

EDN: TCSUQF

УДК 633.111.1

A Study of Morpho-Anatomical Traits and Lodging Resistance in Spring Bread Wheat Varieties (*Triticum aestivum* L.)

**Elena V. Ageeva^{a*}, Irina N. Leonova^b,
Elena A. Salina^b and Ivan E. Likhenko^a**

*^aSiberian Research Institute of Plant Cultivation
and Breeding – Branch of Institute of Cytology and Genetics SB RAS
Krasnoobsk, Russian Federation*

*^bFederal Research Center Institute of Cytology and Genetics SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation*

Received 22.08.2022, received in revised form 19.05.2023, accepted 05.07.2023

Abstract. Spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the main food crops grown in Western Siberia. Wheat lodging causes significant damage to yields, reduces protein content and affects the technological properties of grain and flour. The paper presents the results of studying anatomical and morphological features of spring soft wheat and their correlation with resistance to lodging. Lodging resistance of eleven spring soft wheat varieties was examined in the experimental fields of SibNIIRS, a branch of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS during 2019–2020. High resistance to lodging was determined in seven out of 11 varieties ('Triso', 'Novosibirskaya 29', 'Novosibirskaya 16', 'Bel', 'Velut', 'Chernyava 13', and 'Novosibirskaya 15') in both field tests. Lodging resistance in other genotypes varied from low to medium. The following anatomical and morphological features of the stem were examined: plant height, the diameter of upper and lower internodes, the thickness of culms, the thickness of primary cortices, the diameter of medullary lacunas, the number of vascular bundles of upper and lower internodes and their diameter. Principal component analysis indicated that the variability of anatomical and morphological features was determined by three principal components, which together constituted 68.39 % of the total variance. The first component determining 44.25 % of the variance included the following anatomical features: the diameter of internodes, the thickness of primary cortices, the diameter of medullary lacunas, the thickness of culms, and the number of vascular bundles. These traits should be taken into account in selection for lodging resistance.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: elenakolomeec@mail.ru

ORCID: 0000-0002-7714-5609 (Ageeva E.); 0000-0002-6516-0545 (Leonova I.); 0000-0001-8590-847X (Salina E.); 0000-0002-0305-1036 (Likhenko I.)

Keywords: wheat, lodging, stem, anatomical and morphological features, vascular bundles.

Acknowledgements. The work was financially supported by the budget project No. FWNR-2022–0018 of the IC&G SB RAS. Correlation analysis and assessment of the heritability of traits were carried out as part of the implementation of the RSF project No. 21–76–30003.

Citation: Ageeva E. V., Leonova I. N., Salina E. A., Likhenko I. E. A study of morpho-anatomical traits and lodging resistance in spring bread wheat varieties (*Triticum aestivum* L.). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(4), 506–521. EDN: TCSUQF



Изучение анатомо-морфологических признаков стебля и устойчивости к полеганию сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)

**Е. В. Агеева^а, И. Н. Леонова^б,
Е. А. Салина^б, И. Е. Лихенко^а**

*^аСибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН
Российская Федерация, Краснообск*

*^бФГБНУ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН
Российская Федерация, Новосибирск*

Аннотация. Яровая мягкая пшеница (*T. aestivum* L.) является одной из основных продовольственных культур, выращиваемых в западносибирском регионе России. Полегание пшеницы наносит существенный урон урожайности пшеницы, снижает содержание белка и влияет на технологические качества зерна и муки. В работе представлены результаты изучения анатомо-морфологических признаков яровой мягкой пшеницы, коррелирующих с устойчивостью к полеганию. Одиннадцать коллекционных сортов яровой мягкой пшеницы оценивали на устойчивость к полеганию на экспериментальных полях СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН в течение 2019–2020 гг. Высокая устойчивость к полеганию отмечена у семи сортов из 11 (Тризо, Новосибирская 29, Новосибирская 16, Бэль, Велют, Чернява 13 и Новосибирская 15) в оба года проведения полевых оценок. Устойчивость к полеганию остальных генотипов варьировала от низкой до средней. Проведено изучение анатомо-морфологических признаков стебля: высота растения, диаметр верхнего и нижнего междоузлий, толщина соломины, толщина первичной коры, диаметр медуллярной лакуны, число проводящих пучков верхнего и нижнего междоузлия и их диаметр. Анализ результатов методом главных компонент показал, что изменчивость анатомо-морфологических признаков определяется тремя главными компонентами, которые в совокупности составляют 68,39 % общей дисперсии. Первая компонента, определяющая 44,25 % вариации, включает признаки: диаметр междоузлий, толщина первичной коры, диаметр медуллярной лакуны, толщина соломины и число проводящих пучков. Данные признаки необходимо учитывать при отборе на устойчивость к полеганию.

Ключевые слова: пшеница, полегание, стебель, анатомо-морфологические признаки, сосудисто-проводящие пучки.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022–0018. Корреляционный анализ и оценка наследуемости признаков были проведены в рамках выполнения проекта РФФ № 21–76–30003.

Цитирование: Агеева Е. В. Изучение анатомо-морфологических признаков стебля и устойчивости к полеганию сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Е. В. Агеева, И. Н. Леонова, Е. А. Салина, И. Е. Лихенко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(4). С. 506–521. EDN: TCSUQF

Введение

Серьезной проблемой для современного сельского хозяйства является полегание зерновых культур. В неблагоприятные годы урон от полегания может составлять от 30 до 50 %. Кроме снижения урожайности полегание значительно ухудшает показатели качества зерна (Berry et al., 2004; Bhagat et al., 2018; Muszynska et al., 2021; Piñera-Chavez et al.,

2021). Известно, что устойчивость к полеганию зависит от большого числа параметров, в том числе от морфологических и анатомических признаков стебля (Kelbert et al., 2004; Ионова, 2009; Xiao et al., 2015; Shah et al., 2017; Yang et al., 2022). Среди анатомо-морфологических признаков большая роль принадлежит высоте растения и механической устойчивости стебля (Ильинская-Центилович, Тетерятченко, 1969; Дорофеев и др., 1976; Khobra et al., 2019; Muszynska et al., 2021).

Стебель пшеницы снаружи покрыт тонким слоем эпидермиса, за которым располагается первичная кора, представленная хлоренхимой и проводящими пучками (рис. 1). Проводящие сосудистые пучки расположены в два кольца: более мелкие пучки находятся в первичной коре, а более крупные – в паренхимном слое (Дорофеев, 1962; Лазаревич, 1999; Дждеид и др., 2005). Прочность стеблю придает механическая ткань, в состав которой входит склеренхима. Далее идет основная ткань – паренхима. Стебель яровой мягкой пшеницы внутри пустой, и данная полость называется медуллярной лакуной.

Мнения о том, какие анатомические структуры стебля имеют тесную корреляцию с устойчивостью к полеганию, противоречивы. По данным ряда авторов, помимо высоты растения не менее важны число, длина, толщина и диаметр междоузлий, вес стебля, тол-

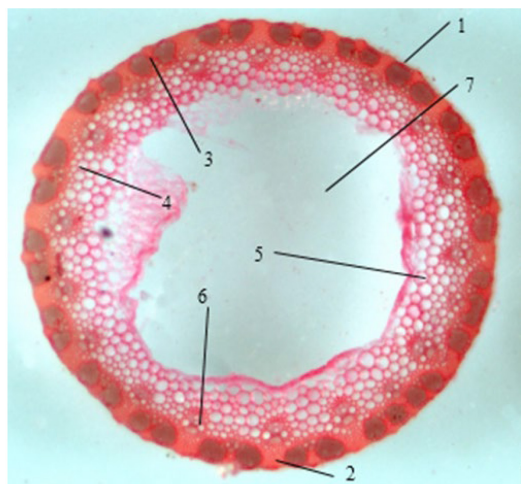


Рис. 1. Фото поперечного среза стебля мягкой пшеницы сорта Тризо: 1 – эпидермис, 2 – первичная кора, 3 – сосудисто-проводящий пучок первичной коры, 4 – склеренхимный слой, 5 – паренхима, 6 – проводящий пучок паренхимы, 7 – медуллярная лакуна

Fig. 1. Cross-section of soft wheat ‘Trizo’: 1 – epidermis, 2 – primary cortex, 3 – vascular bundle of primary cortex, 4 – sclerenchymal layer, 5 – parenchyma, 6 – vascular bundle of parenchyma, 7 – medullary lacuna

щина стенки соломины, содержание лигнина, а также число и диаметр проводящих пучков (Hai et al., 2005; Packer et al., 2015; Muhammad et al., 2020; Muszynska et al., 2021).

Одним из важных направлений в селекции адаптивных и урожайных сортов является отбор и создание новых неполегающих генотипов, обладающих оптимальными анатомическими характеристиками стебля. Изучение сопряженности морфологических характеристик стебля с устойчивостью к полеганию даст возможность использовать исходный материал в качестве источника целевых признаков.

Целью данной работы было изучение анатомо-морфологических параметров стебля у коллекционных сортов мягкой яровой пшеницы западносибирской селекции и их связи с полеганием.

Материалы и методы

Эксперимент проводили на опытном поле СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН в 2019–2020 гг. По данным ГМОС «Огурцово», погодные условия вегетационного периода 2019 г. были нестабильными из-за неравномерного выпадения осадков и колебаний температуры во второй половине вегетации. В мае и июле отмечена дождливая погода, а в июне и августе – небольшая засуха. В целом вегетационный период 2020 г. был значительно теплее среднемноголетних значений на 0,3–4,6 °С. В мае наблюдали нетипично теплую и увлажненную погоду. С середины до конца июня наблюдалась небольшая засуха, которая была спровоцирована жаркой погодой и отсутствием осадков, особенно в третьей декаде. Во второй половине вегетации установилась жаркая и увлажненная погода.

Материалом исследований служили сорта мягкой яровой пшеницы: Новосибирская 15, Новосибирская 16, Новосибирская 18, Но-

восибирская 29, Новосибирская 31, Велют, Обская 2, созданные в СибНИИРС-филиале ИЦиГ СО РАН; сорта Бэль и Чернява 13, созданные в НИИСХ Северного Зауралья. Сорта адаптированы для выращивания в западносибирском и уральском регионах. Для сравнения в анализ были включены короткостебельный сорт Тризо (Германия) и сорт Саратовская 29 (НИИ Юго-Востока, Саратов), которые характеризуются низкой и высокой полегаемостью соответственно. Растения выращивали на делянках площадью 2 м², расположенных систематически. Посев осуществляли во второй декаде мая. В течение вегетационного периода выполняли фенологические наблюдения. Уборку проводили в фазу полной спелости зерна.

Степень устойчивости к полеганию определяли глазомерно в фазу созревания по 9-балльной общепринятой шкале: 1 – очень сильное полегание, соломина лежит на земле; 3 – сильное полегание, растения изогнуты в нижней части соломины, почти лежат на земле; 5 – полегание в средней степени, растения наклонены; 7 – слабое полегание, растения стоят вертикально, 9 – растения не полегают, стоят вертикально вместе с колосом или колос слегка поник. Изучение анатомического строения стебля проводили для верхнего и нижнего междоузлий созревших растений по следующим параметрам: диаметр верхнего и нижнего междоузлий (мм); толщина первичной коры (мкм); толщина соломины (мкм); диаметр медуллярной лакуны (мм); число (шт.) и диаметр (мкм) сосудистых пучков (рис. 1).

Измерение высоты растений проводили от основания стебля до верхушки колоса. Анализ степени развития морфологических признаков междоузлия проводили с помощью методики, разработанной в ФГБНУ Аграрном научном центре «Донской» (Ионова, 2009).

Для оценки использовали 5 растений каждого сорта. Фрагмент стебля размером 3 см вырезали из центральной части верхнего и нижнего междоузлий, растительный материал фиксировали в 96 % этиловом спирте, подготовленные поперечные срезы стебля (по одному срезу каждого междоузлия) окрашивали 1 % раствором сафранина (Safranin O, ООО «Диаэм»). Фотографии поперечных срезов стебля, сделанные с помощью стереоскопического микроскопа Альтами SM0655 (ООО «Альтами»), оборудованного камерой Альтами UCOS 5100КРА, были использованы для выполнения морфометрических измерений поперечных срезов стебля в приложении Altami Studio 3.5.

Статистическую обработку результатов проводили по методике Б. А. Доспехова (1985) с помощью программы MS Excel 13 и Statistica v.10 (www.statsoft.ru). Коэффициент наследуемости (H^2) рассчитывали по формуле $H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2/n)$, где σ_g^2 и σ_e^2 – среднеквадратичные отклонения для генотипа и остаточной дисперсии соответственно; n – число сезонов вегетации. Анализ данных методом главных компонент (PCA) и кластерный анализ проведены с помощью программы Past 3 (Hammer et al., 2001).

Результаты и обсуждение

Устойчивость к полеганию у изучаемого набора сортов варьировала от низкой (3 балла) до крайне высокой (9 баллов). Крайне высокая устойчивость отмечена у сортов Тризо, Новосибирская 29, Новосибирская 16, Велют, Черныява 13, Бэль и Новосибирская 15 в оба года проведения полевых оценок. Низкую устойчивость наблюдали у сорта Саратовская 29, которая в 2019 г. составила 1 балл, а в 2020 г. – 3 балла. Устойчивость сортов Новосибирская 18, Обская 2 и Новосибирская 31 варьировала. В 2019 г. она была оценена в 7 баллов, в 2020 г.

устойчивость этих генотипов составила 5, 9 и 7 баллов соответственно. На основании двухлетнего скрининга семь из 11 изученных сортов не полегли в годы изучения.

Оценка растений по высоте показала варьирование признака как по годам, так и по сортам (рис. 2). В среднем высота растений в 2019 г. была выше у всех сортов по сравнению с 2020 г и варьировала в 2019 г. от 71,3 до 101,2 см. Наибольшую высоту наблюдали в 2019 г. у сортообразцов Обская 2 (101,2 см), Новосибирская 18 (97,6 см), Новосибирская 31 (95,8 см) и Саратовская 29 (95,1 см); в 2020 г. – у сортов Новосибирская 31 (93,6 см), Бэль (84,6 см), Черныява 13 (85,2 см) и Обская 2 (88,9 см). Сорт Тризо был отмечен как самый низкостебельный, высота составляла в среднем 71,3 и 69,5 см в 2019 и 2020 г. соответственно (рис. 2).

Изучение анатомо-морфологических признаков стебля показало, что сорт Обская 2 имел наибольший диаметр верхнего (2,77 мм) и нижнего междоузлий (3,82 мм) (табл. 1). Наименьший диаметр междоузлий наблюдали у сортов Тризо (2,15 и 2,78 мм) и Саратовская 29 (1,94 и 2,91 мм). Стоит отметить, что эти два генотипа имели достоверное различие по высоте соломины: для Тризо была характерна низкорослость, тогда как средняя высота растений сорта Саратовская 29 варьировала от 78,44 до 95,1 см. Не исключено, что этим можно объяснить отсутствие склонности к полеганию у первого и наличие ее у второго сорта.

Отмечено, что увеличение числа проводящих пучков в паренхимной ткани происходит сверху вниз. В среднем число пучков в колосонесущем междоузлии варьировало от 17,05 (Саратовская 29) до 25,92 штук (Обская 2), в то время как в нижнем междоузлии – от 23,69 (Саратовская 29) до 34,14 штук (Велют). Количество пучков от верхнего до нижнего междоузлия увеличивалось

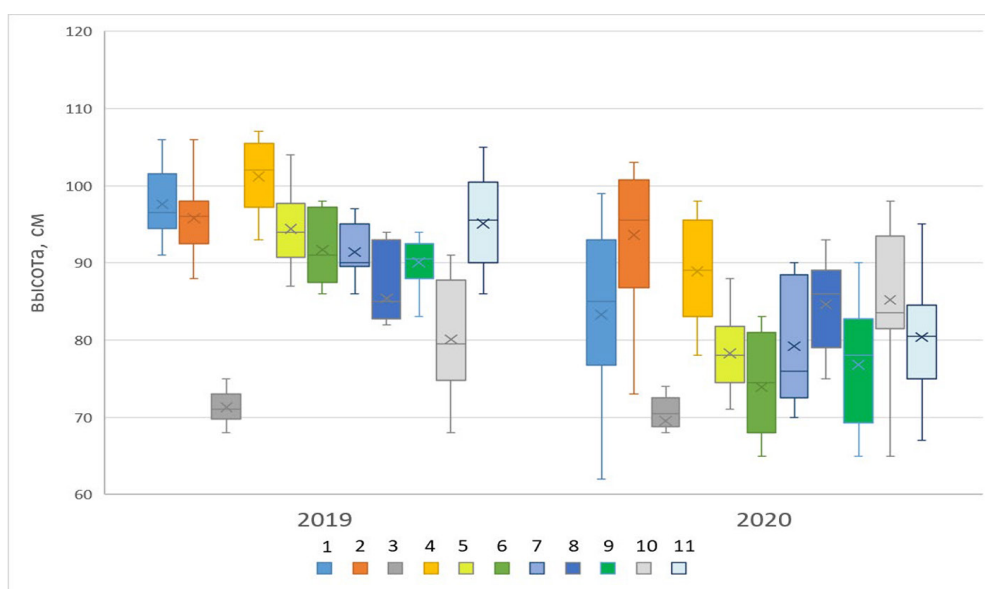


Рис. 2. Диаграмма, иллюстрирующая распределение сортов яровой мягкой пшеницы по высоте растений (Новосибирская область, 2019–2020 гг.). Нумерация сортов: 1 – Новосибирская 18, 2 – Новосибирская 31, 3 – Тризо, 4 – Обская 2, 5 – Новосибирская 16, 6 – Новосибирская 15, 7 – Новосибирская 29, 8 – Бэль, 9 – Велют, 10 – Чернява 13, 11 – Саратовская 29

Fig. 2. Distribution of spring wheat varieties by plant height (Novosibirskaya oblast, 2019–2020). Varieties: 1 – ‘Novosibirskaya 18’, 2 – ‘Novosibirskaya 31’, 3 – ‘Trizo’, 4 – ‘Obskaya 2’, 5 – ‘Novosibirskaya 16’, 6 – ‘Novosibirskaya 15’, 7 – ‘Novosibirskaya 29’, 8 – ‘Bel’, 9 – ‘Velut’, 10 – ‘Chernyava 13’, 11 – ‘Saratovskaya 29’

в среднем на 6,6 штуки, при этом сорта Тризо и Новосибирская 29 отличались от остальных наименьшим приростом. Было также установлено, что чем больше проводящих пучков в междоузлии, тем меньше они в диаметре. Особенно четко данная закономерность прослеживалась у образцов Новосибирская 18, Обская 2 и Тризо (табл. 1).

По мнению А. Muszynska с соавторами (2021), у растений с большим числом проводящих пучков отмечена устойчивость к полеганию, а у неустойчивых – идет снижение их числа. Однако стоит отметить, что при этом необходимо учитывать размер проводящих пучков и диаметр междоузлия. Генотипы Чернява 13 и Бэль отличались большим числом проводящих пучков небольшого диаметра при значительном диаметре стебля.

Первичная кора в нижнем междоузлии была тоньше, чем в подколосовом, это связано

с увеличением паренхимного слоя и уменьшением числа проводящих пучков в первичной коре. По толщине первичной коры были выделены сорта Чернява 13, Обская 2, Новосибирская 18 и Новосибирская 15.

По комплексу внутренних структур стебля выделили сорта Велют и Обская 2. У сорта Обская 2 отмечен самый большой диаметр обоих междоузлий, наибольшая толщина первичной коры (125,82 мкм) и число проводящих пучков (25,92 шт.) в верхнем междоузлии; при этом диаметр лакуны в обоих междоузлиях одинаковый – 1,9 мм. Сорт Велют превзошел сортообразец Обская 2 по толщине соломины (1151,8 мкм) и по числу проводящих пучков (34,14 шт.) в нижнем междоузлии, но уступил по толщине соломины верхнего междоузлия (371,59 мкм). В целом оба сорта представляют интерес для селекционных работ при изучении внутренних структур стебля.

Таблица 1. Морфологические и анатомические признаки верхнего и нижнего междоузлий сортов пшеницы

Table 1. Morphological and anatomical characteristics of upper and lower internodes in wheat varieties

Признаки/ Сорга	Черная 13	Валь	Саратов-29	Тризо	Новосибир-ская 16	Обская 2	Новосибир-ская 18	Новосибир-ская 31	Новосибир-ская 15	Новосибир-ская 29	Велют	Среднее	НСР _{0,05}
	верхнее междоузлие												
Диаметр междоузлия, мм	2,69	2,62	1,94	2,15	2,51	2,77	2,46	2,28	2,17	2,47	2,57	2,42	0,28
Толщина первичной коры, мкм	117,36	106,81	108,09	68,27	95,09	125,82	118,04	86,27	104,13	97,59	111,09	103,51	8,44
Толщина соломины, мкм	433,27	372,56	415,23	472,68	367,45	424,28	375,00	385,59	378,73	497,41	371,59	408,53	37,62
Диаметр лакуны, мм	1,79	1,88	1,10	1,21	1,71	1,92	1,65	1,42	1,39	1,43	1,77	1,57	0,25
Число проводящих пучков, шт.	19,60	21,37	17,05	20,91	19,26	25,92	21,91	20,50	19,73	23,94	25,20	21,40	2,65
Диаметр проводящих пучков, мкм	82,95	84,56	92,71	72,5	101,30	92,24	93,25	115,50	96,52	119,24	82,41	93,93	12,86
	нижнее междоузлие												
Диаметр междоузлия, мм	3,61	3,36	2,91	2,78	3,74	3,82	3,43	3,63	3,26	3,43	3,64	3,42	0,31
Толщина первичной коры, мкм	107,10	74,52	72,00	67,39	92,37	103,94	96,36	92,7	109,88	94,35	87,41	90,73	4,64
Толщина соломины, мкм	744,15	557,02	748,4	820,34	952,67	908,18	880,14	920,27	802,64	782,2	1151,8	842,53	41,07
Диаметр лакуны, мм	2,20	2,24	1,38	1,10	1,84	1,91	1,61	1,55	1,51	1,80	1,89	1,73	0,25
Число проводящих пучков, шт.	24,64	30,70	23,69	24,89	26,71	31,29	30,41	27,65	26,26	27,80	34,14	28,02	2,01
Диаметр проводящих пучков, мкм	113,02	102,27	131,89	102,35	140,95	123,81	108,7	150,41	158,25	124,23	127,6	125,77	14,36

Примечание: мкм – микрометр, мм – миллиметр, шт. – штук, НСР – наименьшая существенная разница.

Изучаемые сорта мягкой яровой пшеницы имели широкий диапазон проявления изменчивости анатомо-морфологических признаков (табл. 2). Варьирование признаков в верхнем междоузлии в основном было незначительным и средним ($V= 3,2-18,3$ %). Отмечена значительная изменчивость ($22,2-74,1$ %) в верхнем междоузлии у толщины первичной коры среди большинства сортов в оба года изучения. У сорта Велют отмечена изменчивость толщины первичной коры верхнего междоузлия в 2019 г.

74,1 %, тогда как незначительное варьирование данного признака отмечено у сорта Новосибирская 29 в оба года изучения, которое составило 3,7 % в 2019 г. и 1,1 % в 2020 г.

Варьирование в нижнем междоузлии у таких признаков, как диаметр среза, число проводящих пучков и их диаметр, было в основном среднее ($10,1-17,2$ %) и незначительное ($2,6-9,8$ %). Незначительное варьирование числа проводящих пучков среди генотипов в оба года изучения составило от 3,7 % (у со-

Таблица 2. Варьирование анатомо-морфологических признаков стебля, 2019–2020 гг.

Table 2. Variation of anatomical and morphological features of the stem, 2019–2020

Образец	Годы	Варьирование признаков верхнего междоузлия, %						Варьирование признаков нижнего междоузлия, %					
		1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Чернява 13	2019	15,4	39,5	23,3	20,8	8,1	18,3	13,1	15,0	13,2	25,7	8,4	12,0
	2020	3,2	16,6	29,6	14,6	7,2	7,2	2,6	36,2	10,3	6,2	3,7	11,5
Бэль	2019	13,5	33,9	13,0	17,7	8,1	13,7	13,8	29,8	35,3	28,4	10,8	9,4
	2020	4,7	16,6	16,8	66,6	6,1	15,1	5,5	15,0	19,7	16,7	8,3	11,2
Саратовская 29	2019	10,7	24,7	9,4	16,4	11,9	11,9	4,9	37,2	19,8	14,3	11,7	8,2
	2020	14,1	30,3	27,3	30,2	10,1	16,1	13,4	0,5	27,0	12,6	5,9	14,3
Тризо	2019	7,8	23,3	12,1	20,5	4,8	8,1	9,2	31,6	20,0	39,4	7,1	10,1
	2020	7,8	29,7	32,7	15,3	4,5	12,0	5,2	28,5	24,7	40,1	6,8	10,1
Новосибирская 16	2019	13,6	29,0	7,9	11,8	10,1	8,0	6,0	23,2	17,4	24,2	10,1	9,2
	2020	9,2	2,6	15,0	7,4	8,2	6,7	4,4	35,8	36,9	28,4	7,2	13,8
Обская 2	2019	9,1	7,9	11,2	14,7	10,6	18,1	8,7	32,3	26,8	34,3	6,3	13,6
	2020	12,4	22,2	17,9	33,0	13,4	33,2	3,6	27,6	8,6	10,4	13,0	10,2
Новосибирская 18	2019	7,1	16,6	13,0	11,7	9,4	9,9	4,3	17,4	5,4	23,8	7,4	8,2
	2020	9,9	23,2	16,5	15,3	9,8	13,9	6,8	33,1	27,0	8,5	9,2	8,5
Новосибирская 31	2019	9,2	33,1	10,8	14,0	6,9	4,4	9,8	16,6	35,1	29,8	8,7	8,2
	2020	9,8	45,5	14,2	21,0	9,6	6,8	12,0	36,9	30,6	43,0	6,5	6,8
Новосибирская 15	2019	13,3	36,2	9,6	7,7	7,6	6,7	7,8	16,6	33,0	20,9	10,3	10,9
	2020	9,8	23,0	10,6	17,3	13,8	11,2	7,6	50,7	45,1	17,8	4,9	12,3
Новосибирская 29	2019	7,0	3,7	31,2	29,5	7,5	14,6	4,0	35,9	33,5	9,3	6,7	13,7
	2020	7,1	1,1	13,5	15,8	5,1	6,8	7,0	35,1	13,1	16,6	6,2	10,4
Велют	2019	40,0	74,1	6,3	16,5	13,2	23,5	16,4	39,1	28,2	17,8	9,1	15,3
	2020	3,5	33,4	10,8	9,3	7,5	9,4	17,2	29,0	32,2	14,9	4,3	16,0

Примечание: 1– Диаметр среза, мм; 2 –Толщина первичной коры, мкм; 3 – Толщина соломины, мкм; 4 – диаметр лакуны, мм; 5 – число пучков, шт.; 6 – диаметр пучков, мкм.

рта Чернява 13 в 2020 г.) до 9,2 % (у Новосибирская 18 в 2020 г.), что указывает на то, что изучаемые сорта устойчиво формируют данный признак. Значительное варьирование среди признаков в нижнем междоузлии отмечено у толщины первичной коры, у толщины соломины и диаметра лакуны, что свидетельствует о том, что эти признаки при формировании, вероятнее всего, сильнее других подвержены влиянию окружающей среды. Наибольшая изменчивость толщины первичной коры в нижнем междоузлии была в 2020 г. у сорта Новосибирская 15 и составила 50,7 %. Коэффициент варьирования толщины соломины в нижнем междоузлии у изучаемого набора генотипов составил от 5,4 % (у сорта Новосибирская 18 в 2019 г.) до 45,1 % (у сорта Новосибирская 15 в 2020 г.).

Двухфакторный дисперсионный анализ, проведенный по данным 2019–2020 гг., показал, что генотип, среда и их взаимодействие с высокой достоверностью ($p < 0,00001$) влияют на полегание и все изученные анатомо-морфологические признаки. Что касается коэффициента наследуемости (H^2), то наиболее высокие значения показаны для признаков «высота растения» (95 %), «диаметр верхнего и нижнего междоузлий» (67–75 %), «количество пучков в верхнем и нижнем междоузлии» (85–92 %), что говорит о высоком вкладе генотипа в проявление признака. Для остальных анатомо-морфологических параметров H^2 варьировал от 52 до 61 %.

Корреляционный анализ Спирмана выявил достоверные корреляции ($p < 0,001$) между полеганием и высотой растения, диаметром обоих междоузлий и диаметром лакуны (табл. 3). Однако коэффициенты корреляций между полеганием и диаметром обоих междоузлий были слабыми и составляли 0,26 и 0,17 для верхнего и нижнего междоузлия соответственно. Для других морфологических

признаков высокие достоверные корреляции установлены между диаметром обоих междоузлий и диаметром лакуны ($r = 0,70-0,75$), низкие корреляции между толщиной соломины верхнего междоузлия и высотой растения ($r = -0,37$) и корреляции средней силы между диаметром междоузлия и количеством сосудистых пучков ($r = 0,44-0,54$).

Опубликованные данные по изучению корреляций между полеганием и другими анатомическими особенностями стебля злаковых культур неоднозначны. Ряд исследований свидетельствует, что длина и диаметр междоузлий играют значительную роль в устойчивости к полеганию (Демина, Косенко, 2015; Berry, Berry, 2015). Другие авторы считают, что отбор на устойчивость к полеганию в ранних поколениях следует вести по длине нижнего междоузлия, в то время как диаметр междоузлий слабо коррелирует с полеганием (Захаров и др., 2014). По данным И. Ю. Зайцевой и И. Н. Щенниковой (2020), не выявлено влияния отдельных морфологических особенностей междоузлий на устойчивость к полеганию.

О том, что высота растений играет ключевую роль в устойчивости к полеганию, показано в большинстве зарубежных и отечественных исследований (Li et al., 2006; Berry, Berry, 2015; Захарова и др., 2020). Известно, что короткостебельные генотипы имеют высокую устойчивость к полеганию, при этом урожайность этих образцов ниже, чем у среднерослых сортов (Sukhikh et al., 2021; Таранова и др., 2020). Поскольку среди среднерослых генотипов отмечены различия по устойчивости к полеганию и выявлены высокоустойчивые сорта, авторы предполагают, что в отсутствие эффективных генов короткостебельности *Rht* другие анатомо-морфологические факторы, влияющие на устойчивость соломины, могут повышать устойчивость к полеганию (Kelbert et al., 2004; Navabi et al., 2006).

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между устойчивостью к полеганию и анатомо-морфологическими признаками

Table 3. Correlation coefficients between lodging resistance and anatomical and morphological features

Признак	Полегание	Высота	Верхнее междоузлие						Нижнее междоузлие									
			Диаметр междоузлия	Толщина коры	Толщина соломинны	Диаметр лакуны	Количество пучков	Диаметр пучков	Диаметр междоузлия	Толщина коры	Толщина соломинны	Диаметр лакуны	Количество пучков	Диаметр пучков				
Полегание	1,00																	
Высота	-0,38	1,00																
Верхнее междоузлие	0,26	-0,06	1,00															
Диаметр междоузлия	0,04	-0,16	0,40	1,00														
Толщина коры	0,12	-0,37	0,31	0,46	1,00													
Толщина соломинны	0,23	0,17	0,70	0,25	-0,13	1,00												
Диаметр лакуны	0,12	0,05	0,44	0,15	0,26	0,26	1,00											
Количество пучков	-0,03	0,04	0,19	0,03	0,25	-0,04	0,18	1,00										
Диаметр пучков																		
Нижнее междоузлие	0,17	-0,09	0,37	0,51	0,36	0,21	0,28	0,25	1,00									
Диаметр междоузлия	0,07	0,15	0,09	0,05	-0,02	0,05	0,02	0,17	0,06	1,00								
Толщина коры	-0,03	0,16	0,04	0,04	-0,02	0,00	0,13	0,08	0,25	0,39	1,00							
Толщина соломинны	0,14	-0,20	0,43	0,52	0,38	0,26	0,24	0,22	0,75	-0,16	-0,27	1,00						
Диаметр лакуны	0,04	0,03	0,39	0,36	0,13	0,38	0,57	0,07	0,54	-0,04	0,12	0,44	1,00					
Количество пучков	-0,04	0,10	-0,11	-0,01	0,13	-0,21	0,03	0,52	0,41	0,08	0,25	0,16	0,05	1,00				
Диаметр пучков																		

Примечание: жирным шрифтом отмечены коэффициенты корреляции с достоверностью $p < 0,001$

Для выявления тесно связанных анатомо-морфологических признаков полученные результаты были проанализированы методом главных компонент. Было установлено, что изменчивость изучаемых признаков определяется тремя главными компонентами, которые в совокупности на 68,39 % определяют общую дисперсию. При этом вклад первой компоненты составляет 44,25 %, второй – 14,40 % и третьей – 9,74 %. В первую компоненту с большими коэффициентами нагрузки вошли признаки, которые относят к таким параметрам стебля, как диаметр междоузлия, толщина первичной коры, диаметр лакуны, толщина соломины и число проводящих пучков (табл. 4). Таким образом, первую главную компоненту можно интерпретировать как размер поперечного среза междоузлия стебля растения.

Ведущая роль в первой компоненте принадлежала диаметру междоузлий (у верхнего – 0,811, у нижнего – 0,925), диаметрам лакуны обоих междоузлий (0,532 и 0,838 со-

ответственно) и числу проводящих пучков (0,679 и 0,813). Наименьшая нагрузка наблюдалась у толщины соломины верхнего междоузлия (0,457).

Из матрицы факторных нагрузок видно, что вторая главная компонента наиболее тесно связана: с толщиной соломины верхнего междоузлия (0,513), диаметром лакуны верхнего междоузлия (–0,732) и диаметром сосудистых пучков паренхимы (0,565) в междоузлиях. Анализ признаковых нагрузок этого фактора показывает, что диаметр лакуны верхнего междоузлия отрицательно коррелирует с толщиной соломины верхнего междоузлия и диаметром сосудистых пучков обоих междоузлий. Вторую главную компоненту можно интерпретировать как размер механического слоя стебля.

Наибольшую нагрузку третьей компонентой наблюдали для толщины первичной коры в нижнем междоузлии, причем увеличение толщины первичной коры и соломины нижнего междоузлия, а также диаметра про-

Таблица 4. Результаты анализа анатомо-морфологических признаков стебля методом главных компонент

Table 4. Principal component analysis of anatomical and morphological features of the stem

Признаки	Оценка нагрузок на компоненты		
	1	2	3
Диаметр верхнего междоузлия, мм	0,811*	-0,372	-0,151
Толщина первичной коры верхнего междоузлия, мкм	0,775*	-0,130	0,104
Толщина соломины верхнего междоузлия, мкм	0,457*	0,513*	-0,598*
Диаметр лакуны верхнего междоузлия, мм	0,532*	-0,732*	0,144
Число проводящих пучков верхнего междоузлия, шт.	0,679*	-0,032	-0,425*
Диаметр проводящих пучков верхнего междоузлия, мкм	0,274	0,565*	0,257
Диаметр нижнего междоузлия, мм	0,925*	0,165	0,078
Толщина первичной коры нижнего междоузлия, мкм	0,216	0,035	0,607*
Толщина соломины нижнего междоузлия, мкм	0,259	0,281	0,468*
Диаметр лакуны нижнего междоузлия, мм	0,838*	-0,073	-0,118
Число проводящих пучков нижнего междоузлия, шт.	0,813*	-0,130	-0,111
Диаметр проводящих пучков нижнего междоузлия, мкм	0,208	0,729*	0,460*

Примечание: * – достоверно при $p < 0,05$; мкм – микрометр, мм – миллиметр, шт. – штук

водящих пучков нижнего междоузлия, оказывает отрицательное влияние на толщину соломины и число проводящих пучков верхнего междоузлия.

В результате проведенного факторного анализа установлено, что анатомо-морфологические структуры верхнего и нижнего междоузлий показывают положительную взаимосвязь с устойчивостью к полеганию. Однако в качестве критерия отбора на устойчивость к полеганию в этом исследовании предложено использовать особенности анатомического строения нижнего междоузлия (диаметр междоузлия и лакуны, число проводящих пучков), так как нагрузки данных морфофизиологических признаков были выше по сравнению с верхним междоузлем.

График распределения признаков анатомического строения стебля яровой мягкой пшеницы в пространстве первых двух главных компонент (рис. 3а) показывает, что диаметр верхнего междоузлия, толщина первичной коры верхнего междоузлия, число проводящих пучков верхнего междоузлия, диаметр нижнего междоузлия, диаметр лакуны нижнего междоузлия и число проводящих пучков нижнего междоузлия преобладают в первой компоненте, тогда как толщина соломины верхнего междоузлия, диаметр лакуны верхнего междоузлия, диаметр проводящих пучков верхнего междоузлия и диаметр проводящих пучков нижнего междоузлия преобладают во второй компоненте. Это означает, что признаки, вошедшие в первую компоненту

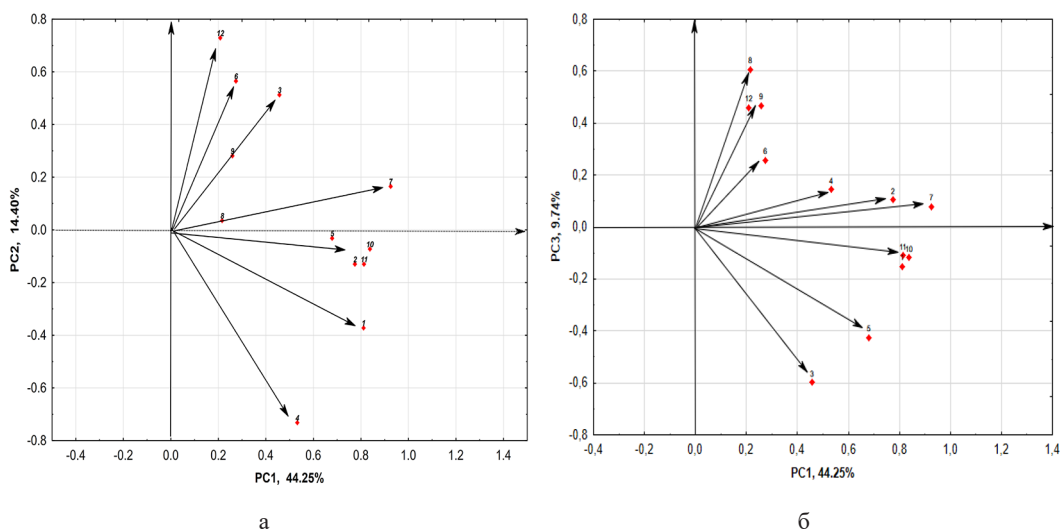


Рис. 3. Распределение комплекса признаков на плоскости главных компонент: 1 – диаметр верхнего междоузлия, 2 – толщина первичной коры верхнего междоузлия, 3 – толщина соломины верхнего междоузлия, 4 – диаметр лакуны верхнего междоузлия, 5 – число проводящих пучков верхнего междоузлия, 6 – диаметр проводящих пучков верхнего междоузлия, 7 – диаметр нижнего междоузлия, 8 – толщина первичной коры нижнего междоузлия, 9 – толщина соломины нижнего междоузлия, 10 – диаметр лакуны нижнего междоузлия, 11 – число проводящих пучков нижнего междоузлия, 12 – диаметр проводящих пучков нижнего междоузлия

Fig. 3. Principal component analysis of anatomical and morphological traits: 1 – diameter of upper internodes, 2 – thickness of primary cortices of upper internodes, 3 – thickness of culms of upper internodes, 4 – diameter of lacunas of upper internodes, 5 – number of vascular bundles of upper internodes, 6 – diameter of vascular bundles of upper internodes, 7 – diameter of lower internodes, 8 – thickness of primary cortices of lower internodes, 9 – thickness of culms of lower internodes, 10 – diameter of lacunas of lower internodes, 11 – number of vascular bundles of lower internodes, 12 – diameter of vascular bundles of lower internodes

ту, были ответственны за большую часть дисперсии данных, отбор по этим признакам эффективнее. Расположение признаков в разных частях графика также указывает на различную зависимость изучаемых признаков друг от друга. Толщина первичной коры нижнего междоузлия и толщина соломины нижнего междоузлия имели значение вкладов ближе к 0, что говорит, вероятнее всего, о их скрытых значимостях.

График распределения признаков анатомического строения стебля яровой мягкой пшеницы в пространстве первой и третьей компонент (рис. 3б) показывает, что большинство рассматриваемых признаков вошли в первую компоненту, кроме толщины соломины верхнего междоузлия, толщины первичной коры нижнего междоузлия, толщины соломины нижнего междоузлия и диаметра проводящих пучков нижнего междоузлия. Стоит отметить, что толщина соломины

верхнего междоузлия и число проводящих пучков верхнего междоузлия имели средние отрицательные корреляции по отношению к остальным признакам в компонентах.

Группировка сортов по комплексу изученных признаков представлена на рис. 4. Рассматриваемые сорта сформировали 2 кластера. В первый кластер вошли сорта с высокими показателями комплекса изученных признаков (Тризо, Новосибирская 29, Новосибирская 16, Новосибирская 31, Новосибирская 15). Эти генотипы характеризовали как генотипы с хорошо развитой проводящей системой. Во второй кластер вошли сорта (Черныява 13, Бэль, Обская 2, Саратовская 29, Новосибирская 18 и Велют), сочетающие в себе разные показатели изучаемых признаков (выше или ниже среднего значения), что свидетельствует о том, что кластерный анализ объединил сортообразцы по взаимодействию признаков в целом.

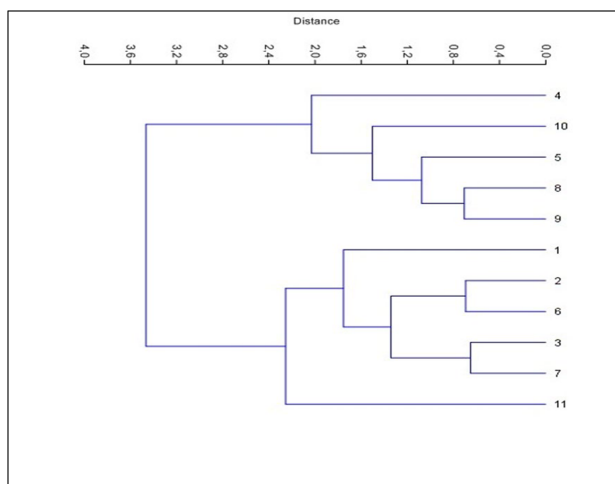


Рис. 4. Кластеризация сортов яровой мягкой пшеницы по результатам оценки морфологических признаков стебля в 2019–2020 гг.: 1 – Черныява 13; 2 – Бэль; 3 – Саратовская 29; 4 – Тризо; 5 – Новосибирская 16; 6 – Обская 2; 7 – Новосибирская 18; 8 – Новосибирская 31; 9 – Новосибирская 15; 10 – Новосибирская 29; 11 – Велют

Fig. 4. Clustering of spring soft wheat varieties based on the results of the evaluation of morphological characteristics of the stem in 2019–2020: 1 – ‘Chernyava 13’; 2 – ‘Bel’; 3 – ‘Saratovskaya 29’; 4 – ‘Triso’; 5 – ‘Novosibirskaya 16’; 6 – ‘Obskaya 2’; 7 – ‘Novosibirskaya 18’; 8 – ‘Novosibirskaya 31’; 9 – ‘Novosibirskaya 15’; 10 – ‘Novosibirskaya 29’; 11 – ‘Velut’

Заклучение

По результатам исследований выделены анатомо-морфологические признаки стебля, которые могут обуславливать устойчивость к полеганию у сортов мягкой яровой пшеницы в условиях Новосибирской области и других регионов Западной Сибири с идентичными почвенно-климатическими условиями:

диаметр верхнего и нижнего междоузлия, высота растений и диаметр лакуны. Выделены источники с устойчивостью к полеганию – Новосибирская 29, Новосибирская 16, Велют, Чернява 13 и Новосибирская 15, которые целесообразно использовать в селекционных программах по созданию продуктивных сортов с высокой устойчивостью к полеганию.

Список литературы / References

Дёмина И. Ф., Косенко С. В. (2015) Результаты оценки исходного материала яровой мягкой пшеницы на устойчивость к полеганию. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 8: 18–22 [Dyomina I. F., Kosenko S. V. (2015) The results of the assessment of source material of spring wheat for lodging resistance. *Bulletin of Altai State Agricultural University* [Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 8: 18–22 (in Russian)]

Дждеид Х., Пыльнев В. В., Рубец В. С. (2005) Изменение анатомической структуры стебля мягкой яровой пшеницы в процессе селекции в центральном районе Нечерноземья. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 4: 53–59 [Dzhdeid H., Pylnev V. V., Rubets V. S. (2005) Changes in the anatomical structure in the stem of soft spring wheat in the process of breeding in Central Non-Black Earth Region. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy* [Izvestiya Timiryazevskoi sel'skokhozyaistvennoi akademii], 4: 53–59 (in Russian)]

Дорофеев В. Ф. (1962) Анатомическое строение стебля некоторых видов пшеницы и его связь с полеганием. *Ботанический журнал*, 47(3): 374–380 [Dorofeev V. F. (1962) Anatomy of the stem of some wheat species and its correlation with lodging. *Botanicheskii Zhurnal*, 47(3): 374–380 (in Russian)]

Дорофеев В. Ф., Якубцинер М. М., Руденко М. И., Мигушова Э. Ф., Удачин Р. А., Мережко А. Ф., Семенова Л. В., Новикова М. В., Градчанинова О. Д., Шитова И. П. (1976) *Пшеницы мира*. Ленинград, Агропромиздат, 264 с. [Dorofeev V. F., Yakubciner M. M., Rudenko M. I., Migushova E. F., Udachin R. A., Merezko A. F., Semenova L. V., Novikova M. V., Gradchaninova O. D., Shitova I. P. (1976) *Wheats of the World*. Leningrad, Agropromizdat, 264 p. (in Russian)]

Доспехов Б. А. (1985) *Методика полевого опыта*. Москва, Агропромиздат, 351 с. [Dospikhov B. A. (1985) *Field experiment techniques*. Moscow, Agropromizdat, 351 p. (in Russian)]

Зайцева И. Ю., Щенникова И. Н. (2020) Сопряженность морфологических признаков с устойчивостью к полеганию ярового ячменя в условиях Волго-Вятского региона. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*, 181(3): 32–40 [Zaytseva I. Yu., Shchennikova I. N. (2020) Association of morphological traits with lodging resistance in spring barley under the conditions of the Volga-Vyatka region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding* [Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii], 181(3): 32–40 (in Russian)]

Захаров В. Г., Сюков В. В., Яковлева О. Д. (2014) Сопряженность анатомо-морфологических признаков с устойчивостью к полеганию яровой мягкой пшеницы в условиях Среднего Поволжья. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 18(3): 506–510 [Zakharov V. G., Syukov V. V., Yakovleva O. D. (2014) Correlation of morphoanatomical traits with lodging resistance in spring wheat

in the Middle Volga region. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* [Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii], 18(3): 506–510 (in Russian)]

Захарова Н.Н., Захаров Н.Г., Гаранин М.Н. (2020) Высота растений озимой мягкой пшеницы в связи с ее урожайностью и устойчивостью к полеганию в лесостепи Среднего Поволжья. *Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии*, 1: 51–59 [Zakharova N.N., Zakharov N.G., Garanin M.N. (2020) Plant height of winter soft wheat in connection with its crop yield and lodging resistance in forest steppe of middle Volga. *Vestnik of Ulyanovsk State Agricultural Academy* [Vestnik Ul'yanovskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii], 1: 51–59 (in Russian)]

Ильинская-Центилович М. А., Тетерятченко К.Г. (1969) О селекции озимой пшеницы на устойчивость к полеганию. *Труды Харьковского сельскохозяйственного института*, 27: 44–48 [Ilyinskaya-Tsentilovich M. A., Teteryatchenko K.G. (1969) On selection of winter wheat for lodging resistance. *Proceedings of the Kharkov Agricultural Institute* [Trudy Khar'kovskogo sel'skokhozyaistvennogo instituta], 27: 44–48 (in Russian)]

Ионова Е.В. (2009) Устойчивость к полеганию растений озимой твердой пшеницы. *Аграрный вестник Урала*, 8: 56–57 [Ionova E. (2009) Lodging resistance of plants of winter firm wheat. *Agrarian Bulletin of the Urals* [Agrarnyi vestnik Urala], 8: 56–57 (in Russian)]

Лазаревич С.В. (1999) Эволюция анатомического строения стебля пшеницы. Минск, БИТ «Хата», 296 с. [Lazarevich S. V. (1999) *Evolution of wheat stem anatomy*. Minsk, Khata, 296 p. (in Russian)]

Таранова Т.Ю., Кинчаров А.И., Дёмина Е.А., Муллаянова О.С. (2020) Оценка коллекционных образцов яровой мягкой пшеницы на короткостебельность и устойчивость к полеганию. *Успехи современного естествознания*, 4: 48–53 [Taranova T. Yu., Kincharov A. I., Demina E. A., Mullayanova O. S. (2020) Evaluation of collection samples of spring soft wheat for short stalk and lodging resistance. *Advances in Current Natural Sciences* [Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya], 4: 48–53 (in Russian)]

Berry P.M., Sterling M., Spink J.H., Baker C.J., Sylvester-Bradley R., Mooney S.J., Tams A.R., Ennos A.R. (2004) Understanding and reducing lodging in cereals. *Advances Agronomy*, 84: 217–271

Berry P.M., Berry S.T. (2015) Understanding the genetic control of lodging-associated plant characters in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 205(3): 671–689

Bhagat K.P., Kumar R.A., Kashyap P., Khadse A., Jhade R.K., Kushwaha S.R., Sairam R.K. (2018) Screening of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for lodging tolerance using morpho-physiological traits. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(4): 1481–1492

Hai L., Guo H., Xiao S., Jiang G., Zhang X., Yan C., Xin Z., Jia J. (2005) Quantitative trait loci (QTL) of stem strength and related traits in a doubled-haploid population of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 141(1–2): 1–9

Hammer Ø., Harper D.A. T., Ryan P.D. (2001) Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1): 4

Kelbert A.J., Spaner D., Briggs K.G., King J.R. (2004) The association of culm anatomy with lodging susceptibility in modern spring wheat genotypes. *Euphytica*, 136(2): 211–221

Khobra R., Sareen S., Meena B.K., Kumar A., Tiwari V., Singh G.P. (2019) Exploring the traits for lodging tolerance in wheat genotypes: a review. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 25(3): 589–600

Li X.-P., Lan S.-Q., Liu Y.-P., Gale M.D., Worland T.J. (2006) Effects of different *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht-B1c* dwarfing genes on agronomic characteristics in wheat. *Cereal Research Communications*, 34(2–3): 919–924

Muhammad A., Hao H., Xue Y., Alam A., Bai S., Hu W., Sajid M., Hu Z., Samad R.A., Li Z., Liu P., Gong Z., Wang L. (2020) Survey of wheat straw stem characteristics for enhanced resistance to lodging. *Cellulose*, 27(5): 2469–2484

Muszynska A., Guendel A., Melzer M., Tandron Moya Y.A., Röder M.S., Rolletschek H., Rutten T., Munz E., Melz G., Ortleb S., Borisjuk L., Börner A. (2021) A mechanistic view on lodging resistance in rye and wheat: a multiscale comparative study. *Plant Biotechnology Journal*, 19(12): 2646–2661

Navabi A., Iqbal M., Strenzke K., Spaner D. (2006) The relationship between lodging and plant height in a diverse wheat population. *Canadian Journal of Plant Science*, 86(3): 723–726

Packa D., Wiwart M., Suchowilska E., Bienkowska T. (2015) Morpho-anatomical traits of two lowest internodes related to lodging resistance in selected genotypes of *Triticum*. *International Agrophysics*, 29: 475–483

Piñera-Chavez F. J., Berry P.M., Foulkes M.J., Sukumaran S., Reynolds M.P. (2021) Identifying quantitative trait loci for lodging-associated traits in the wheat doubled-haploid population Avalon × Cadenza. *Crop Science*, 61(4): 2371–2386

Shah A.N., Tanveer M., Rehman A.U., Anjum S.A., Iqbal J., Ahmad R. (2017) Lodging stress in cereal – effects and management: an overview. *Environmental Science and Pollution Research*, 24(6): 5222–5237

Sukhikh I.S., Vavilova V.J., Blinov A.G., Goncharov N.P. (2021) Diversity and phenotypical effect of allelic variants of *Rht* dwarfing genes in wheat. *Russian Journal of Genetics*, 57(2): 127–138

Xiao Y., Liu J., Li H., Cao X., Xia X., He Z. (2015) Lodging resistance and yield potential of winter wheat: effect of planting density and genotype. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2(2): 168–178

Yang W., Qin Z., Sun H., Hou Q., Gao J., Chen X., Zhang L., Wang Y., Zhao C., Zhang F. (2022) Analysis of combining ability for stem-related traits and its correlations with lodging resistance heterosis in hybrid wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 21(1): 26–35