

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 633.19:631.527
DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-118-128



Адаптивные особенности образцов озимой тритикале коллекции ВИР

Н. Ш. Гараева, С. Н. Пономарев, М. Л. Пономарева

*Федеральный исследовательский центр Казанский научный центр Российской академии наук,
Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Казань, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Назлыгуль Шамсутдиновна Гараева, cimba93@inbox.ru

Актуальность. В условиях глобального изменения климата становится актуальным изучение и создание генетического материала, обладающего экологической пластичностью и стабильностью проявления признаков. Достигнутые научно-практические результаты в области селекции тритикале ставят ее в ряд наиболее востребованных по хозяйственному значению злаковых зерновых культур. Однако основная проблема для селекционного использования тритикале – ограниченность генетических ресурсов.

Материал и методы. Материал для исследований представлен 161 образцом озимой тритикале (*× Triticosecale* Wittm. ex A. Camus) из мировой коллекции ВИР. Изучение и селекционная проработка материала осуществлялись по традиционным методикам селекции в соответствии с методическими указаниями ВИР с небольшими дополнениями. Полученные данные исследований подвергали статистическому анализу методом А. В. Кильчевского и Л. В. Хотылевой.

Результаты. В условиях Средневолжского региона РФ проведен анализ эколого-генетических параметров. Выделены генотипы, отличающиеся высокой общей адаптивной способностью, то есть обеспечивающие максимальный средний урожай по всей совокупности сред, а также сорта, формирующие высокую урожайность, которая в наименьшей степени менялась в зависимости от погодных условий. Проведенный анализ показал, что в исследуемом коллекционном наборе были стабильными как высокопродуктивные, так и низкопродуктивные генотипы, а среднее значение признака и его средовая чувствительность относительно независимы и могут сочетаться в одном генотипе в различных комбинациях, что может использоваться в селекционном процессе.

Ключевые слова: *× Triticosecale* Wittm. ex A. Camus, генофонд, урожайность, стрессоустойчивость, стабильность, селекционная ценность генотипа

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Татарского НИИСХ – обособленного структурного подразделения ФИЦ КазНЦ РАН (тема № 1220118000138-7). Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Гараева Н.Ш., Пономарев С.Н., Пономарева М.Л. Адаптивные особенности образцов озимой тритикале коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(1):118-128. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-118-128

COLLECTIONS OF THE WORLD'S CROP GENETIC RESOURCES FOR THE DEVELOPMENT OF PRIORITY PLANT BREEDING TRENDS

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-118-128

Adaptive features of winter triticales accessions from the VIR collection

Nazlygul Sh. Garaeva, Sergey N. Ponomarev, Mira L. Ponomareva

*Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Tatar Research Institute of Agriculture, Kazan, Russia***Corresponding author:** Nazlygul Sh. Garaeva, cimba93@inbox.ru

Background. In the context of global climate change, the study and development of genetic material with environmental plasticity and stability in the manifestation of its traits becomes relevant. The scientific and practical results achieved in triticales breeding place this crop among the most popular cereals in terms of economic importance. However, the main problem for the use of triticales in breeding practice is its limited genetic resources.

Materials and methods. The research materials were 161 winter triticales ($\times$ *Triticosecale* Wittm. ex A. Camus) accessions from the global collection of VIR. The study and breeding-oriented assessment of the material were based on conventional breeding techniques and carried out according to the guidelines approved by VIR with minor amendments. The obtained research data underwent statistical analysis using the method by A. V. Kilchevsky and L. V. Khotyleva.

Results. Environmental and genetic parameters were analyzed under the conditions of the Middle Volga Region of Russia. Genotypes were identified for their high general adaptability, i. e., securing the highest average yield in the entire set of environments. Cultivars were also selected for their least variable high yields under the impact of weather conditions. The analysis of the studied set of accessions showed that both high-yielding and low-yielding genotypes were stable. The character's mean value and its environmental sensitivity were relatively independent and could be incorporated in one genotype in various combinations. This finding can be used in the process of triticales breeding.

Keywords: $\times$ *Triticosecale* Wittm. ex A. Camus, gene pool, yield, stress tolerance, stability, breeding value of a genotype

Acknowledgments: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of the Tatar Research Institute of Agriculture, subdivision of Kazan Scientific Center of the RAS (Theme No. 1220118000138-7). The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Garaeva N.Sh., Ponomarev S.N., Ponomareva M.L. Adaptive features of winter triticales accessions from the VIR collection. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(1):118-128. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-118-128

Введение

Сочетание межродовой гибридизации пшеницы с рожью и экспериментальной полиплоидии привело к созданию новой зерновой культуры тритикале (*× Triticosecale* Wittm. ex A. Camus, AABBRR), что стало крупнейшим достижением генетики и селекции растений прошлого столетия (Gordei et al., 2010). Генофонд тритикале синтезировался путем получения аллополиплоидных/амфиполиплоидных форм с разным уровнем пloidности (4х, 6х и 8х) и комбинирования хромосом и геномов из разных таксонов. В отличие от других возделываемых растений генетическое разнообразие тритикале представлено исключительно селекционными сортами, линиями и популяциями.

По последним данным, в коллекциях разных стран хранится порядка 16 000 образцов тритикале, из которых более 11 700 сосредоточены в 23 генбанках 18 стран Европы. Генофонд тритикале большей частью представлен селекционными сортами Польши, Германии, Беларуси, Франции и России (Sokolenko, Komarov, 2021). В России основным биоресурсным центром растений является Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), в котором хранятся и поддерживаются биологические коллекции сельскохозяйственных растений (Dzyubenko, 2012). В настоящее время коллекция тритикале ВИР включает в себя около 4242 образцов из 47 стран мира. Коллекционные образцы служат основой расширения генетического разнообразия и являются основным источником для селекции новых сортов целевого направления.

В Государственном реестре селекционных достижений на 2023 год предложены к использованию 105 сортов озимого образа жизни (State Register..., 2023). Несмотря на такое селекционное разнообразие в 2022 г. площади тритикале в РФ составили всего лишь 96 тыс. га (данные Росстата). По сравнению с наиболее удачными 2015/2016 г. (228–250 тыс. га) возделывание культуры в России сократилось в 2,5 раза. Зерна тритикале в России собрали порядка 2,7 млн тонн при средней урожайности культуры 28,5 ц/га. Одной из причин снижения производства тритикале является недостаточная экологическая устойчивость районированных сортов, которая приводит к существенным различиям между потенциально возможной и реальной продуктивностью сортов в условиях производства. Так, по словам ряда авторов, в благоприятные годы тритикале дает урожай в 10–11 т/га (Kasynkina et al., 2017; Grabovets, 2019; Gordinskaya et al., 2021), но в годы с неблагоприятными факторами этот потенциал реализуется лишь на 40–50%. Поэтому первоочередной задачей селекционной программы является повышение адаптивного потенциала и увеличение стабильности урожайности зерна сортов тритикале независимо от года и зоны выращивания.

Для оценки эколого-генетических свойств генотипов важно использовать такие критерии как адаптивность (приспособляемость) и стабильность (устойчивость). Новые сорта должны противостоять неблагоприятным факторам, эффективно использовать благоприятные условия внешней среды, иметь высокую потенциальную продуктивность и способность ее сохранять в разных средах. Следовательно, понятие «адаптивный сорт» включает приспособленность не только к оптимуму, но и к минимуму и максимуму факторов внешней среды.

Изучение реакции тритикале на различные сочетания и действие экологических факторов вызывает все больший интерес со стороны исследователей-селекционеров (Ponomarev et al., 2018; Krokhamal et al., 2019; Krokhamal' et al., 2020). Этому способствует открывающаяся перспектива оценить адаптивный потенциал и отобрать генотипы по комплексу селекционно ценных признаков для определенных эколого-географических условий, прежде всего для создания ценного исходного материала. А. В. Кильчевский и Л. В. Хотылева во многих своих публикациях, в частности в работах 1989 и 1997 г., отмечают важность опытов по испытанию генотипов в различных средах. Главный вывод из этих работ – в основе адаптивной селекции лежит взаимодействие генотипа и среды. В условиях глобального изменения климата и его региональном проявлении остается актуальной проблема создания, изучения и выделения генетического материала, обладающего высокой экологической пластичностью и стабильностью проявления признаков, влияющих прямо или косвенно на продуктивность культурных растений в агроценозах (Ripberger et al., 2015).

В связи с этим была поставлена *цель исследований* – дать всестороннюю оценку образцам озимой тритикале из коллекции ВИР по параметрам адаптивности и урожайности в условиях Средневолжского региона.

Материалы и методы

Исследовательская работа выполнена в 2018–2021 гг. в лаборатории селекции озимой ржи и тритикале Татарского научно-исследовательского института сельского хозяйства – обособленного структурного подразделения Федерального исследовательского центра «Казанский научный центр Российской академии наук» (ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН).

Полевые исследования образцов озимой тритикале, полученных из мировой коллекции ВИР, проведены на селекционном севообороте института. Землепользование расположено в северной части Республики Татарстан на правом берегу р. Кама к западу от р. Вятка в Лаишевском муниципальном районе (с. Большие Кабаны). Посевы размещались на серых лесных хорошо окультуренных почвах по чистому пару. При закладке опытов и в уходе за растениями применяли общепринятую в зоне агротехнику для озимой тритикале. Посев осуществляли сеялкой ССФК8 на делянках площадью 2,5 м² с нормой высева 5 млн всхожих семян/га в двукратной повторности. Сроки сева – последняя пятидневка августа.

В исследовании использовали 160 образцов из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) различного эколого-географического и генетического происхождения; в качестве стандарта использовался сорт 'Башкирская Короткостебельная'.

Организацию полевых испытаний и биометрические измерения осуществляли в соответствии с методическими разработками ВИР (Merezhko et al., 1999) с нашими дополнениями.

Годы исследований различались как по погодным условиям (табл. 1), так и по эпидемиологической ситуации с болезнями. Например, в 2019 г. наблюдалось сильное поражение озимых культур снежной плесенью, в Республике Татарстан даже было объявлено о ЧС, и коллекция тритикале практически полностью погибла.

Начало весенней вегетации озимой тритикале в 2018 г. характеризовалось пониженным температур-

Таблица 1. Характеристика весенне-летних месяцев вегетационного периода
(по данным метеостанции ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН)**Table 1. Characteristics of the spring and summer months of the growing season**
(according to the weather station of the Tatar Research Institute of Agriculture FRC KazSC of RAS)

Показатель	Среднемноголетнее за 1980–2010 гг.	2018 г.	2020 г.	2021 г.
Средняя температура воздуха, °С				
Май	13,0	14,2	13,4	18,0
Июнь	18,3	16,8	16,6	22,2
Июль	19,5	23,0	22,1	21,9
Сумма эффективных температур, $T > 10^{\circ}\text{C}$ (май – июль)	1058	1197	1136	1443
Сумма осадков (май – июль), мм	161	98	127	60
ГТК (май – июль)	1,05	0,59	0,87	0,31

ным режимом при хорошем увлажнении почвы. Это способствовало хорошему отрастанию растений после зимовки и продуктивному весеннему кущению. Затем наступила продолжительная сухая погода. Июнь был холоднее нормы, а июль жарче обычного на $3,5^{\circ}\text{C}$. ГТК равнялся 0,59, что характеризует погодные условия как засушливые.

Условия вегетации тритикале (май – июль) в 2020 г. протекали при недостаточной влажности (ГТК = 0,87). Сумма осадков за май – июль в 2020 г. составила 127 мм. В 2021 г. этот период вегетации характеризовался крайним дефицитом влаги и аномально жаркой погодой (ГТК = 0,31), самыми экстремальными засушливыми были май и июль. Количество осадков составило всего 60 мм (см. табл. 1), наблюдались высокие дневные температуры, низкое содержание продуктивной влаги в метровом слое почвы в критические периоды развития растений. Все это привело к резкому снижению урожайности изучаемых сортов озимой тритикале. В то же время такие экстремальные условия послужили уникальным естественным фоном для определения наиболее адаптированных и стабильных генотипов, что играет немаловажную роль в селекционном процессе.

Полученные данные исследований подвергали статистическому анализу методом А. В. Кильчевского и Л. В. Хотылевой (Kilchevsky, Khotyleva, 1985), вычисляя показатели: OAC_i (общая адаптивная способность генотипа), $\sigma^2_{CAC_i}$ (варианса специфической адаптивной способности генотипа), σ_{CAC_i} (стандартное отклонение специфической адаптивной способности), $\sigma^2_{(G \times E)_{gi}}$ (варианса взаимодействия генотипа и среды), S_{gi} (относительная стабильность генотипа), $СЦГ_i$ (селекционная ценность генотипа). Уровень стрессоустойчивости рассчитывался по формуле ($Y_{cr} = Y_{max} - Y_{min}$) (Goncharenko, 2005).

Результаты

Обеспечение стабильности высоких урожаев при варьировании озимой тритикале в варьирующих неблагоприятных условиях внешней среды остается нерешенной проблемой, которая имеет особое значение для Средневолжского региона, основные зоны сельскохозяйственного производства которого характеризуются

крайне неравномерной влагообеспеченностью, высокой изменчивостью факторов перезимовки и сложной фитопатогенной ситуацией.

Когда речь заходит о зерновых культурах, то первый критерий, на который стоит обратить внимание, – это урожайность. Нами проведена оценка адаптивной способности и стабильности по урожайности зерна значительного числа озимой тритикале из коллекции ВИР. Показано, что в зависимости от складывающихся погодных условий этот показатель колеблется значительно (рис. 1). На рисунке 1 представлена диаграмма размаха в виде так называемого «ящика с усами».

Размер ящика представляет межквартильный размах, горизонтальная линия – медиана, знак плюс – среднее значение, усы – минимальные и максимальные значения, точки вне ящиков – выбросы. Так, в 2018 г. в среднем урожайность составила $513,1 \pm 124,2$ с амплитудой варьирования от 156 до 788 г/м^2 . В наиболее благоприятном 2020 г. урожайность колебалась от 260 до 874 г/м^2 при среднем значении $575,5 \pm 131,4$, а в самом остро засушливом 2021 г. перечисленные показатели снизились до значений от 32 до 408 г/м^2 и $200,6 \pm 81,2 \text{ г/м}^2$ соответственно. Ящичная диаграмма наглядно демонстрирует, что наименьшая длина бокс-плота и усов отмечается в 2021 г., что говорит о жесткости влияния стрессового фактора на все изучаемые образцы.

Общая адаптивная способность (ОАС) по урожайности характеризует среднее значение признака в различных условиях среды. В наших исследованиях наибольшее значение эффектов ОАС из выбранных генотипов отмечено у сорта 'Жниво' (176,4), а наименьшее – у сорта 'Каприз' (73,7). Из 160 образцов только 22 генотипа (13,7%) существенно превосходили стандарт по урожайности.

Распределение по урожайности показало, что 7% коллекционных образцов имели крайне низкое значение признака ($190\text{--}300 \text{ г/м}^2$) и 27% – от 301 до 400 г/м^2 (рис. 2). В группу с продуктивностью $401\text{--}500 \text{ г/м}^2$ вошли 82 образца (51%), а свыше 500 г/м^2 – 24 образца (15% от числа изученных).

При оценке изученного нами генофонда в среднем за три года наибольшей урожайностью обладали образцы 'Жниво' ($602,7 \text{ г/м}^2$), 'АДМ 9' ($577,3 \text{ г/м}^2$), 'Святозар' ($568,0 \text{ г/м}^2$), 'Докучаевский 13' ($559,0 \text{ г/м}^2$), 'Вектор'

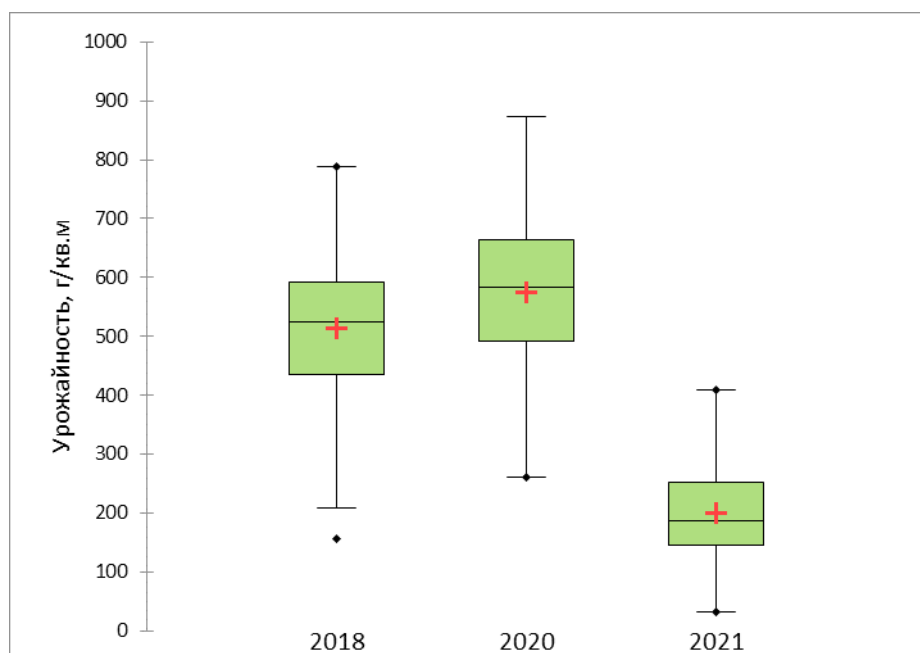


Рис. 1. Диаграмма размаха, показывающая изменчивость урожайности у сортов озимой тритикале в 2018, 2020, 2021 г. (ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН, Республика Татарстан)

Fig. 1. The range diagram showing yield variability among winter triticale cultivars in 2018, 2020 and 2021 (Tatar Research Institute of Agriculture FRC KazSC of RAS, Republic of Tatarstan)

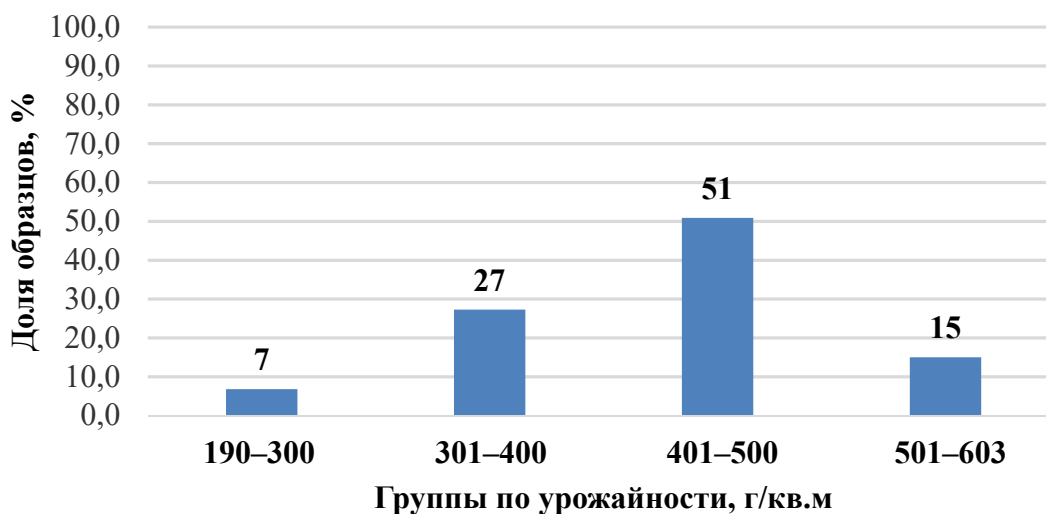


Рис. 2. Распределение 161 образца озимой тритикале по группам в зависимости от урожайности (среднее за 3 года) (ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН, Республика Татарстан, 2018, 2020, 2021 г.)

Fig. 2. Distribution of 161 winter triticale accessions into groups depending on their yield (average for 3 years) (Tatar Research Institute of Agriculture FRC KazSC of RAS, Republic of Tatarstan, 2018, 2020 and 2021)

(556,7 г/м²), 'Башкирская 3' (550,7 г/м²), при этом у стандарта 'Башкирская Короткостебельная' урожайность была на уровне 462,7 г/м².

Селекционная ценность генотипа (СЦГ) – второй по значимости параметр, который необходим селекционеру для определения сортов, сочетающих продуктивность и стабильность. Лучшим будет считаться тот генотип, который сочетает высокую ОАС, демонстрирует наибольшую урожайность в благоприятных условиях произрастания и обеспечивает высокую стабильность максимального выражения признака.

Общая оценка 15 лучших генотипов, отобранных нами по селекционной ценности, представлена в таблице 2. Анализ показывает, что высокоурожайные образцы не всегда обладали высокой адаптивностью к изменяющимся условиям среды. Так, сорта 'Nord', 'Kortego' и 'Эра', составляющие тройку лидеров по СЦГ, имели урожайность от 495,3 до 538,7 г/м². Наилучшим сочетанием эффектов ОАС и селекционной ценности генотипа выделились образцы 'Жниво', 'АДМ 9' и 'Вектор', сформировавшие наивысшую продуктивность (602,7; 577,3 и 556,7 г/м² соответственно) и параметры, опре-

Таблица 2. Урожайность и параметры адаптивной способности образцов озимой тритикале, выделившихся по селекционной ценности генотипа (ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН, Республика Татарстан, 2018, 2020, 2021 г.)**Table 2. Yield and adaptability parameters of winter triticale accessions identified for the breeding value of the genotype** (Tatar Research Institute of Agriculture FRC KazSC of RAS, Republic of Tatarstan, 2018, 2020 and 2021)

№ по каталогу ВИР	Образец	Урожайность, г/м ²	ОАС _i	σ _{САСi}	СЦГ _i	Ранг по СЦГ
–	Башкирская Короткостебельная (ст.)	462,7	36,4	227,5	237,4	56
–	Nord	526,0	99,7	97,5	429,4	1
3752	Kortego	495,3	69,0	75,1	421,0	2
3957	Эра	538,7	112,4	134,2	405,8	3
3899	Импульс	526,0	99,7	150,1	377,4	4
–	Жниво	602,7	176,4	229,6	375,3	5
3900	Прометей	542,7	116,4	182,1	362,3	6
3689	Михась	447,3	21,0	86,6	361,5	7
–	Капелла	468,0	41,7	108,9	360,2	8
3421	АДМ 9	577,3	151,0	219,4	360,0	9
–	Башкирская 3	550,7	124,4	198,9	353,7	10
3863	SW Falmoro	470,7	44,4	121,0	350,9	11
3926	Утро	540,7	114,4	194,0	348,5	12
–	Динамо	502,7	76,4	159,1	345,1	13
3925	Руно	480,7	54,4	154,8	327,3	14
3756	Вектор	556,7	130,4	231,6	327,3	15
НСР₀₅		42,7				

Примечание: ОАС_i – общая адаптивная способность генотипа; σ_{САСi} – стандартное отклонение специфической адаптивной способности генотипа; СЦГ_i – селекционная ценность генотипа

Note: ОАС_i – general adaptive capacity of the genotype; σ_{САСi} – standard deviation of the specific adaptive capacity of the genotype; СЦГ_i – breeding value of the genotype

деляющие стабильность (СЦГ_i = 375,3; 360,0; 327,3 соответственно).

По мере повышения потенциальной продуктивности довольно часто отмечается значительная разница между минимальной и максимальной урожайностью (Goncharenko, 2005). Сравнивая показатели взаимодействия генотипа и среды, установили, что изменение внешних факторов может значительно ослабить или усилить формирование урожайности у образцов 'Lamberto', 'Ясь' и 'Magnat', имеющих наибольшие значения (табл. 3).

В то же время для образцов 'Ozozko', 'Вокализ' и 'ПРАГ Д 454' эффект взаимодействия был самым низким. Показано, что относительно высокой стрессоустойчивостью характеризовались как высокопродуктивные образцы 'Kortego', 'Nord' и 'Эра', у которых этот показатель равнялся 130, 186 и 240 соответственно, так и низкопродуктивные в наших условиях генотипы ('ПРАГ 456', 'ПРАГ 520', 'ПРАГ Д 454'). Важно, что первые два названных образца имели высокий нижний порог урожайности, что очень ценно для селекции. Следует также отметить, что из 15 приведенных, наиболее стабильных по урожайности сортов, только 8 значимо превосходили стандарт.

Показатель САС характеризует отклонение от ОАС в определенной среде, поэтому чем больше σ_{САСi}², тем менее стабилен признак при изменении условий среды. По дисперсии специфической адаптивной способности судили о стабильности сорта по продуктивности в разные по погодным условиям годы. Чем меньше значение дисперсии САС, тем более стабилен сорт по этому признаку. Тренд ранжирования, который наблюдается по стрессоустойчивости, в большой степени схож с параметром σ_{САСi}. По комплексу параметров, характеризующих устойчивость к стрессам и стабильности в сочетании с высокой урожайностью, выделены сорта 'Эра', 'Nord', 'Kortego', 'SW Falmoro', 'Ozozko', 'Михась', 'Капелла'.

Способность сортов в результате регуляторных механизмов поддерживать определенную урожайность растений на разных фонах характеризует и показатель относительной стабильности (S_{gi}, %): чем меньше его значение, тем стабильнее сорт в выражении этого признака (S_{gi} аналогичен коэффициенту вариации). В целом по изучаемой коллекции данный параметр изменялся от 15,2 до 89,2%. Самыми нестабильными по урожайности были 'ПРАГ Д 426' и 'Марс'. Коллекционные образцы с лучшими показателями S_{gi} приведены в таблице 4.

Таблица 3. Параметры урожайности (г/м²) и стабильности у образцов озимой тритикале, выделившихся по стрессоустойчивости (среднее за 2018, 2020–2021 гг., ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН, Республика Татарстан)**Table 3. Yield (g/m²) and stability parameters of winter triticale accessions identified for their stress resistance** (average for 2018 and 2020–2021, Tatar Research Institute of Agriculture FRC KazSC of RAS, Republic of Tatarstan)

№ по каталогу ВИР	Образец	Среднее	$\sigma^2_{(G \times E)_{gi}}$	σ_{CAC_i}	Минимум	Максимум	Стрессоустойчивость
–	Башкирская К/ст. (ст.)	462,7	1727,0	227,5	200	596	396
3751	Magnat	300,0	31828,1	54,4	260	362	102
3754	Lamberto	322,7	35290,4	62,0	268	390	122
3752	Kortego	495,3	26430,4	75,1	452	582	130
–	ПРАГ 456	193,3	23687,8	78,9	140	284	144
3686	Дубрава	396,0	22784,1	90,4	336	500	164
3689	Михась	447,3	12593,8	86,6	350	516	166
–	Балтико	404,0	12007,2	90,4	304	480	176
–	Nord	526,0	18805,9	97,5	450	636	186
3857	ПРАГ 520	190,0	16790,8	94,9	108	294	186
–	Капелла	468,0	21075,8	108,9	368	584	216
3939	Мамучар	308,0	17374,5	113,4	220	436	216
3759	Ясь	398,0	33649,4	117,7	304	530	226
3863	SW Falmoro	470,7	17765,4	121,0	380	608	228
3458	Colina	303,3	11079,3	115,2	192	422	230
–	3 oh Ag 3690	319,3	6528,3	120,4	186	420	234
3905	Вокализ	439,3	4465,0	133,0	286	524	238
3957	Эра	538,7	5257,2	134,2	384	624	240
–	Тарасовская Юбилейная	332,0	5562,1	133,8	178	420	242
3953	ПРАГ Д 454	225,3	5184,1	127,5	82	326	244
–	Ozozko	467,3	3540,3	144,9	300	552	252
НСР ₀₅		42,7					

Примечание: $\sigma^2_{(G \times E)_{gi}}$ – варианса взаимодействия генотипа и среды; σ_{CAC_i} – стандартное отклонение специфической адаптивной способности генотипа

Note: $\sigma^2_{(G \times E)_{gi}}$ – variance of the genotype-environment interaction; σ_{CAC_i} – standard deviation of the specific adaptive capacity of the genotype

Изучаемый показатель очень изменчив: только 5 образцов имели $S_{gi} < 20\%$, то есть умеренную изменчивость по урожайности. Остальные образцы характеризовались высокой вариабельностью за годы исследований. Выделены 5 сортов, сочетающих относительную стабильность и СЦГ: 'Nord', 'Kortego', 'Эра', 'Прометей' и 'Импульс'.

Обсуждение результатов

Степень реализации генетического потенциала продуктивности сорта зависит от большого количества экзогенных факторов, которые определяются условиями

и интенсивностью возделывания, а также характеризуются высокой изменчивостью, что влечет за собой значительную вариабельность конечной урожайности. Рациональный подбор исходного материала для селекции предполагает комплексную оценку генетических ресурсов с тем, чтобы достичь уровня адаптивности, характерного для родительских видов – пшеницы и ржи. Однако применительно к тритикале эти ресурсы довольно ограничены. В связи с чем нами в 2018, 2020–2021 гг. исследованы 160 образцов из коллекции ВИР, происходящих из 10 стран, в сравнении с районированным сортом 'Башкирская Короткостебельная'. Большая часть исследуемо-

Таблица 4. Параметры адаптивной способности и селекционной ценности у образцов озимой тритикале, выделившихся по относительной стабильности урожайности

(ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН, Республика Татарстан, 2018, 2020, 2021 г.)

Table 4. Adaptability and breeding value parameters of winter triticale accessions identified for their relative yield stability (Tatar Research Institute of Agriculture FRC KazSC of RAS, Republic of Tatarstan, 2018, 2020 and 2021)

№ по каталогу ВИР	Образец	OAC_i	$\sigma^2_{(G \times E)gi}$	$\sigma^2_{CAC_i}$	σ_{CAC_i}	S_{gi}	$ЦЦ_i$
–	Башкирская К/ст. (ст.)	36,4	1727,0	51749,3	227,5	49,2	237,4
3752	Kortego	69,0	26430,4	5633,3	75,1	15,2	421,0
3751	Magnat	–126,3	31828,1	2964,0	54,4	18,1	246,1
–	Nord	99,7	18805,9	9516,0	97,5	18,5	429,4
3754	Lamberto	–103,6	35290,4	3841,3	62,0	19,2	261,3
3689	Михась	21,0	12593,8	7505,3	86,6	19,4	361,5
–	Балтико	–22,3	12007,2	8176,0	90,4	22,4	314,4
3686	Дубрава	–30,3	22784,1	8176,0	90,4	22,8	306,4
–	Капелла	41,7	21075,8	11856,0	108,9	23,3	360,2
3957	Эра	112,4	5257,2	18005,3	134,2	24,9	405,8
3863	SW Falmoro	44,4	17765,4	14629,3	121,0	25,7	350,9
3899	Импульс	99,7	25070,5	22516,0	150,1	28,5	377,4
3759	Ясь	–28,3	33649,4	13852,0	117,7	29,6	281,4
3905	Вокализ	13,0	4465,0	17697,3	133,0	30,3	307,6
–	Ozozko	41,0	3540,3	21001,3	144,9	31,0	323,8
–	Динамо	76,4	3642,7	25305,3	159,1	31,6	345,1
3627	Lasho	29,7	2927,6	21072,0	145,2	31,8	312,2
3925	Руно	54,4	9956,2	23969,3	154,8	32,2	327,3
3748	Lupus	24,4	5312,7	21317,3	146,0	32,4	306,1
3896	Адась	13,0	50467,3	21177,3	145,5	33,1	295,2
3900	Прометей	116,4	17410,5	33157,3	182,1	33,6	362,3
НСР₀₅		22,7					

Примечание: OAC_i – общая адаптивная способность генотипа; $\sigma^2_{(G \times E)gi}$ – вариация взаимодействия генотипа и среды; $\sigma^2_{CAC_i}$ – вариация специфической адаптивной способности генотипа; σ_{CAC_i} – стандартное отклонение специфической адаптивной способности генотипа; S_{gi} – относительная стабильность генотипа; $ЦЦ_i$ – селекционная ценность генотипа

Note: OAC_i – general adaptive capacity of the genotype; $\sigma^2_{(G \times E)gi}$ – variance of the genotype-environment interaction; $\sigma^2_{CAC_i}$ – variance of the specific adaptive capacity of the genotype; σ_{CAC_i} – standard deviation of the specific adaptive capacity of the genotype; S_{gi} – relative stability of the genotype; $ЦЦ_i$ – breeding value of the genotype

го генофонда тритикале представлена образцами из России (63%), а также сортами Беларуси (18%) и стран Европы (19%).

За годы изучения урожайность зерна изучаемых генотипов колебалась в широких пределах: от 32 до 874 г/м² ('ПРАГ 468/1' и 'Марс' соответственно), а по средним значениям – в пределах от 200,6 (2021 г.) до 575,5 г/м² (2020 г.). При оценке исходного материала учитывалась общая адаптивная способность генотипа, которая характеризует среднюю величину признака в раз-

личных условиях среды и позволяет выделить сорта, обеспечивающие максимальный средний урожай во всей совокупности сред. Высокой OAC_i обладали генотипы 'Жниво', 'АДМ 9', 'Святозар', 'Докучаевский 13', 'Вектор', 'Башкирская 3', 'Докучаевский 12', 'Немчиновский 56', 'Прометей', 'Утро', 'Эра', 'Тера', 'Сотник'. Среди приведенного перечня для включения в селекционную программу рекомендуются 'Жниво', 'АДМ 9' и 'Вектор', сочетающие высокую продуктивность и высокую средовую устойчивость.

Э. Л. Климашевский (Klimashevsky, 1991) показал, что генетически обусловленный потенциал продуктивности можно выявить не только в благоприятных (оптимум влагообеспечения или минерального питания), но и в крайних (стрессовых) условиях. Условия возделывания озимой тритикале в Республике Татарстан, особенно в ее юго-восточной части, отличаются недостаточным увлажнением и ежегодным проявлением ростингибирующих температур в различные периоды онтогенеза. Согласно полученным нами результатам, в благоприятные по осадкам и температурному режиму годы наиболее полно свои потенциальные возможности проявляют сорта тритикале западноевропейского происхождения, однако в засушливых условиях они резко снижали урожай.

Повышение показателей стабильности урожайности во многом зависит от отзывчивости на благоприятные условия выращивания и устойчивости к стрессовым факторам. Поэтому нами проанализированы параметры, характеризующие устойчивость этого признака.

Стрессоустойчивость ($Y_{\max} - Y_{\min}$) отражает колебания урожайности по годам, независимо от ее величины. Сравнительно невысокие колебания отмечены у сортов 'Magnat', 'Lamberto', 'Kortego', 'ПРАГ 456'. Среди стрессоустойчивых генотипов лишь два ('Nord' и 'Эра') существенно превосходили 'Башкирскую Короткостебельную' по урожайности. Шесть образцов имели сравнимую со стандартом ($420-505,4 \text{ г/м}^2$, что на уровне НСР₀₅) урожайность: 'SW Falmoro', 'Kortego', 'Михась', 'Капелла', 'Вокализ' и 'Ozozko', а остальные – значимо более низкую.

В целом для большинства изученных сортов отмечалась значительная разность между максимальной и минимальной урожайностью, что свидетельствует о недостаточной устойчивости генотипов тритикале к неблагоприятным факторам среды.

Стабильность реакции генотипа по продуктивности также определяется величиной параметра $\sigma^2_{CAC_i}$. Сорта с высокими значениями урожайности и ее стабильности способны быть устойчивыми к специфическим условиям сред выращивания (эпифитотия заболеваний, засуха, высокие температуры, обильные осадки и пр.) и являются ценным исходным материалом. По нашим расчетам, к генотипам с высокими параметрами ($\sigma^2_{CAC_i}$ 153 388–74 585) следует отнести российские сорта 'Докучаевский 12', 'Докучаевский 13', 'Гера', 'Валентин', 'Сотник', 'Святозар' и 'Зимогор'. Можно заметить, что в группу генотипов с высокой ОАС попали сорта 'Докучаевский 13', 'Докучаевский 12', 'Прометей' и 'Гера', отличающиеся наименьшей стабильностью. Такие генотипы не обеспечат гарантированного высокого урожая в любой год испытания.

В то же время параметр $\sigma^2_{CAC_i}$ характеризует специфическую адаптивную способность, то есть названные сорта с высокой величиной этого показателя формируют большую урожайность, полнее используя благоприятные условия среды. Самыми нестабильными по вариансе специфической адаптивной способности ($\sigma^2_{CAC_i}$) оказались сорта 'Марс', 'АДМ 8', 'Парус', 'Варвара', 'Устинья', 'АД 412/2'.

В средних по продуктивности средах сохраняется изменчивость генотипов по норме реакции, и можно рассчитывать, что эффективность отбора на общую адаптивную способность будет высокой. Отбор только в комфортных или крайне неблагоприятных средах может привести к потере экологической стабильности и выделению только узко приспособленных генотипов.

Ориентируясь на показатель относительной стабильности, следует подбирать сорта с наименьшим значением S_{gi} при одновременно высоком ОАС. Сочетанием таких параметров выделялись генотипы 'Эра', 'Импульс' и 'Nord'. Это указывает на то, что данные образцы формируют высокую урожайность, которая в наименьшей степени менялась в зависимости от погодных условий.

Для достижения оптимального баланса при отборе по продуктивности и стабильности рассчитан показатель СЦГ. Лучшими генотипами, сочетающими высокую продуктивность со стабильным урожаем, оказались 'Жниво', 'АДМ 9', 'Башкирская 3', 'Прометей', 'Утро', 'Эра'.

Коэффициент корреляции между показателем S_{gi} (%) и стрессоустойчивостью, рассчитанный по всем 161 образцам, равняется 0,765, тогда как взаимосвязь между первым показателем и СЦГ была значимой и отрицательной ($r = -0,861$). Коэффициент корреляции между вариансой взаимодействия «генотип – среда» и показателем σ_{CAC_i} характеризующим стабильность, также был невысоким ($r = 0,120$), что предполагает наличие генотипов с дестабилизирующим эффектом, таких как, например, сорта 'Торнадо', 'Кристалл', 'АД 52'. Взаимосвязь между средней урожайностью и селекционной ценностью генотипа была значимой и умеренной ($r = 0,690$). Однако корреляция между средней продуктивностью генотипа и другими параметрами стабильности урожайности ($\sigma^2_{(G \times E)_{gi}}$, $\sigma^2_{CAC_i}$, σ_{CAC_i} , S_{gi}) отсутствовала ($r = 0,018-0,399$). Это говорит о том, что в исследуемом наборе были стабильными как высокопродуктивные, так и низкопродуктивные генотипы, а среднее значение признака и его средовая чувствительность относительно независимы и могут сочетаться в одном генотипе в различных комбинациях.

Заключение

Представлены результаты определения параметров адаптивности и стабильности 161 образца озимой тритикале из коллекции ВИР в Средневолжском регионе РФ. В результате проведенных исследований выделены генотипы, отличающиеся высокой общей адаптивной способностью и обеспечивающие максимальный средний урожай по всей совокупности сред: 'Жниво', 'АДМ 9', 'Башкирская 3', 'Прометей', 'Утро', 'Эра', 'Святозар', 'Докучаевский 13', 'Вектор', 'Докучаевский 12', 'Немчиновский 56', 'Гера', 'Сотник'. Из перечисленных сортов первые шесть сочетали высокую продуктивность со стабильным урожаем. К стрессоустойчивым генотипам, достоверно превосходящим стандарт, отнесены образцы 'Nord' и 'Эра'. Наилучшей селекционной ценностью генотипа обладали сорта 'Жниво', 'АДМ 9' и 'Вектор', сочетающие высокую продуктивность и высокую средовую устойчивость, которые рекомендованы для включения в селекционный процесс. Сорта 'Эра', 'Импульс' и 'Nord' выделялись сочетанием наименьшего значения S_{gi} при одновременно высоком ОАС. Данные сорта формируют высокую урожайность, которая в наименьшей степени зависит от погодных условий. Относительная стабильность генотипа положительно тесно коррелировала со стрессоустойчивостью и отрицательно – с селекционной ценностью генотипа. Корреляция между средней урожайностью и СЦГ была значимой и умеренной ($r = 0,690$), а с другими эколого-генетическими параметрами, характеризующими стабильность, отсутствовала. Проведенный анализ показал, что в исследуемом коллекционном наборе из 161 образца были стабильными как высокопродуктивные,

так и низкопродуктивные генотипы, а среднее значение признака и его средовая чувствительность относительно независимы и могут сочетаться в одном генотипе в различных комбинациях.

References / Литература

- Dzyubenko N.I. Vavilov strategy of collecting, maintaining and rational utilization of plant genetic resources of cultivated plants and their wild relatives. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;169:4-40. [in Russian] (Дзюбенко Н.И. Вавиловская стратегия пополнения, сохранения и рационального использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;169:4-40).
- Goncharenko A.A. On adaptivity and ecological resistance of grain crop varieties. *Vestnik of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2005;(6):49-53. [in Russian] (Гончаренко А.А. Об адаптивности и экологической устойчивости сортов зерновых культур. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2005;(6):49-53).
- Gordei I.A., Lyusikov O.M., Belko N.B., Khotyleva L.V., Kamin-skaya L.N., Koren L.V. et al. Triticale (Tritikale). In: *Genetic Foundations of Plant Breeding. In 4 volumes. Vol. 2. Genetics Proper of Plants (Geneticheskiye osnovy selektsii rasteniy. V 4 tomakh. T. 2. Chastnaya genetika rasteniy)*. Minsk; 2010. p.52-119. [in Russian] (Гордей И.А., Люсиков О.М., Белько Н.Б., Хотылева Л.В., Каминская Л.Н., Корень Л.В. и др. Тритикале. В кн.: *Генетические основы селекции растений. В 4 томах. Т. 2. Частная генетика растений*. Минск; 2010. С.52-119).
- Gordinskaya E.A., Krochmal A.V., Grabovets A.I., Barulina N.I., Biryukova O.V. *Characteristic of biological potential of winter triticale varieties. Legumes and Groat Crops*. 2021;38(2):158-164. [in Russian] (Гординская Е.А. Крохмаль А.В., Грабовец А.И., Барулина Н.И., Бирюкова О.В. Характеристика биологического потенциала сортов озимого тритикале. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2021;38(2):158-164). DOI: 10.24412/2309-348X-2021-2-158-164
- Grabovets A.I. Triticale – results of selection and issues of use. *Vestnik of the Russian Agricultural Science*. 2019;(1):32-36. [in Russian] (Грабовец А.И. Тритикале – итоги селекции и проблемы использования. *Вестник российской сельскохозяйственной науки*. 2019;(1):32-36). DOI: 10.30850/vrsn/2019/1/32-36
- Kasynkina O.M., Orlova N.S., Kanevskaya I.Yu. Evaluation of winter varieties of triticale on disease resistance. *The Agrarian Scientific Journal*. 2017;(8):7-10. [in Russian] (Касынкина О.М., Орлова Н.С., Каневская И.Ю. Оценка озимых сортов тритикале на устойчивость к болезням. *Аграрный научный журнал*. 2017;(8):7-10).
- Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V. A method for estimation of genotypes adaptive ability and stability, of environment's differentiative ability. I. Grounds of the method. *Russian Journal of Genetics*. 1985;21(9):1481-1490. [in Russian] (Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщение 1. Обоснование метода. *Генетика*. 1985;21(9):1481-1490).
- Klimashevsky E.L. Genetic aspect of plant mineral nutrition (Geneticheskiy aspekt mineralnogo pitaniya rasteniy). Moscow: Agropromizdat; 1991. [in Russian] (Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. Москва: Агропромиздат; 1991).
- Krokhmal A.V., Grabovets A.I., Gordinskaya E.A., Fomicheva A.A. Effect of the results of winter durum wheat selection on the crop yields and adaptability in the Don region. *IZVESTIA Orenburg State Agrarian University*. 2019;2(76):67-69. [in Russian] (Крохмаль А.В., Грабовец А.И., Гординская Е.А., Фомичева А.А. Результаты селекции озимого тритикале на продуктивность и адаптивность на Дону. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2019;2(76):67-69).
- Krokhmal' A.V., Grabovets A.I., Gordinskaya E.A., Biryukov K.N., Barulina N.I. Breeding of feed triticale for good productivity and adaptability. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2020;34(6):54-58. [in Russian] (Крохмаль А.В., Грабовец А.И., Гординская Е.А., Бирюков К.Н., Барулина Н.И. Селекция тритикале кормового направления на продуктивность и адаптивность. *Достижения науки и техники АПК*. 2020;34(6):54-58). DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10610
- Merezhko A.F., Udachin R.A., Zuev E.V., Filatenko A.A., Serbin A.A., Lyapunova O.A., Kosov V.Yu., Kurkiev U.K., Okhotnikova T.V., Navruzbekov N.A., Boguslavskiy R.L., Abdulaeva A.K., Chikida N.N., Mitrofanova O.P., Potokina S.A. Replenishment, preservation in living form and study of the world collection of wheat, Aegilops and triticale: guidelines (Popolneniye, sokhraneniye v zhimov vide i izucheniye mirovoy kollektsii psheinitzy, egilopsa i triticales: metodicheskiye ukazaniya). A.F. Merezhko (ed.). St. Petersburg: VIR; 1999. [in Russian] (Мережко А.Ф., Удачин Р.А., Зуев Е.В., Филатенко А.А., Сербин А.А., Ляпунова О.А., Косов В.Ю., Куркиев У.К., Охотникова Т.В., Наврузбеков Н.А., Богуславский Р.Л., Абдулаева А.К., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П., Потоккина С.А. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале: методические указания / под ред. А.Ф. Мережко. Санкт-Петербург: ВИР; 1999).
- Ponomarev S.N., Ponomareva M.L., Tagirov M.Sh. Evaluation of phenotypic stability of winter triticale varieties by grain yield by biplot analysis. *Zemledelie = Crop Farming*. 2018;(8):34-37. [in Russian] (Пономарев С.Н., Пономарева М.Л., Тагиров М.Ш. Оценка фенотипической стабильности сортов озимой тритикале по урожайности зерна методом биplot-анализа. *Земледелие*. 2018;(8):34-37). DOI: 10.24411/0044-3913-2018-10810
- Ripberger E.I., Bome N.A., Trautz D. Variability of the height of plants of hybrid forms of spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) under different ecological and geographical conditions. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(2):35-40. [in Russian] (Рипбергер Е.И., Боме Н.А., Траутц Д. Изменчивость высоты растений гибридных форм яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) как способ их адаптации в различных эколого-географических условиях. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(2):35-40).
- Sokolenko N.I., Komarov N.M. Evaluation of triticale variety samples by crop structure elements. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2021;2(26):200-207. [in Russian] (Соколенко Н.И., Комаров Н.М. Оценка сортообразцов тритикале по элементам структуры урожая. *Таврический вестник аграрной науки*. 2021;2(26):200-207). DOI: 10.33952/2542-0720-2021-2-26-200-207
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotech; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достиже-

ний, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2023).

Uspenskaja V.A., Bekish L.P., Chikida N.N. Sources of economically valuable traits for winter triticale breeding in the northwest of the Russian Federation. *Proceedings on*

Applied Botany, Genetics and Breeding. 2018;179(3):85-94. [in Russian] (Успенская В.А., Бекиш В.А., Чикида Н.Н. Источники хозяйственно ценных признаков для селекции озимой тритикале на Северо-Западе РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):85-94). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-85-94

Информация об авторах

Назлыгуль Шамсутдиновна Гараева, аспирант, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Казанский научный центр Российской академии наук, Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное структурное подразделение КазНЦ РАН, 420059 Россия, Казань, Оренбургский тракт, 48, cimba93@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7401-8946>

Сергей Николаевич Пономарев, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Казанский научный центр Российской академии наук, Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное структурное подразделение КазНЦ РАН, 420059 Россия, Казань, Оренбургский тракт, 48, s.ponomarev2020@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8898-4435>

Мира Леонидовна Пономарева, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, заведующая лабораторией, Федеральный исследовательский центр Казанский научный центр Российской академии наук, Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное структурное подразделение КазНЦ РАН, 420059 Россия, Казань, Оренбургский тракт, 48, smponomarev@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1648-3938>

Information about the authors

Nazlygul Sh. Garaeva, Postgraduate Student, Researcher, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Tatar Research Institute of Agriculture, subdivision of the KazSC RAS, 48 Orenburgsky Tract, Kazan 420059, Russia, cimba93@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7401-8946>

Sergey N. Ponomarev, Dr. Sci. (Agriculture), Chief Researcher, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Tatar Research Institute of Agriculture, subdivision of the KazSC RAS, 48 Orenburgsky Tract, Kazan 420059, Russia, s.ponomarev2020@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8898-4435>

Mira L. Ponomareva, Dr. Sci. (Biology), Professor, Chief Researcher, Head of a Laboratory, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Tatar Research Institute of Agriculture, subdivision of the KazSC RAS, 48 Orenburgsky Tract, Kazan 420059, Russia, smponomarev@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1648-3938>

Вклад авторов: Гараева Н. Ш. – анализ литературных данных; проведение экспериментов; написание текста статьи. Пономарев С. Н. – общее научное руководство; формирование методологии исследования; редактирование статьи. Пономарева М. Л. – общее научное руководство; формирование методологии исследования; редактирование статьи.

Contribution of the authors: Garaeva N. Sh. – analysis of published data; performance of the experiments; writing of the text of the article. Ponomarev S. N. – general scientific supervision; development of the research methodology; editing of the article. Ponomareva M. L. – general scientific supervision; development of the research methodology; editing of the article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

Статья поступила в редакцию 16.09.2023; одобрена после рецензирования 05.12.2023; принята к публикации 04.03.2024. The article was submitted on 16.09.2023; approved after reviewing on 05.12.2023; accepted for publication on 04.03.2024.