширения генетического разнообразия и, вероятно, повышения стабильности в программах селекции.

References / Литература

- Bome N.A., Weisfeld L.I., Babaev E.V., Bome A.Ya., Kolokolova N.N. Influence of phosphomide, a chemical mutagen, on agrobiological signs of soft spring wheat *Triticum aestivum* L. *Agricultural Biology*. 2017;52(3):570-579. [in Russian] (Боме Н.А., Вайсфельд Л.И., Бабаев Е.В., Боме А.Я., Колоколова Н.Н. Агробиологические признаки яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при обработке семян химическим мутагеном фосфемидом. *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(3):570-579). DOI: 10.15389/agro biology. 2017.3.570rus
- Cheshkova A. Stability analysis for agricultural research (AgroStab). 2019. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/agroStab/agroStab.pdf> [дата обращения: 05.05.2022].
- Cheshkova A.F., Grebennikova I.G., Aleynikov A.F., Chanyshv D.I. Implementation of methods for assessing the stability of crop varieties in the AgroStab package of functions of R software environment. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2020a;34(7):91-96. [in Russian] (Чешкова А.Ф., Гребенникова И.Г., Алейников А.Ф., Чанышев Д.И. Реализация методов оценки стабильности сортов сельскохозяйственных культур в пакете функций AgroStab программной среды R. *Достижения науки и техники АПК*. 2020a;34(7):91-96). DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10716
- Cheshkova A.F., Stepochkin P.I., Aleynikov A.F., Grebennikova I.G., Ponomarenko V.I. A comparison of statistical methods for assessing winter wheat grain yield stability. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020b;24(3):267-275. DOI: 10.18699/VJ20.619
- Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*. 1966;6(1):36-40. DOI: 10.2135/crops ci1966.0011183X000600010011x
- Gauch H.G., Piepho H.P., Annicchiarico P. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE: further considerations. *Crop Science*. 2008;48(3):866-889. DOI: 10.2135/cropsci2007.09.0513
- Gubatov T., Delibaltova V. Evaluation of wheat varieties by the stability of grain yield in multi-environmental trials. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2020;26(2):384-394.
- Khakimova A.G., Fadeeva I.D., Gazizov I.N., Mitrofanova O.P. Catalogue of the VIR Global Collection. Issue 925. Winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.): Agrobiological description, adaptability and stability of accessions in the north of the Middle Volga Region. O.P. Mitrofanova (ed.). St. Petersburg: VIR; 2020. [in Russian] (Хакимова А.Г., Фадеева И.Д., Газизов И.Н., Митрофанова О.П. Ката-

- лог мировой коллекции ВИР. Выпуск 925. Озимая мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.): Агробиологическая характеристика, адаптивная способность и стабильность образцов в условиях севера Среднего Поволжья / под ред. О.П. Митрофановой. Санкт-Петербург: ВИР; 2020). DOI: 10.30901/978-5-907145-53-5
- Kilchevsky A.V. Genetic and ecological bases of plant breeding. *The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2005;9(4):518-526. [in Russian] (Кильчевский А.В. Генетико-экологические основы селекции растений. *Информационный вестник ВОГуС*. 2005;9(4):518-526).
- Krupin P.Yu., Divashuk M.E., Karlov G.I. Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop (review). *Agricultural Biology*. 2019;54(3):409-425. [in Russian] (Крупин П.Ю., Дивашук М.Е., Карлов Г.И. Использование генетического потенциала многолетних дикорастущих злаков в селекционном улучшении пшеницы (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2019;54(3):409-425). DOI: 10.15389/agrobiology.2019.3.409rus
- Lin C.S., Binns M.R. A superiority measure of cultivar performance for cultivar × location data. *Canadian Journal of Plant Science*. 1988;68(1):193-198. DOI: 10.4141/cjps88-018
- Lin C.S., Binns M.R., Lefkovich L.P. Stability analysis: where do we stand? *Crop Science*. 1986;26(5):894-900. DOI: 10.2135/cropsci1986.0011183X0026000500012x
- Methods of state variety trials for agricultural crops (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур). Moscow: Kolos; 1985. [in Russian] (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Москва: Колос; 1985).
- Nikitina E.D., Khlebova L.P., Pronina R.D. *In vitro* somaclonal variation as initial material for bread wheat breeding. *Acta Biologica Sibirica*. 2015;1(3-4):171-186. [in Russian]. (Никитина Е.Д., Хлебцова Л.П., Пронина Р.Д. Соматоклональная изменчивость *in vitro* как источник создания исходного материала для селекции мягкой пшеницы. *Acta Biologica Sibirica*. 2015;1(3-4):171-186).
- Olivoto T., Lúcio A.D. metan: An R package for multi-environment trial analysis. *Methods in Ecology and Evolution*. 2020;11(6):783-789. DOI: 10.1111/2041-210X.13384
- Pérez-Clemente R., Gómez-Cadenas A. *In vitro* tissue culture, a tool for the study and breeding of plants subjected to abiotic stress conditions. In: A. Leva, L.M.R. Rinaldi (eds). *Recent Advances in Plant in vitro Culture*. London: InTech; 2012. p.91-108. DOI: 10.5772/50671
- Popolzukhina N.A., Popolzukhin P.V., Gaidar A.A., Parshutkin Yu.Yu., Yakunina N.A. Development of the adaptive spring bread wheat cultivar 'Omskaya Yubileynaya' under the conditions of the Siberian region. *Proceedings on Applied Botany, Genetic, and Breeding*. 2020;181(4):120-126. [in Russian] (Поползухина Н.А., Поползухин П.В.,
- Гайдар А.А., Паршуткин Ю.Ю., Якунина Н.А. 'Омская юбилейная' – адаптивный сорт яровой мягкой пшеницы для Сибирского региона. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(4):120-126). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-120-126
- Pour-Aboughadareh A., Khalili M., Poczai P., Olivoto T. Stability indices to deciphering the genotype-by-environment interaction (GEI) effect: an applicable review for use in plant breeding programs. *Plants*. 2022;11(3):414. DOI: 10.3390/plants11030414
- Rozhanskaya O.A., Gorshkova E.M. *In vitro* culture as a source of biodiversity for soybean breeding. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2019;49(4):24-31. [in Russian] (Рожанская О.А., Горшкова Е.М. Культура *in vitro* как источник биоразнообразия для селекции сои. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2019;49(4):24-31). DOI: 10.26898/0370-8799-2019-4-3
- Stupko V.Yu., Lugovtsova S.Yu., Zobova N.V. Field evaluation of stress tolerant barley and wheat varieties *in vitro* creation effectiveness. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2014;(6):11-14. [in Russian] (Ступко В.Ю., Луговцова С.Ю., Зобова Н.В. Полевая оценка результативности создания *in vitro* стрессоустойчивых форм ячменя и пшеницы. *Достижения науки и техники АПК*. 2014;(6):11-14).
- Terletskaya N.V., Stupko V.Yu., Altayeva N.A., Kudrina N.O., Blavachinskaya I.V., Kurmanbayeva M.S. et al. Photosynthetic activity of *Triticum dicoccum* × *Triticum aestivum* alloplasmic lines during vegetation in connection with productivity traits under varying moisture conditions. *Photosynthetica*. 2021;59(1):74-83. DOI: 10.32615/ps.2021.003
- Yan W., Kang M.S. GGE biplot analysis: a graphical tool for breeders, geneticists and agronomists. Boca Raton: CRC Press; 2003. DOI: 10.1201/9781420040371
- Yan W., Kang M.S., Ma B., Woods S., Cornelius P.L. GGE biplot vs. AMMI analysis of genotype-by-environment data. *Crop Science*. 2007;47(2):643-653. DOI: 10.2135/cropsci2006.06.0374
- Yegorova N.A., Stavtzeva I.V. Biotechnological methods of obtaining sage forms resistant to osmotic stress *in vitro*. *Ecosystems, Their Optimization and Protection*. 2013;8(27):93-100. [in Russian] (Егорова Н.А., Ставцева И.В. Биотехнологические приемы получения форм шалфея, устойчивых к осмотическому стрессу *in vitro*. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2013;8(27):93-100).
- Zobova N.V., Lugovtsova S.Yu., Stupko V.Yu. Conditions for providing the effective regeneration processes in the culture of the barley, wheat and oat isolated germs. *The Bulletin of KSAU*. 2011;12(63):110-116. [in Russian] (Зобова Н.В., Луговцова С.Ю., Ступко В.Ю. Условия обеспечения эффективных процессов регенерации в культуре изолированных зародышей ячменя, пшеницы и овса. *Вестник КрасГАУ*. 2011;12(63):110-116).

Информация об авторах

Валентина Юрьевна Ступко, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, 660041 Россия, Красноярск, пр. Свободный, 66, stupko@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4430-2719>

Александр Васильевич Сидоров, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, 660041 Россия, Красноярск, пр. Свободный, 66, asidorovs@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1274-2098>

Information about the authors

Valentina Yu. Stupko, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture – Division of KSC SB RAS, 66 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russia, stupko@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4430-2719>

Aleksandr V. Sidorov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Laboratory, Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture – Division of KSC SB RAS, 66 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russia, asidorovs@list.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1274-2098>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 25.05.2022; одобрена после рецензирования 20.10.2022; принята к публикации 02.03.2023.
The article was submitted on 25.05.2022; approved after reviewing on 20.10.2022; accepted for publication on 02.03.2023.