ГЕНЕТИКА, БИОТЕХНОЛОГИЯ, СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО

УДК 633.11«321»:632.112:631.527.33 DOI: 10.26897/0021-342X-2022-1-27-42 Известия ТСХА, выпуск 1, 2022

РЕЗУЛЬТАТЫ ОЦЕНКИ СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ РАЗЛИЧНЫХ АГРОЭКОТИПОВ ПО ПРИЗНАКАМ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ И ДОНОРСКИМ СВОЙСТВАМ

Л.В. ВОЛКОВА, О.С. АМУНОВА

(ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого»)

Для яровой пшеницы чрезвычайно актуальным является изучение засухоустойчивости в начальные фазы вегетации, поскольку дефицит воды в этот период приводит к значительным потерям урожая. Метод прорашивания семян в дистиллированной воде (контроль) и растворе сахарозы (опыт) позволяет оценивать устойчивость к засухе по морфологическим характеристикам в фазу проростков. Изучаемые сорта яровой пшеницы, относящиеся к различным экотипам, значимо различались по числу зародышевых корешков, общей биомассе проростка, перераспределению пластических веществ между корнем и ростком (индекс RSR) и общей комбинационной способности (ОКС). Достоверно высоким числом зародышевых корней в контроле (109% к среднему групповому значению) и стабильно высокой ОКС в ряду поколений характеризовался copm Nos Norko (Германия), что позволяет отнести его к донорам данного признака. Максимальной массой проростков в контрольном и опытном вариантах (112...120%) отличался сорт Klein Vencedor (Аргентина). Этот генотип характеризовался также относительно низкой реакцией на стресс. Полученные от него гибриды выделялись по массе проростка во втором и третьем поколениях. Метод диагностики RSR дает возможность четко дифференцировать изучаемые сорта по адаптивной стратегии устойчивости к засухе. Сорта Jahuara F-77 (Мексика) и Карабалыкская 91 (Казахстан) в условиях дефицита воды перераспределяли большую часть пластических веществ в корни, сорта Nos Norko (Германия) и Эритроспермум 1129 (Россия) сохраняли стабильное соотношение «Корень/росток». Включение выделенных сортов в программу скрещиваний позволит получить гибриды с максимальным генетическим разнообразием и расширенной амплитудой возможного приспособления к изменениям гидротермического режима. В практической работе при анализе селекционного материала в контрольных условиях важно учитывать, что генотипы с высокими показателями числа корешков характеризовались хорошими донорскими свойствами этого признака. В стрессовых условиях генотипы с большим числом зародышевых корней обладали повышенной биомассой проростка и увеличенным соотношением «Корень/росток». Величина наследуемости изучаемых признаков свидетельствует о том, что эффективность отбора может быть выше по числу корешков и RSR в контроле, по массе проростков – в опыте.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница, засухоустойчивость, число зародышевых корней, масса проростков, индекс RSR, общая комбинационная способность, наследуемость.

Введение

Среди абиотических факторов наиболее распространенным является дефицит влаги, который возникает не только вследствие засухи, но и при засолении почв, загрязнении их химическими соединениями, источниками которых могут быть

промышленность, сельское хозяйство и транспорт. Способность растений переносить недостаточную влагообеспеченность имеет большое значение для сельскохозяйственного производства во всем мире.

В настоящее время при создании сортов, устойчивых к засухе и другим абиотическим факторам, в приоритете остаются методы традиционной селекции. В России применение маркерных технологий ограничено рядом факторов (высокая стоимость исследований, недостаток развитой инфраструктуры, современного оборудования, расходных материалов, обученного персонала и т.д.), и селекция до сих пор в значительной степени базируется на классических методах идентификации по фенотипу, на скрещивании и подборе родительских пар [15]. Использование молекулярно-генетических методов затруднено также в связи со сложностью генетического контроля и многогранностью самого признака засухоустойчивости [10]. Устойчивость может быть обусловлена механизмами избежания, дегидратации, осмотического регулирования, стабильности клеточных мембран, регенерации, развитием морфоанатомических признаков и пр., многие из которых имеют сложную полигенную природу. Для преодоления значительного разрыва между генетикой, физиологией и селекцией актуальным направлением считается так называемое «фенотипирование» (phenotyping) – разделение признаков фенотипа до первичных элементов, которые более тесно связаны с продуктами генов, чем результирующие сложные свойства [20].

В последние годы российскими и зарубежными исследователями большое внимание уделяется признакам корней в разные фазы онтогенеза, влияющим на эффективность использования воды и элементов питания, а также их связи с устойчивостью к осмотическому стрессу [8, 21, 22, 25]. Изучение механизмов устойчивости к засухе на первых этапах развития является чрезвычайно актуальным для яровой пшеницы, поскольку ранневесенний недостаток влаги (в период «Посев-кущение») наиболее заметно сказывается на этой культуре, потери урожая могут достигать 30% [16]. В условиях весенней и летней засухи, когда верхний слой почвы быстро высыхает, яровая пшеница формирует урожай в основном за счет зародышевых корней, способных проникать в почву на глубину до 1,5 м [10, 18]. Общая биомасса и скорость роста на ранней стадии также являются значимыми агрономическими признаками как в стрессовых, так и в благоприятных условиях [23].

Селекция, основанная на показателях корневой системы, намного сложнее, чем отбор по большинству признаков надземных органов. Для решения этой задачи предлагается использовать ускоренные лабораторные методы. Скрининг признаков у проростков в строго контролируемых условиях имеет преимущества еще и в том, что позволяет минимизировать влияние средовых факторов, получать более точную оценку генотипической изменчивости и наследуемости.

Метод внутривидовых скрещиваний предполагает получение трансгрессивных рекомбинантов, генетической основой которых являются принципиально новые комбинации генов. При этом интерес для гетерозисной селекции представляют родительские сорта, принадлежащие различным агроэкотипам и обладающие высокой степенью генетической дивергенции. Повышение устойчивости к экологическим стрессорам достигается за счет обнаружения в расщепляющихся гибридных поколениях форм, превышающих значения исходных сортов. При этом важно убедиться в том, что высокий уровень признака сохраняется у гибридов более поздних поколений.

Цель исследований: оценка сортов яровой пшеницы разного эколого-географического происхождения по признакам засухоустойчивости в фазу проростков, анализ их общей комбинационной способности в ряду поколений, оценка эффективности селекции на основе коэффициентов наследуемости.

Материал и методы исследований

Исследования проводили в 2019...2021 гг. в ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока на семенах яровой пшеницы, репродуцированных в 2018...2020 гг. Объектом исследования служили 8 родительских сортов и 16 гибридных популяций $F_2...F_4$ (по зерну), полученные методом полных топ-кроссов. В качестве материнских форм использовали сорта: Симбирцит (Россия, Ульяновская обл.), Карабалыкская 91 (Казахстан), Эритроспермум 2945 (Россия, Саратовская обл.), Воронежская 8 (Россия, Воронежская обл.); отцовских форм – Jahuara F-77 (Мексика), Nos Norko (Германия), Kitt (США), Klein Vencedor (Аргентина). Материнские сорта и тестеры характеризовались достоверными различиями по параметрам проростков согласно ранее проведенному кластерному анализу [1]. Засухоустойчивость исходных форм и гибридов определяли по методике Н.Н. Кожушко [7] путем проращивания семян в течение 5 сут. в дистиллированной воде (контроль) и растворе сахарозы (опыт) с концентрацией 74,45 г/л, что соответствует осмотическому давлению 9 атм. В обоих вариантах опыта определяли число зародышевых корней, сухую массу проростков, соотношение сухой массы корней и ростков (root to shoot ratio – RSR). Группу устойчивости определяли по снижению признаков в опыте по отношению к контролю (I – на 20% и менее – высокая устойчивость; II - на 20...40% - выше средней; III - на 41...60% - средня: IV – на 61...80% – слабая; V – на 80% и более – отсутствие устойчивости). Оценку эффектов общей комбинационной способности (ОКС) по данным признакам у родительских форм проводили согласно методическим рекомендациям В.Г. Вольфа [4]. Эффект ОКС рассчитывали как отклонение среднего значения всех гибридов с данной исходной формой от среднего значения в опыте по формулам:

$$OKCi = \frac{1}{p1p2} (p1 \sum Xi - \sum Xcp);$$
 (1)

$$OKCj = \frac{1}{p \ln 2} \left(p 2 \sum Xj - \sum Xcp \right), \tag{2}$$

где ОКСі — общая комбинационная способность і-материнского сорта; ОКСј — общая комбинационная способность ј-отцовского сорта (тестера); р1 — количество материнских сортов; р2 — количество отцовских сортов; $\sum Xi$ — сумма средних значений всех гибридов с участием материнского сорта; $\sum Xj$ — сумма средних значений всех гибридов с участием отцовского сорта; $\sum X$ ср — сумма средних значений всех гибридов.

Эффекты ОКС определяли в трех смежных гибридных поколениях $F_2...F_4$ соответственно в 2019...2021 гг. Среднее значение ОКС у каждого сорта вычисляли, исходя из средних трехлетних значений признаков. Существенность различий сортов по ОКС определяли с помощью ошибки разности по отношению к средней ОКС, равной нулю. Общий коэффициент наследуемости (h^2_0) рассчитывали как долю генетической изменчивости в общей вариабельности признака [12].

Результаты и их обсуждение

Возможность создания новых рекомбинантов с расширенной генетической основой, с более выраженным в сравнении с родителями уровнем проявления признаков засухоустойчивости предполагает использование уникальных географически отдаленных форм, обладающих высокими донорскими свойствами.

Сорт Симбирцит, взятый в качестве материнской формы, создан в ФГБНУ «Ульяновский НИИСХ». В зоне лесостепи Среднего Поволжья влага повсеместно

находится в первом для растений минимуме и часто выступает ограничивающим фактором урожая, вероятность наступления засухи в ранневесенний период составляет около 60% [5]. Сорт Симбирцит отличается высоким потенциалом зерновой продуктивности в сочетании с высокой экологической пластичностью и получил широкое распространение в производстве. По данным собственных лабораторных исследований, данный сорт формировал число корешков в опыте и контроле соответственно 93 и 95% от среднего группового значения, среднее снижение признака к контролю составило 22% (II группа устойчивости). Значения ОКС по числу корешков, характеризующие аддитивный эффект генотипа, во все годы были отрицательными (табл. 1).

Таблица Зарактеристика сортов яровой пшеницы по числу зародышевых корней и общей комбинационной способности (ОКС), 2019...2021 гг.

Название сорта, № каталога ВИР, происхождение	Число	зародыш	евых корн	ей, шт.		ОКС	, шт.			
	F2 2019	F3 2020	F4 2021	X_{cp}	F2 2019	F3 2020	F4 2021	X _{cp}		
Материнские формы										
Симбирцит 64 548, Россия	4,15	4,30	4,53	4,33	-0,18	-0,19	-0,13	-0,17		
	3,57	2,82	3,70	3,36	0,12	-0,17	-0,26	-0,11		
Карабалыкская 91 64 702, Казахстан	4,79	4,48	4,67	4,65	0,01	0,22*	0,03	0,09*		
	3,78	3,57	3,65	3,67	-0,12	0,36*	-0,18	0,02		
Эритроспермум 2945 57 712, Россия	4,74	4,62	4,71	4,69	0,08*	-0,01	0,02	0,03		
	3,14	3,80*	3,41	3,45	-0,03	-0,19	-0,05	-0,09		
Воронежская 8 57 115, Россия	4,66	4,46	4,56	4,56	0,09*	-0,01	0,08*	0,05		
	3,05	3,14	3,58	3,26	0,02	0,00	0,49*	0,18		
Отцовские формы										
Jahuara F-77	4,35	4,88	4,61	4,61	-0,05	-0,06	-0,04	-0,05		
62 068, Мексика	4,10	2,80	4,83*	3,91	0,20*	-0,41	-0,20	-0,14		
Nos Norko	5,08*	4,92	4,89	4,96*	0,20*	0,11	0,13*	0,15*		
44 967, Германия	3,63	2,95	4,25	3,61	0,29*	0,23	0,19*	0,23*		
Кіtt	4,13	4,27	4,67	4,36	-0,08	-0,01	-0,03	-0,04		
54 849, США	3,66	2,31	4,56	3,51	-0,34	0,04	-0,11	-0,12		
Klein Vencedor	4,24	4,08	4,76	4,36	-0,07	-0,05	-0,06	-0,06		
29 766, Аргентина	4,01	3,48	4,80*	4,10	-0,15	0,14	0,12	0,03		
Среднее (n = 8)	4,51 3,61	4,50 3,11	4,68 4,10	4,56 3,61	0	0	0	0		
HCP ₀₅ – контроль	0,32	0,52	-	0,35	0,06	0,12	0,08	0,08		
HCP ₀₅ – опыт		0,50	0,52	-	0,19	0,26	0,16	0,22		

Примечание. Верхняя строка – контроль (дистиллированная вода); нижняя строка – опыт (раствор сахарозы 9 атм.).

^{*}Достоверно высокие значения к среднему групповому показателю.

Для условий Казахстана также характерны засухи в первой половине вегетации, поэтому сорта местной селекции обладают повышенной засухоустойчивостью и жаростойкостью [15]. Как правило, такие сорта обладают хорошо развитой системой зародышевых корней. Сорт Карабалыкская 91 рекомендован селекционерам как источник урожайности и адаптивности [11], жаростойкости, устойчивости к болезням, полеганию [10]. Количество зародышевых корней в контроле и опыте у этого сорта значимо не отклонялось от среднего группового значения, но отличалось высокой стабильностью по годам (коэффициент вариации V = 2,4...2,7%), реакция на стресс в среднем составила 21% (II группа устойчивости). Гибриды с участием сорта Карабалыкская 91 отличались высокими значениями числа корешков в F_3 в контроле и опыте (2020 г.), а также в контроле по результатам средних трехлетних оценок, о чем свидетельствуют достоверно положительные значения ОКС. Таким образом, данный сорт обладает высокими донорскими свойствами по числу зародышевых корней.

Особенность погодно-климатических условий Саратовской области заключается в частой повторяемости засухи и суховеев, поэтому в ФГБНУ ФАНЦ «Юго-Востока» селекции на засухоустойчивость уделяют большое внимание. Местные сорта приспособлены не только к ранневесенней, но и к летней продолжительной засухе. Сорт Эритроспермум 2945 по потенциальному уровню числа корешков (контроль) ежегодно превышал средний групповой показатель на 1...5%, при этом отличаясь самой высокой стабильностью признака по годам (V = 1,1%). Снижение числа корней на фоне искусственно созданной засухи было более выраженным, чем у предыдущих сортов, и составило 26%. У гибридов с участием Эритроспермум 2945 не выявлено значимое преимущество по числу корней, за исключением поколения F_2 (контроль, 2019 г.)

Условия вегетации в Воронежской области, расположенной на юго-востоке Центрально-Черноземного региона, характеризуются крайне неустойчивым, порой недостаточным увлажнением, с резким нарастанием температуры воздуха в ранневесенний период. Колебания урожайности зерновых культур в значительной степени определяются ресурсами влаги и тепла. Сорт Воронежская 8, согласно ранее проведенным полевым испытаниям, имел высокие урожайные свойства, но в большей степени, в сравнении с другими коллекционными сортами, реагировал на недостаток воды [3]. В лабораторных условиях этот сорт характеризовался наибольшей реакцией на стресс по числу зародышевых корней, снижая показатель до минимальных значений в опыте (на 28%). Однако данный сорт отличался высокой комбинационной способностью в гибридных поколениях F_2 и F_4 .

Сорт Jahuara F-77 выведен в Мексике в условиях субтропического континентального климата со среднегодовым количеством осадков 250 мм. В условиях Кировской области он формировал пониженную урожайность за счет низкой продуктивности колоса и растения. Число зародышевых корней у него в нормальных условиях проращивания существенно не отличалось от среднего группового значения, но при воздействии засухи среднее снижение было относительно невысоким (на 15%), что соответствует І группе устойчивости. Данный генотип характеризовался сильной вариабельностью признака в опыте: значения числа корней в разные годы репродукции семян варьировали от 2,80 до 4,83 шт. (V = 21,5%). Гибриды, полученные с участием тестера Jahuara F-7, не имели преимуществ по числу корней.

Сорт Nos Norko создан в Германии, которая находится в зоне умеренно-континентального климата и характеризуется достаточным уровнем увлажнения. Однако в определенные годы там наблюдается дефицит осадков, что существенно ограничивает урожайность яровой пшеницы. В нашем исследовании этот сорт формировал максимальное число зародышевых корней в контроле, достоверно превышая среднее групповое значение, в то же время достаточно сильно реагируя на осмотический стресс снижением признака (на 27%). Данный генотип можно отнести к ценным донорам признака

«Количество зародышевых корней», поскольку его ОКС ежегодно принимала положительные значения в контроле и опыте, в том числе достоверно высокие — во втором и третьем гибридных поколениях, а также в результате оценки средних трехлетних значений.

Сорт из США Кіtt, созданный в условиях типичного континентального климата с холодной зимой и теплым жарким летом, согласно предыдущим исследованиям характеризуется минимальной реакцией условий среды по урожайности и высокой полевой засухоустойчивостью [3]. Результаты лабораторного анализа показали, что данный генотип формировал признак «Число зародышевых корней» ниже группового среднего в контроле и опыте, реакция на засуху составила 19% (І группа); ОКС, как правило, принимала отрицательные значения. Как и для мексиканского сорта Jahuara F-77, для сорта Кitt была характерна высокая вариабельность признака по годам в условиях опыта (V = 26,3%).

Агроклиматические условия Аргентины в регионах возделывания пшеницы характеризуются высоким плодородием почв и достаточным количеством осадков. Сорт Klein Vencedor не выделялся по числу корней в благоприятных условиях проращивания, но в наименьшей степени реагировал на стресс: снижение к контролю составило 6% (І группа устойчивости), число зародышевых корней при проращивании в растворе сахарозы достигало максимальных средних значений (4,10 шт.), превышая на 15% среднее групповое значение. Высокий уровень устойчивости у этой исходной формы не отразился на гибридных потомствах $F_2...F_4$, поскольку не обнаружено достоверно высоких значений ОКС.

У всех изучаемых сортов общие пределы варьирования числа корней в контроле составили 4,13...5,08 шт., в опыте -2,31...4,83 шт. Отмечена высокая сортовая специфичность как по сезонной вариабельности признака (в данном случае предполагается зависимость от условий репродукции семян), так и по реакции на осмотический стресс. В контрольных условиях наблюдали слабую изменчивость признака по годам (V=1,1...6,7%), тогда как при проращивании в растворе осмотика вариабельность возрастала. При этом материнские формы были более стабильными (V=2,4...11,5%), чем отцовские (V=13,2...26,3%). В то же время отцовские формы характеризовались меньшей чувствительностью к водному дефициту: три сорта из четырех отнесены к первой группе устойчивости.

В селекции на засухоустойчивость необходимо улучшать те признаки, которые способствуют экономному расходованию влаги и не вступают в противоречие с продуктивностью растений. Важной адаптацией к недостатку воды, кроме активации роста корней, считается способность растений к осмотическому регулированию. Осмотическая настройка достигается за счет синтеза и накопления в цитоплазме органических осмолитов (сахара, аминокислоты и их производные, спирт и другие низкомолекулярные метаболиты), что позволяет продолжить рост в условиях стресса [2]. Поскольку интенсивность ростовых процессов служит интегральным показателем активности метаболизма, предполагается, что генотипы с высокой скоростью нарастания побегов зародыша зерновки имеют повышенную продуктивность [13], а минимальное снижение биомассы растения в растворе сахарозы свидетельствует о его толерантности к водному дефициту.

У сортов средняя масса проростков за три года изучения в контроле составила 10,39 мг, в опыте — 3,25, среднее снижение составило 69%. Все сорта отнесены к IV группе (слабая устойчивость). Максимальную массу проростков в контрольном и опытном вариантах (112 и 120% к среднему) формировала отцовская форма Klein Vencedor (табл. 2). Этот генотип характеризовался также относительно низкой реакцией на стресс (66%). Полученные от него гибриды выделялись по массе проростка во втором и третьем поколениях (ОКС = 0,05...0,31мг). Сорт Jahuara F-77 отличался самой высокой стабильностью признака по годам (V = 3,1...8,5%), но несмотря на высокие показатели массы проростков (106...108% к среднему), не проявил своих донорских свойств — его ОКС в большинстве случаев принимала отрицательные значения. Сорта

Карабалыкская 91, Эритроспермум 2945 и Кіtt формировали признак на уровне среднего в контроле, реакция на стресс составила 70...72%. Из них достоверно высокой ОКС в контроле обладали сорта Эритроспермум 2945 в F_2 и F_4 и Карабалыкская 91 в F_3 .

Таблица 2 Характеристика сортов яровой пшеницы по массе проростка и общей комбинационной способности (ОКС), 2019...2021 гг.

Сорт	Сух	ая масса	проростка	, мг	ОКС, мг					
	F2 2019	F3 2020	F4 2021	X _{cp}	F2 2019	F3 2020	F4 2021	X _{cp}		
	Материнские формы									
Симбирцит	5,85	9,41	10,86	8,71	-0,60	-0,76	-0,51	-0,62		
64 548, Россия	3,02	3,48	2,68	3,06	0,27*	0,11	0,46*	0,27*		
Карабалыкская 91 64 702, Казахстан	11,69*	9,28	10,52	10,50	-0,42	0,67*	-0,48	-0,08		
	3,16	3,33	2,83	3,11	-0,50	0,12	-0,56	-0,31		
Эритроспермум 2945 57 712, Россия	8,47	11,38	11,93	10,59	0,94*	0,07	0,47*	0,50		
	2,13	4,28	3,13	3,18	-0,01	-0,58	0,07	-0,17		
Воронежская 8 57 115, Россия	8,98	10,27	11,93	10,39	0,07	0,02	0,52*	0,20		
	2,04	3,53	2,36	2,64	0,24*	0,35*	0,03	0,22		
		Оті	цовские ф	ормы						
Jahuara F-77	10,62	10,95	11,45	11,00	0,21	-0,31	-0,47	-0,19		
62 068, Мексика	3,82*	3,11	3,61	3,51	0,07	-0,38	-0,26	-0,20		
Nos Norko	8,55	10,31	10,95	9,94	0,15	-0,23	0,00	-0,03		
44 967, Германия	2,43	3,54	3,76	3,24	0,48*	0,49*	-0,05	0,31*		
Кitt	8,75	10,61	11,80	10,39	-0,26	0,23	0,17	0,05		
54 849, США	2,26	3,23	3,29	2,93	-0,41	-0,15	0,03	-0,17		
Klein Vencedor	9,18	12,06*	13,65*	11,63	-0,10	0,31	0,30	0,17		
29 766, Аргентина	4,29*	3,02	4,37*	3,89	-0,15	0,05	0,28	0,06		
Среднее (n = 8)	9,01 2,89	10,53 3,44	11,64 3,42	10,39 3,25	0 0	0 0	0 0	0		
НСР ₀₅ – контроль	1,95	1,53	1,32	1,95	0,48	0,67	0,43	0,52		
НСР ₀₅ – опыт	0,87	0,91	0,77	1,18	0,23	0,33	0,29	0,24		

Примечание. Верхняя строка — контроль (дистиллированная вода); нижняя строка — опыт (раствор сахарозы 9 атм.).

Самую высокую чувствительность к засухе (снижение на 75%), соответственно минимальную массу проростков в растворе осмотика наблюдали у материнского сорта Воронежская 8. Однако включение в скрещивание данного сорта показало значительный селекционный эффект, поскольку гибридный материал с его участием достоверно превосходил по массе проростка средние популяционные значения в генерациях F_2 ,

^{*}Достоверно высокие значения к среднему групповому показателю.

 F_3 (опыт), F_4 (контроль). Сорт Nos Norko, выделившийся ранее по числу корешков, может представлять интерес и как источник устойчивости к засухе по массе проростка, если судить по значениям ОКС в опыте и относительно небольшой величине снижения показателя (67%). Материнская форма Симбирцит характеризовалась самыми низкими показателями массы проростка в контроле и одновременно наиболее сильной изменчивостью по годам (V = 24,2%). Гибриды от этого сорта в нормальных условиях имели достоверно низкую величину признака в ряду поколений (ОКС = -0.51...-0.76). В то же время данный генотип в наименьшей степени реагировал на осмотический стресс (снижение на 65%) и отличался высокой ОКС в опыте.

Между процессами накопления биомассы, требующими высокой интенсивности метаболизма, и устойчивостью, связанной с подавлением синтетических реакций, существует биологическое противоречие. В данном исследовании корреляция между значением признака в контроле и величиной снижения при стрессе была более выражена по числу корешков (r=0.53), чем по массе проростков (r=0.24). К сортам, способным сочетать высокую биомассу с невысоким ее снижением, можно отнести сорта Klein Vencedor и Jahuara F-77.

В селекционной практике генотипы с высоким уровнем признаков принято использовать как источники этих признаков. В наших исследованиях справедливость данного положения доказывается только по числу корешков в нормальных условиях проращивания: корреляция между величиной параметра и ОКС составила r = +0.55 (n = 24; значимо при $p \le 0.01$). По массе проростков в контроле связь была слабой (r = +0.19), в опыте отсутствовала (r = -0.11).

Таким образом, в условиях осмотического стресса по уровню проявления фенотипических признаков сложно судить о комбинационной способности сортов. Некоторые сорта (Воронежская 8, Симбирцит), обладающие средним или низким уровнем параметров в опыте, в аналогичных условиях формировали гибриды с высокими значениями признаков. Причиной зависимости эффектов ОКС от условий среды может служить возрастание доли неаддитивных взаимодействий (эпистаза и доминирования) при стрессе, что осложняет оценку донорских свойств. Эпистатические эффекты связаны с тем, что гены с низкой экспрессивностью не работают в присутствии высокоэкспрессивных генов, а проявляются обычно при утрате эффективности главными генами. По мнению А.В. Кильчевского [6], чем больше взаимодействие генотипа со средой, тем меньше вероятность получения высокого гетерозиса с участием этих образцов. Отрицательная корреляция между сезонной вариабельностью признаков у сортов (V, %) и их ОКС подтверждает это положение (r = -0.27...-0.60).

Обнаружена высокая сходимость величин ОКС как в контроле, так и в опыте между числом корней и массой проростков (r = 0.53...0.60; n = 24; значимо при $p \le 0.01$). Это свидетельствует о том, что генотипы с высокими донорскими свойствами по одному из признаков одновременно могут быть донорами других признаков.

Известно, что дефицит воды приводит к перераспределению пластических веществ в зону корней, увеличивая их способность к поглощению. Этот механизм связан с гормональными реакциями, отвечающими за накопление абсцизовой кислоты (АБК) и снижение уровня цитокининов [9, 19]. Долю массы корней в биомассе целого растения, возрастающую по мере усиления засухи, часто используют при сравнительной оценке реакции сортов на дефицит влаги [8]. В данной работе использовали параметр RSR (root to shoot ratio) как соотношение «Масса корней/масса ростков» в контрольных и опытных условиях. Значения RSR ниже или выше единицы свидетельствуют соответственно о преобладании массы надземной части или массы корней в общей массе проростка. Ценность величины RSR как диагностического критерия подтверждается возможностью четко дифференцировать генотипы (табл. 3).

		Инден	c RSR			ОКС				
Сорт	F2 2019	F3 2020	F4 2021	X _{cp}	F2 2019	F3 2020	F4 2021	X _{cp}		
	Материнские формы									
Симбирцит 64 548, Россия	0,76	0,90	1,05	0,90	0,06	0,02	0,05	0,04		
	0,86	1,09	2,15	1,37	0,26*	-0,17	-0,25*	-0,05		
Карабалыкская 91 64 702, Казахстан	0,81	0,76	0,84	0,80	-0,09*	-0,10*	-0,04	-0,08*		
	1,54	1,69	1,67	1,63	0,19	0,02	0,12	0,11		
Эритроспермум 2945 57 712, Россия	0,83	0,76	1,01	0,87	0,04	0,10	0,01	0,05*		
	1,25	1,21	1,13	1,20	-0,24*	0,26	0,06	0,02		
Воронежская 8 57 115, Россия	0,94	0,90	0,88	0,91	-0,01	-0,02	-0,01	-0,01		
	1,54	1,49	1,48	1,50	-0,20	-0,11	0,08	-0,08		
Отцовские формы										
Jahuara F-77	1,26*	0,76	1,25*	1,09	0,10	-0,01	0,00	0,03		
62 068, Мексика	2,21	1,63	2,39	2,08*	0,05	-0,08	-0,03	-0,02		
Nos Norko	0,90	0,93	1,01	0,95	-0,05*	-0,08*	-0,04	-0,06*		
44 967, Германия	1,03	1,74	1,13	1,30	-0,06	-0,13	0,10	-0,03		
Кіtt	1,00*	0,98	0,91	0,96	0,00	0,05	0,06	0,04		
54 849, США	1,49	1,02	1,81	1,44	0,23*	0,05	0,25*	0,18*		
Klein Vencedor	0,84	0,93	1,27*	1,01	-0,05*	0,04	-0,02	-0,01		
29 766, Аргентина	1,48	1,52	1,68	1,56	-0,22*	0,17	-0,32*	-0,12		
Среднее (n = 8)	0,92 1,42	0,86 1,42	1,03 1,68	0,94 1,51	0 0	0 0	0	0		
HCP ₀₅ – контроль	0,10	0,21	0,16	0,16	0,03	0,06	0,05	0,05		
HCP ₀₅ – опыт	0,82	0,59	0,73	0,57	0,22	0,18	0,22	0,17		

Примечание. Верхняя строка — контроль (дистиллированная вода); нижняя строка — опыт (раствор сахарозы 9 атм.).

Среднее групповое значение RSR у сортов в благоприятных условиях (контроль) составило 0,94, что говорит о незначительном преобладании надземной части. Высокопродуктивные материнские формы характеризовались более развитым побегом (RSR = 0,80...0,91), чем засухоустойчивые отцовские формы (RSR = 0,94...1,09). В условиях осмотического стресса средняя величина RSR выросла в среднем на 61% и достигла значения 1,51 с размахом изменчивости от 1,20...2,08. Все изучаемые генотипы реагировали на стресс повышением RSR, но уровень изменения был разный: от 37% к контролю у сорта Nos Norko до 103% у сорта Карабалыкская 91. Сезонная вариабельность признака у сортов также значительно различалась как в контроле (V = 4,0...21,4%), так и в опыте (V = 4,1...41,1%).

^{*}Достоверно высокие значения к среднему групповому показателю.

Считается, что сорта пшеницы, отличающиеся более интенсивным ростом первичной корневой системы в начальный период развития, обладают повышенной устойчивостью к засухе. В то же время энергетические затраты растения на развитие массы корней весьма значительны, и это может неблагоприятно сказаться на продуктивности. Включение регуляторных механизмов, приводящих к перераспределению большей части пластических веществ в корни, с одной стороны, можно считать положительной адаптацией к засухе (в нашем случае — у сортов Jahuara F-77 и Карабалыкская 91). С другой стороны, более устойчивыми формами принято считать сорта с низкой амплитудой изменчивости признаков — такие, как Nos Norko и Эритроспермум 1129. Поэтому вопрос об изменчивости RSR у проростков требует более подробного изучения.

Сорта Nos Norko и Карабалыкская 91 имели достоверно низкие значения ОКС в контроле в ряду поколений, то есть гибриды с их участием в нормальных условиях отличались более развитым побегом, что косвенно свидетельствует об их высоком уровне продуктивности. В условиях опыта достоверно высокой ОКС отличался сорт Kitt, поэтому данную отцовскую форму можно использовать как источник для повышения адаптации к водному стрессу.

Для оценки разных сторон метаболизма и для более полной характеристики устойчивости исследованных образцов важно рассматривать одновременно комплекс параметров и связи между ними. Обнаружены тесные корреляции между числом корешков и массой проростков в опыте $(r=0,93;\,n=8;\,$ значимо при $p{\le}0,01$). Это говорит о том, что при водном дефиците масса проростков на 86% детерминируется развитием корневой системы. В нормальных условиях эти признаки не коррелировали между собой (r=0,02). У генотипов с большим числом корней при засухе наблюдали закономерное увеличение индекса RSR (r=0,56). Сорта с большей массой проростков в контроле и опыте, как правило, характеризовались и более высокими значениями RSR (r=0,34...0,40).

Проявление комбинационной способности было неодинаковым по годам исследований. Степень совпадения оценок ОКС одного и того же набора сортов в повторных циклах диагностики в контроле варьировала от слабой до достоверно положительной (r=0,03...0,80), в опыте—отслабой отрицательной до слабой положительной (r=-0,45...0,42). Высокая повторяемость результатов отмечена только в контроле по числу корней, в остальных случаях какие-либо закономерности усиления или ослабления корреляций в зависимости от используемых параметров или генераций $F_2...F_4$ не обнаружены. Можно констатировать, что оценка комбинационной способности по результатам одного года исследований не дает достаточно точных результатов, особенно в условиях стрессовой нагрузки. Поэтому для полной характеристики сортов необходимо иметь многолетние данные не только анализируемых признаков, но и комбинационной способности по этим признакам. Наиболее точную информацию, но нашему мнению, можно получить, рассчитывая ОКС, исходя из усредненных трехлетних значений признаков.

При изучении характера наследования признаков, в том числе корневых систем растения, важно учесть тот факт, что изменение внешних условий влечет за собой изменение уровня гетерозиса, то есть передачу признаков потомству [26]. В условиях нарастающей засухи роль генов регуляторов существенно возрастает [24], тем самым повышая долю эпистатического взаимодействия генов и снижая долю аддитивных эффектов, что может означать снижение эффективности отбора [14].

В данном исследовании для определения величины наследуемости применяли двухфакторный дисперсионный анализ значений признаков у 16 гибридных популяций поколений $F_2...F_4$, в разных средах. В результате расчетов показано, что величина генетической вариансы, отражающая наследуемость в широком смысле слова (h^2_0), в контроле имеет тенденцию снижения в более поздних поколениях (табл. 4). Величина наследуемости, рассчитанная по средним генотипическим значениям, свидетельствует о том, что

эффективность отбора в данных популяциях может быть выше по числу корешков и RSR в контроле, по массе проростков – в опыте.

Таблица 4 Общие коэффициенты наследуемости и вклад материнских и отцовских компонентов в параметры проростков яровой пшеницы в нормальных и стрессовых условиях

	Коэффициент наследуемости (h, %)						
Сорт	F2 2019	F3 2020	F4 2021	X _{cp}			
	Общий ((h ² _O)					
Число зародышевых корней	82,8	58,9	54,5	51,5			
	56,1	60,8	69,0	31,6			
Сухая масса проростка	65,2	51,2	57,7	32,6			
	64,9	54,8	63,5	51,5			
Индекс RSR	80,4	60,2	56,4	49,8			
	42,3	51,9	47,5	25,0			
	Материнские ф	ормы (h² _A)	1				
Число зародышевых корней	19,2*	23,1*	17,9*	20,8*			
	1,9	11,6*	37,8*	4,6			
Сухая масса проростка	14,3*	10,5	21,6*	11,3			
	19,3*	19,0*	22,4*	14,6*			
Индекс RSR	21,9*	14,6*	6,9	16,2*			
	17,3*	14,4*	9,3	4,0			
	Отцовские фо	ррмы (h² _в)					
Число зародышевых корней	21,2*	4,9	16,4*	15,5*			
	17,4*	14,3*	11,1*	7,3			
Сухая масса проростка	1,4	3,0	7,4	1,1			
	21,9*	16,3*	6,5	10,5*			
Индекс RSR	25,6*	8,9*	9,3	9,1			
	9,2	7,5	18,7*	9,0			
	Взаимодейст	вие (h² _{AB})					
Число зародышевых корней	42,4*	30,8*	20,1	15,2			
	36,8*	34,8*	20,0*	19,8			
Сухая масса проростка	49,5*	37,7*	28,7*	20,2			
	23,7*	19,5	34,6*	26,3*			
Индекс RSR	32,9*	36,6*	40,1*	24,4*			
	15,8	30,1*	19,5	12,0			

Примечание. Верхняя строка – контроль (дистиллированная вода); нижняя строка – опыт (раствор сахарозы, 9 атм.). *Достоверно высокие значения ОКС. X_{cp} – величина наследуемости, рассчитанная

по средним генотипическим значениям признаков.

Материнские формы вносили значительный вклад во всех генерациях в число зародышевых корней в оптимальных условиях, и в массу проростков — в условиях осмотического стресса. Влияние отцовских форм было существенным на массу проростков в условиях опыта. Значительный вклад в формирование признаков у гибридов второго-четвертого поколений вносило и взаимодействие родительских форм.

Выводы

Изучаемые сорта яровой пшеницы, относящиеся к различным агроэкотипам, значимо различаются как по морфофизиологическим характеристикам проростков (число корешков, общая биомасса проростка), так и по адаптивным стратегиям, касающимся устойчивости к ранней засухе (индекс RSR). В условиях дефицита воды сорта Jahuara F-77 (Мексика) и Карабалыкская 91 (Казахстан) отличались перераспределением большей части пластических веществ в корни, сорта Nos Norko (Германия) и Эритроспермум 1129 (Россия) характеризовались сохранением стабильного соотношения «Корень/росток».

К ценным донорам числа зародышевых корней, исходя из значений общей комбинационной способности, можно отнести сорт Nos Norko (Германия), массы проростков — сорт Klein Vencedor (Аргентина). Использование выделенных сортов в программе скрещиваний позволит получить селекционный материал с максимальным генетическим разнообразием и расширенной амплитудой возможного приспособления к изменениям гидротермического режима. В практической работе при анализе селекционного материала важно учитывать, что высокий уровень признака «Число зародышевых корней» в контроле свидетельствует и о высоких донорских свойствах генотипов. По уровню развития признаков в стрессовых условиях сложно судить о комбинационной способности сортов, поскольку некоторые сорта со слабыми характеристиками массы проростков (Симбирцит, Воронежская 8) формировали гибриды с достоверно высоким уровнем признаков.

Величина наследуемости изучаемых признаков свидетельствует о том, что эффективность отбора в данных популяциях может быть выше по числу корешков и RSR в контроле, по массе проростков – в опыте.

Библиографический список

- 1. *Амунова О.С.* Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по устойчивости к ранней засухе / О.С. Амунова, Л.Н. Тиунова // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. -2018. -№ 1 (62). -С. 32–37.
- 2. *Бычкова О.В.* Реакция генотипов яровой твердой пшеницы в условиях моделированного осмотического и солевого стресса / О.В. Бычкова, Л.П. Хлебова, А.Б. Совриков, А.М. Титова // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. -2018. № 2 (160). С. 5-11.
- 3. Волкова Л.В. Результаты изучения сортов яровой пшеницы на засухоустойчивость в Кировской области / Л.В. Волкова, О.С. Амунова // Аграрный вестник Верхневолжья. -2018. -№ 3 (24). C. 12-17.
- $4.\,Bоль \phi \,B.\Gamma.$ Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности / В.Г. Вольф, П.П. Литун, А.В. Хавелова, Р.И. Кузьменко. Харьков, 1980. 76 с.
- 5. Захарова Н.Н. Урожайность озимой мягкой пшеницы в связи с климатическими ресурсами Ульяновской области / Н.Н. Захарова, Н.Г. Захаров, М.Н. Гаранин // Вестник Ульяновской ГСХА. -2017. -№ 2 (38). -C. 25–30.
- 6. *Кильчевский А.В.* Экологическая селекция растений / А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева. Минск: Тэхналогія, 1997. 372 с.

- 7. Кожушко Н.Н. Оценка засухоустойчивости полевых культур. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: Методическое руководство. Л.: ВИР, 1988. С. 10–24.
- 8. Кошкин Е.И. Использование признаков корневых систем полевых культур в селекции на урожайность и устойчивость к стрессорам / Е.И. Кошкин // Агрохимия. -2017. -№ 7. C. 86–98.
- 9. *Кудоярова* Г.Р. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды / Г.Р. Кудоярова, В.П. Холодова, Д.С. Веселов // Физиология растений. -2013. Т. 60, № 2. С. 155–165.
- 10. *Лепехов С.Б.* Некоторые принципы селекции яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость и урожайность в Алтайском крае: Монография. Барнаул: ФГБНУ Алтайский НИИСХ, 2015. 149 с.
- 11. Пакуль В.Н. Засухоустойчивость сортов яровой мягкой пшеницы / В.Н. Пакуль, Л.Г. Плиско // Международный научно-исследовательский журнал. 2018. Вып. 12(78). Ч. 2. С. 49—52.
- 12. Плохинский Н.А. Руководство по биометрии для зоотехников. М.: Колос, 1969.-256 с.
- 13. Степанов С.А. Физиологическое значение листьев главной почки зародыша зерновки пшеницы / С.А. Степанов, М.В. Ивлева, М.Ю. Касаткин // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия «Химия. Биология. Экология». 2012. Вып. 2. Т. 12. С. 57—60.
- 14. *Сюков В.В.* Методы подбора родительских пар для гибиризации у самоопыляющихся растений. Самара: Изд-во «НТЦ», 2007. 84 с.
- 15. *Цыганков В.И.* Оценка жаростойкости и засухоустойчивости яровой пшеницы на фоне селекционного процесса в знойно-засушливых условиях Западного Казахстана // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. -2011. − № 3 (31). -C. 18–22.
- 16. Чекалин С.Г. Оценка влияния различных типов засух на продуктивность возделываемых культур / С.Г. Чекалин, А.А. Оськина, Ш. Сейфуллина, А.С. Кравченко // Известия ОГАУ. -2020. -№ 1 (81). -С. 19–24.
- 17. *Чесноков Ю.В.* Генетические ресурсы растений и ускорение селекционного процесса / Ю.В. Чесноков, В.М. Косолапов. М.: ООО «Угрешская типография», 2016. 172 с.
- 18. Шаманин В.П. Морфометрические параметры корневой системы и продуктивность растений у синтетических линий яровой мягкой пшеницы в условиях Западной Сибири в связи с засухоустойчивостью / В.П. Шаманин, И.В. Потоцкая, С.С. Шепелев, В.Е. Пожерукова, А.И. Моргунов // Сельскохозяйственная биология. 2018. № 3. С. 587–597.
- 19. Широких И.Г. Влияние ассоциативных метилотрофных бактерий на проростки пшеницы при осмотическом стрессе / И.Г. Широких, С.Ю. Огородникова, А.А. Широких // Агрохимия. -2013. -№ 7. -C. 56–61.
- 20. Якушев В.П. Агротехнологические и селекционные резервы повышения урожаев зерновых культур в России / В.П. Якушев, И.М. Михайленко, В.А. Драгавцев // Сельскохозяйственная биология. -2015. -T. 50, № 5. -C. 550–560.
- 21. Comas L.H. Root traits contributing to plant productivity under drought / L.H. Comas, S.R. Becker V.C. von Mark P.F. Byrne, D.A. Dierig // Frontiers in Plant Science. 2013. V. 4 (442). P. 1–16. DOI: 10.3389/fpls.2013.00442.
- 22. *Hsiao T.C.* Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport / T.C. Hsiao, L. K. Xu // Journal of Experimental Botany. 2000. V. 51. P. 1595–1616. DOI:10.1093/jexbot/51.350.1595.
- 23. *Khan M.I.* Character association studies of seedling traits in different wheat genotypes under moisture stress conditions / M.I. Khan, G. Shabbir, Z. Akram, M.K.N. Shah M.

- An-sar, N.M. Cheema, M.S. Iqbal // SABRAO Journal of breeding and genetics. 2013. Vol. 45 (3). P. 458–467.
- 24. *Li*, *C*. Gene expression profiling of Bothriochloa ischaemum leaves and roots under drought stress / C. Li, J. Dong, X. Zhang, H. Zhong // Gene. 2018. V. 5 (691). P. 77–86. DOI:10.1016/j.gene.2018.12.038.
- 25. *Palta J.A.* Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments? / J.A. Palta, X. Chen, S.P. Milroy, G.J. Rebetzke // Functional Plant Biology. 2011. V. 38 (5). P. 347–354. DOI:10.1071/FP11031.
- 26. Sayar R. Inheritance of deeper root length and grain yield in half-diallel durum wheat (Triticum durum) crosses / R. Sayar, H. Khemira, M. Kharrat // Annals of Applied Biology. 2007. V. 151 (2). P. 213–220. DOI:10.1111/j.1744–7348.2007.00168.x.

RESULTS OF EVALUATION OF SPRING SOFT WHEAT VARIETIES OF VARIOUS AGRO-ECOTYPES BASED ON DROUGHT RESISTANCE AND DONOR PROPERTIES

L.V. VOLKOVA, O.S. AMUNOVA

(Federal Agricultural Research Center of the North-East named after N.V. Rudnitskiy)

For spring wheat, it is extremely relevant to study drought resistance in the initial phases of the growing season, as water deficiency during this period leads to significant yield losses. The method of seed germination in distilled water (control) and sucrose solution (experiment) makes it possible to evaluate drought resistance by morphological characteristics in the seedling phase. The studied varieties of spring wheat belonging to different ecotypes significantly differed in the number of germinal roots, total seedling biomass, redistribution of plastic substances between root and the general combining ability (GCA). The Nos Norko variety (Germany) had a significantly high number of germinal roots in the control (109% of the group average) and a consistently high OCS in the series of generations, which allows it to be classified as a donor of this trait. The Klein Vencedor variety (Argentina) had the highest seedling weight (112...120%) in the control and experimental variants. This genotype was also characterized by a relatively low stress response. The resulting hybrids differed in their seedling weight in the second and third generations. The RSR diagnostic method makes it possible to clearly differentiate the studied varieties by adaptive drought resistance strategy. The Jahuara F-77 (Mexico) and Karabalykskaya 91 (Kazakhstan) varieties redistributed most of the plastic substances in the roots under water shortage, the Nos Norko (Germany) and Erythrospermum 1129 (Russia) varieties maintained a stable root/sprout ratio. The inclusion of selected varieties in the crossing program will produce hybrids with maximum genetic diversity and expanded amplitude of possible adaptation to changes in the hydrothermal regime. In practical work, when analyzing breeding material under control conditions, it is important to note that genotypes with a large number of roots were characterized by good donor properties of this trait. Under stress conditions, genotypes with a large number of germinal roots had an increased seedling biomass and increased root/sprout ratio. The heritability of the studied traits indicates that the selection efficiency may be higher in terms of the number of roots and RSR in the control, and in terms of seedling weight in the experiment.

Key words: spring soft wheat, drought resistance, number of germinal roots, weight of seed-lings, RSR index, general combining ability, heritability.

References

1. Amunova O.S., Tiunova L.N. Geneticheskoe raznoobrazie myagkoy yarovoy pshenitsy po ustoychivosti k ranney zasukhe [Genetic diversity of soft spring wheat based on resistance to early drought]. Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka. 2018; 1 (62): 32–37. (In Rus.)

- 2. Bychkova O.V., Khlebova L.P., Sovrikov A.B., Titova A.M. Reaktsiya genotipov yarovoy tverdoy pshenitsy v usloviyakh modelirovannogo osmoticheskogo i solevogo stressa [Reaction of spring durum wheat genotypes under the conditions of simulated osmotic and salt stresses]. Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2018; 2 (160): 5–11. (In Rus.)
- 3. Volkova L.V., Amunova O.S. Rezul'taty izucheniya sortov yarovoy pshenitsy na zasukhoustoychivost' v Kirovskoy oblasti [Study results of spring wheat varieties for drought resistance in Kirov region]. Agrarniy vestnik Verkhnevolzh'ya. 2018; 3 (24): 12–17. (In Rus.)
- 4. Vol'f V.G., Litun P.P., Khavelova A.V., Kuz'menko R.I. Metodicheskie rekomendatsii po primeneniyu matematicheskikh metodov dlya analiza eksperimental'nykh dannykh po izucheniyu kombinatsionnoy sposobnosti [Methodological recommendations on the use of mathematical methods for the analysis of experimental data on the study of combining ability]. Kharkiv. 1980: 76. (In Rus.)
- 5. Zakharova N.N., Zakharov N.G., Garanin M.N. Urozhaynost' ozimoy myagkoy pshenitsy v svyazi s klimaticheskimi resursami Ul'yanovskoy oblasti [Winter soft wheat yield in connection with climate resources of Ulyanovsk region]. Vestnik Ul'yanovskoy GSKhA. 2017; 2 (38): 25–30. (In Rus.)
- 6. *Kil'chevskiy A.V., Khotyleva L.V.* Ekologicheskaya selektsiya rasteniy [Ecological plant breeding]. Minsk: Tekhnalogiya. 1997: 372. (In Rus.)
- 7. Kozhushko N.N. Otsenka zasukhoustoychivosti polevykh kul'tur. Diagnostika ustoychivosti rasteniy k stressovym vozdeystviyam. Metodicheskoe rukovodstvo [Evaluation of the drought resistance of field crops. Diagnostics of plant resistance to stress. Methodological guide]. L.: VIR. 1988: 10–24. (In Rus.)
- 8. Koshkin E.I. Ispol'zovanie priznakov kornevykh sistem polevykh kul'tur v selektsii na urozhaynost' i ustoychivost' k stressoram [Use of root traits in breeding for crop productivity and stress resistance]. Agrokhimiya. 2017; 7: 86–98. (In Rus.)
- 9. *Kudoyarova G.R., Kholodova V.P., Veselov D.S.* Sovremennoe sostoyanie problemy vodnogo balansa rasteniy pri defitsite vody [Current state of the problem of water relations in plants under water deficit]. Fiziologiya rasteniy. 2013; 60 (2): 155–165. (In Rus.)
- 10. Lepekhov S.B. Nekotorye printsipy selektsii yarovoy myagkoy pshenitsy na zasukhoustoychivost' i urozhaynost' v Altayskom krae: monografiya [Some principles of selection of spring soft wheat for drought resistance and yield in the Altai Territory: monograph]. Barnaul: FGBNU Altayskiy NIISKh. 2015: 149. (In Rus.)
- 11. *Pakul' V.N.*, *Plisko L.G.* Zasukhoustoychivost' sortov yarovoy myagkoy pshenit-sy [Drought resistance of varieties of spring soft wheat]. Mezhdunarodniy nauchno-issledovatel'skiy zhurnal. 2018; 12 (78); 2: 49–52. (In Rus.)
- 12. *Plokhinskiy N.A.* Rukovodstvo po biometrii dlya zootekhnikov [Biometrics guide for animal technicians]. M.: Kolos. 1969: 256. (In Rus.)
- 13. Stepanov S.A., Ivleva M.V., Kasatkin M.Yu. Fiziologicheskoe znachenie list'ev glavnoy pochki zarodysha zernovki pshenitsy [Physiological value of distinctions in development of the main bad of germ kernel wheat]. Izvestiya Saratovskogo universiteta. Novaya seriya. Seriya Khimiya. Biologiya. Ekologiya. 2012; 2 (12): 57–60. (In Rus.)
- 14. *Syukov V.V.* Metody podbora roditel'skikh par dlya gibirizatsii u samoopylyay-ushchikhsya rasteniy [Methods of selection of breeding pairs for hybirization in self-pollinating plants]. Samara: Izd-vo "NTTs". 2007: 84. (In Rus.)
- 15. Tsygankov V.I. Otsenka zharostoykosti i zasukhoustoychivosti yarovoy pshenitsy na fone selektsionnogo protsessa v znoyno-zasushlivykh usloviyakh Zapadnogo Kazakhstana [Evaluation of spring wheat heat-and drought resistance on the background of selection process under the sultry-arid conditions of Western Kazakhstan]. Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2011; 3 (31): 18–22. (In Rus.)
- 16. Chekalin S.G., Os'kina A.A., Seyfullina Sh., Kravchenko A.S. Otsenka vliyaniya razlichnykh tipov zasukh na produktivnost' vozdelyvaemykh kul'tur [Evaluation of the impact of various types of droughts on crop productivity]. Izvestiya OGAU. 2020; 1 (81): 19–24. (In Rus.)

- 17. Chesnokov Yu. V., Kosolapov V.M. Geneticheskie resursy rasteniy i uskorenie selektsionnogo protsessa [Plant genetic resources and acceleration of the breeding process]. M: OOO "Ugreshskaya tipografiya". 2016: 172. (In Rus.)
- 18. Shamanin V.P., Pototskaya I.V., Shepelev S.S., Pozherukova V.E., Morgunov A.I. Morfometricheskie parametry kornevoy sistemy i produktivnost' rasteniy u sinteticheskikh liniy yarovoy myagkoy pshenitsy v usloviyakh Zapadnoy Sibiri v svyazi s zasukhoustoychivost'yu [Root habitus and plant productivity of spring bread wheat synthetic lines in Western Siberia for drought resistance]. Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. 2018; 3: 587–597. (In Rus.)
- 19. Shirokikh I.G., Ogorodnikova S. Yu., Shirokikh A.A. Vliyanie assotsiativnykh metilotrofnykh bakteriy na prorostki pshenitsy pri osmoticheskom stresse [Effect of associative methylotrophic bacteria on wheat seedlings under osmotic stress]. Agrokhimiya. 2013; 7: 56–61. (In Rus.)
- 20. Yakushev V.P., Mikhaylenko I.M., Dragavtsev V.A. Agrotekhnologicheskie i selektsionnye rezervy povysheniya urozhaev zernovykh kul'tur v Rossii [Reserves of agro-technologies and breeding for cereal yield increasing in the Russian Federation]. Sel'sko-khozyaystvennaya biologiya. 2015; 50 (5): 550–560. (In Rus.)
- 21. Comas L.H., Becker., S.R., von Mark V.C., Byrne P.F., Dierig D.A. Root traits contributing to plant productivity under drought. Frontiers in Plant Science. 2013; 4 (442): 1–16. DOI: 10.3389/fpls.2013.00442
- 22. *Hsiao T.C., Xu L. K.* Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. Journal of Experimental Botany. 2000; 51: 1595–1616. DOI: 10.1093/jexbot/51.350.1595
- 23. Khan M.I., Shabbir G., Akram Z., Shah M.K.N., Ansar M., Cheema N.M., Iqbal M.S. Character association studies of seedling traits in different wheat genotypes under moisture stress conditions. SABRAO Journal of breeding and genetics. 2013; 45 (3): 458–467.
- 24. *Li C., Dong J., Zhang X., Zhong H.* Gene expression profiling of Bothriochloa ischaemum leaves and roots under drought stress. Gene. 2018; 5 (691): 77–86. DOI: 10.1016/j.gene.2018.12.038
- 25. Palta J.A., Chen X., Milroy S.P., Rebetzke G.J. Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments? Functional Plant Biology. 2011; 38 (5): 347–354. DOI: 10.1071/FP11031
- 26. Sayar R., Khemira H., Kharrat M. Inheritance of deeper root length and grain yield in half-diallel durum wheat (Triticum durum) crosses. Annals of Applied Biology. 2007; 151 (2): 213–220. DOI: 10.1111/j.1744–7348.2007.00168.x

Волкова Людмила Владиславовна, заведующий лабораторией, старший научный сотрудник, канд. биол. наук, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого»; 610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина, д. 166/а; тел.: (962) 894–25–30; e-mail: volkovkirov@mail.ru;

ORCID: http://orcid.org/0000-0002-0837-8425; AuthorID710565.

Амунова Оксана Сергеевна, научный сотрудник, канд. биол. наук, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого»; 610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина, д. 166/а; тел.: (953) 683–51–71; e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru; ORCID: http://orcid.org/0000–0001–8560–840X; AuthorID1017206.

Lyudmila V. Volkova, Head of the laboratory, Senior Research Associate, PhD (Bio), Federal Agricultural Research Center of the North-East named after N.V. Rudnitskiy (166/a Lenina Str., Kirov, 610007, Russian Federation; phone: (962) 894–25–30; E-mail: volkovkirov@mail.ru).

Oksana S. Amunova, Research Associate, PhD (Bio), Federal Agricultural Research Center of the North-East named after N.V. Rudnitskiy (166/a Lenina Str., Kirov, 610007, Russian Federation; phone: (953) 683–51–71; E-mail: priemnaya@fanc-sv.ru).