

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «ЗОНАЛЬНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА СЕВЕРО-ВОСТОКА
ИМЕНИ Н.В. РУДНИЦКОГО»

На правах рукописи

Амунова Оксана Сергеевна

ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ
ПШЕНИЦЫ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ
ЭДАФИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ ВОЛГО-ВЯТСКОГО РЕГИОНА

Специальность 06.01.05 – селекция и семеноводство
сельскохозяйственных растений

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель
Лисицын Евгений Михайлович,
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник

Киров, 2017

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение	4
Глава 1 Обзор литературы	9
1.1 Значение, распространение и проблемы селекции мягкой яровой пшеницы в Волго-Вятском регионе.....	9
1.2 Устойчивость и восприимчивость растений к алюмотоксичности.....	17
1.3 Засуха и засухоустойчивость растений	22
1.4 Фотосинтетическая деятельность растений в условиях эдафического стресса	28
Глава 2 Материал, методика и условия проведения исследований	34
2.1 Материал и методика проведения исследований	34
2.2 Метеорологические условия вегетационного периода в годы проведения полевых исследований	40
Глава 3 Лабораторная оценка мягкой яровой пшеницы по уровню потенциальной алюмоустойчивости и устойчивости к ранней засухе.....	45
3.1 Генетическое разнообразие сортов и линий мягкой яровой пшеницы по уровню устойчивости к ионам алюминия	45
3.2 Интегральная оценка уровня устойчивости к алюминию мягкой яровой пшеницы.....	50
3.3 Генетическое разнообразие сортов и линий мягкой яровой пшеницы по уровню устойчивости к ранней засухе.....	57
3.4 Интегральная оценка уровня устойчивости к ранней засухе мягкой яровой пшеницы.....	60
Глава 4 Продуктивность мягкой яровой пшеницы на почвах, различающихся содержанием подвижных ионов алюминия	65
4.1 Продуктивность сортов и взаимосвязь между составляющими в условиях кислых почв, имеющих высокую концентрацию ионов алюминия...	65
4.2 Влияние высокой концентрации ионов алюминия на элементы продуктивности колоса мягкой яровой пшеницы.....	67
4.3 Продуктивность сортов и взаимосвязь между ее составляющими в условиях кислых почв, содержащих следы подвижного алюминия.....	71
4.4 Продуктивность сортов и взаимосвязь между ее составляющими в условиях кислых почв, имеющих низкую концентрацию ионов алюминия.....	74
4.5 Влияние низкой концентрации ионов алюминия на элементы продуктивности колоса мягкой яровой пшеницы	77
Глава 5 Фотосинтетический аппарат мягкой яровой пшеницы в условиях эдафического стресса.....	80
5.1 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по устойчивости фотосинтетического аппарата в условиях жесткого алюминиевого стресса.....	80

5.2 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по структуре пигментного комплекса листьев в условиях кислых почв со следами подвижного алюминия.....	83
5.3 Динамика накопления пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы в условиях кислой почвы с низким содержанием алюминия.....	87
5.4 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по устойчивости фотосинтетического аппарата в условиях мягкого алюминиевого стресса.....	90
Глава 6 Взаимосвязь лабораторной оценкой уровня устойчивости к ранней засухе мягкой яровой пшеницы и устойчивости в полевых условиях..	97
6.1 Продуктивность сортов и взаимосвязь между ее составляющими в условиях дефицита влаги в ранневесенний период.....	97
6.2 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по устойчивости пигментного комплекса в условиях дефицита влаги в ранневесенний период.....	104
Заключение.....	107
Предложения селекционной практике.....	110
Список литературы.....	111
Приложения.....	130

ВВЕДЕНИЕ

Пшеница – ценная продовольственная культура. В настоящее время остро стоит проблема обеспечения регионов России зерном пшеницы за счет местных ресурсов, поэтому для производства определяющими стали не только максимальные возможности сорта, но и экологическая устойчивость новых сортов, включающая устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам (Давыдова, 2011). Поскольку каждый регион характеризуется определенным комплексом природных условий, в том числе спецификой проявления благоприятных и экстремальных экологических факторов, селекционные программы должны быть ориентированы на максимальное использование благоприятных факторов внешней среды и устойчивость к тем экологическим стрессорам, которые в наибольшей степени ограничивают величину и качество урожая в данной почвенно-климатической зоне (Жученко, 2008). В условиях Волго-Вятского региона основными абиотическими стрессорами считаются повышенная кислотность почвы в сочетании с присутствием подвижных ионов трехвалентного алюминия (Баталова, 2013) и ранневесенняя засуха, негативное влияние которой сказывается, в первую очередь, на развитии корневой системы, вызывая задержку и аномалии роста, а иногда и гибель растений (Давыдова, 2011). Алюминий препятствует активному поглощению фосфора, конкурирует с кальцием, ингибирует деление и удлинение клеток поглощающих органов (Лисицын и др., 2012) При этом уменьшается размер корневой системы, снижается ее способность поглощать влагу и питательные вещества. Недостаток питательных веществ прямо и косвенно влияет на фотосинтез (Баталова, 2013).

Одним из путей решения проблемы использования кислых почв является эдафическая селекция, задача которой – получение генотипов, специфически приспособленных к неблагоприятным почвенным условиям (Баталова, Лисицын, 2002). Критическим параметром успешного создания устойчивых к стрессовым факторам сортов является изначальное генетическое разнообразие исходного материала по изучаемому показателю (Лисицын, Амунова, 2014).

Несмотря на то, что отбор на устойчивость к любому фактору, приводит, как правило, к снижению потенциальной урожайности в нестрессовых условиях, создание сортов с сочетанием данных признаков, возможно (Баталова, 2013). Основным направлением селекции зерновых культур В.А. Крупнов (2013) считает устранение у лучших сортов и перспективных линий признаков, лимитирующих урожай и качество зерна. Вероятность успеха в создании нового сорта отбором из обширных гибридных популяций определяется удачным подбором реципиента и донора желательного признака (Лисицын, Амунова, 2014).

Целью настоящей работы было обоснование применения физиологических показателей и индексов развития растений в селекции мягкой яровой пшеницы на устойчивость к эдафическому стрессу.

В связи с этим в задачи исследований входило:

1. Изучить сорта и линии мягкой яровой пшеницы различного эколого-географического происхождения из числа новых поступлений в мировую коллекцию ВИР по устойчивости проростков к воздействию ионов алюминия и водного дефицита.
2. Оценить влияние ионов трехвалентного алюминия и водного дефицита на развитие элементов продуктивности растений мягкой яровой пшеницы.
3. Провести анализ влияния ионов алюминия на работу генетических систем адаптивности, пластичности и микрораспределения продуктов фотосинтеза в колосе пшеницы.
4. Сравнить структурную организацию фотосинтетического аппарата контрастных по уровню потенциальной алюмоустойчивости сортов пшеницы в нормальных условиях произрастания и под действием эдафического стресса.
5. Исследовать взаимосвязь развития фотосинтетического аппарата мягкой яровой пшеницы с устойчивостью к действию эдафического стресса в зоне корней.

Научная новизна работы. Впервые на примере мягкой яровой пшеницы показано, что лабораторная экспресс-оценка алюмоустойчивости по характеру развития первичной корневой системы значимо коррелирует с уровнем развития элементов продуктивности колоса при выращивании растений в полевых условиях мягкого алюмокислого стресса (рН 4,3; содержание подвижного алюминия до 35 мг/кг почвы).

Впервые показано, что генотипы мягкой яровой пшеницы значительно различаются между собой по характеру реакции на эдафический стресс корневых систем и фотосинтетического аппарата листьев.

Практическая значимость работы и реализация результатов исследований. Модифицирована экспрессная лабораторная методика оценки уровня устойчивости проростков пшеницы к действию ионов алюминия и водному дефициту, позволяющая более обосновано подбирать пары для скрещивания, с целью повышения степени эдафической устойчивости растений. В результате комплексной (лабораторной и полевой) оценки уровня алюмо- и засухоустойчивости сортов и линий рабочей коллекции мягкой яровой пшеницы выделены генотипы, сочетающие устойчивость на ранних этапах развития с устойчивостью работы фотосинтетического аппарата листьев в условиях стресса. Выявленные генотипы в настоящее время используются в селекционной работе по выведению алюмо- и засухоустойчивых сортообразцов.

Методология и методы исследования. Теория и методология исследований основана на анализе научных трудов отечественных и зарубежных исследователей по изучаемой проблеме. В работе применялись аналитический, экспериментальный (лабораторные опыты и полевые исследования), статистический (математический анализ полученных результатов) методы исследований.

Положения, выносимые на защиту:

1. При низком уровне эдафического стресса (рН 4,3; содержание подвижного алюминия до 35 мг/кг почвы) степень устойчивости первичной корневой

системы мягкой яровой пшеницы тесно коррелирует с развитием элементов продуктивности колоса;

2. Содержание фотосинтетических пигментов во флаговом листе мягкой яровой пшеницы коррелирует с развитием элементов продуктивности;
3. Среди сортов и линий мягкой яровой пшеницы наблюдается значительная генетическая гетерогенность по сочетанию уровня устойчивости к абиотическому стрессу корневых систем и фотосинтетического аппарата листьев.

Апробация работы и публикации результатов исследований. Результаты исследований по теме диссертации докладывались и обсуждались на расширенных заседаниях научно-методической комиссии по селекции и семеноводству ФГБНУ «НИИСХ Северо-Востока» (2013...2016 гг.); на Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы селекции и возделывания полевых культур» (Киров, ВГСХА, 2013 г.); на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Методы и технологии в селекции растений» (Киров, НИИСХ Северо-Востока, 2014...2016 гг.); на Международной научно-практической конференции аспирантов и молодых ученых «Знания молодых: наука, практика и инновации» (Киров, ВГСХА, 2014...2015 гг.); на VIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностики живых систем» (Киров, ВятГГУ, 2015 г.).

По теме диссертации опубликовано 18 печатных работ, в том числе 3 в ведущих научных журналах, рекомендованных ВАК РФ и 1 – в журнале, входящем в библиографическую и реферативную базу данных SCOPUS.

Личный вклад автора заключается в проведении лабораторных и полевых опытов, статистической обработке, обобщении и интерпретации экспериментальных данных, формировании научных положений и выводов, написании научных публикаций и текста диссертации.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 157 страницах машинописного текста. Состоит из введения, 6 глав, заключения и практических рекомендаций. Содержит 27 таблиц, 17 рисунков и 8 приложений. Биб-

лиографический список включает 201 источник, в том числе 64- на иностранных языках.

Выражаю глубокую признательность научному руководителю доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику ФГБНУ «НИИСХ Северо-Востока» Е.М. Лисицыну за ценные консультации и помощь в выполнении работы. Выражаю благодарность кандидату сельскохозяйственных наук Л.А. Коряковцевой, кандидату биологических наук Л.В. Волковой, коллективам отдела эдафической устойчивости растений, лаборатории селекции мягкой яровой пшеницы ФГБНУ «НИИСХ Северо-Востока», лаборатории селекции и семеноводства овса Фаленской селекционной станции, оказавшим техническую помощь в выполнении программы исследований.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Значение, распространение и проблемы селекции мягкой яровой пшеницы в Волго-Вятском регионе

Мягкая яровая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является одной из основных продовольственных и фуражных культур мира, под посевами которой занято 216 млн. га. Широкое распространение мягкой яровой пшеницы связано с ее продовольственной значимостью. Пшеница является одним из основных продуктов питания населения (Андрушенко, 2003). Белки пшеницы обладают высокой усвояемостью и сравнительно богаты аминокислотами (Кудашкин и др., 2004). Из муки пшеницы получается пористый, вкусный, ароматный и высокопитательный хлеб. Пшеничная мука дает хлеб более вкусный, чем мука из зерна других культур (ржи, ячменя, овса, кукурузы). Суточная потребность человека в энергии покрывается на одну треть за счет хлеба (Ахохов, Блиев, 2000). Фуражные сорта, а также отруби, как побочный продукт размола зерна, - это хороший концентрированный корм для домашних животных и птицы.

Агроклиматические ресурсы позволяют России не только полностью удовлетворять собственные потребности в высококачественном зерне, но и выступать конкурентоспособным участником на мировом зерновом рынке. Доля России в мировом производстве пшеницы составляет более 9%. Однако, по уровню урожайности наша страна значительно уступает Германии, Франции, США, Канаде. Средняя урожайность пшеницы в России в 2015 г., по данным Й. Циммера (2015), составила 2,32 т/га, тогда как в Германии – около 7,0 т/га. В России основными регионами возделывания мягкой яровой пшеницы являются Поволжье, Западная и Восточная Сибирь, Южный Урал. Выращивают ее также в Центрально-Черноземных областях и Нечерноземной зоне.

В Волго-Вятском регионе идет сокращение посевов яровой пшеницы, главным образом, за счет расширения площадей ячменя, как более высокоурожайной культуры (Баженова и др., 1999). Так, в 2009 г. мягкую яровую пшени-

цу в Кировской области высевали на площадях 97,8 тыс. га (Агропромышленный комплекс..., 2010), в 2015 г. этот показатель составил 71,6 тыс. га.

Другой причиной уменьшения посевных площадей яровой пшеницы в области является устойчивая тенденция к активной деградации почвенного покрова, обусловленная отсутствием действенных мер по сохранению и воспроизводству плодородия почв (Баталова, 2013).

Мягкая яровая пшеница – однолетнее растение семейства Злаковые. Корневая система – мочковатая. Стебель – соломина, полая или выполненная, в зависимости от сорта, состоящая из 4...6 узлов и междоузлий, обеспечивающих устойчивость к полеганию. От стеблевых узлов отходят листья, состоящие из листового влагалища, охватывающего междоузлия, и листовой пластинки. Соцветие – сложный колос с 3...5 обоеполыми цветками. Пшеница – самоопылитель, но у нее возможно и спонтанное перекрестное опыление. В результате опыления, оплодотворения и налива образуется плод – зерновка, не срастающаяся с цветочными чешуями.

Пшеница относится к культурам длинного дня. Для мягкой яровой пшеницы необходима продолжительность светового дня не менее 14 часов. В Кировской области в летний период продолжительность светового дня составляет 17...18 часов, что ускоряет развитие растений и обеспечивает их созревание. Вегетационный период районированных в области сортов варьирует в пределах 75...100 дней.

Пшеница – растение умеренного климата. Сумма биологически активных температур, необходимых для ее вегетации, находится в пределах от 1572 до 2029 °С. По данным Агроклиматического справочника по Кировской области (1960) сумма температур выше 10 °С за период с мая по сентябрь составляет на севере области (пгт. Нагорск) 1582 °С, в центральной части (г. Киров) 1751 °С и в южной (пгт. Савали) – 2125 °С. Следовательно, для роста, развития и созревания мягкой яровой пшеницы тепла в области достаточно. В Кировской области имеют место весенние и ранние осенние заморозки. Пшеница достаточно устойчива к действию пониженных температур. Набухшие в почве семена пе-

реносят без значительного повреждения температуру до минус 10 °С. Наклюнувшиеся семена хорошо переносят понижение температуры до минус 6...7 °С. Более опасны осенние заморозки (минус 3...4 °С). В фазе восковой спелости зерна они снижают его всхожесть на 40%.

Семена яровой пшеницы прорастают при температуре 3...4 °С, но лучшей температурой для дружного и полного их прорастания, является 12...20 °С (Носатовский, 1950). Запоздалое появление всходов может стать причиной поражения болезнями, потере их всхожести (Баженова и др., 1999). В фазу кущения, когда происходит образование дополнительных побегов и корней, для молодых растений пшеницы наиболее благоприятными условиями являются повышенная влажность почвы и температура около 10 °С. В таких условиях период кущения растягивается, а число побегов увеличивается. Выход в трубку характеризуется началом роста стебля и формированием генеративных органов, интенсивно нарастает ассимилирующая поверхность. В этот период растения очень сильно реагируют на температурные условия, обеспеченность почвенной влагой и элементами питания. Чем ниже температура и выше влажность почвы, тем больше образуется колосков. Оптимальной температурой для развития растений яровой пшеницы в период «всходы – выход в трубку» считают 7...12 °С (Пинчук и др., 2006). Высокая температура и недостаток влаги угнетают рост междоузлий, особенно верхнего, уменьшая размер листьев, высоту растений и длину колоса. В нормально развитых посевах яровой пшеницы в фазу выхода в трубку накапливается до 50...60 % сухого вещества от общей массы за весь период вегетации.

Колошение мягкой яровой пшеницы на большей части Кировской области наступает в третьей декаде июня. В этот период продолжают расти вегетативные органы, происходит формирование цветков. Количество завязей, образующихся после опыления, в значительной мере определяют число зерен в колосе. Оптимальная температура воздуха в этот период – 15...16 °С. Более высокие температуры приводят к увеличению в колосе недоразвитых и стерильных цветков.

Фазы цветения и оплодотворения, определяющие такие элементы продуктивности, как число колосков и озерненность колоса, требуют для благоприятного протекания невысоких температур. Оптимальной температурой для цветения является 22 °С, минимальной – 12 °С (Носатовский, 1950). В жаркую погоду цветки раскрываются, и может происходить перекрестное опыление. В условиях Кировской области период цветения проходит, преимущественно, при среднесуточной температуре немногим более 15°, а в иные годы – при значениях ниже минимальных, что свидетельствует о большой биологической потенции мягкой яровой пшеницы.

В период формирования, налива и созревания зерновки характер влияния температуры на урожайность несколько меняется. Пониженная температура, особенно на фоне избытка влаги, затягивает созревание и снижает урожай. При высокой температуре резко сокращается период поступления пластических веществ в зерновку и, как следствие, снижается крупность зерна. Температурный оптимум этого периода – 16 °С.

Пшеницу выращивают в регионах, где сумма осадков за вегетационный период составляет 200...250 мм и выше. По данным Кировского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, среднее многолетнее количество осадков за период с мая по сентябрь в Кировской области составляет в северной ее зоне 307 мм, центральной – 315 мм, в южной – 259 мм. В этом отношении область вполне соответствует требованиям произрастания мягкой яровой пшеницы. В Кировской области имеют место сильные весенне-летние засухи. Возделывание адаптивных сортов пшеницы позволяет ослабить негативное влияние ранней засухи на развитие проростков.

Яровая пшеница требовательна к уровню плодородия и кислотности почв. Для нее более всего подходят серые лесные, дерново-карбонатные, слабо- и среднеподзолистые суглинки с рН 5,6...6,5, содержащие не менее 2% гумуса. Большая требовательность пшеницы к почвам объясняется, прежде всего, слабым развитием корневой системы. Корни пшеницы проникают в пахотный слой не так глубоко, как корни овса, например, и, тем самым, обладают меньшей

усваивающей способностью. В Кировской области преобладают малоплодородные подзолистые и дерново-подзолистые почвы. Почвы этого типа занимают 82,4% площади пашни. Из них 41,6% составляют среднесуглинистые и 27,7% - тяжелосуглинистые почвы. Они отличаются повышенной кислотностью, обусловленной содержанием подвижных ионов H^+ и Al^{3+} , малым содержанием гумуса (2,1...2,2%) и небольшой мощностью перегнойного горизонта, низкой обеспеченностью микроэлементами (Тюлин, 1976; Шихова, Егошина, 2004). Таким образом, растения пшеницы, произрастая на таких почвах, испытывают тройной стресс: от кислотности почвенного раствора, от токсичности свободных ионов алюминия и от недостатка питательных веществ.

По степени кислотности (рН) почвы административных районов Кировской области значительно различаются вне зависимости от географического положения (рисунок 1).

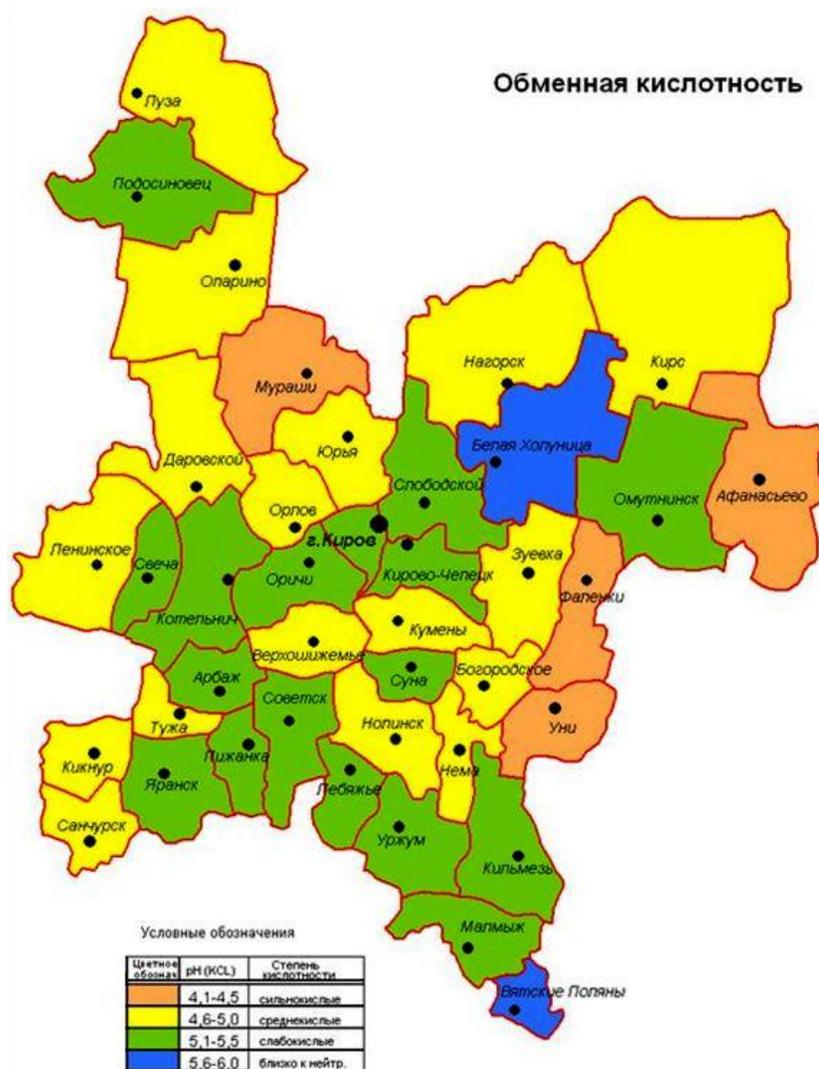


Рисунок 1 – Распределение почв административных районов Кировской области по средневзвешенному показателю рН (по материалам ФГБУ Государственный центр агрохимической службы "Кировский"
<http://www.kirovskiy.kirv.ru/page70.html>)

В целом, по данным на 01.01.2015 г., сильно- и среднекислые почвы занимают в Кировской области до 49% пахотных земель (рисунок 2).



Рисунок 2 - Структура пахотных земель Кировской области по степени кислотности на 01.01.2015 г., % (по материалам ФГБУ Государственный центр агрохимической службы "Кировский" <http://www.kirovskiy.kirv.ru/page70.html>)

Поскольку в почвах европейской части северо-востока России обменная кислотность почвенного раствора практически полностью совпадает с величиной содержания ионов подвижного алюминия (Лисицын, 2007; Шихова, Лисицын, 2014), можно считать, что на почвах одного типа, но с разной степенью кислотности, содержание алюминия также будет различным. Как известно из литературы, количество и тип действия генов, контролирующих алюмоустойчивость зерновых культур, в значительной мере зависит от концентрации алюминия в среде роста (Gourley et al., 1990; Aniol, 1995, 1997). Поэтому, даже при выращивании в соседних районах Кировской области, одни и те же сорта пшеницы могут проявлять разную степень агрономической устойчивости к эдафическому стрессору.

Потерю урожая на кислых почвах снижают путем известкования. Хорошо растворимые в почвенном растворе соли кальция образуют гидроксильные ионы, которые связываются с ионами водорода и алюминия, нейтрализуя их и, тем самым, резко сокращают поступление последнего в растение и уменьшают

его вредное воздействие. Мягкая яровая пшеница, как культура чувствительная к повышенной кислотности почвы, хорошо отзывается на известкование (Ефимов и др., 2003). Из-за больших энергозатрат, невозможности устранения кислотности подпахотного слоя (Pereira et al., 2010), подкисления произвесткованных почв аммиачными формами азотных удобрений (Guo et al. 2010), известкование осуществляется в незначительных масштабах. Так, темпы работ по известкованию в Кировской области снизились с 218 тыс. га в 1990 г. до 2,3 тыс. га в 1998 г. (Система ведения ..., 2000). Изменения степени кислотности пахотных почв с 1970 по 2014 гг. (рисунок 3) объясняются проведением известкования в период с 1986 по 1992 годы. Однако для существенного сдвига рН объемов этих работ было недостаточно.

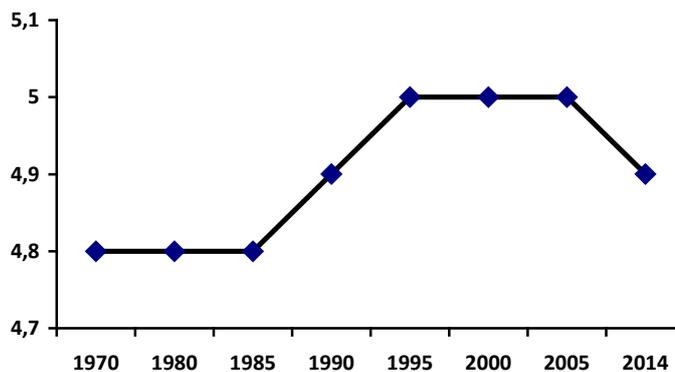


Рисунок 3 – Динамика кислотности пахотных почв Кировской области за 1970...2014 гг. (по данным ФГБУ Государственный центр агрохимической службы "Кировский" <http://www.kirovskiy.kirv.ru/page70.html>)

Сравнения материалов агрохимического обследования VII (2001-2006 гг.) и VIII цикла (2006-2012 гг.), проведенного Кировским агрохимцентром, свидетельствуют, что площади кислых почв с 2001 по 2012 гг. увеличились на 35,4 тыс. га, причем это явление было характерно для 24 районов Кировской области (<http://www.kirovskiy.kirv.ru/page69.html>). В научной литературе последних лет существуют указания на то, что кислотность почв усиливается по всему миру в последние несколько десятилетий (Szabó-Nagy et al., 2015) ввиду активной антропогенной нагрузки.

Объемы известкования и фосфоритования кислых почв в Кировской области к началу 2010 г. составляли около 6 тыс. га (0,7% посевных площадей) при нормативе – не менее 120 тыс. га (Областная целевая программа..., 2010). При этом за 10 лет действия регионального закона «Об обеспечении плодородия земель сельскохозяйственного назначения Кировской области на основе биологизации земледелия» (2003-2013 гг.) в Кировской области было проведено известкование 57 тыс. га пашни (Спасение земли-кормилицы, 2016).

Одним из путей решения проблемы использования кислых почв является эдафическая селекция, задача которой – получение генотипов, специфически приспособленных к неблагоприятным почвенным условиям (Баталова, Лисицын, 2002). Э. Л. Климашевским (1982) было подсчитано, что затраты, вложенные в создание высокоустойчивых к повышенной кислотности сортов, способных не только активно противостоять ингибирующим рост и резко снижающим их продуктивность стрессовым факторам, но и результативно использовать элементы питания в этих условиях, многократно оправдываются.

В Бразилии возделывание сортов мягкой яровой пшеницы, устойчивых к почвенной кислотности, ведется с середины 70-х годов прошлого столетия. J. Martini с соавторами (1977) приводили описание кислотоустойчивых сортов, которые по продуктивности превосходили сорта «зеленой революции», выращиваемые на произвесткованных почвах. В Мексике в это время было развернуто целое направление по созданию кислотоустойчивых линий тритикале, которые по урожайности превышали лучшие сорта пшеницы в 2...4 раза (Климашевский, Чернышева, 1981). Болгарскими учеными получен сорт тритикале Vihren, который может возделываться в районах с кислыми почвами (pH = 4,0), превышая урожайность на 13,3% (Tsvetkov, 1994).

Исследования в этом направлении ведутся в НИИСХ Северо-Востока с 1984 г. лабораториями селекции и семеноводства ярового ячменя, озимой ржи, овса, многолетних трав. В лаборатории генетики на жестких селективных средах, содержащих ионы алюминия, получены алюмотолерантные формы ячменя, озимой ржи и овса. В 1993 г. создан отдел эдафической устойчивости растений,

занимающийся исследованием механизмов устойчивости зерновых культур и многолетних трав к ионной токсичности алюминия. Результатом работы института в этом направлении стали устойчивые к алюмотоксичности кислых почв сорта зерновых культур: озимой ржи - Фаленская 4, Снежана, Рушник, Рада; ярового ячменя - Новичок, Форвард; овса пленчатого – Аргамак, Фауст, Кречет (Каталог сортов..., 2015). Стало возможным возделывание на алюмокислых почвах клевера лугового сорта Грин.

1.2 Устойчивость и восприимчивость растений к алюмотоксичности

Алюминий занимает третье место по содержанию в земной коре (8,8% ее массы) после кислорода и кремния и является наиболее распространенным среди металлов (Kochian et al., 2015). Благодаря своей чрезвычайно высокой реакционной способности алюминий быстро образует биологически неактивные соединения и оказывается практически безопасным для организмов. Однако при повышении кислотности среды повышается растворимость алюминия и, тем самым увеличивается содержание подвижных форм алюминия (Lin-Tong et al., 2013). Это приводит к изменению обмена веществ у растений, нарушению формирования генеративных органов, снижению общей биомассы корней и существенному уменьшению их поглотительной поверхности (Орлов, Василевская, 1994; Ma et al., 2000; Окорков, Коннов, 2008). Алюминий – основной токсический фактор кислых почв (Климашевский, 1991; Kochian et al., 2004). В кислых дерново-подзолистых почвах алюминий часто переходит в подвижное состояние в виде ионов Al^{3+} , содержание которых колеблется от 3 до 20 мг/100 г почвы (Известкование ..., 1976), что составит в перерасчете на пахотный слой 1 га 90...600 кг. И.Г. Юлушевым (1999) отмечено, что с повышением содержания алюминия в 100 г почвы на 1 мг урожай ячменя может снижаться на 4,7%, льна – на 4,4%. клевера лугового – на 5,0%.

В настоящее время токсичность алюминия для растений рассматривается в качестве главного фактора, ограничивающего продуктивность зерновых куль-

тур на кислых почвах, которые по оценкам, проводимым E. Delhaize с сотрудниками (2004) составляют до 40% посевных площадей в мире. Потери от наличия кислых почв в России составляют 15...16 млн. тонн сельскохозяйственной продукции в перерасчете на зерно в год (Лисицын и др., 2012), а в целом в мире – до 30 - 40% урожая зерновых культур (Darko et al., 2012).

Северо-восток Европейской части России представляет собой большую площадь сельскохозяйственных угодий. Кислые почвы расположены, в основном, в Нечерноземной зоне. Снижение урожая зерновых в этом регионе в результате действия почвенной кислотности может составлять, по данным Э. Л. Климашевского (1982), 20... 80% (в зависимости от концентрации Al^{3+} и H^+).

Известно, что у большинства растений симптомы отравления алюминием проявляются, в первую очередь, на корнях. Видимые изменения включают снижение или прекращение роста основного корня с последующим образованием на них пятен (McNeilly, 1982; Aniol, 1997), остановкой роста и утолщением корней. Под действием ионов алюминия корни становятся очень хрупкими и ослизняются (Roy et al, 1988), желтеют. Т.П. Фроловская (1966) отмечала уменьшение общей массы корней, их длины, ветвления и опушения. Автор определила критические пределы содержания подвижного алюминия в почве для некоторых культур. Так, урожай ячменя снижается наполовину при содержании 7...8 мг $Al/100$ г почвы. При повышении содержания алюминия до 10 мг, урожая можно не получить вовсе. Овес при содержании 11...14 мг $Al/100$ г почвы способен сохранить 50...80% урожая. Критическим пределом для растений овса составляет 15...18 мг $Al/100$ г почвы. Одной из причин высокой алюмотолерантности овса является его способность фиксировать алюминий в корневой системе и, тем самым, задерживать его поступление в надземные органы (Окорков, Коннов, 2008).

По уровню устойчивости к алюминию пшеница занимает промежуточное положение между устойчивым овсом и слабоустойчивым ячменем. Под воздействием ионов алюминия у пшеницы, как и у других зерновых культур, умень-

шается высота растений (Foy, 1996), длина колоса, количество колосков и зерен в колосе, снижается масса 1000 зерен.

C.D. Foy с соавторами (1965, 1978) отмечали, что физиологические механизмы токсичности алюминия связаны, главным образом, с замедленным поглощением и переносом питательных веществ, с нарушением соотношения катионов и анионов. Избыток алюминия в растениях снижает скорость деления клеток и нарушает свойства протоплазмы и клеточных стенок.

Подвижные формы алюминия отрицательно влияют на углеводный обмен в растении, нарушают фосфатный обмен в тканях корней. Поэтому отравление алюминием часто проявляется как дефицит фосфора (Окорков, Коннов, 2008), а фосфор, как известно, является эффективным средством для снижения токсического действия избытка алюминия. Н.В. Соколовой (1998) отмечено, что под влиянием алюминия ухудшается образование хлорофилла и каротина в клетках растений, снижается содержание аскорбиновой кислоты. В кислой среде ионы алюминия повышают вязкость протоплазмы, следствием чего является снижения активности пероксидазы.

Исследованиями В.В. Окоркова, Н.П. Коннова (2008) подтверждено мнение о том, что избыток алюминия в растениях вызывает дефицит кальция и ослабляет его перенос, а у чувствительных к алюминию растений сильно уменьшается содержание магния. Внесение этих элементов в почву может заметно устранить токсическое действие ионов алюминия на растения.

A. Kabata-Pendias (2010) указывает на то, что токсичное действие алюминия часто связано с повышенным уровнем содержания Fe, Mn и других тяжелых металлов, которые доступны растениям на кислых почвах. Известно также о проявлении у некоторых растений вызванного алюминием хлороза, возникающего вследствие нарушения метаболизма железа.

Отрицательное воздействие подвижных форм алюминия может ослабляться за счет изменения внешних условий. Так, обеспечение растений элементами питания, особенно фосфором, снижает поступление алюминия в растение, улучшает обмен веществ, что ослабляет, а иногда и полностью устраняет вред-

ное влияние ионов алюминия (Окорков, Коннов, 2008). Однако в этих случаях может наблюдаться высокий ежегодный перерасход дорогостоящих удобрений и снижение их окупаемости прибавками урожая. Токсическое влияние алюминия на растения, по данным авторов, можно устранить путем регулярного применения навоза, т.к. образующиеся при его разложении гумусовые соединения прочно связываются с ионами алюминия, а увеличение мощности корнеобитаемого слоя возделываемых культур повышает их урожайность. Данный подход к решению вопроса также влечет дополнительные затраты.

По отношению к алюмотоксичности растения подразделяют на устойчивые (толерантные) и чувствительные (Hanson, Kamprath, 1979; Климашевский, 1991). При этом авторы считают, что сортоспецифические различия могут быть более сильными, чем видовые. Чувствительные сорта способны адаптироваться к стрессовому фактору, но их адаптационных возможностей хватает ненадолго. У устойчивых сортов рост тормозится, но перестраиваясь физиологически, они продолжают развиваться (Langer, Langrova, 1990).

Изменения длины корней под влиянием алюминия в начальные фазы развития растений (первые 10...12 суток) у устойчивых сортов незначительны. По данным Э.Л. Климашевского (1983), у устойчивых сортов пшеницы депрессия длины корней в растворе, содержащем ионы алюминия, составила 22%, а у чувствительных – 86%; у ячменя – соответственно 19 и 81%.

Корни сортов, неодинаково устойчивых к ионам водорода и алюминия, различно изменяют pH среды в прикорневой зоне (Borie, Rubio, 1999; Широких и др., 2001; Щенникова, 2016). Устойчивые формы сдвигают pH всегда в сторону нейтральных значений, а у чувствительных кривая изменений pH находится в более кислых интервалах.

Толерантность отдельных экологических групп растений и сортов связана с повышенной способностью продуцировать органические кислоты, с которыми алюминий связывается как внутри растения, так и в ризосфере (Kochian, 1995; Miyasaka et al., 1996; Nunes-Nesi et al., 2014). Органические кислоты, выделяющиеся из корней под воздействием ионов алюминия, разные у различных

растений. Они зависят от вида растения, его возраста, условий, в которых оно было выращено, времени воздействия алюминия (Delhaize et al., 1993; Ma et al., 1997). У устойчивых к ионам алюминия сортов в ответ на стрессор выделяется больше органических кислот в прикорневую зону, чем у неустойчивых (Pellet et al., 1995; Zheng et al., 1998). Этот процесс может быть кратковременный, а может продолжаться в пределах нескольких часов (Delhaize et al., 1993; Ma et al., 1997; Ryan et al., 1995). Образовавшиеся комплексы алюминия с органическими кислотами затрудняют транспорт алюминия через мембраны, и он задерживается в корнях (Тянтова и др., 2005).

Процесс фотосинтеза у устойчивых к ионной токсичности форм отвечает на стрессовое воздействие меньшими перестройками метаболизма углерода (Климашевский, Чернышева, 1980, 1982), а хлоропласты в условиях повышенного содержания ионов водорода и алюминия обладают стабильной фотохимической и фосфорилирующей активностью.

Механизмы толерантности к алюминию у растений контролируются генетически. Это было подтверждено в многочисленных исследованиях (Климашевский, 1991; Буланова и др., 2001; Сынзыныс и др., 2002; Kochian, 1995; Ma J.F., 2002). Так, большую, по сравнению с пшеницей, устойчивость к кислотности почв тритикале приобретает благодаря геному ржи (Ma et al., 2000; Budzianowski, Wo, 2004). При оценке числа генов, контролирующих устойчивость пшеницы к повышенной кислотности почвы, исследователи приходят к различным выводам. По данным А.А. Жученко (2001), у пшеницы генетический контроль осуществляется не одним геном, а, возможно, тремя в сочетании с генами-модификаторами. Другими авторами отмечается моногенный тип наследования устойчивости к кислым почвам (Somers, Gustafson, 1995; Riede, Anderson, 1996). Для алюмоустойчивого сорта Атлас 66, например, известно, что фактор устойчивости у него локализован в хромосоме 5D (Camargo, 1981). Третья группа авторов, указывая на полигенный характер алюмоустойчивости пшеницы, отмечает, что наибольшая фенотипическая вариация признака связана с простым геном на хромосоме 4DL (Cai et al., 2008; Ryan et al., 2010).

Результаты исследования гибридов овса Wagner et al. (2005), указывают на участие в алюмоустойчивости одного или двух доминантных генов, а Oliveira et al. (2005) делают вывод о том, что данный признак контролируется одним доминантным геном, имеющим множественные аллели. Учеными НИИСХ Северо-Востока установлено, что в контроле признака «алюмоустойчивость» принимают участие не менее пяти генов, по крайней мере, два из которых – цитоплазматические (Лисицын и др., 2012). В оценке числа генов, контролирующих устойчивость ячменя к низкой кислотности почвенного раствора и к алюминию, также нет единого мнения. Reid (1969) отмечал, что данный признак контролируется одним доминантным геном. Другие ученые (Foy, 1996; Y. Tang et al., 2000) считают, что контроль алюмоустойчивости принадлежит отдельному локусу со множеством аллелей. Б.В. Ригин с соавторами (2000) описывали дигенный контроль алюмоустойчивости этой культуры. У кукурузы (Климов, 1984) устойчивость к алюминию контролируется множественными аллелями одного и того же генного локуса.

Для оценки степени алюмоустойчивости растений в селекции используется множество методов диагностики (Определение кислотоустойчивости..., 1995). Однако наиболее широко применяется метод, связанный с определением ростовых показателей корней и ростков (McNeilly, 1982; Косарева и др., 1994; Foy, 1996; Zheng et al., 1998; Лисицын, 1999; Saito et al., 1999; Gupta, Gaurav, 2014), так как именно в молодом возрасте чувствительность зерновых культур к данному стрессору очень высока (Климашевский, 1991; Евдокимов и др., 1997).

1.3 Засуха и засухоустойчивость растений

Засуха – самый сложный и разрушительный абиотический стрессор, сопровождающий всю историю земледелия. Ущерб от нее превышает ущерб от любого другого стрессора (Крупнов, 2013).

Согласно ГОСТу 17713-72, засуха определяется как сочетание такого недостатка осадков и повышенной испаряемости, которое при отсутствии необходимого уровня агротехники вызывает несоответствие между потребностью

растений во влаге и её поступлением из почвы, в результате чего снижается урожай (Тихонов, 2002). По интенсивности типы засухи условно разбиты на группы: очень сильная - потеря урожая составляет более 50%; сильная - падение урожая на 20...50%; средняя - снижение урожая менее чем на 20%. По времени наступления и продолжительности засуха может быть краткосрочной (в начале, середине или конце вегетации) и долгосрочной (в течение всего вегетационного сезона). В зависимости от времени наступления отмечают весеннюю, летнюю и осеннюю засухи (Лекции по с.-х. метеорологии, 1966).

Климат Волго-Вятского региона – континентальный с преобладанием антициклонической погоды и большими колебаниями температур и осадков. Континентальность климата в Кировской области нарастает в восточном и юго-восточном направлениях. Климат характеризуется резкостью сезонных переходов с продолжительной, многоснежной, холодной зимой и умеренно теплым летом (Переведенцев и др., 2010). Весна отличается неустойчивым температурным режимом. В теплый период под влиянием антициклонов могут возникать засухи: в отдельные годы 30...60 дней подряд бывает без дождя (Тюлин, Копысов, 1994).

В Кировской области наблюдаются весенне-летние засухи. За последние десять лет, по данным Кировского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Агromетеобюллетени за 2005 ... 2015 гг.), сильный недостаток влаги (засуха, гидротермический коэффициент ниже 1,0) отмечался в мае 2012, 2014, 2015 гг., июне 2007 г. (рисунок 4). Недостаточное увлажнение отмечено в мае 2009, 2010 гг., июне 2013 г.

Весенняя засуха вызывает иссушение верхних слоев почвы, отрицательно влияет на всходы, кущение и укоренение яровой пшеницы. При этом заметно снижается продуктивность растений (Лекции ..., 1966). Ослабить влияние ранней засухи на развитие проростков пшеницы можно путем глубокой зяблевой вспашки и раннего весеннего боронования, которые способствуют накоплению и сохранению почвенной влаги осенних, зимних и весенних осадков.

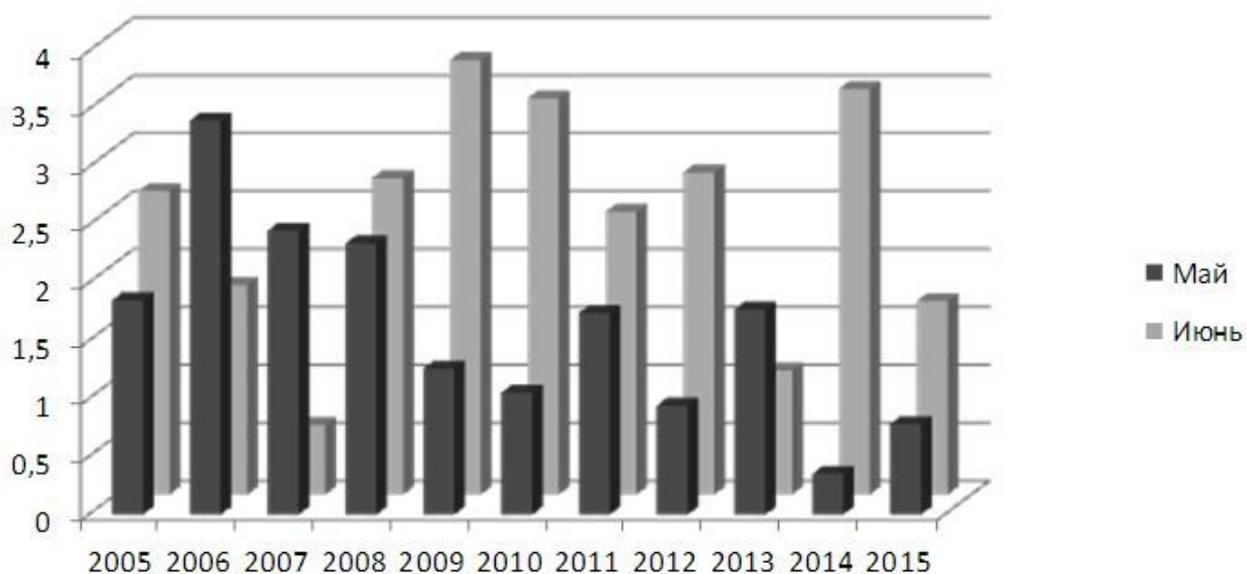


Рисунок 4 - Значение гидротермического коэффициента весенне-летнего периода 2005...2015 гг. в г. Кирове

Эффективным решением проблемы является возделывание адаптивных сортов, противостоящих данному эдафическому стрессу.

Устойчивость растений к стрессу – это сложный признак, закрепленный генетически и проявляющийся лишь при действии стрессора. Стрессор подавляет рост и развитие растений, активность их метаболизма, влияет на состояние клеток (Удовенко, 1977; Taniyama, 1993; Craig et al., 1996). Устойчивость к засухе – это наследственная способность растений к переживанию периодического водного дефицита без существенных последствий для роста, развития и продуктивности (Головоченко, 2001). В общем виде засухоустойчивость определяется, как способность растений за счет тех или иных признаков или свойств давать хозяйственно-ценный урожай при засухе (Засухоустойчивые пшеницы, 1974). Засухоустойчивость – сложное и динамичное свойство, обусловленное у пшеницы, с одной стороны, способностью сочетать наилучшим образом ритм своих жизненных процессов с ходом агроклиматических факторов, с другой – наличием регуляторных систем, стабилизирующих обменные реакции при неблагоприятных условиях (Levitt, 1958).

Устойчивость пшеницы к засухе определяется разными механизмами, действующими на различных уровнях организации растений (Изучение засухо-

устойчивости..., 1991). Засухоустойчивость, обусловленная физиологическими механизмами, в том числе механизмами водоудержания, является основной составляющей полевой засухоустойчивости (Кожушко, 1988; Кумаков и др., 1994б; Глуховцев, 1994). Основную роль в поддержании в растении высокого водного статуса при дефиците влаги играют осмотическая регуляция, развитие и активность корневой системы, низкая устьичная проводимость, стабильность клеточных мембран и сохранение структурной основы клеток для быстрой функциональной репарации (Удовенко, 1979).

Различают два типа устойчивости к засухе. Первый тип - растения «уходят» от вредного влияния засухи путем изменения продолжительности вегетационного периода, обеспечивают себя водой из глубоких горизонтов почвы путем проникновения в эти слои корней, сводят к минимуму процессы транспирации (Образцов, 2001). Второй тип устойчивости растений к засухе обусловлен способностью протоплазмы клеток переносить обезвоживание без необратимой коагуляции белков (Генкель, 1956; Levitt, 1958). Как известно, критическая температура тепловой денатурации белков различна для разных культур и сортов, что говорит об их неодинаковой засухоустойчивости.

Для сельскохозяйственного производства наибольший интерес представляют сорта, засухоустойчивость которых обусловлена устойчивостью их тканей к обезвоживанию, более эффективному использованию влаги для образования надземной биомассы и хозяйственной ее части (Образцов, 2001). Автор отмечает, что особый интерес и цель селекции представляют формы и сорта растений, сочетающие засухоустойчивость с высокой потенциальной продуктивностью в условиях достаточного увлажнения.

Количество поступающей в растение воды при ее дефиците зависит от строения корневой системы и ее сосущей силы. Сосущая сила корней связана с величиной осмотического давления, которое способны развивать клетки растения, что определяет в некоторой мере степень их засухоустойчивости (Максимов, 1952). Согласно исследованиям И.И. Колосова (1962), поглощение ве-

ществ корнями и передвижение их к проводящим сосудам корня и дальше к стеблю начинается с зоны растяжения.

Корневая система пшеницы формируется зародышевыми и придаточными корнями. Строение зародышевых корней на ранних стадиях развития растений характеризуется наличием ризодермы с корневыми волосками, коровой паренхимы, состоящей из 4...5 слоев крупных тонкостенных клеток с небольшими межклетниками, энтодермы (Лоскутов, 1984). Особенностью зародышевого корня является, по данным автора, наличие в центральной его части одного крупного метаксилемного сосуда с одревесневшими стенками. Коровая паренхима придаточных корней состоит из 5...8 слоев клеток, что свидетельствует об их большей функциональной активности по сравнению с зародышевыми корнями. Кроме того, клетки энтодермы придаточных корней отличаются утолщением стенок со стороны центрального цилиндра.

Чтобы растение благополучно перенесло раннюю засуху, яровая пшеница должна образовать мощную, глубоко залегающую, активную систему зародышевых корней и как можно раньше приступить к образованию узловых, которые в случае увлажнения дождями будут иметь главное значение в снабжении растений водой (Нефедов, 1970). Автор указывает на то, что отбор по мощности развития корневой системы очень эффективен с точки зрения повышения продуктивности растений в условиях засухи. С другой стороны, известно, что узловые корни пшеницы не способны развиваться, если влажность почвы, окружающей узлы кущения, низкая (Олейникова, 1970). В резко засушливые годы 60...75% урожая пшеницы формируется благодаря работе первичных корней (Кандауров, Мовчан, 1970).

В условиях весенне-летней засухи яровая пшеница формирует урожай, в основном, за счет зародышевых корней, роль которых не снижается и при проявлении засухи в последующие периоды (Малокостова и др., 2001). Зародышевые корни, как орган будущего растения, закладываются при формировании зерна пшеницы. Их число у мягкой яровой пшеницы зависит от экологического происхождения сорта, гидротермического режима при формировании зерна,

условий увлажнения в период появления всходов и тяжеловесности зерновки (Зыкин, Мамонов, 1967; Зеленский, 2001). В.И. Кандауров, В.К. Мовчан (1970) отмечали высокую положительную связь между количеством зародышевых корней и урожайностью пшеницы. С.Б. Лепеховым (2013) подтверждены данные Н.Л. Удольской (1961) о том, что засухоустойчивые генотипы прорастают большим числом зародышевых корней, чем неустойчивые к засухе, следовательно, в засушливые годы имеют преимущество в показателях структуры продуктивности. В.Е. Тихоновым (1973), О.Л. Гаврильченко (2006) отмечено, что в условиях засухи более продуктивные образцы яровой пшеницы имеют большее число зародышевых корней в среднем на одно растение, чем менее продуктивные. Таким образом, связь между развитием корней и продуктивностью в условиях засухи бесспорна.

В.А. Кумаков (1977) отмечал отсутствие связи между продолжительностью вегетационного периода сортов мягкой яровой пшеницы и числом зародышевых корешков, однако, в его исследованиях обнаружена положительная связь между группой спелости сортов пшеницы и числом узловых корней. С.Б. Лепехов (2013) утверждает, что сорта с наиболее продолжительным онтогенезом формируют хорошо развитую систему зародышевых корней.

Перспективным на сегодняшний день представляется изучение корневой системы исходного материала мягкой яровой пшеницы, выявление ценных по данным признаков сортов и вовлечение их в селекционный процесс. Селекция мягкой яровой пшеницы на устойчивость к ранней засухе в Кировской области должна продвигаться, во-первых, к увеличению числа зародышевых корней, во-вторых, к увеличению темпов роста зародышевых корней в период прорастания – кущения, особенно у позднеспелых сортов, в-третьих, к поиску форм пшеницы, способных к развитию вторичных корней при меньшей влажности почвы в зоне узла кущения.

При селекции на засухоустойчивость важно знать степень устойчивости исходного материала. Оценка засухоустойчивости в поле при всей ее объективности требует многолетних наблюдений. Засухи бывают не каждый год и ха-

рактик их меняется. В современной селекционной практике все чаще используются лабораторные методы, дающие возможность дать первичную оценку большому количеству образцов. Определение степени прорастания семян в растворах сахарозы с повышенным осмотическим давлением позволяет выделить сорта, семена которых способны хорошо прорасти в условиях «физиологической засухи» (Засухоустойчивые пшеницы..., 1974). Это свойство семян различных сортов говорит и об их высокой сосущей силе и о способности прорасти при небольшом количестве влаги, т.е. о потенциальной засухоустойчивости.

Создаваемые сорта должны обладать и устойчивостью к эдафическому стрессу и высокой продуктивностью. Другими словами, новый сорт должен сочетать засухоустойчивость в засушливые годы с высокой потенциальной продуктивностью в оптимальных условиях увлажнения. Для Кировской области, как региона с неустойчивым увлажнением, это особенно актуально. Поэтому на каждом этапе селекционного процесса необходима оценка селекционируемого материала по продуктивности.

1.4 Фотосинтетическая деятельность растений в условиях эдафического стресса

С повышением уровня потенциальной урожайности зерновых культур все сложнее вести селекцию на основе традиционных методов. Для того чтобы глубже понять различия генотипов, определяющих урожайность и устойчивость сельскохозяйственных культур, теоретически обосновать морфофизиологическую модель сорта для определенных почвенно-климатических условий, предложить методы оценки исходного и селекционного материала многими учеными уделяется внимание таким ведущим функциям растений, как фотосинтез, дыхание и рост (Володарский, Быстрых, 1982; Кумаков, 1982; Ламан и др., 1985; Ничипорович, 1987; Лызлов, 1991; Зыкин и др., 2001; Кононенко, 2006; Rubin et al., 1986).

Исследования фотосинтетической деятельности растений проводятся в большинстве физиологических лабораторий селекционных центров. Это вполне

оправданно. Не абсолютизируя роль фотосинтеза и учитывая, что урожай определяется всей совокупностью физиологических процессов, все же необходимо исходить из того, что первичный синтез органического вещества с использованием внешней энергии, каковым является фотосинтез, составляет основу всего круговорота веществ и энергии в растениях (Кумаков, 1986).

Многие ученые (Володарский, Быстрых, 1982; Кумаков, 1982; Алауддин и др., 1983; Ничипорович, 1987; Rubin et al., 1986) отмечали, что использование фотосинтетических показателей для диагностики физиологического состояния растений и отбора высокопродуктивных сортов открывает новые возможности перед селекцией культурных растений.

Однако имеющийся к настоящему времени экспериментальный материал не позволяет сделать заключение о том, что именно определяет специфику фотосинтетической деятельности высокопродуктивных сортов и какие из звеньев процесса фотосинтеза являются решающими в увеличении урожайности (Юсифов, Агаев, 1993). В работах, посвященных исследованиям количества, соотношения, динамики накопления фотосинтетических пигментов, делается попытка непосредственно связать пигментную систему хлоропластов и зерновую продуктивность растения (Цандекова, 2005). Подобная попытка является достаточно обоснованной и опирается на положительные результаты исследований (Тарчевский, Андрианова, 1980; Джиффорд, Дженкинс, 1987; Макарова, 1988; Гавриленко, 1990; Хотылева, Лемеш, 1991; Кумаков и др., 1994а).

Соотношение между фотосинтезом и продуктивностью растений представляет собой ключевой вопрос всей проблематики использования фотосинтетических признаков в селекции. В литературных источниках информация по проблеме весьма противоречива. Согласно одним данным (Тарчевский, Андрианова, 1980), содержание хлорофилла и каротиноидов во всем растении дает представление о потенциальных возможностях растений ассимилировать CO_2 и формировать биологический урожай, а В.Ф. Гавриленко (1990), Л.В. Хотылева и В.А. Лемеш (1991) указывают на наличие положительной корреляционной зависимости между концентрацией хлорофилла и урожаем. Имеются также

мнения о том, что между содержанием хлорофилла и продуктивностью растений прямая пропорциональная связь существует не всегда (Чиков, 2008). Некоторыми учеными была установлена значимая отрицательная корреляция между сбором вегетативной массы и интенсивностью фотосинтеза у сортов сахарного тростника, овсяницы, люцерны, сои, салата. В экспериментах L. Evans, R.L. Dunstone (1970), О.Д. Быкова и др. (1980) с яровой пшеницей увеличение продуктивности сопровождалось снижением интенсивности фотосинтеза. На основании этого в литературе неоднократно появлялись суждения о бесперспективности для селекции работ, направленных на усиление фотосинтеза.

Одной из причин таких различий является неодинаковый характер соотношения первичного синтеза пластических веществ с вторичными физиолого-биохимическими процессами (Климашевский, Багаутдинова, 1968). Между фотосинтезом, происходящим в хлоропластах, и потребляющими органами существует масса прямых и обратных связей. Многие из этих связей еще мало изучены, а некоторые, вероятно, даже и неизвестны (Чиков, 1997). Продуктивность растений (побегов) – комплексный признак, отражающий результат обмена веществ и превращение энергии в течение всего вегетационного периода. Вследствие этого, нужно исходить из того, что суммарная продуктивность фотосинтеза является той базой, на которой протекают все обменные и формообразовательные процессы (Цыганков, 2002).

Количество пигментов в растении является объективной характеристикой их потенциальной способности к фотосинтезу. Количественное содержание и динамика накопления в листьях хлорофиллов и каротиноидов зависит от генетической природы организма, метеоусловий, минерального питания и других параметров его жизнедеятельности (Макарова, 1988; Шатилов и др., 1996). Поэтому, оно может быть использовано как физиологический показатель, характеризующий онтогенетические, возрастные и генетические особенности растений. Объективными диагностическими характеристиками устойчивости растений к воздействию неблагоприятных факторов по фотосинтетическим показателям могут служить количественное содержание хлорофиллов *a* и *b* и кароти-

ноидов (Удовенко, 1979; Чернышева, Андреева, 1986; Макарова, 1988; Хотылева и др., 1994), чистая продуктивность фотосинтеза (Игитова, 1970), размер поверхностной площади листа (Медведев, Разумова, 1986; Аканов и др., 2000), степень извлекаемости хлоропластов из листьев (Климашевский, 1983), интенсивность фотосинтетического газообмена (Аканов и др., 2000).

Имеются данные (Игитова, 1970; Волкова, 1979; Кумаков, 1982; Шматько и др., 1989) о том, что поглощение солнечной энергии растениями овса находится в прямой зависимости от влагообеспеченности. Недостаток влаги в почве ограничивает формирование размеров и продолжительность работы листового аппарата, снижает интенсивность фотосинтеза. По данным В.В. Пыльнева с соавторами (2006) у ярового ячменя в условиях засухи происходит снижение интенсивности фотосинтеза по сравнению с контролем на 15...22%.

Изучая устойчивость яровой пшеницы к этому же стрессору, Н. Третьяков с соавторами (2005) получили данные, свидетельствующие о том, что у устойчивого к ранней засухе сорта интенсивность фотосинтеза понижается в меньшей степени. У менее устойчивого сорта снижается суммарное содержание хлорофиллов при действии засухи, в то же время у более устойчивого - повышается на 20%.

В.А. Кумаков с соавторами (1994б) экспериментальным путем определили, что у яровой пшеницы число хлоропластов и содержание хлорофилла в расчете на единицу площади листа в засушливый год были на 20...30% выше, чем при хорошем увлажнении.

Реакция почвенного раствора также оказывает влияние на функционирование фотосинтетического аппарата растительного организма. Алюминий, проникая в надземную часть растений, в значительных количествах концентрируется, главным образом, в ядрах, митохондриях и хлоропластах клеток фотосинтезирующих органов, нарушая их основные функции. Мембраны хлоропластов при этом резко снижают проницаемость и у восприимчивых к алюминию генотипов разрушаются (Иванов, 2001).

Фотосинтез у устойчивых к ионной токсичности сортов сельскохозяйственных растений отвечает на повреждение меньшими перестройками фотосинтетического метаболизма углерода по сравнению с сортами неустойчивыми. Хлоропласты устойчивых сортов обладают стабильной в этих условиях фотохимической и фотофосфорилирующей активностью (Климашевский, Чернышева, 1982). У растений, контрастно реагирующих на высокую кислотность, устойчивость хлорофилл-белкового комплекса неодинакова. Коэффициент устойчивости пигмента у форм, толерантных к почвенной кислотности, неизменно выше, чем у чувствительных (Климашевский, Багаутдинова, 1968).

Для многих культур (пшеница, ячмень, овес, кукуруза, соя и др.) показан широкий размах изменчивости и обнаружены статистически достоверные сортовые различия по показателям чистой продуктивности фотосинтеза, интенсивности ассимиляции CO_2 , содержанию хлорофилла, площади флагового листа. Из них выделены лучшие образцы, характеристики которых стабильно превосходили средний уровень на 30...50% (Зеленский, 1995).

При изучении сортов мягкой яровой пшеницы Gale et al. (1974) отмечена отрицательная корреляция между площадью флагового листа и интенсивностью фотосинтеза ($r = -0,76$). Аналогичное обратное соотношение между размером ассимилирующей поверхности и интенсивностью ее работы было обнаружено и описано для культур риса, чумизы, сои, вигны, люцерны, арахиса, батата (Зеленский, 1995). Автор считал, что правило отрицательной фенотипической корреляции между интенсивностью фотосинтеза и площадью листа универсально. Оно стабильно проявляется и имеет под собой глубокую физиологическую основу - сходные отрицательные корреляции наблюдаются между площадью листовой пластинки и интенсивными показателями: активностью РБФ-карбоксилазы, фотовосстанавливающей активностью хлоропластов (Быков, Зеленский, 1987). Авторами отмечено, однако, что отрицательная связь между площадью листа и интенсивностью фотосинтеза не абсолютна. При изучении больших сортиментов яровой пшеницы и сорго обнаруживались отдельные генотипы, совмещающие в себе высокую фотосинтетическую активность с доста-

точно большой площадью листовой пластинки. Ранее это было описано R.W. Downes (1971).

Водный дефицит, повышенное содержание в почве подвижных ионов алюминия ограничивают размер листовой пластинки. Единственным путем для увеличения производства ассимилятов является повышение фотосинтетической активности каждого элемента листовой пластинки (Быков, Зеленский, 1987). Согласно авторам, учет закономерностей видовой и сортовой изменчивости фотосинтеза в стрессовых условиях облегчает и поиск форм исходного материала с высокой фотосинтетической активностью, и осознанный подбор генотипов с определенными характеристиками фотосинтеза для интродукции и селекции в конкретных агроэкологических зонах.

В связи с тем, что адаптивные возможности растений напрямую связаны с эффективностью работы внутренних механизмов регуляции, отвечающих за динамическое взаимодействие с окружающей средой, изучение фотосинтетической реакции растений в переходных режимах является актуальным для разработки и внедрения в практику селекции физиологических методов оценки разных сортов на устойчивость к абиотическим стрессам (Аканов и др., 2000).

Как следует из вышеизложенного, ко времени начала данной работы многие вопросы физиолого-генетических аспектов эдафической устойчивости мягкой яровой пшеницы, а также участия фотосинтетического аппарата листьев в проявлении этой устойчивости, не имели однозначного ответа и требовали углубленного исследования на большом объеме коллекционного материала.

Значительный практический интерес представляет также выяснение условий, при которых лабораторная экспресс-оценка потенциального уровня эдафической устойчивости растений позволяет прогнозировать степень развития хозяйственно-ценных признаков растений при их выращивании на алюмокислой дерново-подзолистой почве, а также в условиях водного дефицита в зоне корней на начальных этапах вегетации.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Материал и методы проведения исследований

Экспериментальная работа была проведена в 2012...2015 гг. в ФГБНУ НИИСХ Северо-Востока (г. Киров); параллельно в 2014...2015 гг. на Фаленской селекционной станции (п. Фаленки, Кировская обл.).

Для выделения источников, имеющих высокую агрономическую устойчивость (способность в меньшей степени снижать продуктивность в стрессовых условиях), изучение коллекционных образцов осуществлялось параллельно в условиях окультуренного почвенного фона (нейтральная рН) и в условиях действия стрессовых эдафических факторов (кислая рН, наличие токсичных ионов трехвалентного алюминия), а также в лабораторных условиях.

В лабораторных опытах, проведенных совместно с отделом эдафической устойчивости растений НИИСХ Северо-Востока в 2012...2014 гг., была дана оценка уровня потенциальной алюмоустойчивости 113 коллекционных образцов мягкой яровой пшеницы различного эколого-географического происхождения из числа новых поступлений в мировую коллекцию ВИР. Сортообразцы выделены по различным селекционно-ценным признакам лабораторией селекции мягкой яровой пшеницы после 3-х летнего изучения в полевых условиях Кировской области (Приложение А). Для исследования взяты семена урожая 2012 -2013 гг. В основе работы – методика лабораторной оценки алюмоустойчивости зерновых культур, разработанная в НИИСХ Северо-Востока (Лисицын, 2003а): в условиях рулонной культуры использовали дистиллированную воду в качестве контрольного варианта и водный раствор сульфата алюминия в концентрации 1,5 мМ Al, рН 4,3. Данная концентрация токсиканта была подобрана экспериментальным путем, исходя из реального содержания ионов подвижного

алюминия в почвенных растворах опытных полей, на которых проводились исследования. Кроме того, согласно проведенной нами оценочной работы, более низкие концентрации алюминия не позволили дифференцировать изучаемый материал мягкой яровой пшеницы по уровню алюмоустойчивости.

Семена пшеницы раскладывали на полосы фильтровальной бумаги размером 16 x 100 см в 1 см от верхнего края по 50 шт. в каждой повторности. Сверху прикрывали полоской такой же бумаги размером 5 x 100 см и сворачивали в рулон. Рулоны ставили в сосуды с дистиллированной водой или раствором алюминия таким образом, чтобы от нижнего края семени до уровня жидкости расстояние составляло 6 см. Рулоны помещали на 5 дней в термостат при температуре 22...23 °С. По окончании этого срока у каждого проростка определяли длину наибольшего корня и оценивали уровень алюмоустойчивости (ИДК – индекс длины корней) как отношение средних длин корней в опыте и контроле, умноженное на 100%. Повторность опыта трехкратная.

По уровню потенциальной алюмоустойчивости (ИДК) образцы были условно распределены на четыре группы, согласно S. Navacode с соавторами (2010): I - устойчивые (ИДК выше 65%), II - умеренно-устойчивые (ИДК 50...65%), III - умеренно-чувствительные (ИДК 40...49%), IV - неустойчивые (ИДК менее 40%).

Параллельно с оценкой уровня потенциальной алюмоустойчивости по параметру ИДК, отражающему реакцию корневой системы на стрессор, оценивали интегральный параметр реакции растений на стрессовое воздействие – соотношение сухой массы корней и ростков (индекс Root / Shoot Ratio (RSR)) (Agren, Franklin, 2003), отражающий перераспределение биомассы между корневыми системами и надземными органами растений.

В 2014...2015 гг. на проростках этих же сортообразцов пшеницы была проведена оценка устойчивости к ранней засухе. В основе работы – метод оценки засухоустойчивости полевых культур (Кожушко, 1988). Экспериментальным путем для мягкой яровой пшеницы была установлена оптимальная

концентрация раствора сахарозы, при которой наблюдалась наилучшая дифференциация образцов по степени прорастания семян и накопления проростками сухой массы – 74,45 г/л, что соответствует осмотическому давлению 9 атмосфер.

В хорошо вымытые, высушенные чашки Петри раскладывали фильтровальную бумагу, нарезанную по внутреннему диаметру нижней чашки, затем их для стерилизации прокаливали в термостате. Для опыта отбирались здоровые, нормально выполненные семена, имеющие всхожесть не менее 75...85%. Перед проращиванием семена протравливали в течение 10 мин в марганцево-кислом калии (1%-ный раствор KMnO_4). Приготовленные семена пшеницы раскладывали на фильтровальную бумагу в чашки Петри, по 30 штук в каждую. Повторность в контрольном и опытном вариантах трехкратная. В каждую чашку наливали по 5 мл раствора сахарозы (опыт) или дистиллированной воды (контроль). Чашки помещали в термостат при температуре 20...21 °С на 7 суток, затем проводили подсчет проросших семян.

Процент прорастания (P) определяли отношением количества семян, давших корешок самой минимальной длины в опыте к контролю

$$P = a / b * 100\%,$$

где a – среднее число семян, проросших в растворе сахарозы;

b – среднее число семян, проросших в дистиллированной воде

По степени устойчивости к ранней засухе сорта и линии пшеницы были разделены на группы, согласно автору метода: неустойчивые – в растворе с осмотическим давлением в 9 атм. проросло менее 20% семян; слабоустойчивые – проросло 21...40% семян; среднеустойчивые – проросло 41...60% семян; устойчивые – проросло 61...80% семян; высокоустойчивые – проросло 81...100% семян.

Для более детального исследования образцов мягкой яровой пшеницы Н.Н. Кожушко (1988) предложено использовать критерий относительного накопления проростками сухой массы. Для этого в контроле и опыте мы срезали все появившиеся ростки и корешки и помещали их в термостат на 8 часов

при температуре 70 °С. Затем материал остужали в эксикаторах и взвешивали. Среднюю сухую массу проростков в контроле принимали за x , среднюю сухую массу проростков в опыте - за y . Степень устойчивости к ранней засухе по накоплению проростками сухой массы определяли по формуле:

$$Z = y / x * 100\%$$

Для оценки потенциальной засухоустойчивости генотипов пшеницы (по относительному накоплению проростками сухой массы) использовали шкалу, предложенную автором методики.

Параллельно оценивали реакцию растений на стрессовое воздействие (высокое осмотическое давление) – соотношение сухой массы корней и ростков – (индекс Root/Shoot Ratio (RSR)).

В 2014...2015 гг. на полях НИИСХ Северо-Востока и Фаленской селекционной станции проводили полевое изучение контрастных по уровню потенциальной алюмо- и засухоустойчивости сортообразцов мягкой яровой пшеницы. Изучались потенциально алюмоустойчивые сорта - Дуэт Черноземья, Легенда, Лютесценс 30, Магистральная 1, Тулайковская 105, Тюменская 80; умеренно-устойчивые сорта – Актюбе 19, Алтайская 80, Башкирская 28, Бирюса, Кинельская отрада, Линия 3691h, Ольга, Омская 39, Свеча, Nawra; умеренно чувствительные сорта - Карабалыкская 98, Эстивум 155, AC Taber. Сортообразцы Линия 3691h и Эстивум 155 – устойчивы к ранней засухе, Лютесценс 30 и Тюменская 80 – слабоустойчивы к ней. Остальные 15 сортов имели среднюю устойчивость к данному стрессору.

В соответствии с Методическими указаниями... (1999), стандартом при изучении коллекции пшеницы может быть сорт, отличающийся устойчивостью к факторам среды произрастания. Этим требованиям соответствовал сорт Свеча (селекции НИИСХ Северо-Востока). Сорт раннеспелый, разновидность *multigrum*, характеризуется стабильной урожайностью по годам и высокими технологическими показателями; устойчив к полеганию и повышенной кислотности

почвы. Сорт Свеча внесен с 2006 г. в Государственный Реестр селекционных достижений по 1 и 4 регионам (Государственный Реестр ..., 2016).

Почвы опытных участков отличались по кислотности и содержанию подвижных ионов алюминия (таблица 1).

Таблица 1 - Агрохимическая характеристика почвенных участков НИИСХ Северо-Востока и Фаленской селекционной станции

pH _{KCl}	Нг, мг-экв на 100 г почвы	Al, мг/кг почвы	Обменная кис- лотность, мг-экв/100 г почвы	P ₂ O ₅	K ₂ O	Гумус, %
				(по Кирсанову), мг/кг		
Нейтральный участок, п. Фаленки (фон 1)						
6,33±0,08	2,89±0,54	0,18±0,03	0,025±0,003	179±23	176±24	2,05±0,08
Кислый участок, п. Фаленки (фон 2)						
3,81±0,02	2,87±0,54	211,00±4,00	2,520±0,060	172±5	159±3	2,02±0,09
Кислый участок, г. Киров (фон 3)						
4,30±0,03	1,47±0,28	5,40±0,12	1,420±0,032	166±11	175±13	2,02±0,06
Кислый участок, г. Киров (фон 4)						
4,30±0,06	5,20±0,62	34,20±1,08	0,190±0,010	324±24	211±18	2,46±0,09

Агротехника – общепринятая для зоны. Посев проводили по чистому пару в оптимальные сроки с нормой высева 3 млн. всхожих семян/га. Опыты были заложены в трех повторностях.

Фенологические наблюдения, оценку и учет урожая проводили в соответствии с «Методическими указаниями...» (1999). Для оценки элементов структуры продуктивности отбирали по десять растений каждого сорта с трех повторностей. Определяли высоту растений, продуктивную кустистость, длину колоса, массу колоса, число зерен в колосе и их массу, массу зерна с растения, массу 1000 зерен.

Изучали динамику накопления листьями фотосинтетических пигментов в разные фазы вегетации: кущение, выход в трубку, цветение. Исследование проводили на различных почвенных фонах (таблица 1).

Оценку состояния фотосинтетического аппарата – содержание пигментов в листьях пшеницы, соотношение различных форм пигментов и распределение хлорофиллов между антенными комплексами и реакционными центрами фотосистем - осуществляли после проведения фотометрического анализа вытяжек листьев на спектрофотометре UVmini-1240 производства SHIMADZU Corporation (Japan) при длинах волн 470, 644,8, 661,6 нм. Выделение пигментов (хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов) и расчет их содержания проводили по методике Н.К. Lichtenthaler, С. Bushmann (2001). В качестве экстрагента применяли 100% ацетон. Для расчета использовали следующие уравнения:

- Концентрация хлорофилла *a* (мкг/мл)

$$Chl\ a = (11,24 * A_{661,6} - 2,04 * A_{644,8}) * \text{фактор разведения}$$
- Концентрация хлорофилла *b* (мкг/мл)

$$Chl\ b = (20,13 * A_{644,8} - 4,19 * A_{661,6}) * \text{фактор разведения}$$
- Концентрация каротиноидов (мкг/мл)

$$Car = ((1000 * A_{470} - 1,90 * Chl\ a - 63,14 * Chl\ b) / 214) * \text{фактор разведения}$$

Содержание пигментов в единице массы (сухой и сырой) (мкг/г массы) рассчитывали путем умножения концентрации пигмента на объем экстракта и делением на массу высечек (соответственно сухую и сырую). Для перевода мкг в мг полученную величину умножали на 1000.

Анализ работы генетических систем адаптивности, аттракции и микро-распределения продуктов фотосинтеза в колосе пшеницы в стрессовых и нормальных условиях проводили согласно методическим рекомендациям В.А. Драгавцева (1997).

Полученные данные всех экспериментов обрабатывали статистически с использованием пакетов программ Microsoft Office Excel 2007 и StatSoft Statistica 10 методами корреляционного, регрессионного, дисперсионного и кластерного анализов.

2.2 Метеорологические условия вегетационного периода в годы проведения полевых исследований

Урожай отражает и интегрирует действие всех факторов, оказывающих влияние на растительный организм во время его развития. Важнейшим фактором, связанным со средой произрастания является тепло- и влагообеспеченность растений. Как избыток, так и недостаток тепла и влаги в определенные фазы роста и развития растений отрицательно отражаются на их продуктивности (Перекальский, 1961).

Полевые опыты проведены в 2014...2015 гг., поэтому необходимым, на наш взгляд, является подробное описание метеорологических условий этих лет (таблицы 2, 3).

Таблица 2 - Температура воздуха за весенне-летний период 2014-2015 гг. в сравнении с многолетними данными

Год	Май		Июнь		Июль		Август	
	t °С	% от нормы	t °С	% от нормы	t °С	% от нормы	t °С	% от нормы
Г. Киров								
2014	14,9	138	15,3	93	16,8	92	17,9	117
2015	14,9	138	18,7	114	15,6	85	14,0	92
п. Фаленки								
2014	14,5	141	14,8	93	15,4	87	17,2	117
2015	14,1	137	18,0	113	15,0	84	13,3	90

Таблица 3 - Количество осадков за весенне-летний период 2014-2015 гг. в сравнении с многолетними данными

Год	Май		Июнь		Июль		Август	
	мм	% от нормы	мм	% от нормы	Мм	% от нормы	Мм	% от нормы
г. Киров								
2014	11	21	108	155	26	31	54	75
2015	26	47	69	98	99	118	104	146
п. Фаленки								
2014	9	19	108	164	50	64	83	126
2015	31	68	75	114	81	105	132	200

Посев мягкой яровой пшеницы в г. Кирове в 2014 г. провели 30 апреля в теплую сухую почву. Благодаря теплой с достаточным количеством осадков погоде I декады мая (среднесуточная температура воздуха составила 10 °С, осадков выпало 7 мм) дружные всходы появились 12 мая. До конца месяца преобладала теплая, а временами и жаркая погода. Так, среднесуточная температура второй и третьей декады мая (16...18 °С) превышала норму на 4 градуса.

В течение месяца чаще было сухо или выпадали небольшие дожди. Хозяйственно-полезными (5 мм и более за сутки) они были два раза. В результате за месяц в г. Кирове выпало 11 мм осадков. Это губительно отразилось на развитии растений, наблюдалось их отмирание. Растения вступили в фазу кущения 19...20 мая. Недостаток влаги (0,3 мм) и высокая температура (18,2 °С) отрицательно сказались как на энергии кущения, так и на длине колоса и количестве колосков в нем.

В начале июня у растений мягкой яровой пшеницы начался выход в трубку. Первая декада июня была не совсем благоприятна по тепло- и влагообеспеченности для формирования цветков, а, в конечном счете, и зерен в колосках (средняя температура воздуха составила 19,6 °С, количество осадков 17 мм). Во II и III декады июня среднесуточная температура воздуха составляла в основном 12...14 °С, что на 2...4 градуса ниже нормы. В середине месяца прошли наиболее сильные дожди, в Кирове – более двух декадных норм (65 мм). В результате за месяц выпало 108 мм осадков. Эти условия вызвали появление дополнительных стеблей, которые не способствовали увеличению урожайности, а лишь увеличили продолжительность вегетационного периода.

В июле преобладала умеренно теплая, с небольшими дождями, погода. Осадков выпало всего 26 мм. При средней температуре воздуха 16,8 °С, месяц был на 1,5 градуса холоднее климатической нормы. На этом фоне отмечались кратковременные как жаркие, так и прохладные периоды. Колошение мягкой яровой пшеницы началось 18...23 июня. Прохладная погода в период прохождения этой фазы замедлила налив зерна и созревание сортов всех групп спелости.

В августе преобладала теплая, преимущественно с небольшими дождями, погода. Средняя за месяц температура воздуха составила 17,9 °С, что на 2,7 градуса выше климатической нормы. Временами температура воздуха днем достигала 29 °С. В течение первых двух десятидневок чаще было сухо, или выпадали небольшие дожди. На этом фоне восковая спелость пшеницы отмечена 6...10 августа. Продолжительность периода от всходов до восковой спелости у раннеспелых сортов составила 86 суток, среднеспелых – 89 суток.

Уборка проведена в период с 18 по 25 августа. Продолжительный период от колошения до восковой спелости не способствовал формированию высокой урожайности.

Посев яровой пшеницы в п. Фаленки проведен 10 мая на участке, имеющем нейтральную реакцию почвенного раствора, и 13 мая на сильноокислом участке. Сумма осадков за май составила 9 мм (всего 19% от нормы). Большая их часть (8 мм) была отмечена в первой декаде месяца, что положительно отразилось на темпах появления всходов. Всходы появились уже через восемь дней после посева. Засушливые условия второй половины мая и первой декады июня ускорили темпы развития растений. Последующие осадки июня – 108 мм, из которых 80 мм пришлось на вторую декаду месяца, июля – 50 мм, преимущественно в первой декаде (28,1 мм) привели к появлению подгона (дополнительных побегов), зрелые колосья которого способствовали увеличению урожайности мягкой яровой пшеницы. Восковая спелость пшеницы отмечена в период с 30 июля по 9 августа на нейтральном участке, с 7 по 14 августа на алюмоокислом участке. Продолжительность периода от всходов до полной спелости на нейтральном почвенном фоне составила для раннеспелых сортов 84...87 суток, для среднеспелых – 91...94 суток. Период вегетации растений пшеницы в условиях эдафического стресса несколько увеличился для сортов разных групп спелости до 86...90 и 94...96 суток соответственно.

Средняя за май 2015 г. температура воздуха (14,9 °С) в г. Кирове оказалась на 4,1 градуса выше климатической нормы. Посев мягкой яровой пшеницы был проведен 1 мая, а всходы появились уже на десятый день. В фазу кущения

растения вступили 22...24 мая. Высокие среднесуточные температуры, сопровождавшие процесс кущения, в сочетании с достаточной увлажненностью способствовали закладке дополнительных побегов.

3...4 июня у пшеницы началась фаза выхода в трубку. Первая декада июня была благоприятна для этой фазы, как по тепло - так и по влагообеспеченности растений (температура воздуха составила 17,5 °С, осадков выпало 12,3 мм). Это способствовало формированию продуктивного колоса. В период колошения (19...24 июня) растения также не испытывали недостатка тепла и влаги. В целом в июне превышение температуры относительно климатической нормы составило 2,3 градуса, сумма осадков соответствовала среднему многолетнему значению. В целом вегетативный период развития растений мягкой яровой пшеницы проходил в благоприятных метеоусловиях.

Генеративный период развития пшеницы проходил в условиях пониженных температур и избыточного увлажнения (гидротермический коэффициент периода был равен 3...3,7). Среднесуточная температура июля была на 2,7, августа – на 1,2 градуса ниже климатической нормы. В течение июля дожди выпадали часто, временами это были сильные и очень сильные ливни, которые местами сопровождались шквалистым ветром. В результате за месяц на территории г. Кирова выпало 99 мм осадков или 118% нормы. В августе на протяжении всего месяца выпадали дожди, в отдельные дни в виде ливней. В итоге за месяц выпало осадков 146% нормы.

Восковая спелость пшеницы была отмечена с 4 по 9 августа. Продолжительность периода от всходов до полной спелости у сортов раннеспелой группы составила 86...87 суток, среднеспелой группы – 88...90 суток.

Уборка урожая проведена с 10 по 15 августа. Затянутый период колошение – восковая спелость способствовал формированию крупного зерна.

В п. Фаленки пшеницу сеяли в хорошо прогретую почву 11 мая на нейтральном участке и 14 мая на алюмокислом. Основное количество осадков, выпавших в мае, пришлось на вторую декаду (21,4 мм). В результате появление всходов было отмечено на десятый день после посева. Кущение проходило при

среднесуточных температурах 16,9 °С и достаточном увлажнении (15,7 мм), что способствовало образованию боковых побегов. Выход в трубку на нейтральном почвенном фоне начался 24 июня, на алюмокислом – 28 июня. Процесс формирования колоса сопровождался высокой температурой (21,7 °С), избытком влаги (37 мм). Колошение проходило при достаточном увлажнении, но при низких (по сравнению со средними многолетними данными) температурах (12,9 °С). Весь генеративный период проходил при пониженных среднесуточных температурах: в июле – отклонение от нормы составило 2,8 градуса, в августе – 1,4 градуса. Если в июле осадков выпало на уровне нормы, то в августе – в два раза больше нормы. Это привело к тому, что период от восковой спелости до полной затянулся по сравнению с 2014 годом на одну неделю. Таким образом, продолжительность периода от всходов до полной спелости на нейтральном почвенном фоне составила 85...88 суток для раннеспелых сортов и 92...97 суток для среднеспелых. На алюмокислой почве данный период для раннеспелых сортов составил 89...92 дня, для среднеспелых – 93...95 суток.

ГЛАВА 3 ЛАБОРАТОРНАЯ ОЦЕНКА МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПО УРОВНЮ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ АЛЮМОУСТОЙЧИВОСТИ И УСТОЙЧИВОСТИ К РАННЕЙ ЗАСУХЕ

3.1 Генетическое разнообразие сортов и линий мягкой яровой пшеницы по уровню устойчивости к ионам алюминия

Согласно лабораторной оценке 113 сортов и линий мягкой яровой пшеницы (Приложение Б) в группу алюмоустойчивых вошли 28 генотипов - четверть изученного материала (таблица 4), 13 - сформировали группу умеренно-чувствительных к ионам алюминия сортообразцов. Наибольшее число генотипов – 72 – характеризовались умеренной устойчивостью к повышенному содержанию ионов алюминия в среде.

Таблица 4 - Потенциальная алюмоустойчивость сортов и линий мягкой яровой пшеницы

Группа устойчивости	Сорт, линия
I устойчивые (ИДК выше 65%)	Алтайская 110, Горноуральская, Дуэт Черноземья, Закамская, Кинельская 61, Легенда, Линия 2, Лютесценс 13, Лютесценс 30, Магистральная 1, Мария 1, Памяти Вавенкова, ПХРСВ-03, Рикс, Серебристая, СКЭНТ 3, Срібнянка, Тулайковская 105, Тюменская 28, Тюменская 80, ФПЧ-Prd-w, Харьковская 30, Эстивум V313, к-65089, Attis, India 247, PS 134, PS 89
II умеренно-устойчивые (ИДК 50...65%)	Актюбе 19, Актюбе 27, Актюбе 3, Актюбинка, Александрина, Алтайская 100, Алтайская 530, Алтайская 80, Алтайская 92, Альбидум 37, Баганская 95, Баженка, Башкирская 28, Бирюса, Боевчанка, Волхитка, Вятчанка, ДальГАУ, Евдокия, Елизавета, Ирень, Ишимская 98, Катюша, Кинельская нива, Кинельская отрада, Линия 3672h, Линия 3691h, Лютесценс 101, Маргарита, Новосибирская 20, Новосибирская 31, Новосибирская 44, Ольга, Омская 21, Омская 23, Омская 39, Полюшко, Рассвет, Саратовская 74, Саяногорская, Свеча, Селена, Сибирская 16, Симбирцит, Соановская 5, Солянская, Спрут, Степная 60, Сюита, Тарская 10, Тимер, Тюменская 26, ФПЧ-Prd-0, ФПЧ-Prd-s, ФПЧ-Prd-0 ^s , Челябинка 75, Челябинка золотистая, Челябинка степная, Шортандинка 95, Эстивум C17, 458ae5, к-65113, AC Gabriel, Aletch, Ethos, Hoffman, Jasna, Nandu, Nawra, PS 62, Triso, Tybalt
III умеренно-чувствительные (ИДК 40...49%)	Геракл, Дарница, Карабалыкская 98, Лавруша, Лубнинка, Памяти Афроditы, Сибирская 14, Сударушка, Тарская 7, Торчинська, Тюменская 27, Эстивум 155, AC Taber

Неустойчивых генотипов среди изученного материала не обнаружено.

Средний показатель длины корня в целом по выборке в контроле (дистиллированной воде) был равен 8,6 см, коэффициент вариации признака составил 11,2%. Наиболее мощную корневую систему - 11,1 см - сформировали проростки пшеницы сорта Саяногорская (Красноярский край). Наименьшие показатели длины корней - 6,4 см - отмечены у сортов Срібнянка (Украина) и Attis (Германия). Средний показатель длины корня в опыте (в водном растворе соли алюминия, концентрацией 1,5 мМ Al) был равен 5,1 см. Максимальный показатель длины корня в опыте имел сорт из США ПХРСВ-03 (6,9 см). Минимальный показатель данного признака (3,9 см) отмечен у сортов Александрина и Лубнинка (Новосибирская обл.), АС Taber (Канада). Коэффициент вариации длины корня в опыте составил 12,9%.

Как показали данные исследования, сорта с высоким уровнем алюмоустойчивости, как и сорта, умеренно чувствительные к данному типу эдафического стресса, могут происходить как из географически отдаленных селекционных учреждений, так и из одной местности. Например, сорта из Омской, Самарской, Тюменской, Новосибирской областей России, Казахстана и Украины покрывают весь диапазон изменчивости показателя ИДК в исследованной совокупности (соответственно от 47,9 до 66,2; от 46,2 до 67,4; от 48,9 до 68,6; от 45,0 до 81,6; от 47,9 до 65,3 и от 44,8 до 76,6%).

В таблицах 5 и 6 приведены значения потенциальной алюмоустойчивости сортов и линий мягкой яровой пшеницы, выведенных в селекционных учреждениях Сибири и европейской части России, значительно различающихся по почвенно-климатическим условиям.

Таким образом, прямой связи между географическим местом создания сорта и уровнем его потенциальной алюмоустойчивости в нашем исследовании выявить не удалось. Даже сорта, выведенные в Кировской области, где кислые дерново-подзолистые почвы с повышенным содержанием подвижного алюминия занимают около 78% пахотных земель, не обязательно будут иметь высокий уровень устойчивости к стрессу: ИДК сортов Вятчанка, Баженка и Свеча

составляют соответственно 59,3; 54,2; 52,9, т.е. эти сорта являются только умеренно устойчивыми.

Таблица 5 - Потенциальная алюмоустойчивость сибирских сортообразцов мягкой яровой пшеницы

Сорт, линия	Область	ИДК, %	Сорт, линия	Область	ИДК, %
Рикс	Тюменская обл.	68,6	Линия 2	Иркутская обл.	67,1
СКЭНТ 3		65,7	Линия 3672h		61,5
Тюменская 80		71,2	Линия 3691h		53,2
Тюменская 26		53,9	Александрина	Новосибирская обл.	60,2
Тюменская 27		49,2	Баганская 95		50,7
Тюменская 28		73,7	Легенда		71,1
Бирюса	Красноярский край	50,4	Лубнинка		49,2
Волхитка		50,5	Магистральная 1		66,1
Саяногорская		52,8	Новосибирская 20		55,8
Селена		59,8	Новосибирская 31	51,7	
Солянская		59,4	Новосибирская 44	58,7	
Боевчанка	Омская обл.	65,0	Ольга	Кемеровская обл.	54,6
Геракл		49,0	Памяти Вавенкова		65,6
Катюша		57,4	Полюшко		61,8
Лавруша		46,6	Сибирская 14		48,4
Омская 21		57,3	Сибирская 16		58,8
Омская 23		51,5	Соановская 5		54,8
Омская 39		54,8	Сударушка		46,4
Серебристая		66,5	Дарница		46,4
Тарская 7		47,9	Мария 1		70,9
Тарская 10		54,4	Памяти Афродиты		46,0

Таблица 6 - Потенциальная алюмоустойчивость европейских сортообразцов мягкой яровой пшеницы

Сорт, линия	Область	ИДК, %	Сорт, линия	Область	ИДК, %
485ae5	Самарская обл.	55,3	Баженка	Кировская обл.	54,2
Кинельская 61		70,6	Вятчанка		59,3
Кинельская нива		53,4	Свеча		52,9
Кинельская отрада		61,1	Горноуральская	Свердловская обл.	70,2
Лютесценс 13		71,2	Ирень		60,7
Лютесценс 30		79,5	Челяба 75	Челябинская обл.	57,6
Лютесценс 101		63,6	Челяба золотистая		53,5
Тулайковская 105		74,6	Челяба степная		61,9
Эстивум 155		48,9	ФПЧ-Рpd-0 ^s	Ленинградская обл.	50,9
Эстивум V313		69,6	ФПЧ-Рpd-s		58,1
Эстивум С17	63,9	ФПЧ-Рpd-w	68,1		
Закамская	Татарстан	68,8	ФПЧ-Рpd-0	Ульяновская обл.	62,1
Спурт		59,1	Маргарита		56,5
Тимер		64,7	Симбирцит		58,6

Одной из вероятных причин этого может быть тот факт, что растения адаптируются к кислотному стрессу и токсичности алюминия посредством одних и тех же механизмов (Sawaki et al., 2009). Далее, как указывают Yang et al. (2005), алюмоустойчивость подразумевает устойчивость к низкой рН, поскольку токсичность алюминия проявляется только при величинах рН, ниже 5,0. Еще одним фактом, косвенно подтверждающим возможность создания алюмоустойчивых генотипов в условиях отсутствия стрессового агента, могут служить наблюдаемые при селекции *in vitro* случаи получения кислото- и алюмоустойчивых регенерантов в контрольных вариантах (без применения алюминия) (Иванов, 2001; Широких и др., 2009).

Как известно, биологическое значение имеет соотношение процессов накопления массы корневыми и надземными частями растений, то есть перераспределение ресурсов растения между корнями и ростками, так называемый индекс root-soot ratio (RSR). Это соотношение показывает интегрированный ответ растения на условия среды. Каждый вид растений имеет свой определенный уровень данного отношения, но под влиянием стрессового воздействия изменения перераспределения ресурсов направлено на достижение максимально возможного уровня фиксации углерода (Farrar, Gunn, 1996).

Относительное соотношение массы корней и надземных органов (опыт/контроль) у испытанных сортов и линий пшеницы изменялось в широких пределах (Приложение В). Минимальное соотношение – у сорта из Новосибирской области Памяти Вавенкова - 59,1%, тогда как наибольшее значение соотношения индексов RSR – 104,0% - показал сорт Актюбе 27 (Казахстан). Практически на уровне контроля (не отличаясь от него статистически значимо) сохранили процесс перераспределения пластических веществ между корнями и ростками 18 сортов: отечественные - Закамская и Тимер (Татарстан), Симбирцит (Ульяновская обл.), Магистральная 1, Полюшко и Сибирская 16 (Новосибирская обл.), Лютесценс 13, Тулайковская 105 и Эстивум С17 (Самарская обл.), Омская 39 (Омская обл.), Линия 3672h и Линия 3691h (Иркутская обл.), Елизавета (Хабаровский край); зарубежные - Актюбе 3 и Актюбинка (Казах-

стан), Харьковская 30 (Украина), Jasna (Польша), ПХРСВ-03 (США). Немного снизили данный параметр сорта Алтайская 92 и Алтайская 100 (Алтайский край), Эстивум V313 и Лютесценс 30 (Самарская обл.), Легенда (Новосибирская обл.) Серебристая (Омская обл.), Дуэт Черноземья (Белгородская обл.), Тюменская 80 (Тюменская обл.), Линия 2 (Иркутская обл.), Евдокия (Украина), Nandu (Германия), к-65089 (Алжир). Остальные сорта под воздействием ионов алюминия статистически значительно снизили отношение RSR к контролю.

Расчет коэффициента парной корреляции между показателями ИДК и относительным изменением соотношения корень/росток (RSR) показал статистически значимую связь между ними ($r = 0,63$).

Интересным представляется тот факт, что практически для всех изученных генотипов пшеницы отмечено снижение индекса RSR под воздействием ионов алюминия. Обычно такое происходит при улучшении условий минерального питания, когда растению нет необходимости тратить много энергии на поиск необходимых элементов, и основная часть пластических веществ переносится в надземные органы. В условиях же ограниченных почвенных ресурсов растения, хорошо адаптированные к подобным условиям, больше биомассы перераспределяют в сторону корневой системы (Agren, Franklin, 2003).

Теоретически алюминий должен нарушать процессы усвоения питательных веществ и воды, усиливая приток ассимилятов в корневую систему. Этого не произошло, вероятнее всего, из-за того, что под влиянием стрессора корни в большей степени утончаются, чем укорачиваются, что приводит к большему снижению массы корня по сравнению с уменьшением длины.

В работах зарубежных авторов также часто указывается, что масса корней под воздействием алюминия снижается в большей степени, чем масса ростков. Более того, изменение массы ростков часто бывает статистически незначимо, или даже иногда повышается при таком воздействии (Szabó-Nagy et al., 2015).

Таким образом, лабораторная оценка алюмоустойчивости зерновых культур (по параметру ИДК) позволила выделить генотипы мягкой яровой пшеницы, являющиеся источниками алюмоустойчивости. Это сортообразцы: Алтай-

ская 110 (Алтайский край), Горноуральская (Свердловская обл.), Дуэт Черноземья (Белгородская обл.), Кинельская 61, Лютесценс 30 и Эстивум V313 (Самарская обл.), Легенда и Памяти Вавенкова (Новосибирская обл.), Линия 2 (Иркутская обл.), Мария 1 (Кемеровская обл.), Серебристая (Омская обл.), Рикс, СКЭНТ 3, Тюменская 28 и Тюменская 80 (Тюменская обл.), ФПЧ-Prd-W (Ленинградская обл.), Срібнянка (Украина), к-65089 (Алжир), Attis (Германия), India 247 (Индия), PS 134 и PS 89 (КНР).

Сорта Закамская (Татарстан), Лютесценс 13 и Тулайковская 105 (Самарская обл.), Магистральная 1 (Новосибирская обл.), ПХСРВ-03 (США), Харьковская 30 (Украина) сочетают алюмоустойчивость по параметру ИДК с высоким показателем индекса RSR в условиях алюмокислого стресса.

3.2 Интегральная оценка уровня устойчивости к алюминию мягкой яровой пшеницы

Использование для оценки уровня устойчивости к стрессору только какого-либо одного показателя (в нашем случае ИДК) не может в полной мере отразить общую реакцию растения. Так, например, А.Р. Неме с соавт. (2002) показали, что один и тот же уровень устойчивости к алюминию могут иметь растения с разной степенью роста корня в контроле. Естественно, растения, которые способны давать более мощные корневые системы в отсутствие стрессора, будут иметь преимущества перед менее мощными растениями, даже имеющими тот же уровень алюмоустойчивости.

Сотрудниками Красноярского НИИСХ Н.В. Зобовой и В.Ю. Ступко был запатентован "Способ оценки кислотоустойчивости сельскохозяйственных растений" (2014), согласно которому, для интегральной оценки устойчивости сортов используют несколько параметров развития растений: массы корней, ростков, целого растения и длина ростков. Как видно, основное отличие этого способа от способа, разработанного нами, состоит в измерении длины ростка вместо длины корня. Очевидно, авторы не использовали показатель длины корней из-за особенности предлагаемой ими методики: при выращивании растений в

чашках Петри корни не имеют возможности нормально расти вниз, поэтому их длина перестает определяться действием только изучаемого стрессора.

Для интегральной оценки устойчивости к алюминию нами был принят во внимание характер развития целого растения в отсутствие и при наличии стрессового воздействия, а для кластерного анализа были использованы показатели длины корня и накопления сухой массы корнями и ростками растений. В результате проведенного анализа весь набор изученных сортов и линий разделен на 5 кластеров (рисунок 5) по линии $\text{linkage distance} = 10$.

В первый кластер, имеющий наибольший средний показатель ИДК (67,1%), вошло 8 сортообразцов. Самой обширной группой является второй кластер, состоящий из 46 сортообразцов различного эколого-географического происхождения. Третий кластер на 65% представлен образцами сибирской селекции (17 из 26). Более половины (8 из 14) образцов пятого кластера также составляют сибирские сорта мягкой яровой пшеницы. Четвертый кластер (19 генотипов) является самым "пестрым" по географическому происхождению.

Усредненные данные по параметрам развития проростков пшеницы каждого из кластеров и в среднем по выборке из 113 сортов и линий приведены в таблице 7.

Таблица 7 - Средние ростовые параметры сортов и линий пшеницы, относящихся к разным кластерам, в перерасчете на одно растение

Кластер	Длина корня, см	Масса корня, мг	Масса ростка, мг	ИДК, %
1	$6,77 \pm 0,13$	$2,78 \pm 0,09$	$3,34 \pm 0,16$	67,1
	$4,54 \pm 0,14$	$2,49 \pm 0,07$	$3,36 \pm 0,09$	
2	$8,05 \pm 0,08$	$3,13 \pm 0,05$	$4,66 \pm 0,06$	62,0
	$4,99 \pm 0,08$	$2,61 \pm 0,05$	$4,60 \pm 0,07$	
3	$9,63 \pm 0,13$	$3,95 \pm 0,09$	$6,34 \pm 0,12$	54,7
	$5,27 \pm 0,13$	$3,09 \pm 0,06$	$6,26 \pm 0,14$	
4	$9,24 \pm 0,09$	$3,92 \pm 0,08$	$5,16 \pm 0,10$	62,6
	$5,78 \pm 0,12$	$3,31 \pm 0,08$	$5,02 \pm 0,10$	
5	$8,83 \pm 0,12$	$3,38 \pm 0,08$	$5,54 \pm 0,07$	53,9
	$4,76 \pm 0,07$	$2,52 \pm 0,04$	$5,20 \pm 0,09$	

Примечание. Верхняя строка – контроль, нижняя строка – 1,5 мМ Al

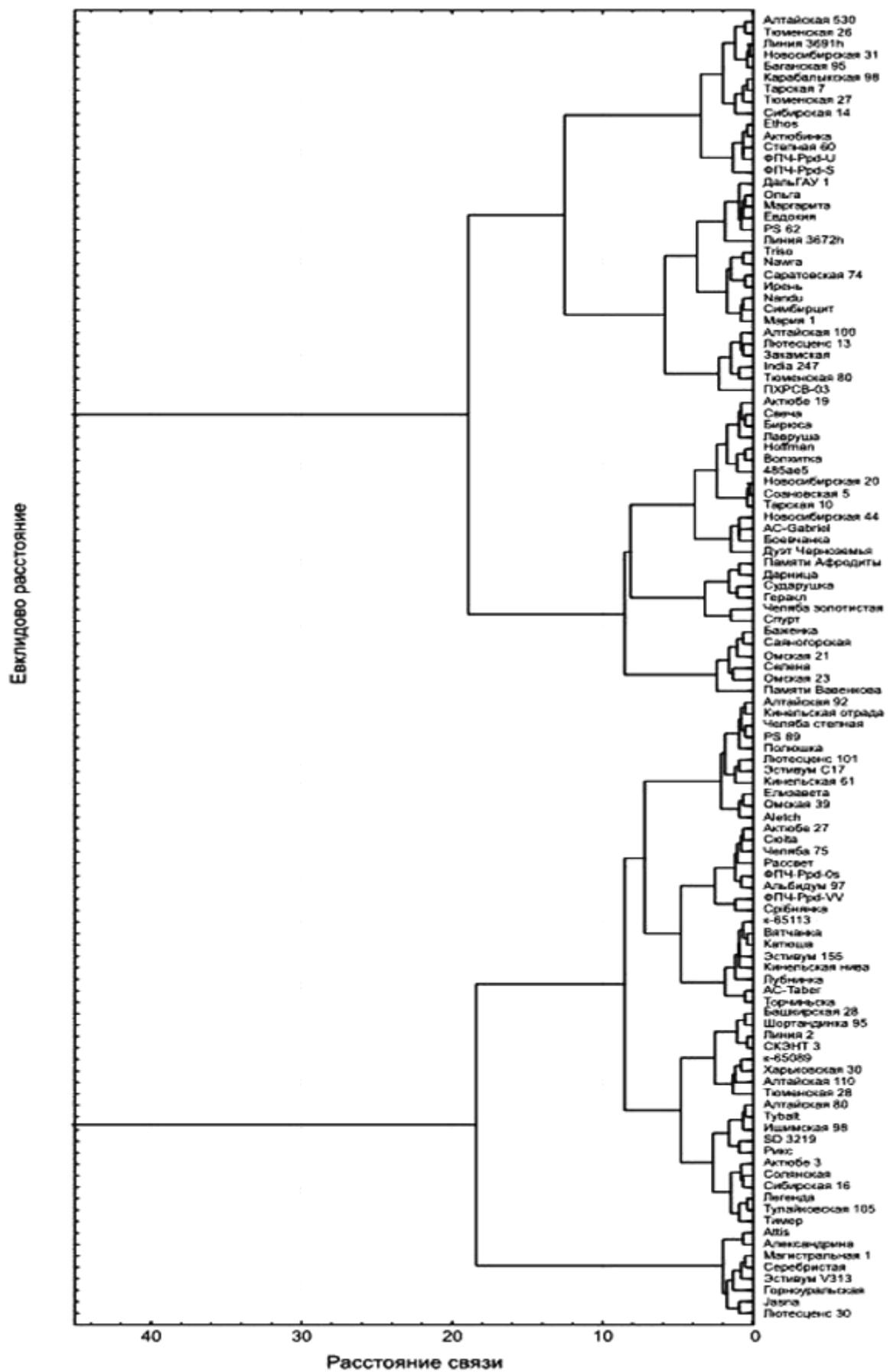


Рисунок 5 - Распределение 113 сортов рабочей коллекции пшеницы по уровню алюмоустойчивости

Данные таблицы 7 показывают, во-первых, что стресс в наибольшей степени отразился на таком параметре роста, как длина корней, а в наименьшей – на массе ростков; во-вторых, сорта, попавшие в первый кластер, хотя и показывают наименьшую реакцию на стрессор (ИДК 67,1%), но при этом имеют наименьшую силу роста корня. Сорта четвертого кластера чуть менее устойчивы (ИДК 62,6%), но при этом абсолютные показатели роста корней (длина и масса) как в контроле, так и в опыте говорят об их преимуществах по сравнению с остальными сортами. Сорта третьего кластера имеют наибольшие абсолютные показатели развития в контроле, но при этом депрессия роста корней под действием ионов алюминия составляет 45%.

В первый и четвертый кластеры выделились только устойчивые и умеренно устойчивые (по параметру ИДК) сорта, в пятый кластер не попал ни один устойчивый сорт, а во втором и третьем кластерах есть сорта всех трех групп устойчивости, хотя и преобладают умеренно устойчивые образцы (60 и 70% выборки соответственно). Коэффициент корреляции между уровнем устойчивости и номером кластера равен 0,25, что говорит об относительной независимости уровня алюмоустойчивости, определенной по ИДК, и интегрального уровня устойчивости с учетом шести суммарных параметров развития растений.

В ходе анализа полученных данных выяснено, что сорта, имеющие в родословной одного и того же родителя, попадали в разные кластеры. Так, например, сорта Тюменская 80 (4 кластер) и СКЭНТ 3 (2 кластер) в качестве одного из родителей имеют сорт Саратовская 29, а сорт Баганская 95 (5 кластер) – это результат индивидуального отбора из указанного сорта. Другие пары родственных сортов, попавших в разные кластеры: Баженка (3 кластер) и Ирень (4 кластер) (общий родитель – сорт Иргина); Баженка (3 кластер) и Башкирская 28 (2 кластер) (общий родитель – сорт Приокская); Мария 1 (4 кластер) и Дарница (3 кластер) (общий родитель – сорт Лютеценс 105); Мария 1 (4 кластер) и Полюшко (2 кластер) (общий родитель – сорт Новосибирская 22); Челябинка 75 (2 кластер) и Серебристая (1 кластер) (общий родитель – сорт ОмсСХИ-

6); Памяти Афродиты (3 кластер) и Александрина (1 кластер) (общий родитель – сорт Кантегирская 89). Особенно надо отметить значительное расхождение по параметрам роста растений сортов Алтайская 110 (2 кластер) и Алтайская 530 (5 кластер), являющихся результатом отбора из одной комбинации скрещивания ((Лютесценс 281 х к-54975) х Лютесценс 281). Другими словами, сорта Саратовская 29, Иргина, Приокская, Лютесценс 105, Новосибирская 22, ОмсСХИ-6 и Кантегирская 89, скорее всего, не будут являться донорами признака алюмоустойчивости.

Только две пары родственных сортов практически не отличались друг от друга по интегральной оценке устойчивости к алюминию (принадлежали одному кластеру): это сорта Свеча и Боевчанка (3 кластер, общий родитель – сорт Bastian) и сорта Кинельская нива и Кинельская отрада (2 кластер), родственные через сорт Тулайковская 1. Поскольку сорта второго кластера показали больший уровень интегральной алюмоустойчивости, можно предположить, что сорт Тулайковская 1 несет в себе гены, повышающие алюмоустойчивость.

Также же, как и в случае оценки потенциальной алюмоустойчивости по параметру ИДК, место выведения сорта не оказало систематического влияния на интегральную характеристику алюмоустойчивости с учетом шести разных показателей. Различные сорта одного географического происхождения обнаруживаются в разных кластерах: например, сорта новосибирской селекции могут быть обнаружены в первом (Александрина), втором (Легенда, Лубнинка), третьем (Сударушка, Памяти Вавенкова), четвертом (Ольга) и пятом (Баганская 95, Сибирская 14) кластерах. То же можно сказать о сортах самарской селекции. Сорта Лютесценс 30 и Эстивум V313 обнаружены в первом кластере, Тулайковская 105, Кинельская нива и Кинельская отрада – во втором, сорт 485ae5 – в третьем, Лютесценс 13 – в четвертом. Изученные сорта казахстанской селекции распределились по трем кластерам – второму (Актюбе 3, Актюбе 27, Шортандинка 95), третьему (Актюбе 19) и пятому (Степная 60 и Актюбинка). Аналогичные заключения можно сделать по сортам, выведенным в Алтайском крае, Татарстане, Тюменской области. Это в определенной мере подтверждает мне-

ние зарубежных исследователей (Hu et al., 2008; Raman et al., 2008) о том, что устойчивость пшеницы к действию алюминия возникла независимо в таких регионах земли, как Северная Америка (США), Южная Америка (Бразилия) и Юго-Восточная Азия (Китай).

Хотя в целом исследованные сорта и линии селекционных учреждений, находящихся в европейской части России, показали несколько более высокую устойчивость к действию алюминия, тем не менее, значительная часть сибирских сортов и линий мягкой яровой пшеницы обладает повышенной устойчивостью к стрессору и может быть использована в направленной селекции. Азиатская часть России, в частности Сибирь, отличается в рамках обсуждаемого вопроса от европейской части тем, что кислые почвы Сибири практически не содержат подвижного алюминия. Если быть точнее, то его содержание в подобных почвах примерно на порядок уступает Северо-Западному региону при совпадающих уровнях кислотности. Так, например, в Омской области, согласно экологическому паспорту, площадь сильно- и среднекислых земель составляет всего 4,8% пашни. Даже на дерново-подзолистых почвах Красноярского края при рН 4,4 содержание подвижного алюминия достигает величины только 0,7 мг/100 г почвы (Танделов, 2012). Работами зарубежных авторов (Yang et al., 2005) установлено, что устойчивость растений к действию алюминия однозначно предполагает их высокую устойчивость к кислотности, тогда как обратное утверждение неверно. Поэтому сорта, устойчивые к кислым почвам без алюминия, будут иметь разную степень алюмоустойчивости.

Можно ожидать, что эдафические факторы, включая рН почвенной вытяжки, содержание подвижных ионов алюминия и органического вещества, будут оказывать влияние на развитие потенциальной алюмоустойчивости как у культивируемых, так и у дикорастущих видов растений. Но, к удивлению исследователей (например, Gaganca et al., 2007), уровень устойчивости к алюминию среди всех исследованных видов растений не коррелировал с уровнем рН почвы, на которой они выращивались.

Хотя сибирские почвы содержат относительно большее количество органического вещества, чем почвы европейской Нечерноземной Зоны, данные, полученные, например, Gaganca et al. (2007), указывают на то, что уровень алюмоустойчивости коррелирует с содержанием органического вещества только у дикорастущих видов растений, тогда как для культивируемых зерновых культур такой зависимости не обнаружено.

Известно, что адаптация растений к стрессам регулируется комплексом молекулярно-генетических механизмов. Тогда как ответ на биотический стресс чаще всего определяется простыми генными локусами, ответ на воздействие абиотического стрессора имеет комплексную генетическую основу (Шакирова, 2001). Кроме того, многие первичные стрессоры, такие как засуха, засоление, холод, жара, химическое загрязнение и так далее, часто происходят одновременно и приводят к проявлению действия вторичных стрессоров (Kosakivska, 2008).

Даже если учесть, что в любом селекционном центре выводят сорта, наиболее адаптированные к местным условиям (в том числе почвенным), все-таки, как нам представляется на основании полученных данных, ведущую роль в создании алюмоустойчивых сортов будет играть генотип сортов, взятых в скрещивания, а не наличие на территории селекционного центра кислых (алюмокислых) почв.

Необходимо отметить тот факт, что сорта, представленные в таблицах 5 и 6, не являлись итогом целенаправленной селекции на устойчивость к кислым почвам или к алюминию. Многие из них приспособлены к абиотическим стрессам региона выведения, в частности, к засухе, часто случающейся и в Сибири (Половинкина, Клименко, 2013) и в Поволжье (Глуховцев, 2012), или неадекватности содержания элементов минерального питания (Асхадуллин, Асхадуллин, 2012). Поскольку реакция растений на разные типы абиотических стрессоров в первые недели воздействия определяется механизмами неспецифической устойчивости (Шакирова, 2001), то повышение устойчивости селекционных образцов и сортов к любому из подобных стрессов может параллельно приво-

диль и к усилению признака кислото - (алюмо) устойчивости. Так, засухоустойчивые сорта пшеницы (Давыдова, 2011) отличаются большим числом корней и их суммарной массой, что позволяет им лучше противостоять засухе. В нашем исследовании коэффициенты корреляции между длиной и сухой массой корней были значимы при $p < 0.01$ и составили для сибирских и европейских сортов соответственно 0,69 и 0,74 в контроле, 0,65 и 0,65 при действии алюминия, что говорит о тесной связи этих двух параметров.

3.3 Генетическое разнообразие сортов и линий мягкой яровой пшеницы по уровню устойчивости к ранней засухе

Наиболее простые методы для массовой оценки относительной засухоустойчивости полевых культур основаны на анализе процессов прорастания семян и роста проростков в растворах осмотиков, имитирующих недостаток влаги. Г.В. Удовенко с соавторами (1970) отмечали наличие положительной корреляции между способностью семян прорасти в растворах осмотиков и уровнем полевой засухоустойчивости.

Изученные нами 113 сортов и линий мягкой яровой пшеницы по проценту прорастания семян были отнесены, согласно Н.Н. Кожушко (1988), к двум группам устойчивости к ранней засухе - высокоустойчивые и устойчивые, причем первая группа сформирована подавляющим большинством (93%) генотипов (Приложение Г).

Для более детального исследования уровня устойчивости пшеницы к ранней засухе мы использовали критерий относительного накопления проростками сухой массы, как более информативный показатель. Это позволило распределить изученные сорта и линии на пять групп устойчивости к ранней засухе (таблица 8).

По данному критерию только один сорт из изученного набора образцов - Новосибирская 20 (Новосибирская обл.) - обладает высокой устойчивостью к ранней засухе.

Таблица 8 - Потенциальная засухоустойчивость сортообразцов мягкой яровой пшеницы (по накоплению проростками сухой массы)

Группа Устойчивости	Сорт, линия
I (высоко устойчивые)	Новосибирская 20
II (устойчивые)	Алтайская 100, Баганская 95, Линия 3691h, Эстивум 155, к-65089
III (средне устойчивые)	458ae5, к-65113, Актюбе 19, Актюбе 3, Александрина, Алтайская 110, Алтайская 530, Алтайская 80, Алтайская 92, Альбидум 37, Башкирская 28, Бирюса, Волхитка, Вятчанка, ДальГАУ, Дарница, Дуэт Черноземья, Елизавета, Закамская, Ирень, Карабалыкская 98, Катюша, Кинельская отрада, Легенда, Линия 3672h, Лютесценс 101, Магистральная 1, Мария 1, Новосибирская 31, Новосибирская 44, Ольга, Омская 23, Омская 39, Памяти Вавенкова, Полюшко, ПХРСВ-03, Рикс, Саяногорская, Свеча, Сибирская 14, Сибирская 16, Симбирцит, СКЭНТ 3, Солянская, Степная 60, Сударушка, Сюита, Тарская 10, Тарская 7, Тимер, Тулайковская 105, Тюменская 26, Тюменская 27, Тюменская 28, ФПЧ-Prpd-0, ФПЧ-Prpd-s, ФПЧ-Prpd-w, Харьковская 30, Челябинка 75, Челябинка степная, Шортандинка 95, Эстивум V313, Эстивум C17, AC Gabriel, AC Taber, Attis, Nandu, Nawra, PS 134, PS 89, Triso, Tybalt
IV (слабо устойчивые)	Актюбе 27, Актюбинка, Баженка, Боевчанка, Геракл, Горноуральская, Евдокия, Ишимская 98, Кинельская 61, Кинельская нива, Линия 2, Лубнинка, Лютесценс 13, Лютесценс 30, Маргарита, Омская 21, Памяти Афродиты, Рассвет, Саратовская 74, Селена, Серебристая, Соановская 5, Спрут, Срібнянка, Торчинська, Тюменская 80, ФПЧ-Prpd-0 ^s , Челябинка золотистая, Aletch, Ethos, Hoffman, India 247, Jasna
V (неустойчивые)	Лавруша, PS 62

Сортообразцы Алтайская 100 (Алтайский край), Баганская 95 (Новосибирская обл.), Линия 3691h (Иркутская обл.), Эстивум 155 (Самарская обл.), к-65089 (Алжир) вошли в группу устойчивых к ранней засухе сортов. Большие группы сформированы среднеустойчивыми (63,7% всего изученного материала) и слабоустойчивыми (29,2%) к ранней засухе сортами пшеницы. Выделились два неустойчивых к данному стрессору сорта – PS 62 (КНР) и Лавруша (Омская обл.).

Средний показатель накопления проростком сухой массы в опыте (концентрированный раствор сахарозы) составил 4,7 мг, тогда как в контроле (дистиллированная вода) он был значительно выше – 10,7 мг. Коэффициент вариации признака в стрессовых условиях составил 26,5%, в нормальных – 14,1%.

Генотипы с высоким уровнем потенциальной засухоустойчивости (по степени накопления проростками сухой массы), как и генотипы, неустойчивые к данному стрессору, происходят из географически отдаленных регионов, различающихся по почвенно-климатическим условиям. С другой стороны, сорта, созданные в Новосибирской, Омской, Самарской, Иркутской областях, относятся к трем различным группам устойчивости к засухе (уровень потенциальной засухоустойчивости соответственно от 24,5 до 81,4; от 16,9 до 57,2; от 21,6 до 64,3; от 29,7 до 77,3%). Таким образом, прямой связи между почвенно-климатическими условиями места выведения сорта и уровнем его потенциальной засухоустойчивости в нашем исследовании выявить не удалось.

Параллельно с оценкой уровня засухоустойчивости оценивали индекс root-soot-ratio (RSR) - соотношение сухой массы корней и ростков (Приложение Д). У большинства сортообразцов (82% всей выборки) воздействие стрессора (концентрированного раствора сахарозы) привело к достоверному повышению индекса RSR относительно контроля. Максимальное значение данного показателя отмечено у сорта из Беларуси – Рассвет (603%). Высокое осмотическое давление оказало значительное влияние на процесс перераспределения воды и питательных веществ между надземными и подземными частями растений данной группы сортов, усилив приток ассимилятов в корневую систему. Двенадцать генотипов из изученного набора в условиях действия осмотического стресса сохранили процесс перераспределения пластических веществ на уровне контроля. Это отечественные сорта Боевчанка и Геракл (Омская обл.), Лубнинка и Новосибирская 31 (Новосибирская обл.), Линия 2 (Иркутская обл.), Кинельская 61, Лютесценс 101 и Лютесценс 30 (Самарская обл.), Спрут (Татарстан), зарубежные - AC Taber и Hoffman (Канада), Актюбе 27 (Казахстан). Снижение индекса RSR в условиях стресса отмечено у сортообразцов Селена (Красноярский край), Горноуральская (Свердловская обл.), Кинельская нива (Самарская обл.), Лавруша (Омская обл.), ФПЧ-Rpd-s0 (Ленинградская обл.), Ethos (Германия), Jasna (Польша), PS 62 (КНР).

Расчет коэффициентов парной корреляции между относительным изменением соотношения корень/росток (RSR) и показателями засухоустойчивости изученных генотипов мягкой яровой пшеницы (по степени прорастания семян и по накоплению проростками сухой массы) показал наличие слабой связи между ними ($r = 0,23$ и $0,28$ соответственно).

Все потенциально засухоустойчивые сорта, кроме Эстивум 155, имеют ИДК выше 50%, т.е. обладают устойчивостью к действию другого эдафического стрессора – повышенному содержанию ионов алюминия. Средне- и слабоустойчивые к ранней засухе группы объединяют различные по уровню алюмоустойчивости генотипы: устойчивые – Легенда, Лютесценс 30, Тулайковская 105, Тюменская 80; чувствительные – Карабалыкская 98, Памяти Афродиты, Торчинська, АС Taber. Сорта пшеницы, неустойчивые к засухе, также имеют различный уровень алюмоустойчивости. Сорт Лавруша, например, чувствителен к ионам алюминия в среде, а PS 62 – умеренно устойчив к данному стрессору. Таким образом, в целом, способность сортов и линий пшеницы прорастать в условиях водного дефицита, очень слабо коррелирует с уровнем потенциальной алюмоустойчивости исследованных генотипов ($r = 0,08$). Следовательно, в лабораторных условиях оценка сортов и линий по засухоустойчивости не заменяет собой оценку их потенциальной алюмоустойчивости.

3.4 Интегральная оценка уровня устойчивости к ранней засухе мягкой яровой пшеницы

Для интегральной оценки устойчивости мягкой яровой пшеницы к ранней засухе во внимание был принят характер развития целого растения в отсутствие и при наличии стрессового воздействия. Для кластерного анализа использовались показатели процента прорастания семян и накопления сухой массы корнями и ростками проростков пшеницы. В результате анализа данных весь набор изученных сортов и линий разделился на 5 кластеров (рисунок 6) по линии $\text{linkage distance} = 15$.

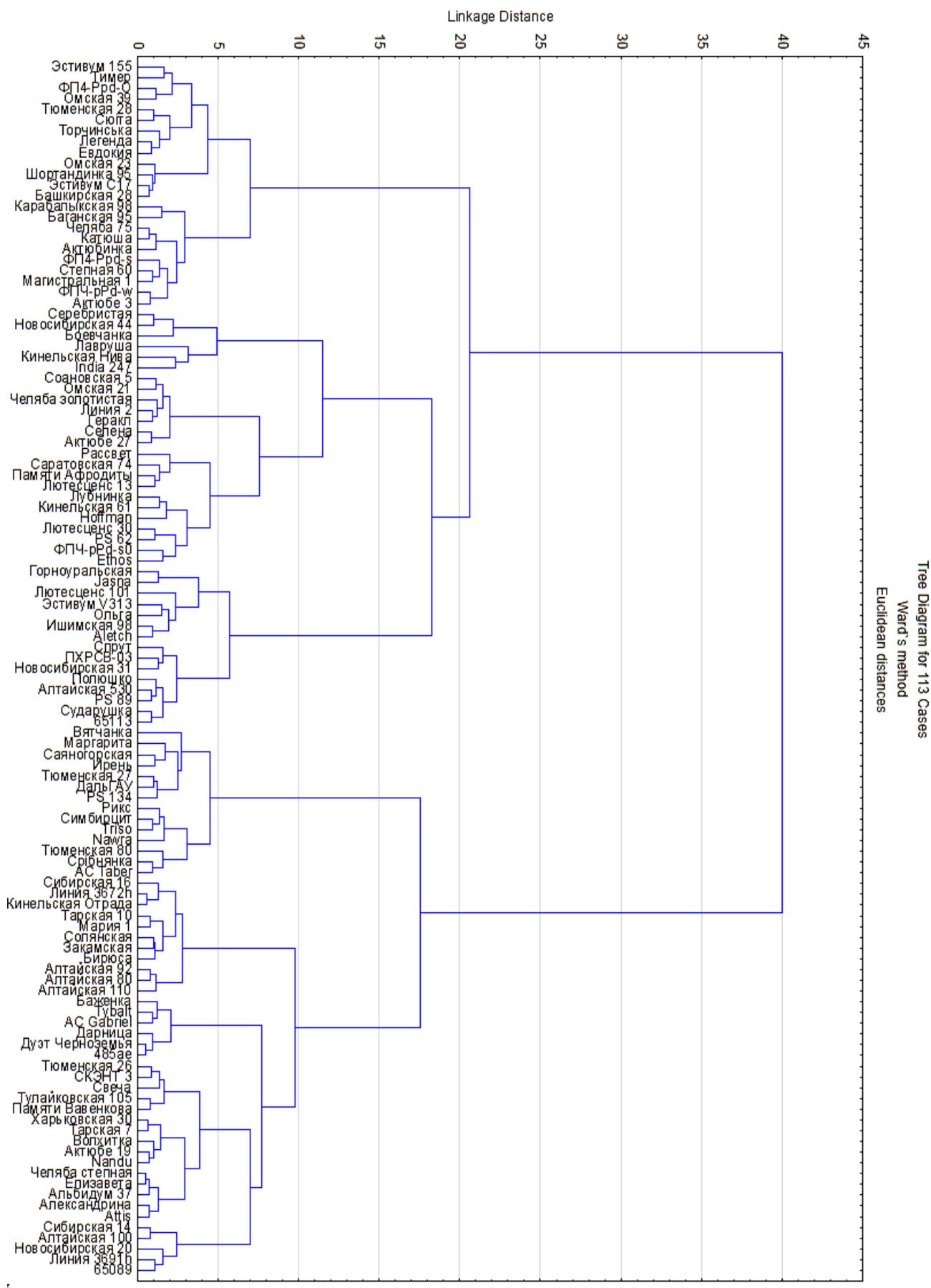


Рисунок 6 - Распределение 113 сортов рабочей коллекции пшеницы по уровню интегральной засухоустойчивости проростков

В первый кластер вошли 23 сортообразца. Кластер представлен сортами российской, украинской, казахстанской селекции. Второй кластер представлен 1 сортом из Северной Америки и 23 сортообразцами евразийской селекции, две трети из которых – азиатские. Третий кластер (15 генотипов) является самым "пестрым" по географическому происхождению. В него вошли сорта из Европы, Азии, Северной Америки и Африки. Четвертый кластер сформирован 14 сортообразцами, 92 % которых из различных частей Евразии. Самой обширной группой стал пятый кластер, состоящий из 37 генотипов различного эколого-географического происхождения.

Усредненные данные по параметрам развития проростков пшеницы каждого из кластеров и в среднем по выборке из 113 сортов и линий приведены в таблице 9.

Таблица 9 - Средние ростовые параметры сортов и линий пшеницы, относящихся к разным кластерам, в перерасчете на одно растение

Кластер	Процент всхожих семян	Масса корня, мг	Масса ростка, мг
1	79,46 ± 1,15	3,76 ± 0,13	6,36 ± 0,18
	79,12 ± 1,35	2,74 ± 0,10	2,15 ± 0,09
2	84,58 ± 1,78	5,21 ± 0,14	6,21 ± 0,15
	77,73 ± 2,51	1,61 ± 0,13	1,54 ± 0,10
3	90,22 ± 1,07	4,12 ± 0,19	4,69 ± 0,14
	85,85 ± 1,64	2,32 ± 0,23	1,75 ± 0,16
4	91,45 ± 1,61	6,30 ± 0,14	6,38 ± 0,21
	88,46 ± 1,66	3,39 ± 0,13	2,11 ± 0,12
5	91,80 ± 0,77	4,33 ± 0,10	6,38 ± 0,13
	91,81 ± 0,82	3,32 ± 0,09	2,10 ± 0,08

Примечание: Верхняя строка – 0 атм., нижняя строка – 9 атм.

Данные таблицы 9 показывают, что в наименьшей степени осмотический стресс отразился на таком параметре, как процент проросших семян, в наибольшей степени – на массе ростков.

Сортообразцы, попавшие в первый и пятый кластеры, сохранили всхожесть семян на уровне контроля, однако у сортов пятого кластера она заметно выше. Наибольшую реакцию на стрессор по данному параметру показали

сортообразцы второго кластера – снижение всхожести в условиях, имитирующих засуху, составило 8,2%, тогда как у генотипов третьего и четвертого кластеров оно было на уровне 5 и 4% соответственно.

Сортообразцы, попавшие во второй кластер, имели достаточно высокие показатели развития в контроле, но депрессия массы корней в условиях осмотического стресса, составила у них 70%, массы ростков – 76%. Сортообразцы первого и пятого кластеров имели низкие (относительно среднего по контролю) значения массы корня, однако высокие показатели развития этого органа в опытных условиях. В результате депрессия по данному параметру составила 27,1 и 24,0% соответственно. Депрессия по массе ростков у генотипов первого и пятого кластеров более значительная – около 67%.

Второй кластер почти полностью сформирован неустойчивыми и слабоустойчивыми (по степени накопления проростками сухой массы) к ранней засухе сортами. Исключение составил сорт Новосибирская 44, отнесенный, согласно классификации, к среднеустойчивым. Средне- и слабоустойчивыми сортами представлен четвертый кластер. В пятый кластер, вошли сорта всех групп устойчивости к ранней засухе, за исключением неустойчивых, а преимущество принадлежит среднеустойчивым сортам. Три одинаковыми группами сортов - слабо-, среднеустойчивыми и с устойчивостью выше средней - представлены первый и третий кластеры.

В результате проведенного анализа весь набор изученных сортов и линий мягкой яровой пшеницы разделился на 5 кластеров. Сортообразцы, попавшие в один кластер, не рекомендуется использовать в скрещиваниях, так как при этом изменения уровня устойчивости не произойдет. Напротив, сортообразцы, попавшие в отдаленные кластеры, представляют наибольший интерес с точки зрения повышения устойчивости к стрессовым факторам среды. При этом стоит учитывать полученные нами данные об отсутствии достоверной статистической связи между устойчивостью изученных образцов мягкой яровой пшеницы к двум разным эдафическим стрессорам – ионам алюминия и ранней засухе. При наличии в зоне деятельности какого-либо селекционного центра одного из этих

стрессоров следует использовать при выборе скрещиваемых генотипов соответствующую дендрограмму. Однако, при наличии обоих типов стресса, следует выбирать сорта, попадающие в разные группы в обеих дендрограммах. Только при таком подходе можно ожидать изменения уровня устойчивости гибридного материала к обоим стрессовым факторам.

ГЛАВА 4 ПРОДУКТИВНОСТЬ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ НА ПОЧВАХ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ СОДЕРЖАНИЕМ ПОДВИЖНЫХ ИОНОВ АЛЮМИНИЯ

4.1 Продуктивность сортов и взаимосвязь между ее составляющими в условиях кислых почв, имеющих высокую концентрацию ионов алюминия

Опытное поле Фаленской селекционной станции отличается по физико-химическим свойствам от полей НИИСХ Северо-Востока (г. Киров) более низкой величиной рН почвенного раствора и повышенным содержанием в нем подвижных ионов алюминия (таблица 1).

Кислая реакция почвенного раствора (рН 3,81) и повышенное содержание подвижных ионов алюминия (211,0 мг/кг почвы) на опытном участке Фаленской селекционной станции (фон 2, таблица 1) спровоцировали снижение урожайности мягкой яровой пшеницы на 46,0...99,9% по сравнению с нейтральным участком (фон 1). Абсолютные показатели некоторых элементов структуры продуктивности 19 изученных сортов, контрастных по уровню потенциальной алюмоустойчивости, произраставших на двух почвенных фонах, представлены в Приложении Е. Таблица 10 отражает относительные показатели продуктивности и урожайности исследованных сортов.

Анализ данных таблицы 10 позволил отнести к алюмотолерантным сортам Свечу, Дуэт Черноземья, Тулайковскую 105, которые в условиях эдафического стресса в наименьшей степени снизили урожайность по сравнению с нейтральным фоном (на 46...58%).

Все, без исключения, сорта продемонстрировали статистически значимые ($p \leq 0,05$) отличия в реакции на стрессор колосьев главных и боковых стеблей (таблица 10). У потенциально алюмоустойчивых сортов Тулайковская 105 и Легенда, например, снижение массы зерна главного колоса составило 45 и 57%, массы зерна с растения – 53 и 62% соответственно. Депрессия этих показателей у стандартного сорта Свеча составила 54 и 73% соответственно. У данной

группы сортов масса 1000 зерен на алюмокислой почве незначимо ($p \leq 0,05$) отличалась от показателей на нейтральном участке.

Таблица 10 - Относительные показатели продуктивности и урожайности сортов мягкой яровой пшеницы (фон 2 / фон 1)

Сорт	Группа устойчивости	Масса зерна главного колоса	Масса зерна с растения	Масса 1000 зерен	Урожайность
Свеча-стандарт	II	0,46	0,27	0,94*	0,54
Актюбе 19	II	0,14	0,13	0,70	0,23
Алтайская 80	II	0,18	0,16	0,81	0,06
Башкирская 28	II	0,31	0,22	0,77	0,20
Бирюса	II	0,25	0,14	0,74	0,26
Дуэт Черноземья	I	0,39	0,25	0,85	0,43
Карабалыкская 98	III	0,20	0,16	0,80	0,02
Кинельская отрада	II	0,15	0,07	0,72	0,14
Легенда	I	0,43	0,38	0,99*	0,17
Линия 3691 h	II	0,30	0,28	0,82	0,16
Лютесценс 30	I	0,24	0,22	0,82	0,14
Магистральная 1	I	0,40	0,30	0,80	0,26
Ольга	II	0,39	0,28	0,80	0,33
Омская 39	II	0,45	0,30	0,74	0,33
Тулайковская 105	I	0,55	0,47	0,98*	0,42
Тюменская 80	I	0,28	0,25	0,83	0,08
Эстивум 155	III	0,57	0,37	0,84	0,34
АС Taber	III	0,13	0,11	0,62	0,01
Nawra	II	0,23	0,18	0,96*	0,06

Примечание: * - отличие опытных величин от контрольных статистически незначимо при $p \leq 0,05$

Из группы чувствительных к ионам алюминия образцов выделился сорт Эстивум 155. Масса зерна главного колоса в условиях эдафического стресса снизилась на 43%, масса зерна с растения - на 63%.

Сохранение урожая на алюмокислом фоне у разных сортов мягкой яровой пшеницы происходило разными путями. Алюмоустойчивый сорт Тулайковская 105 достиг этого благодаря сохранению массы 1000 зерен и меньшим (по сравнению с другими сортами) снижению массы зерна главного колоса и растения. У сортов Дуэт Черноземья, Свеча повышенные показатели урожайности связа-

ны не только с продуктивностью колоса, но и с высокой выживаемостью растений в жестких стрессовых условиях.

При отборе селекционных форм и линий мягкой яровой пшеницы для алюмокислых почв необходимо учитывать взаимосвязь между урожайностью и продуктивностью колоса и растения, а также массой 1000 зерен. Изучение корреляционных взаимосвязей между некоторыми элементами структуры продуктивности растений и урожайностью позволило установить тесную связь между ними как при выращивании на нейтральном фоне, так и в условиях эдафического стресса (таблица 11).

Таблица 11 - Коэффициенты парных корреляций между урожайностью и элементами структуры продуктивности сортов пшеницы, выращенных на почвах разной степени кислотности

Элементы структуры продуктивности	Фон 1	Фон 2
Масса зерна главного колоса	0,84*	0,92*
Масса зерна с растения	0,80*	0,88*
Масса 1000 зерен	0,87*	0,76*

Примечание: * - статистически значимо при $p \leq 0,05$

Таким образом, на связь между урожайностью пшеницы и элементами структуры продуктивности почвенный фон (низкое значение рН и высокое содержание подвижных ионов алюминия) не повлиял. Следовательно, для селекции на алюмокислых почвах, необходимо так же учитывать параметры продуктивности колоса и растения.

4.2 Влияние высокой концентрации ионов алюминия на элементы продуктивности колоса мягкой яровой пшеницы

Основными хозяйственно ценными показателями, формирующими урожай мягкой яровой пшеницы, являются элементы продуктивности колоса главного и боковых побегов. Жесткие стрессовые условия алюмокислого участка (фон 2, таблица 1) привели к достоверному снижению элементов продуктивно-

сти колосьев главных и боковых стеблей относительно нейтрального участка (фон 1). Изменения представлены в таблице 12.

Таблица 12 - Изменение элементов продуктивности колоса пшеницы под влиянием жесткого эдафического стресса

Сорт	Поч- венный фон	Масса ГК, г	Число зерен ГК, шт.	Число зерен БК, шт.	Масса зерна ГК, г	Масса зерна БК, г	Масса мякины ГК, г
Свеча-стандарт	1	2,05	37,13	38,73	1,58	1,34	0,47
	2	0,96*	19,70*	2,20*	0,73*	0,07*	0,23*
Актюбе 19	1	1,09	24,47	5,40	0,84	0,11	0,25
	2	0,19*	4,91*	0*	0,12*	0*	0,07*
Алтайская 80	1	0,87	22,63	3,13	0,63	0,06	0,24
	2	0,17*	5,03*	0*	0,11*	0*	0,06*
Башкирская 28	1	1,64	29,23	17,33	1,27	0,71	0,37
	2	0,52*	11,63*	1,67*	0,40*	0,04*	0,12*
Бирюса	1	1,58	34,10	27,64	1,24	1,05	0,34
	2	0,42*	11,07*	0,87*	0,31*	0,01*	0,11*
Дуэт Черноземья	1	1,85	33,13	30,47	1,43	1,21	0,42
	2	0,74*	15,50*	3,10*	0,56*	0,10*	0,18*
Карабалыкская 98	1	1,53	29,40	8,83	1,14	0,23	0,39
	2	0,29*	7,43*	0*	0,22*	0*	0,07*
Кинельская Отрада	1	2,02	37,80	47,70	1,56	1,66	0,36
	2	0,32*	8,33*	0,20*	0,23*	0*	0,09*
Легенда	1	0,99	25,37	5,33	0,74	0,12	0,25
	2	0,45*	11,17*	0*	0,32*	0*	0,13*
Линия 3691h	1	1,22	28,07	2,17	0,91	0,05	0,31
	2	0,37*	10,10*	0*	0,27*	0*	0,10*
Лютесценс 30	1	1,19	27,27	4,97	0,91	0,12	0,28
	2	0,31*	8,10*	0*	0,22*	0*	0,09*
Магистральная 1	1	1,97	33,03	26,00	1,56	1,03	0,41
	2	0,82*	17,37*	4,87*	0,63*	0,14*	0,19*
Ольга	1	1,74	33,67	27,9	1,41	0,97	0,33
	2	0,68*	17,23*	4,83*	0,55*	0,13*	0,13*
Омская 39	1	2,31	38,20	27,33	1,85	1,06	0,46
	2	1,06*	22,80*	1,80*	0,84*	0,04*	0,22*
Тулайковская 105	1	1,97	38,40	28,43	1,53	0,95	0,44
	2	1,10*	22,43*	2,50*	0,84*	0,06*	0,26*
Тюменская 80	1	1,12	22,97	3,27	0,86	0,10	0,26
	2	0,34*	7,62*	0*	0,24*	0*	0,10*
Эстивум 155	1	1,63	27,77	27,70	1,17	0,95	0,46
	2	0,93*	18,80*	6,00*	0,66*	0,13*	0,27*
АС Taber	1	1,40	27,57	7,87	0,97	0,20	0,43
	2	0,19*	5,78*	0*	0,12*	0*	0,07*
Nawra	1	1,11	25,17	7,00	0,81	0,20	0,30
	2	0,29*	6,93*	0*	0,18*	0*	0,11*

Примечание: * - опытные величины значимо отличаются от контрольных, $p \leq 0,05$;

ГК – главный колос, БК – боковые колосья

Анализ перераспределения продуктов фотосинтеза внутри колоса между зерном и мякиной (согласно данным таблицы 12) позволил разделить изученные сортообразцы на две группы. Первую группу сформировали образцы, у которых ионы алюминия не привели к изменению доли мякины в главном колосе – Свеча-стандарт, Башкирская 28, Дуэт Черноземья, Карабалыкская 98, Легенда, Линия 3691h, Магистральная 1, Ольга, Омская 39, Тулайковская 105, Эстивум 155. Сорты Актюбе 19, Алтайская 80, Бирюса, Кинельская отрада, Лютесценс 30, Тюменская 80, АС Taber, Nawra в условиях жесткого алюминиевого стресса повысили долю фотоассимилятов, откладываемых в мякине, снижая, тем самым, долю хозяйственно-ценной части растения.

В данной части исследований не обнаружилось линейной корреляционной зависимости между реакцией на эдафический стресс надземной части растений и уровнем алюмоустойчивости корневых систем исследуемых сортообразцов, оцененным в лабораторных условиях. Так, алюмоустойчивый сорт Тулайковская 105 реагировал на избыток ионов алюминия в почве таким же снижением массы главного колоса, как и чувствительный сорт Эстивум 155. Сорты Башкирская 28 и Кинельская отрада, имея одинаковый уровень устойчивости к ионам алюминия в зоне корней, показали различную реакцию распределения продуктов фотосинтеза внутри колоса. Это подтверждает мнение о том, что один и тот же абиотический фактор имеет различную степень воздействия на разные органы растений.

Развитие большинства элементов структуры урожая, как количественных признаков, находится под генетическим контролем большого числа различных генов, действия которых зачастую противоположно направлены и маскируют друг друга. Академик В.А. Драгавцев (1997) предложил изучать действие не отдельных генов, а целых генетических систем, определяющих развитие какого-либо количественного параметра. Основное внимание должно уделяться направлению и количественному проявлению сдвигов в работе этих генетических систем при выращивании растений в различных экологических условиях.

Данный метод анализа работы генетических систем растений широко применяется в селекционной практике (Отбор носителей ..., 2005; Оценка сортов ..., 2002). Ранее (Лисицына, Лисицын, 2008) анализировалось влияние почвенного алюминия на работу генетических систем зерновых культур на примере нескольких сортов овса и ячменя. Авторы показали генетическое разнообразие реакции растений на стрессовое воздействие, оцениваемое по изучаемым параметрам.

В представленной нами работе также рассмотрен вариант воздействия ионов алюминия на корневые системы растений (рисунок 7).

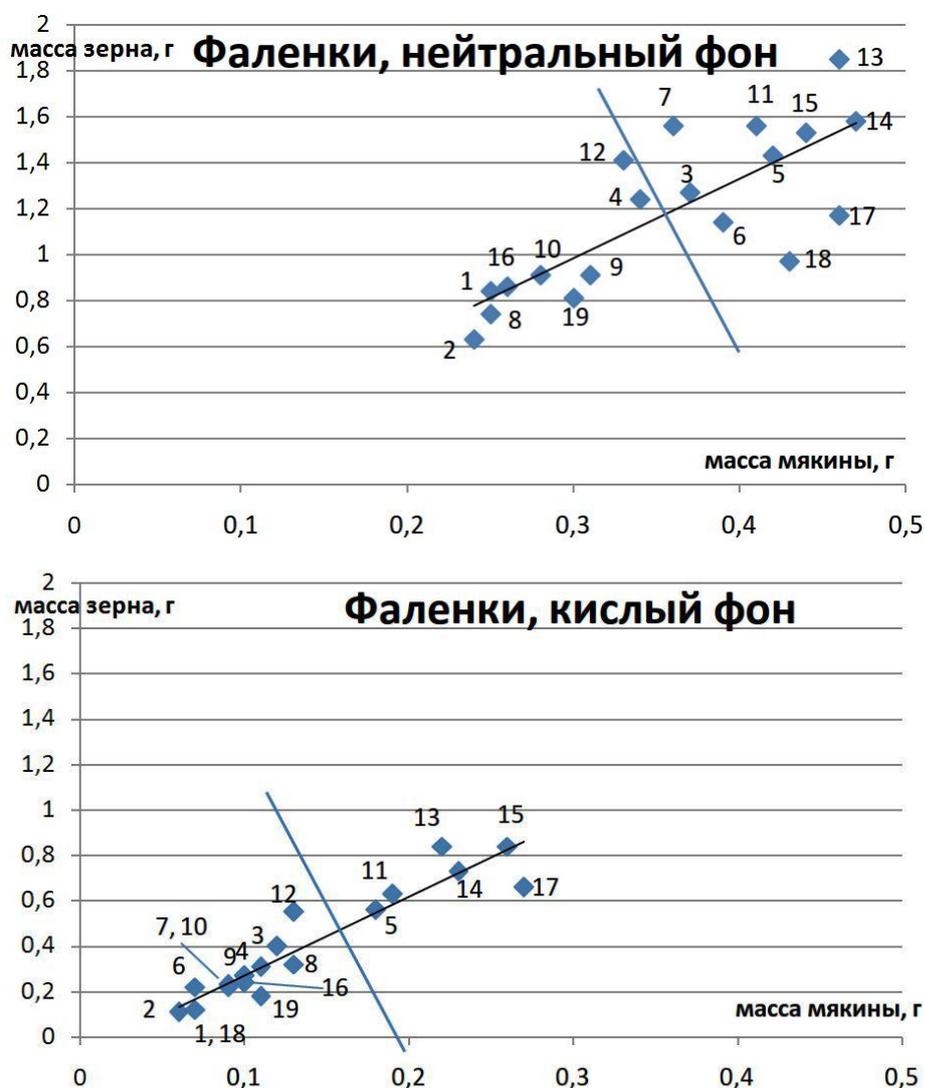


Рисунок 7 - Влияние почвенного алюминия (фон 2) на работу генетических систем растений пшеницы. Цифрами обозначены сортообразцы: 1 – Актюбе 19; 2 – Алтайская 80; 3 – Башкирская 28; 4 – Бирюса; 5 – Дуэт Черноземья; 6 – Карабалыкская 98; 7 – Кинельская отрада; 8 – Легенда; 9 – Линия 3691h; 10 – Лютесценс 30; 11 – Маги-

стральная 1; 12 – Ольга; 13 – Омская 39; 14 – Свеча; 15 – Тулайковская 105; 16 – Тюменская 80; 17 – Эстивум 155; 18 – AC Taber; 19 – Nawra

При этом также прослеживается внутривидовое разнообразие ответных реакций на стрессор.

Согласно теории В.А. Драгавцева (1997) по линии отрицательной регрессии (малая ось эллипса) направлены только эффекты генов микрораспределения. По линии положительной регрессии (большая ось эллипса) направлены эффекты генов аттракции и адаптивности.

Первое, что можно отметить, глядя на рисунок, это то, что поступление стрессора через корневые системы растений практически не повлияло на энергетическую эффективность перекачки продуктов фотосинтеза из стебля и мякоти в развивающуюся зерновку. Это следует из того факта, что угол наклона положительной оси регрессии не изменился в зависимости от почвенного фона выращивания растений.

Во-вторых, кислый почвенный фон с высоким содержанием подвижных ионов алюминия (фон 2) несколько снизил вариабельность реакции генетических систем аттракции и адаптивности сортов мягкой яровой пшеницы (размах разброса точек по большей линии регрессии) и, в гораздо большей степени, подействовал на работу генетической системы микрораспределения пластических веществ внутри колоса. Межсортовая вариабельность по этому признаку снизилась вдвое по сравнению с нейтральным фоном.

В-третьих, сорта Дуэт Черноземья, Магистральная 1, Омская 39, Свеча, Тулайковская 105 (№ 5, 11, 13, 14, 15 на рисунке 7) в условиях жесткого эдафического стресса остались в группе сортов, имеющих положительные сдвиги в работе генетических систем аттракции, адаптивности и микрораспределения продуктов фотосинтеза.

4.3 Продуктивность сортов и взаимосвязь между ее составляющими в условиях кислых почв, содержащих следы подвижного алюминия.

Полевые исследования проводились в условиях дерново-подзолистых почв, имеющих низкую величину рН почвенного раствора (4,3), содержащих следы подвижного алюминия (5,4 мг/кг почвы) (фон 3, таблица 1).

Как показали данные полевых исследований, значимые различия массы зерна главного колоса в разные годы (2014...2015) наблюдались у потенциально алюмоустойчивого сорта Магистральная 1, умеренно устойчивых сортов Ольга и Кинельская отрада, чувствительного сорта Эстивум 155 (12,8...38,8%) (таблица 13).

Таблица 13 - Масса зерна главного колоса и растения мягкой яровой пшеницы в условиях кислых почв, содержащих следы подвижного алюминия, г

Сорт	Масса зерна главного колоса			Масса зерна с растения		
	2014 г.	2015 г.	Среднее	2014 г.	2015 г.	Среднее
Свеча-стандарт	1,33	1,24	1,29	1,46	1,56	1,51
Бирюса	0,97	1,18	1,08	1,74	1,72	1,73
Кинельская отрада	0,93	1,52*	1,23	1,64	1,86	1,75
Магистральная 1	1,36	1,56*	1,46	2,79	1,99*	2,39
Ольга	0,91	1,38*	1,15	1,19	1,67*	1,43
Омская 39	1,56	1,73	1,65	1,93	2,35	2,14
Тулайковская 105	1,60	1,89	1,75	1,72	2,14*	1,93
Эстивум 155	0,95	1,44*	1,20	1,56	2,02*	1,79

Примечание: * - отличия по годам статистически значимы при $p \leq 0,05$

У сортов Ольга и Эстивум 155 условия вегетации 2015 г. способствовали увеличению массы зерна с растения на 28,7... 22,8% по сравнению с 2014 г. У сорта Магистральная 1, наоборот, значение данного параметра снизилось в 1,4 раза. Причина такого различия – высокая продуктивная кустистость, сформированная в 2014 г. и превысившая в 1,8 раза показатель 2015 г.

Статистически значимые отличия между 2014 и 2015 гг. по массе зерна с растения (19,6%) обнаружены у потенциально алюмоустойчивого сорта Тулайковская 105, хотя на массу зерна главного колоса условия вегетации не повлияли. У данного сорта продуктивная кустистость за годы исследований осталась неизменной, а число зерен с боковых колосьев в 2015 году было в два раза больше, чем в 2014. Сорта Свеча-стандарт, Бирюса, Омская 39 проявили отно-

сительную стабильность среди изученных образцов по параметру продуктивности колоса и растения – в отличные по тепло- и влагообеспеченности годы данные показатели значимо не изменились.

Урожайность мягкой яровой пшеницы, произраставшей на фоне 3, представлена в таблице 14.

Таблица 14 - Урожайность мягкой яровой пшеницы в условиях кислых почв, содержащих следы подвижного алюминия, г/м²

Сорт	2014 г.	2015 г.	Среднее по годам
Свеча-стандарт	303,3	286,0	294,7
Бирюса	276,7	200,0*	238,4
Кинельская отрада	248,8	222,2	235,5
Магистральная 1	245,7	327,8*	286,8
Ольга	248,0	222,2	235,1
Омская 39	506,0	311,1*	408,6
Тулайковская 105	336,0	233,3*	284,7
Эстивум 155	296,7	233,3*	265,0

Примечание: * - отличия по годам статистически значимы при $p \leq 0,05$

По результатам однофакторного дисперсионного анализа данных опыта было выделено три сорта, урожайность которых не менялась существенно за годы исследования. Это стандартный сорт Свеча, а также Кинельская отрада и Ольга. Небольшой размах между показателями урожайности этих сортов в разные годы указывает на высокий уровень их экологической устойчивости. Остальные сорта реагировали на условия вегетации разных лет исследования существенными отличиями показателей урожайности. По итогам 2015 года у четырех сортов - Бирюса, Омская 39, Тулайковская 105 и Эстивум 155 - отмечено значимое снижение урожайности (в среднем по сортам 29,6%). Причиной могла стать низкая выживаемость растений данной группы сортов – в среднем 66,6%. Сорт Магистральная 1, несмотря на снижение показателя продуктивной кустистости, сумел в подобных условиях сформировать урожай, превышающий на 20% показатель 2014 года. Это произошло, главным образом, за счет значимого увеличения числа (на 15,1%) и массы (на 14,7%) зерен главного колоса.

Анализ корреляционных связей между урожайностью и элементами структуры продуктивности мягкой яровой пшеницы, произрастающей на почвенном фоне 3, выявил недостоверно высокую связь ($r = 0,65$) урожайности с массой зерна главного колоса, сформированных в условиях 2014 года. В 2015 году урожайность пшеницы зависела, главным образом, от массы 1000 зерен ($r = 0,69$).

Изучение мягкой яровой пшеницы на почвенном фоне 3 показало разнообразие реакции сортов на условия вегетации. Помимо Свечи, выделились экологически устойчивые сорта – Кинельская отрада и Ольга. Остальные сорта реагировали на условия вегетации. В среднем, за годы исследований, на уровне стандарта по показателю урожайности находились сорта Магистральная 1, Тулайковская 105, Эстивум 155.

4.4 Продуктивность сортов и взаимосвязь между ее составляющими в условиях кислых почв, имеющих низкую концентрацию ионов алюминия

Полевые опыты были проведены в условиях дерново-подзолистых почв, имеющих низкую величину рН почвенного раствора (4,3) и относительно невысокое содержание подвижного алюминия (34,2 мг/кг почвы) (фон 4, таблица 1).

При формировании урожая в условиях 2014...2015 годов фенотипические различия по массе зерна главного колоса были статистически незначимыми для всех исследованных сортов (таблица 15).

Таблица 15 - Продуктивность мягкой яровой пшеницы в условиях кислых почв с низкой концентрацией алюминия, г

Сорт	Масса зерна главного колоса			Масса зерна с растения		
	2014 г.	2015 г.	среднее	2014 г.	2015 г.	Среднее
Свеча-стандарт	1,14	1,13	1,14	1,45	1,30	1,38
Бирюса	1,05	1,01	1,03	1,61	1,38	1,50
Кинельская отрада	1,11	1,18	1,15	2,01	1,67	1,84
Магистральная 1	1,38	1,48	1,43	2,58	1,76*	2,17
Ольга	1,20	1,11	1,16	1,68	1,24*	1,46
Омская 39	1,35	1,30	1,33	2,36	1,64*	2,00
Тулайковская 105	1,55	1,51	1,53	2,10	1,80	1,95

Эстивум 155	1,07	1,17	1,12	1,83	1,67	1,75
-------------	------	------	------	------	------	------

Примечание: * - отличия по годам статистически значимы при $p \leq 0,05$

Межсортовые отличия по продуктивности растений более выражены – масса зерна с растений в значительной мере зависела от условий вегетации. Сильная майская засуха 2014 года привела к частичной гибели растений (выживаемость составила 60,5%). В результате площадь питания выживших организмов увеличилась, что, в свою очередь, стимулировало формирование у них боковых побегов. Для изученных сортов продуктивная кустистость в 2014 г. на почвенном фоне 4 в среднем составила 2,13, тогда как в 2015 г. на одно растение пришлось всего 1,34 продуктивных побега. За счет высоких показателей массы зерна с колосьев боковых побегов сорта Магистральная 1, Омская 39, Ольга по продуктивности растения имели значительное преимущество перед другими изученными сортами, у которых различия по этому параметру были статистически незначимы. Высокие показатели продуктивной кустистости растений пшеницы в условиях 2014 г. способствовали формированию высокой урожайности по сравнению с 2015 г. Таблица 16 отражает показатели урожайности исследованных сортов.

Таблица 16 – Урожайность мягкой яровой пшеницы в условиях кислых почв с низкой концентрацией алюминия, г/м²

Сорт	2014 г.	2015 г.	Среднее по годам
Свеча-стандарт	359,3	200,0*	279,7
Бирюса	366,7	155,6*	261,2
Кинельская отрада	500,0	151,9*	326,0
Магистральная 1	507,4	305,6*	406,5
Ольга	400,0	200,2*	300,1
Омская 39	544,4	244,4*	394,4
Тулайковская 105	359,3	203,7*	281,5
Эстивум 155	430,0	200,0*	315,0

Примечание: * - отличия по годам статистически значимы при $p \leq 0,05$

Из приведенных данных видно, что все сорта значительно снизили урожайность в 2015 г. по сравнению с предыдущим годом. У половины изученных сортов урожайность в 2014 г. более чем в два раза превысила показатель 2015 г. За годы исследований наибольшей урожайностью (относительно стандарта) от-

личались сорта Магистральная 1, Омская 39. На уровне стандарта находились сорта Тулайковская 105, Ольга, Эстивум 155.

Анализ корреляционных связей урожайности с элементами структуры продуктивности пшеницы на данном почвенном фоне позволил выявить сильные связи. Так, в условиях 2014 г. урожайность достоверно коррелировала с массой зерна с растения ($r = 0,77$) и массой 1000 зерен ($r = 0,71$). Недостоверно высокая связь установлена с числом зерен боковых колосьев ($r = 0,64$). Урожайность пшеницы в 2015 г. была обеспечена продуктивностью главного колоса - числом зерен ($r = 0,59$) и их массой ($r = 0,69$).

Сравнение данных полевых опытов, проведенных на одинаковых по кислотности почвах, но содержащих разное количество подвижного алюминия (фоны 3 и 4), позволило нам оценить влияние непосредственно ионов алюминия на урожайность и развитие таких элементов структуры продуктивности мягкой яровой пшеницы, как масса зерна главного колоса, масса зерна с растения (таблица 17).

Таблица 17 – Изменение массы зерна главного колоса, массы зерна с растения, урожайности пшеницы под влиянием низкой концентрации ионов алюминия (среднее за 2014...2015 гг.)

Сорт	Почвенный фон	Масса зерна главного колоса, г	Масса зерна с растения, г	Урожайность, г/м ²
Свеча-стандарт	3	1,29 ± 0,04	1,51 ± 0,05	294,7 ± 8,7
	4	1,14 ± 0,01	1,38 ± 0,08	279,7 ± 79,7
Бирюса	3	1,08 ± 0,11	1,73 ± 0,01	238,4 ± 38,4
	4	1,03 ± 0,02	1,50 ± 0,11	261,2 ± 105,6
Кинельская отрада	3	1,23 ± 0,29	1,75 ± 0,11	235,5 ± 13,3
	4	1,15 ± 0,04	1,84 ± 0,17	326,0 ± 174,1
Магистральная 1	3	1,46 ± 0,10	2,39 ± 0,40	286,8 ± 41,1
	4	1,43 ± 0,05	2,17 ± 0,41	406,5 ± 100,9
Ольга	3	1,15 ± 0,24	1,43 ± 0,24	235,1 ± 12,9
	4	1,16 ± 0,05	1,46 ± 0,22	300,1 ± 99,9
Омская 39	3	1,65 ± 0,09	2,14 ± 0,21	408,6 ± 97,5
	4	1,33 ± 0,03	2,00 ± 0,36	394,4 ± 150,0
Тулайковская 105	3	1,75 ± 0,14	1,93 ± 0,21	284,7 ± 51,4
	4	1,53 ± 0,02	1,95 ± 0,15	281,5 ± 77,8

Эстивум 155	3	1,20 ± 0,25	1,79 ± 0,23	265,0 ± 31,7
	4	1,12 ± 0,05	1,75 ± 0,08	315,0 ± 115,0

Согласно данным таблицы 17, низкая концентрация ионов алюминия (34,2 мг/кг) привела к значимому снижению массы зерна главного колоса у сортов Свеча, Тулайковская 105 и Омская 39 (на 11,6...19,4%). Отмечено снижение массы зерна с растения у сортов Свеча (8,6%) и Бирюса (13,3%), однако, это не привело к потере урожая из-за более высокого показателя выживаемости растений на данном почвенном фоне.

Таким образом, низкая концентрация подвижного алюминия в почве не повлияла на урожайность изученных сортов - статистически значимых различий в показателях урожайности мягкой яровой пшеницы на фонах 3 и 4 не обнаружено.

4.5 Влияние низкой концентрации ионов алюминия на элементы продуктивности колоса мягкой яровой пшеницы

Оценка влияния низкой концентрации почвенного алюминия на развитие элементов продуктивности колоса главного и боковых побегов, различных по уровню потенциальной алюмоустойчивости сортов мягкой яровой пшеницы представлена в таблице 18.

Таблица 18 - Изменение параметров продуктивности колоса мягкой яровой пшеницы под влиянием низкой концентрации ионов алюминия (среднее за 2014...2015 гг.)

Сорт	Почвенный фон	Масса ГК, г	Число зерен ГК, шт.	Число зерен БК, шт.	Масса зерна ГК, г	Масса зерна БК, г	Масса мякины ГК, г
Свеча-стандарт	3	1,69	30,23	6,05	1,29	0,32	0,40
	4	1,57	25,89*	7,27	1,14*	0,24	0,43
Бирюса	3	1,39	28,78	18,94	1,08	0,65	0,31
	4	1,32	27,05*	14,72	1,03	0,47	0,29*
Кинельская отграда	3	1,65	29,05	14,07	1,23	0,52	0,42
	4	1,55	28,89	20,35	1,15	0,61	0,40
Магистральная 1	3	1,90	31,65	21,84	1,46	0,93	0,44
	4	1,84	31,92	17,10	1,43	0,74	0,41
Омская 39	3	2,07	36,59	13,47	1,65	0,49	0,42
	4	1,72*	29,85*	15,70	1,33*	0,67	0,39

Эстивум 155	3	1,63	28,57	16,19	1,20	0,59	0,43
	4	1,56	27,50	23,13	1,12	0,63	0,44

Примечание: ГК – главный колос, БК – боковые колосья; * - опытные величины значимо отличаются от контрольных, $p \leq 0,05$

Во-первых, стоит отметить, что только половина изученных сортов испытала негативное влияние ионов алюминия. У сортов Магистральная 1, Кинельская отрада, Эстивум 155, хоть и наблюдается снижение средних показателей продуктивности колосьев главных и боковых побегов под влиянием алюминия, однако, это снижение статистически незначимо.

Во-вторых, установлено, что воздействие низкой концентрации алюминия проявилось на продуктивности главного колоса – числе и массе зерен в нем. Так, у сорта Омская 39 снижение числа (на 18,4%) и массы зерен (на 19,4%) привели к снижению массы главного колоса на 16,9 %. У сортов Свеча и Бирюса снижение числа зерен главного колоса составило 14,4 ... 6,0%, однако масса колоса значимо не изменилась. Продуктивность колосьев боковых стеблей в разных вариантах исследования менялась статистически незначимо.

Процесс перераспределения продуктов фотосинтеза внутри колоса между зерновкой и мякиной - еще один аспект обсуждаемого вопроса. Согласно расчетам, у пяти сортов рост и развитие в условиях действия низкой концентрации алюминия не привели к изменению доли мякины в главном колосе, сохранив, тем самым, долю хозяйственно ценной части растения. Только чувствительный к ионам алюминия сорт Эстивум 155 достоверно повысил (на 5,8%) долю фотоассимилятов, откладываемых в мякине.

Таким образом, мягкая яровая пшеница проявила широкое генотипическое разнообразие реакции растений различных сортов на действие эдафического стресса (рН 4,3; 34,2 мг Al/кг почвы). На продуктивность колосьев одних сортов (Магистральная 1, Кинельская отрада, Эстивум 155) стрессовые условия не повлияли. Продуктивность растений других сортов снизилась, главным образом, за счет снижения показателей, характеризующих главный колос.

Расчет коэффициентов парных корреляций между лабораторными показателями устойчивости к ионам алюминия проростков пшеницы сортов Свеча, Бирюса, Кинельская отрада, Магистральная 1, Ольга, Омская 39, Тулайковская 105, Эстивум 155 и некоторыми показателями структуры продуктивности этих сортов, произраставших на кислых почвах с низкой концентрацией алюминия (фон 4, таблица 1), позволил установить достоверные связи.

Сильная сопряженность обнаружена между параметром ИДК (отношение средних показателей длины корней проростков в 1,5 мМ растворе соли Al и в дистиллированной воде) и элементами продуктивности колоса главного побега: массой колоса ($r = 0,74$), числом зерен ($r = 0,74$), массой зерна ($r = 0,83$).

Сильная отрицательная связь установлена между весовыми показателями проростков пшеницы (масса корней, масса ростков) в лабораторных условиях, имитирующих алюминиевый стресс, и массой зерна с колосьев боковых стеблей растений пшеницы ($r = -0,69$; $r = -0,65$), а также массой зерна с растения ($r = -0,61$; $r = -0,73$).

Показатель относительной массы ростков (опыт/контроль) тесно связан с элементами продуктивности главного колоса на почвенном фоне 3: с длиной колоса $r = -0,86$, массой колоса $r = -0,91$, числом зерен колоса $r = -0,92$, массой зерна колоса $r = -0,74$.

В условиях жесткого алюминиевого стресса (почвенный фон 2) указанные выше корреляции становятся статистически незначимыми.

ГЛАВА 5 ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЭДАФИЧЕСКОГО СТРЕССА

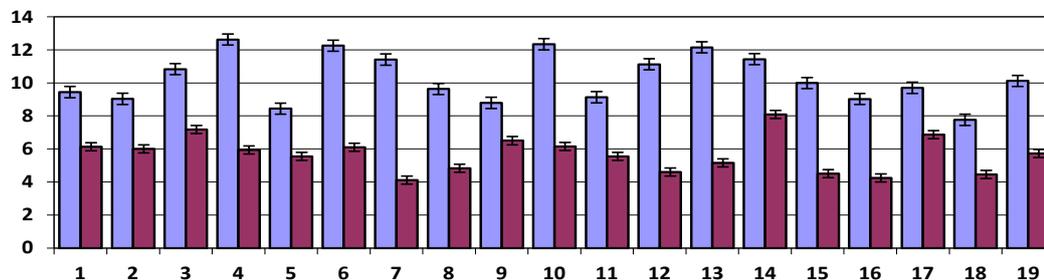
Всестороннее изучение фотосинтетического аппарата растений и специфики его функционирования в конкретных экологических условиях является необходимой частью изучения селекционного материала. Содержание хлорофилльных пигментов определяет интенсивность фотосинтеза и, косвенно, биологическую продуктивность растений. Содержание пигментов в листьях позволяет судить о физиологическом состоянии растений, об их потенциальной возможности формировать урожай (Alonso et al., 2002). Изменение содержания пигментов, а также их распределение между светособирающими комплексами (ССК) и реакционными центрами (РЦ) фотосистем может быть частью адаптивного ответа растений (Morales et al., 2002) на стрессовое воздействие. В почвенно-климатических условиях Волго-Вятского региона работа фотосинтетического аппарата растений значительно модифицируется (Лисицын и др., 2010; Щенникова и др., 2010).

Поскольку накопление массы семян происходит в результате активного функционирования фотосинтетического аппарата, изучение состояния пигментного комплекса листьев может обеспечить прогноз ее и, как следствие, урожайности растений.

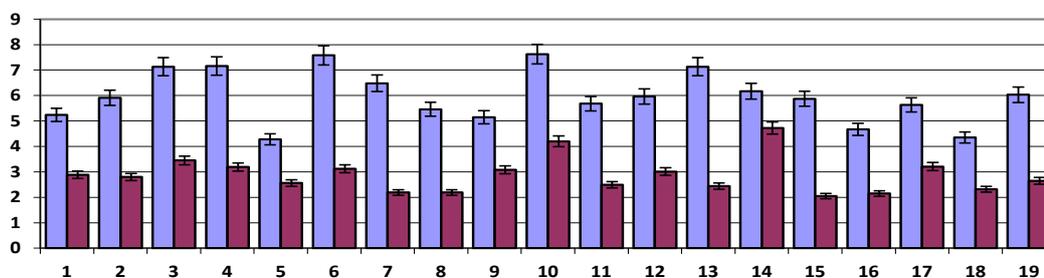
5.1 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по устойчивости фотосинтетического аппарата в условиях жесткого алюминиевого стресса

Развитие фотосинтетического аппарата контрастных по уровню потенциальной алюмоустойчивости сортов пшеницы определяли у растений, произраставших на нейтральном (фон 1) и сильноокислом (фон 2) полевых участках Фаленской селекционной станции (таблица 1), в фазу цветения. Абсолютные значения содержания пигментов приведены в Приложении Ж.

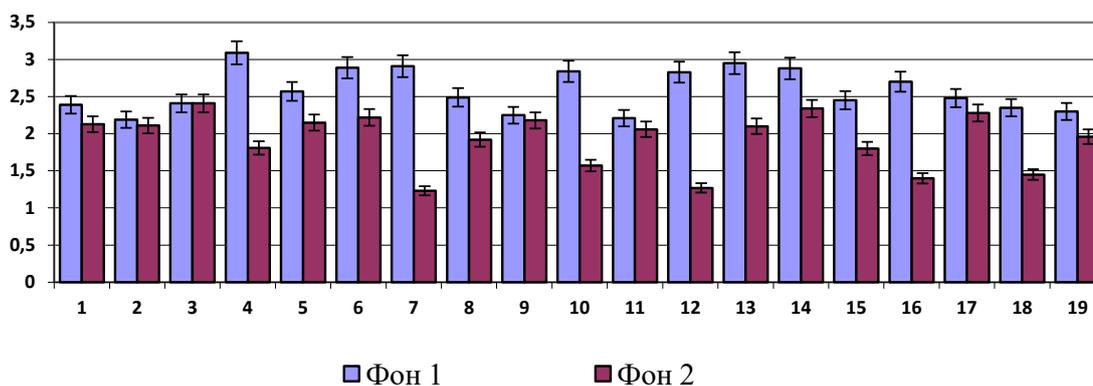
На диаграммах (рисунок 8 (а-в)) графически отражено содержание пигментов в 1 г сухого вещества флаговых листьев различных сортов пшеницы в фазу цветения.



а



б



в

Рисунок 8 - Влияние жесткого алюминиевого стресса на содержание хлорофиллов *a* (а), *b* (б) и каротиноидов (в) в листьях пшеницы (мг/г сухой массы).
Сортообразцы: 1 - Легенда; 2 - Лютесценс 30; 3 - Тюменская 80; 4 - Тулайковская 105; 5 - Башкирская 28; 6 - Магистральная 1; 7 - Дуэт Черноземья; 8 - Науга; 9 - Линия 3691h; 10 - Кинельская отрада; 11 - Алтайская 80; 12 - Свеча-стандарт; 13 - Ольга; 14 - Омская 39; 15 - Карабалыкская 98; 16 - Бирюса; 17 - Актюбе 19; 18 - Эстивум 155; 19 - АС Taber

Анализ содержания фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы показал, что жесткие стрессовые условия (рН 3,8; 211,0 мг Al/кг почвы) привели к снижению уровня синтеза всех типов пигментов по сравнению с условиями нейтрального участка (фон 1, таблица 1). Наибольшее влияние жесткий эдафический стресс оказал на фотосинтетический аппарат листьев сорта Дуэт Черноземья. Так, в фазу цветения 1 г сухого вещества флаговых листьев растений этого сорта в стрессовых условиях содержал почти в три раза меньше хлорофиллов *a* и *b* по сравнению с контролем (фон 1). На 57,7% меньше в листьях этого сорта синтезировалось каротиноидов.

Наименьшее влияние ионов алюминия ощутили растения сорта Омская 39. Снижение содержания хлорофилла *a* составило 29,3%, хлорофилла *b* – 23,5%, каротиноидов 5,8%. У алюмоустойчивых образцов (кроме сорта Тулайковская 105), умеренно устойчивых - Линия 3691h, Алтайская 80 и чувствительного сорта Актюбе 19 содержание каротиноидов в листьях в фазу цветения находилось в пределах нормы, либо незначительно снизилось.

Индикатором "зелености" растений выступает весовое соотношение хлорофиллов и каротиноидов (Lichtenthaler, Bushmann, 2001). У сортов Свеча (№ 12) и Кинельская отрада (№ 10) значение данного параметра в стрессовых условиях находилось на уровне контроля (рисунок 9), т.е. пигментная система не подверглась функциональной перестройке.

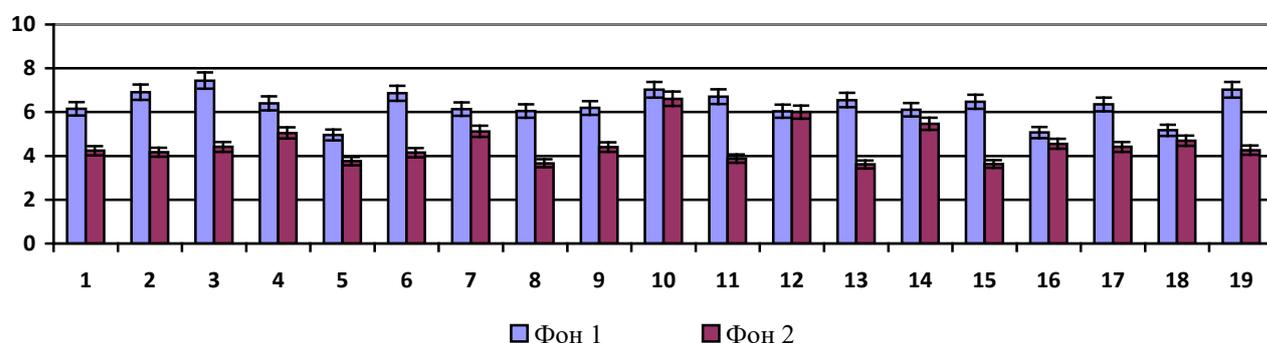


Рисунок 9 - Весовое соотношение хлорофиллов и каротиноидов. По горизонтали - номера сортов в соответствии с рисунком 8

Оценивая степень влияния ионов алюминия на светособирающие комплексы фотосистем I и II, можно выделить сорта Кинельская отрада (№10),

Свеча (№12), Омская 39 (№14), у которых доля хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов стрессовых растений превышала значения, полученные в нормальных условиях (рисунок 10).

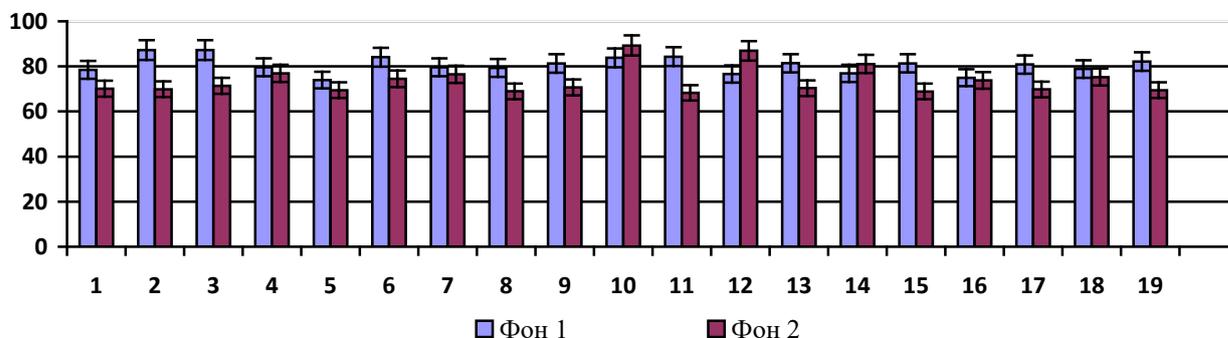


Рисунок 10 - Влияние жесткого алюминиевого стресса на долю хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов (%). По горизонтали - номера сортов в соответствии с рисунком 8

У сортов Тулайковская 105 (№4) и Бирюса (№16) этот показатель находился на уровне контроля. Остальные изученные сорта под действием стрессора значительно снизили долю хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов.

Анализ корреляционных связей показал, что урожайность пшеницы на нейтральном почвенном фоне связана с содержанием каротиноидов во флаговом листе в фазу цветения растений ($r = 0,60$). В условиях стресса, обусловленного высоким содержанием подвижного алюминия, тесная связь ($r = 0,62$) выявлена между урожайностью пшеницы с одной стороны и долей хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов с другой.

5.2 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по структуре пигментного комплекса листьев в условиях кислых почв со следами подвижного алюминия

Динамика развития пигментного комплекса листьев мягкой яровой пшеницы девяти сортов, отличающихся уровнем потенциальной алюмоустойчиво-

сти, на кислых почвах (рН 4,3), содержащих следы подвижного алюминия (5,4 мг/кг почвы) в разные фазы вегетации представлена на рисунке 11 (а-в).

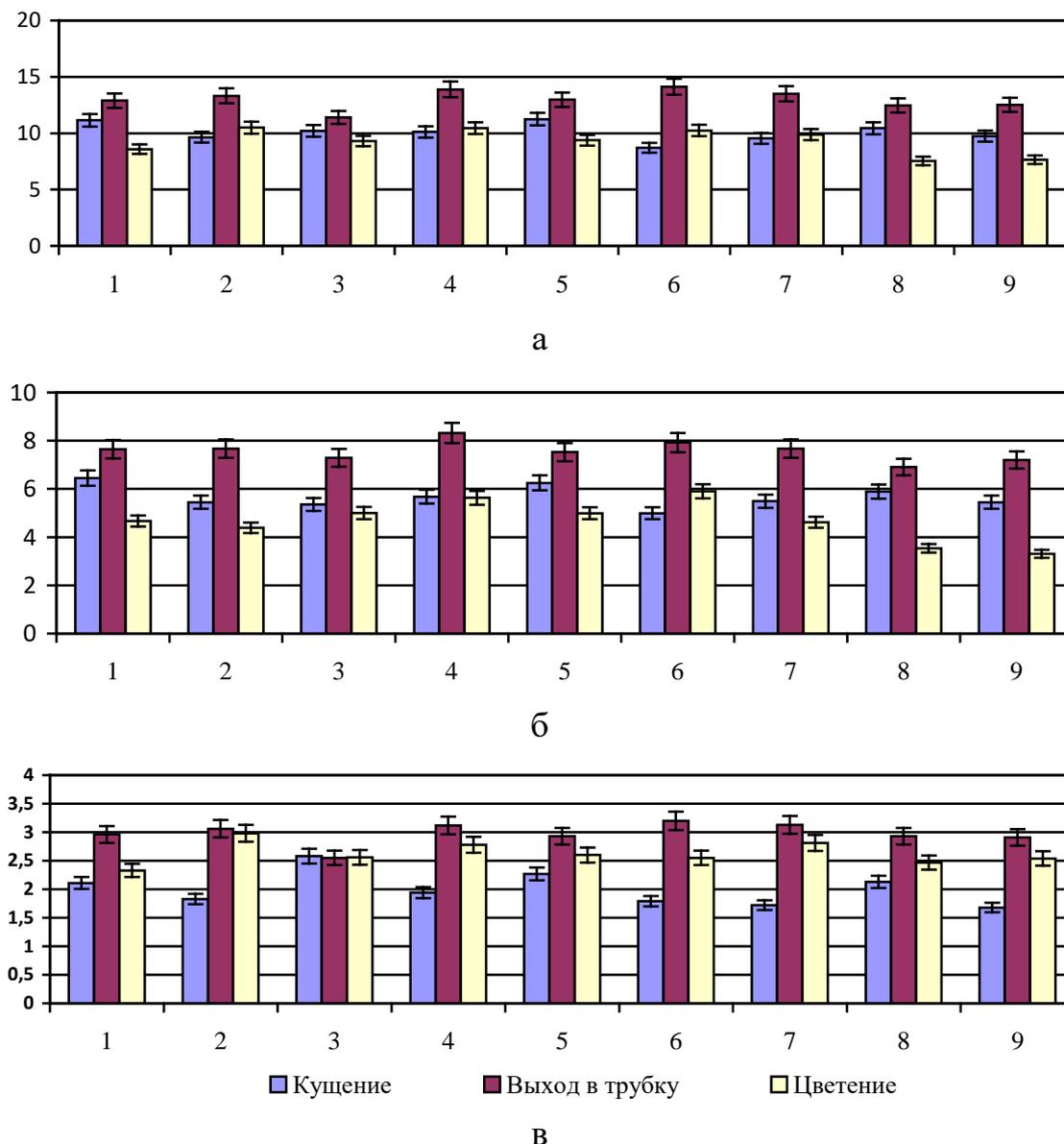


Рисунок 11 - Динамика накопления хлорофиллов *a* (а), *b* (б) и каротиноидов (в) в листьях пшеницы (мг/г сухой массы). Сорта: 1 – Тулайковская 105; 2 – Башкирская 28; 3 – Магистральная 1; 4 – Кинельская отрада; 5 – Свеча-стандарт; 6 – Омская 39; 7 – Ольга; 8 – Бирюса; 9 – Эстивум 155

Согласно данным рисунка 11, в ходе вегетации изученные сорта пшеницы имели схожую динамику синтеза фотосинтетических пигментов. Сначала активно шел процесс накопления всех типов пигментов, затем этот процесс замедлился – к фазе цветения содержание хлорофиллов и каротиноидов либо достигло первоначальных значений, либо заметно снизилось. Только пигментный

комплекс сорта Магистральная 1 выделился небольшими колебаниями содержания хлорофилла *a* на фоне неменяющегося количества каротиноидов в листьях в течение изучаемого периода.

Если сравнить соотношение массы хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, то среди сортов наблюдались некоторые различия (рисунок 12).

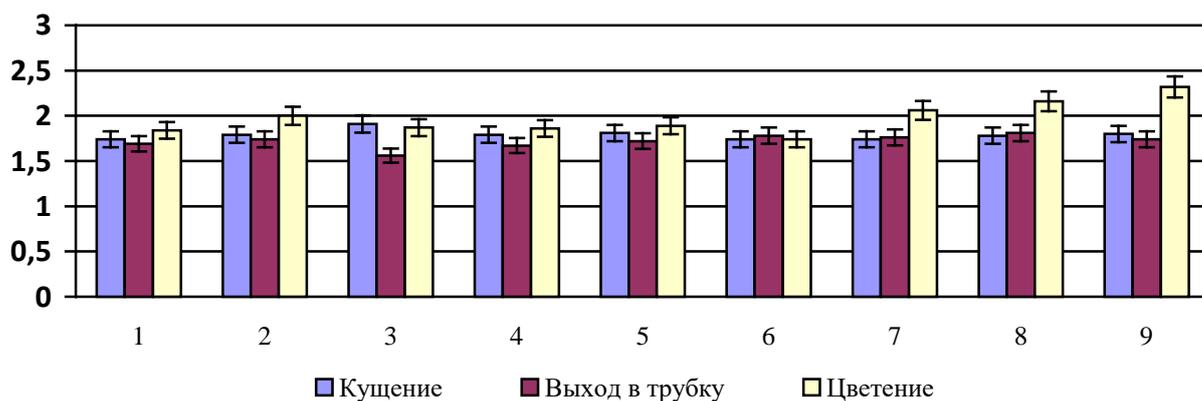


Рисунок 12 - Весовое соотношение масс хлорофиллов по фазам вегетации. По горизонтали – номера сортов в соответствии с рисунком 11

Так, в листьях растений сорта Омская 39 соотношение хлорофиллов в течение вегетации не менялось. У сортов Ольга, Бирюса этот показатель увеличивался от фазы к фазе. У сортов Башкирская 28, Свеча, Тулайковская 105 соотношение хлорофиллов сначала статистически незначимо снижалось, затем достоверно росло, достигнув первоначального значения, или превысив его. Подобная картина наблюдалась у сортов Магистральная 1, Кинельская отрада и Эстивум 155, только снижение соотношения хлорофиллов в фазу выхода в трубку - значимое.

В ходе вегетации в листьях пшеницы менялось весовое соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов. На рисунке 13 прослеживается общая тенденция реакции пигментного комплекса листьев мягкой яровой пшеницы – имея максимальные значения данного показателя в фазу кущения, все изученные сорта снизили его к цветению.

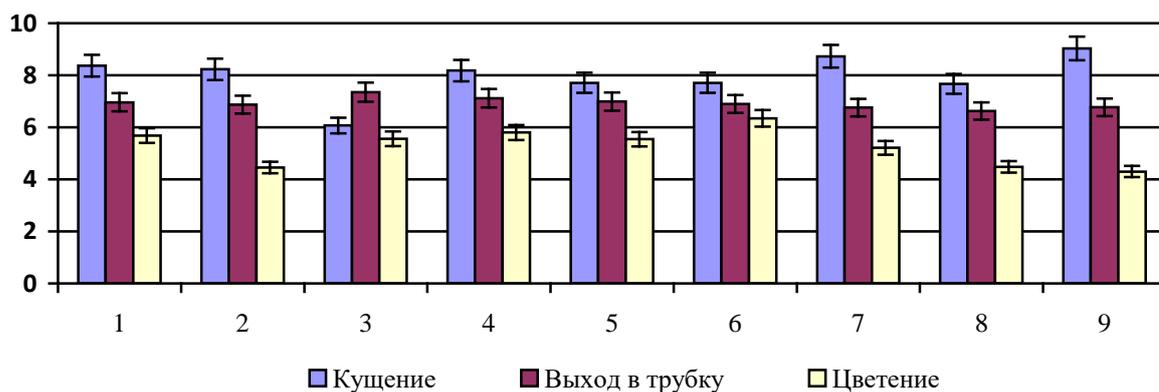


Рисунок 13 - Весовое соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов. По горизонтали – номера сортов в соответствии с рисунком 11

Из общей тенденции выделился сорт Магистральная 1 – рост суммы хлорофиллов в фазу выхода в трубку на фоне неменяющегося количества каротиноидов в листьях привели к увеличению соотношения хлорофиллов и каротиноидов по сравнению с фазой кущения. К фазе цветения это соотношение падает до уровня первоначального значения.

Анализ динамики доли хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов показал, что в изучаемый период вегетации она не менялась только у сорта Омская 39 (№ 6 на рисунке 14).

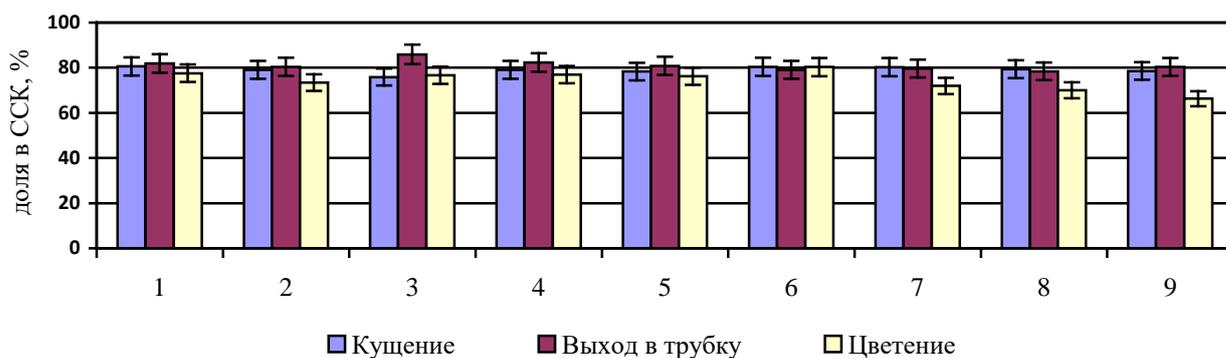


Рисунок 14 - Динамика доли хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов пшеницы. По горизонтали – номера сортов в соответствии с рисунком 11

У сортов Башкирская 28, Кинельская отрада, Свеча, Тулайковская 105, Эстивум 155 содержание хлорофилла *a* в светособирающих комплексах фотосистем I и II сначала статистически незначимо росло, затем к цветению достоверно снижалось, достигнув первоначальных значений. Подобная динамика

была характерна и для сорта Магистральная 1, но, в отличие от других сортов, наблюдалось значимое повышение доли хлорофилла *a* в ССК в фазу выхода в трубку. У сортов Ольга и Бирюса в период кушение – выход в трубку содержание хлорофилла *a* в ССК не менялось, тогда, как к моменту цветения оно значительно снизилось (на 7,7 и 8,4% соответственно).

5.3 Динамика накопления пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы в условиях кислых почв с низким содержанием ионов алюминия

Чтобы оценить степень влияния условий вегетации на динамику накопления фотосинтетических пигментов в листьях отличающихся уровнем алюмоустойчивости сортов пшеницы, изучали содержание пигментов в фазы кушения, выхода в трубку, цветения в различные по тепло- и влагообеспеченности годы на кислых почвах (рН 4,3) с низким содержанием алюминия (34,2 мг/кг) (фон 4). Результаты исследований представлены в таблице 19.

Как следует из данных таблицы 19, в разные годы наблюдались различные схемы накопления пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы. В целом, за период вегетации 2014 г. содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений всех изученных сортов пшеницы постепенно увеличивалось. Исключением стали умеренно устойчивые сорта Башкирская 28, Бирюса и Ольга. При увеличении доли хлорофиллов *a* и *b* в период кушение – цветение в листьях растений сортов Ольга и Башкирская 28 содержание каротиноидов оставалось неизменным, а у сорта Бирюса - снизилось на 18,5%.

В 2015 г. наблюдалась другая тенденция. Все сорта, независимо от уровня алюмоустойчивости, имели максимальные значения содержания пигментов в листьях в фазу кушения. Они значительно превышали показатели за аналогичный период 2014 г. В фазу выхода в трубку содержание изучаемых пигментов в 1 г сухого вещества у всех сортов резко снизилось. У сортов Бирюса, Омская 39 и Эстивум 155, например, содержание хлорофиллов *a* и *b* снизилось более чем в два раза.

Таблица 19 - Содержание пигментов во флаговых листьях мягкой яровой пшеницы по фазам вегетации, мг/г сухой массы (2014-2015)

Фаза вегетации	Пигмент	Год	Сорт									\bar{X}
			1*	2	3	4	5	6	7	8	9	
Кущение	<i>Chl a</i>	2014	9,4	9,3	8,4	6,7	8,8	7,8	9,1	8,7	7,9	8,5
		2015	13,9	10,9	12,1	11,0	12,4	11,3	12,2	12,7	11,0	11,9
	<i>Chl b</i>	2014	2,6	3,0	2,1	1,6	2,3	2,1	2,8	2,3	2,2	2,3
		2015	6,9	6,0	6,5	5,9	6,2	6,1	6,4	6,3	6,0	6,3
	<i>Car</i>	2014	3,0	3,2	3,2	2,7	3,1	3,1	3,0	3,5	3,1	3,1
		2015	3,3	2,7	2,7	2,7	2,8	2,8	2,8	3,0	2,6	2,8
Выход в трубку	<i>Chl a</i>	2014	11,5	9,5	10,5	9,8	8,5	9,0	8,0	9,0	8,4	9,4
		2015	7,7	7,1	6,7	5,7	7,3	5,6	6,1	4,4	5,1	6,2
	<i>Chl b</i>	2014	5,2	3,7	4,3	3,9	2,9	3,5	2,7	2,8	3,1	3,6
		2015	4,0	3,9	3,4	2,6	3,9	2,6	2,7	1,9	2,5	3,1
	<i>Car</i>	2014	3,3	3,2	3,3	3,1	3,1	3,0	3,0	3,3	2,9	3,1
		2015	1,8	1,6	1,6	1,5	1,7	1,4	1,7	1,3	1,4	1,6
Цветение	<i>Chl a</i>	2014	12,7	13,1	12,0	12,8	12,5	13,7	12,4	11,3	12,9	12,6
		2015	11,5	9,9	10,5	10,7	9,7	10,3	8,9	10,8	9,1	10,2
	<i>Chl b</i>	2014	6,3	6,8	5,8	6,3	5,8	7,0	6,4	5,2	6,1	6,2
		2015	6,8	6,4	6,4	6,5	4,6	6,1	5,2	5,8	4,9	5,9
	<i>Car</i>	2014	3,2	3,2	3,2	3,2	3,2	3,4	3,0	2,9	3,4	3,2
		2015	2,7	2,3	2,6	2,6	2,8	2,5	2,3	2,8	2,5	2,6

Примечание:* 1-9 сорта пшеницы: 1 - Тулайковская 105; 2 – Магистральная 1; 3 - Башкирская 28; 4 – Кинельская отрада; 5 – Свеча-стандарт; 6 – Омская 39; 7 – Ольга; 8 – Бирюса; 9 – Эстивум 155

В листьях растений сорта Бирюса в фазу выхода в трубку содержание каротиноидов снизилось почти на 57%. К фазе цветения количество пигментов в листьях всех изученных сортов пшеницы возросло, но их содержание осталось несколько ниже значений, отмеченных в начале вегетационного периода.

Чтобы объяснить причины подобной реакции пигментного комплекса мягкой яровой пшеницы, произраставшей на одном и том же почвенном фоне (фон 4) в разные годы изучения, были проанализированы погодные условия места выращивания по декадам, соответствующим прохождению определенных фаз вегетации. Так как синтез пигментов в листьях начинается еще до наступления фазы кущения, нами были изучены погодные условия, сопровождавшие период всходы – кущение.

Условия 2014 г. в начале вегетации отличались исключительной жесткостью по распределению осадков. В период от всходов до кущения выпало всего

4,3 мм осадков. В аналогичный период 2015 г. этот показатель был значительно выше – 25,5 мм, а воздух - теплее более чем на градус. Можно предположить, что условия 2015 г. оказались более благоприятными для синтеза пигментов в листьях на начальных этапах вегетации.

Повышение количества осадков в период кущение – цветение в 2014 г. способствовало синтезу пигментов, количество которых росло от фазы к фазе.

Причины резкого снижения содержания хлорофиллов и каротиноидов в фазу выхода в трубку в 2015 г. объяснить сложнее. Скорее всего, это чисто технические причины – расчет проводился на единицу сухой массы, а так как осадков в этот период 2015 г. выпало вдвое меньше, чем в 2014 г. при более высокой температуре воздуха, содержание сухого вещества в листьях было заметно выше.

Отмечено, что потенциально алюмоустойчивый сорт Тулайковская 105, находясь в стрессовых условиях, выделился среди изученных образцов повышенным (относительно стандарта) содержанием пигментов в листьях на протяжении всего исследования. Другой устойчивый к ионам алюминия сорт - Магистральная 1 - имел близкие к стандарту показатели содержания пигментов в листьях (различия статистически незначимы). Умеренно-чувствительный сорт Эстивум 155 на ранних этапах вегетации уступал стандарту по количеству синтезированных пигментов, однако, к фазе цветения их содержание в единице сухой массы увеличилось до показателей стандартного сорта.

Анализ парных корреляций между содержанием пигментов в разные фазы вегетации и уровнем развития элементов структуры продуктивности показал, что, независимо от условий года, масса зерна главного колоса достоверно сильно коррелирует с содержанием хлорофиллов *a* и *b* в фазу выхода в трубку ($r = 0,63$ и $0,66$; $r = 0,75$ и $0,66$ соответственно). Достоверно сильная связь установлена между содержанием хлорофилла *b* в листьях пшеницы в фазу цветения в 2015 г. и массой зерна главного колоса ($r = 0,67$). В 2014 г. между данными признаками коэффициент корреляции составил 0,58. За 2014...2015 гг. исследования установлено также, что содержание хлорофилла *b* в листьях цветущих рас-

тений пшеницы коррелирует с массой зерна с растения ($r = 0,61$ и $0,72$ соответственно).

Следовательно, при отборе селекционных форм и линий для выращивания на кислых почвах будет эффективен учет содержания хлорофиллов *a* и *b* в фазу выхода в трубку, поскольку выявлена тесная сопряженность между продуктивностью главного колоса и количеством данных пигментов в 1 г сухого вещества листьев. Учет содержания хлорофилла *b* в листьях пшеницы в фазу цветения позволит спрогнозировать продуктивность растения, поскольку улучшение этого параметра является одной из целей селекционного процесса.

5.4 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по устойчивости фотосинтетического аппарата в условиях мягкого алюминиевого стресса

Оценка влияния низкой концентрации ионов алюминия (34,2 мг/кг почвы) на состояние фотосинтетического аппарата мягкой яровой пшеницы проведена на основе данных, полученных путем сравнения таких параметров, как соотношение хлорофиллов *a* и *b*, суммы хлорофиллов и каротиноидов, доли хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов в различные фазы вегетации растений, произрастающих на почвах, имеющих одинаковую кислотность, но разное содержание подвижных ионов алюминия (фоны 3, 4).

Абсолютные значения содержания фотосинтетических пигментов в 1 г сухого вещества листьев пшеницы, произрастающей в условиях, отличных по набору стрессоров, приведены в Приложении И. Относительные значения накопленных к цветению фотосинтетических пигментов в листьях опытных растений (фон 4) по сравнению с контрольными образцами (фон 3), представлены в таблице 20.

Согласно данным таблицы 20, изученные сорта проявили сортоспецифичность в реакции пигментного комплекса на низкое содержание в почве ионов алюминия.

Таблица 20 – Относительные показатели содержания фотосинтетических пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы в фазу цветения (фон 4/фон 3)

Сорт	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды
Тулайковская 105	1,34*	1,46*	1,15*
Башкирская 28	1,20*	1,45*	0,86*
Магистральная 1	1,06	1,27*	0,90*
Кинельская отрада	1,02	1,15*	0,92*
Свеча	1,03*	0,92	1,09*
Омская 39	1,00	1,03	0,97
Ольга	0,90*	1,09*	0,80*
Бирюса	1,43*	1,62*	1,12*
Эстивум 155	1,19*	1,47*	0,98

Примечание: опытные величины значимо отличаются от контрольных, $p \leq 0,05$

Так, в листьях опытных растений умеренно устойчивого сорта Омская 39 содержание фотосинтетических пигментов в единице сухой массы в фазу цветения находилось на уровне контроля. Опытные образцы алюмоустойчивого сорта Тулайковская 105 и умеренно устойчивого сорта Бирюса синтезировали в листьях к цветению значимо больше пигментов, чем контрольные.

Значимо высокие показатели содержания хлорофиллов в 1 г сухого вещества листьев на фоне низкого содержания каротиноидов, отмечено у умеренно устойчивого сорта Башкирская 28 и чувствительного к ионам алюминия сорта Эстивум 155, произраставших на фоне 4. Схожую картину демонстрировали сорта Магистральная 1, Кинельская отрада и Ольга – рост и развитие в стрессовых условиях привели к синтезу значительного количества хлорофилла *b*, при том, что содержание хлорофилла *a* в единице сухой массы находилось на уровне контроля, а каротиноидов - уступало контрольным значениям на 8...20%. Чуть больше, чем в контрольном варианте, синтезировалось хлорофилла *a* и каротиноидов в листьях опытных растений стандартного сорта Свеча на фоне незначимого снижения количества хлорофилла *b*.

Рисунок 15 демонстрирует влияние ионов алюминия на отношение массы хлорофилла *a* к массе хлорофилла *b* в вегетативный период развития растений мягкой яровой пшеницы.

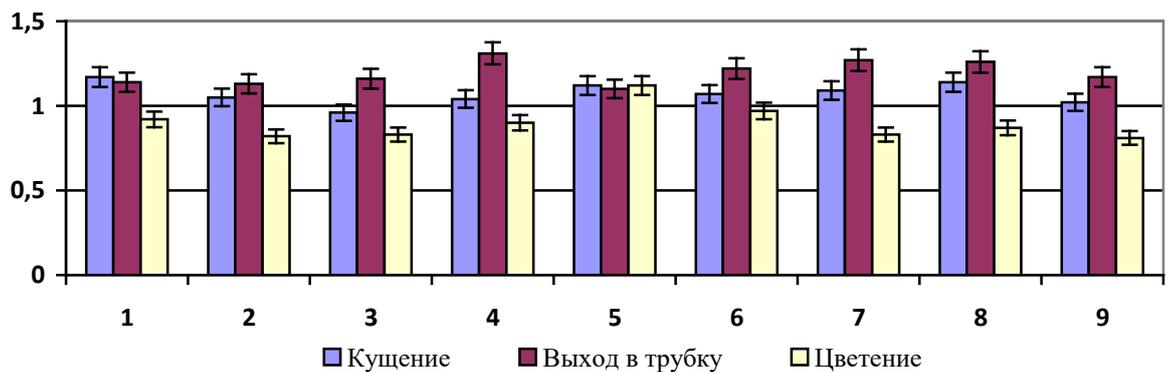


Рисунок 15 - Влияние мягкого алюминиевого стресса на весовое соотношение хлорофиллов *a* и *b* в листьях мягкой яровой пшеницы (фон 4/фон 3). Сорта: 1 – Тулайковская 105; 2 – Башкирская 28; 3 – Магистральная 1; 4 – Кинельская отрада; 5 – Свеча-стандарт; 6 – Омская 39; 7 – Ольга; 8 – Бирюса; 9 – Эстивум 155

Согласно полученным нами данным, выделился сорт Свеча, у которого высокое (по сравнению с контролем) весовое соотношение хлорофиллов не менялось на протяжении от кущения к цветению. В листьях опытных растений пшеницы сорта Омская 39 отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в начале вегетации недостоверно превышало данный показатель в контроле, к фазе выхода в трубку оно возросло (по сравнению с контролем) на 12,3%, а к цветению снова снизилось до его значения. Большинство изученных сортов в условиях эдафического стресса, имея в фазу кущения весовое соотношение хлорофиллов в листьях на уровне контроля (Магистральная 1, Башкирская 28, Кинельская отрада, Эстивум 155) или выше его значений (Тулайковская 105, Ольга, Бирюса), достоверно снизили данный показатель к цветению на 13...27%.

Тот факт, что сорта мягкой яровой пшеницы адаптировались к содержанию в почве подвижных ионов алюминия путем перестройки синтеза пигментов, подтверждается данными, представленными на рисунке 16. Все сорта, кроме Магистральной 1 (№ 3 на рисунке 16), при выращивании на алюмокислой почве в фазу кущения имели низкие (по сравнению с контролем) показатели весового соотношения суммы хлорофиллов и каротиноидов, т.е. испытывали стресс. К цветению сорта сумели адаптироваться – соотношение хлорофиллов и каротиноидов в листьях значительно превышало контрольные значения.

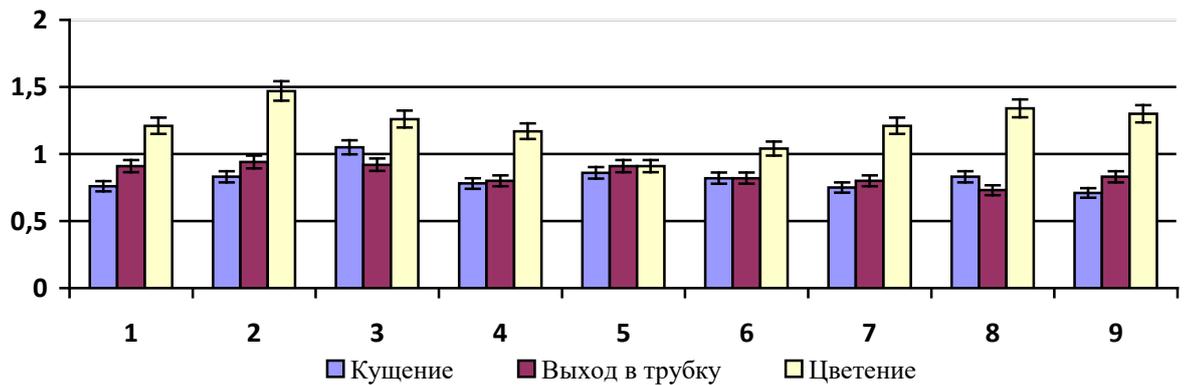


Рисунок 16 - Влияние мягкого алюминиевого стресса на весовое соотношение сумм хлорофиллов и каротиноидов (фон 4/фон 3). По горизонтали – номера сортов в соответствии с рисунком 15

Исключением стал сорт Свеча (№ 5) – в листьях растений этого сорта весовое соотношение хлорофиллов и каротиноидов оставалось низким по сравнению с контролем на протяжении всего изученного периода.

По мере роста в условиях мягкого эдафического стресса к фазе цветения в листьях пшеницы (за исключением сорта Свеча (№ 5 на рисунке 17)) наблюдалась общая тенденция - увеличение доли хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов по сравнению с первоначальными показателями.

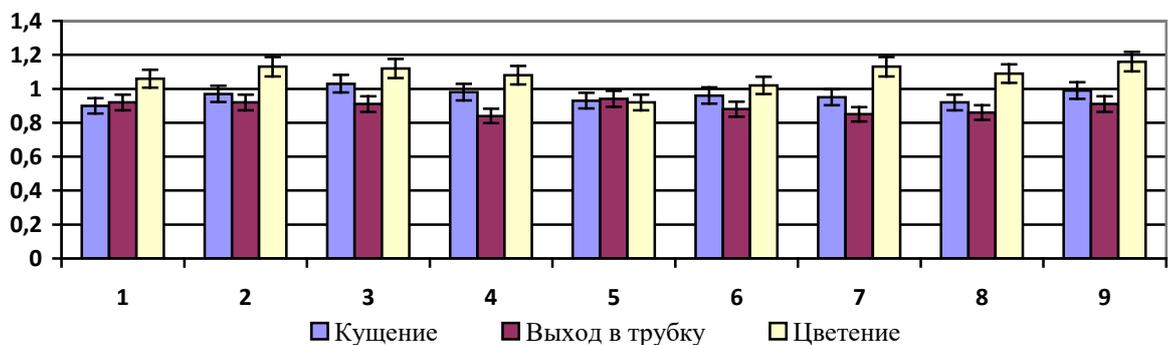


Рисунок 17 - Влияние мягкого алюминиевого стресса на долю хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов (фон 4/фон 3). По горизонтали – номера сортов в соответствии с рисунком 15

Уже в фазу кущения опытные растения сортов Башкирская 28, Магистральная 1, Кинельская отрада (№ 2, 4 на рисунке 17), Омская 39 (№ 6) и Эстивум 155 (№ 9) содержали в фотосистемах I и II хлоропластов столько же хлорофилла *a*, сколько и контрольные. У опытных растений сортов Тулайковская 105 (№ 1), Свеча (№ 5), Ольга (№ 7), доля хлорофилла *a* в светособираю-

щих комплексах хлоропластов в фазу кущения была несколько ниже контрольных значений, однако к цветению только у сорта Свеча этот показатель остался неизменным, у двух других сортов доля хлорофилла *a* в светособирающих комплексах по сравнению с контролем значимо увеличилась.

Расчет коэффициентов парных корреляций между показателями весового соотношения хлорофиллов, суммы хлорофиллов и каротиноидов в листьях опытных растений (фон 4) по отношению к контролю (фон 3) в разные фазы вегетации и относительными показателями продуктивности растений пшеницы на почвах с низким содержанием подвижных ионов алюминия (до 35 мг/кг почвы) позволил установить достоверные связи.

Установлена сильная положительная связь между относительным соотношением суммы хлорофиллов и каротиноидов в фазу выхода в трубку и относительной продуктивностью главного колоса ($r = 0,77$), а также относительной урожайностью ($r = 0,70$) мягкой яровой пшеницы. Выявлена сильная отрицательная ($r = -0,77$) связь между относительной урожайностью пшеницы и относительным весовым соотношением хлорофилла *a* и *b* в листьях в фазу выхода в трубку. Кроме этого, относительная урожайность мягкой яровой пшеницы на алюмокислых почвах тесно связана с относительным показателем доли хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов в фазу выхода в трубку ($r = 0,73$).

Для оценки прогноза роста и развития мягкой яровой пшеницы в различных условиях алюминиевого стресса (фоны 2, 4, таблица 1) с использованием данных лабораторной диагностики генотипов на ранних этапах развития, проводили расчет коэффициентов парных корреляций между содержанием фотосинтетических пигментов в листьях сортов Башкирская 28, Бирюса, Кинельская отрада, Магистральная 1, Ольга, Омская 39, Свеча, Тулайковская 105 и Эстивум 155 в фазу цветения, произраставших на почвах с разным содержанием подвижных ионов алюминия, с одной стороны, и показателями, характеризую-

щими уровень потенциальной алюмоустойчивости данных сортов, с другой стороны. Проведенный корреляционный анализ позволил установить достоверные связи между этими показателями.

Установлено, что с увеличением кислотности почвы и с повышением содержания в ней подвижных ионов алюминия, усиливается отрицательная связь между массой зародышевых корней и ростков, образовавшихся в условиях действия 1,5 мМ Al, и содержанием в листьях мягкой яровой пшеницы всех типов пигментов (таблица 21).

Таблица 21 - Коэффициенты парных корреляций между лабораторными показателями проростков и содержанием пигментов в 1 г сухого вещества листьев мягкой яровой пшеницы в фазу цветения

Полевой фон выращивания	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды
Масса зародышевых корней в растворе соли Al			
pH 6,5; следы подвижного алюминия (фон 1)	-0,04	-0,11	0,16
pH 4,3; 34,2 мг Al/кг почвы (фон 4)	-0,56	-0,63*	-0,38
pH 3,8; 211,0 мг Al/кг почвы (фон 2)	-0,72*	-0,71*	-0,46*
Относительная масса зародышевых корней (раствор соли Al/ дистиллированная вода)			
pH 6,5; следы подвижного алюминия (фон 1)	0,64*	0,72*	0,56*
pH 4,3; 34,2 мг Al/кг почвы (фон 4)	0,21	0,41	-0,01
pH 3,8; 211,0 мг Al/кг почвы (фон 2)	0,31	0,25	0,31
Масса ростка в растворе соли Al			
pH 6,5; следы подвижного алюминия (фон 1)	-0,29	-0,38	-0,11
pH 4,3; 34,2 мг Al/кг почвы (фон 4)	-0,57	-0,83*	-0,28
pH 3,8; 211,0 мг Al/кг почвы (фон 2)	-0,77*	-0,61*	-0,75*

Примечание: * - статистически значимо при $p \leq 0,05$

Достоверно сильные связи обнаружены между относительной массой зародышевых корней (раствор соли Al/вода) и содержанием хлорофиллов в листьях пшеницы, произраставшей в нейтральных (без алюминия) условиях. Кроме данных, указанных в таблице 21, установлено также, что в этих условиях относительная масса зародышевых корней (опыт/контроль) достоверно ($p < 0,05$) коррелирует с весовым соотношением хлорофиллов *a* и *b* ($r = 0,67$), соотноше-

нием суммы хлорофиллов и каротиноидов ($r = 0,67$), долей хлорофилла a в светособирающих комплексах хлоропластов ($r = 0,67$).

Достоверно сильная связь установлена между массой ростков пшеницы в растворе соли Al и весовым соотношением хлорофиллов a и b во флаговых листьях в фазу цветения ($r = 0,87$) на почвенном фоне 4. В данных условиях мягкого алюминиевого стресса достоверные, но отрицательные, корреляции отмечены у этого параметра проростков с соотношением суммы хлорофиллов и каротиноидов ($r = -0,66$) и долей хлорофилла a в светособирающих комплексах хлоропластов листьев пшеницы ($r = -0,86$).

Таким образом, показатели развития семидневных проростков мягкой яровой пшеницы в лабораторных условиях алюмокислого стресса (рН 4,3; концентрация алюминия 1,5 мМ) в разной степени коррелируют со структурой пигментного аппарата листьев в фазу цветения в полевых условиях. Направление и сила подобной корреляции в значительной степени определяется уровнем стрессовой нагрузки в полевых условиях: установлено пять пар коррелирующих признаков в нейтральных полевых условиях (фон 1); пять других пар – в условиях низкого содержания подвижного алюминия (фон 4); четыре пары признаков – в условиях высокого содержания алюминия в почвенном растворе (фон 2).

Чаще всего полевые показатели развития пигментного комплекса флаговых листьев пшеницы значимо коррелировали с лабораторными массовыми параметрами проростков в условиях действия алюминия. С абсолютными и относительными (ИДК) показателями длины корней лабораторных проростков корреляционные связи чаще всего были средней силы, но статистически незначимыми при выбранном уровне вероятности ($p \leq 0.05$).

Полученные зависимости возможно использовать для прогноза роста и развития растений мягкой яровой пшеницы на кислых почвах, содержащих небольшое количество подвижного алюминия. Усиление кислотности почвенного фона приводит к резкому ослаблению взаимозависимости изученных показателей.

ГЛАВА 6 ВЗАИМОСВЯЗЬ ЛАБОРАТОРНОЙ ОЦЕНКИ УРОВНЯ УСТОЙЧИВОСТИ К РАННЕЙ ЗАСУХЕ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ И УСТОЙЧИВОСТИ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

6.1 Продуктивность сортов и взаимосвязь между ее составляющими в условиях дефицита влаги в ранневесенний период

В условиях европейского Северо-Востока России среди экстремальных факторов абиотической природы выделяются ранневесенние засухи, воздействие которых отрицательно сказывается на развитии корневой системы мягкой яровой пшеницы, вызывая задержку роста, а иногда и гибель растений. В работе В.А. Кумакова (1980) отмечалось, что наиболее засухоустойчивые сорта отличаются высокой суммарной массой корней всех типов, в том числе и зародышевых. Изучение массы корней взрослых растений, как задача для исследования, не ставилась. Мы выявляли связь между лабораторным уровнем устойчивости мягкой яровой пшеницы к ранней засухе в фазе проростков (в том числе и по массе зародышевых корней) и элементами структуры продуктивности растений трех групп сортов: устойчивых к ранней засухе, среднеустойчивых и слабоустойчивых к ней. Условия начала вегетационных периодов 2014, 2015 гг. способствовали решению данной задачи - значение гидротермического коэффициента в мае было менее 1,0.

В таблице 22 представлены различные показатели, характеризующие потенциальную засухоустойчивость отобранных для полевого исследования сортов мягкой яровой пшеницы. Линия 3691h и Эстивум 155 представляли группу потенциально засухоустойчивых (по накоплению проростками биомассы) сортообразцов (таблица 8, II группа); Тюменская 80 и Лютесценс 30 – слабоустойчивы к ранней засухе (IV группа). Наибольшее число отобранных генотипов имели среднюю устойчивость к данному стрессору (III группа).

Таблица 22 - Лабораторная оценка уровня засухоустойчивости_сортообразцов мягкой яровой пшеницы

Сорт	Степень устойчивости к ранней засухе по накоплению СМП**, %	МЗК** проростка при осмотическом давлении 9 атм., мг	RSR**		Относительный показатель RSR (опыт/контроль)
			Осмотическое давление 0 атм. (контроль)	Осмотическое давление 9 атм. (опыт)	
Линия 3691h	77,3	4,55	0,59	1,43*	2,42
Эстивум 155	64,3	3,03	0,48	1,69*	3,52
Кинельская отрада	57,0	2,98	0,54	1,29*	2,39
Алтайская 80	55,9	2,61	0,48	1,07*	2,23
Тулайковская 105	54,3	4,00	0,83	3,04*	3,66
Актюбе 19	53,0	3,59	0,66	1,56*	2,36
Магистральная 1	52,1	3,07	0,50	1,51*	3,02
Свеча	51,1	3,54	1,10	2,42*	2,20
Омская 39	47,2	2,37	0,42	1,36*	3,24
Нарга	46,7	3,67	0,98	1,89*	1,92
Карабалыкская 98	45,8	2,72	0,58	1,16*	2,00
Ольга	45,8	2,12	0,61	1,48*	2,43
Бирюса	45,4	3,09	0,54	2,09*	3,87
Дуэт Черноземья	44,2	3,79	0,58	2,27*	3,91
Легенда	43,7	2,22	0,59	1,29*	2,18
Башкирская 28	43,1	2,83	0,67	1,60*	2,39
АС Taber	41,3	2,76	1,29	1,44	1,12
Тюменская 80	38,7	2,75	0,95	1,46*	1,54
Лютесценс 30	23,5	1,27	0,96	0,86	0,90
Среднее по сортам	49,0	3,00	0,70	1,63	2,49

Примечание: *- опытные величины значимо отличаются от контрольных, $p < 0,05$; ** СМП - сухая масса проростков; МЗК – масса зародышевых корней; RSR – массовое соотношение корни/росток

По другому критерию, характеризующему потенциальную засухоустойчивость, - прорастанию семян в растворе сахарозы – все сорта являлись высокоустойчивыми.

Если учитывать такой параметр засухоустойчивости, как масса зародышевых корней одного проростка, то высокий показатель (относительно среднего значения) имели образцы Линия 3691h, Тулайковская 105, Дуэт Черноземья, Нарга, Актюбе 19, Свеча. У сортов Бирюса, Магистральная 1, Эстивум 155 и Кинельская отрада данный параметр находился на уровне среднего по выборке значения.

Как было описано выше (Глава 3), индекс RSR (корень/росток) является показателем способности проростков отвечать на воздействие условий среды. У проростков пшеницы в условиях, имитирующих недостаток влаги, процесс перераспределения пластических веществ между корнем и ростком был направлен в сторону корневой системы. Свидетельство этому - высокие показатели индекса RSR в опыте (9 атм.) по сравнению с контрольными значениями (0 атм.) (таблица 22). Только у двух сортов - AC Taber и Лютесценс 30 – значение индекса RSR при высоком осмотическом давлении статистически незначимо отличалось от контроля.

Анализ данных полевого опыта, проведенного на нейтральном почвенном фоне Фаленской селекционной станции (фон 1, таблица 1), позволил сделать некоторые выводы относительно возможности использования индекса RSR, рассчитанного по данным лабораторного опыта, для прогноза продуктивности растений пшеницы различных сортов и их урожайности в условиях ранней засухи (таблица 23).

Таблица 23 – Коэффициенты парных корреляций между индексом RSR и элементами структуры продуктивности и урожайности пшеницы в условиях ранневесенней засухи

Элементы структуры продуктивности	RSR в опыте (9 атм.)	Относительный RSR (9 атм./0 атм.)
Масса зерна главного колоса	0,40	0,52*
Масса зерна с растения	0,46*	0,60*
Масса 1000 зерен	0,27	0,43
Урожайность	0,08	0,39

Примечание: * - статистически значимо при $p \leq 0,05$

Установлено, что крупность зерна и урожайность того или иного сорта пшеницы, развитие которого проходило в условиях ранней засухи, невозможно спрогнозировать по массовым параметрам проростка. Достоверные связи разной силы обнаружены только с таким хозяйственно-ценным признаком, как масса зерна с растения.

Изучение в полевых условиях позволило выявить специфические реакции сортов мягкой яровой пшеницы, относящихся к одной группе устойчивости к

ранней засухе. В таблице 24 представлены некоторые показатели структуры продуктивности и урожайность сортов пшеницы трех групп устойчивости.

Таблица 24 – Показатели продуктивности и урожайности мягкой яровой пшеницы в условиях ранневесенней засухи (2014...2015 гг.)

Сорт, линия	Группа устойчивости	Масса зерна главного колоса, г	Масса зерна с растения, г	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, г/м ²
Свеча-стандарт	III	1,58±0,11	2,92±0,40	38,81±1,83	366,7±50,2
Линия 3691h	II	0,91±0,10	0,96±0,12	32,49±1,38	225,9±13,4
Эстивум 155	II	1,17±0,05	2,12±0,09	38,26±0,96	393,3±16,8
Актюбе 19	III	0,84±0,06	0,95±0,08	34,16±0,78	192,6±7,4
Алтайская 80	III	0,63±0,07	0,69±0,05	27,69±1,51	188,9±17,0
Башкирская 28	III	1,27±0,06	1,99±0,11	42,71±1,77	537,0±50,2
Бирюса	III	1,24±0,13	2,28±0,44	36,54±2,91	314,8±46,7
Дуэт Черноземья	III	1,43±0,15	2,65±0,21	41,47±2,05	374,8±60,4
Карабалыкская 98	III	1,14±0,05	1,37±0,08	37,60±0,85	318,5±13,4
Кинельская отрада	III	1,56±0,17	3,21±0,35	37,41±1,19	454,8±36,9
Легенда	III	0,74±0,06	0,86±0,06	29,36±1,93	200,0±22,2
Магистральная 1	III	1,56±0,11	2,59±0,26	43,74±0,69	401,5±36,1
Ольга	III	1,41±0,14	2,38±0,24	38,52±1,15	429,6±41,2
Омская 39	III	1,85±0,28	2,91±0,33	44,19±1,46	571,9±68,9
Тулайковская 105	III	1,53±0,06	2,48±0,15	37,10±0,42	312,6±24,9
АС Taber	III	0,97±0,02	1,17±0,04	35,09±1,16	277,8±25,7
Nawra	III	0,81±0,03	1,00±0,07	32,24±0,57	125,9±25,9
Лютесценс 30	IV	0,91±0,04	1,04±0,09	33,53±1,37	240,7±14,8
Тюменская 80	IV	0,86±0,07	0,96±0,08	37,37±1,63	281,5±35,3

В целом по выборке, средний показатель массы зерна главного колоса составил 1,18 г, коэффициент вариации данного признака - 31,0%. Изменчивость массы зерна с растения более сильная – 47,3%, а средний показатель признака составил 1,81 г. Урожайность мягкой яровой пшеницы варьировала от 125,9 г (Nawra) до 571,9 г (Омская 39), средний показатель равен 326,8 г. Коэффициент вариации признака - 36,9%. Низкая изменчивость отмечена у такого элемента структуры продуктивности, как масса 1000 зерен, – коэффициент вариации равен 12,3%.

Урожайность мягкой яровой пшеницы в условиях ранневесенней засухи достоверно связана с массой зерна главного колоса ($r = 0,84$), массой зерна с растения ($r = 0,80$), массой 1000 зерен ($r = 0,86$).

Слабоустойчивые к ранней засухе сорта пшеницы – Тюменская 80 и Лютесценс 30 - по изученным показателям структуры продуктивности значительно уступали средним по выборке значениям. У сорта Лютесценс 30 отмечены низкие показатели структуры продуктивности относительно стандарта, тогда как у сорта Тюменская 80 показатели урожайности и массы 1000 зерен статистически незначимо отличались от стандарта.

В группе устойчивых к ранней засухе сортов также наблюдалась различная реакция на стресс. У сортообразца Линия 3691h отмечены низкие показатели структуры продуктивности относительно и стандарта и средних по выборке значений. Сорт Эстивум 155 отличился высокими значениями (относительно среднего) продуктивности растения и урожайности. Стандартному сорту Свеча он несколько уступил по массе зерна с колоса и растения.

Из среднеустойчивых к ранней засухе сортов выделились Дуэт Черноземья, Кинельская отрада, Магистральная 1, Ольга, Омская 39, Тулайковская 105, которые имели равные со стандартом показатели структуры продуктивности, а по урожайности даже превысили его (Кинельская отрада, Омская 39). Если сорт Кинельская отрада достиг этого благодаря высокому показателю массы зерна с растения, то сорт Омская 39 – за счет массы зерна главного колоса и крупности зерна. Сорт Башкирская 28 также значительно превысил стандартный сорт по урожайности благодаря высокому показателю массы 1000 зерен.

Кроме того, что исследованные сорта представляли три группы устойчивости к ранней засухе, они отличались уровнем устойчивости к ионам алюминия (являлись представителями трех групп). В таблице 25 показана депрессия показателей структуры продуктивности и урожайности сортов пшеницы, различающихся уровнем потенциальной засухо – и алюмоустойчивости, на опытном участке, имеющем рН 3,8 и содержащем 211,0 мг Al/kg почвы, в сравнении с нейтральным.

Сравнивая влияние ранней засухи на различные по уровню засухоустойчивости (III и IV группы, таблица 25), но одинаково устойчивые к ионам алюминия сорта пшеницы (I группа), можно заключить следующее.

Таблица 25 – Депрессия показателей структуры продуктивности и урожайности мягкой яровой пшеницы на алюмокислых почвах в условиях ранней засухи

Сорт, линия	Группа устойчивости		Депрессия показателей, %			
	к ранней засухе (по накоплению СМП*)	к ионам алюминия (по ИДК)	МЗ* главного колоса	МЗ с растения	Масса 1000 зерен	Урожайность
Свеча-стандарт	III	II	53,8	72,6	6,4	46,3
Линия 3691h	II	II	56,8	62,8	17,6	84,4
Эстивум 155	II	III	43,6	62,7	16,3	66,5
Актюбе 19	III	II	85,7	87,4	30,0	97,7
Алтайская 80	III	II	82,5	84,1	11,2	94,1
Башкирская 28	III	II	68,5	77,9	22,9	79,7
Бирюса	III	II	75,0	86,0	25,6	74,1
Дуэт Черноземья	III	I	60,8	75,1	14,6	56,9
Карабалыкская 98	III	III	80,7	83,9	19,8	97,7
Кинельская отрада	III	II	86,1	92,8	27,6	86,1
Легенда	III	I	56,8	62,8	1,5	83,4
Магистральная 1	III	I	59,6	70,3	19,8	74,0
Ольга	III	II	61,0	71,4	20,4	66,9
Омская 39	III	II	54,6	69,8	26,2	66,7
Тулайковская 105	III	I	45,1	53,2	2,0	57,6
АС Taber	III	III	87,6	89,7	37,6	99,2
Nawra	III	II	77,8	82,0	2,0	94,1
Лютесценс 30	IV	I	75,8	78,8	18,2	86,2
Тюменская 80	IV	I	72,1	75,0	17,0	92,1

Примечание: * - СМП – сухая масса проростков; МЗ – масса зерна

Очевидно, что засуха оказала более сильное влияние на сорта, слабоустойчивые к ней (IV группа), – депрессия урожайности в среднем по сортам составила 89,2%. Среднеустойчивые сорта пшеницы смогли сформировать более высокую урожайность. Депрессия признака в данной группе сортов составила 68,0%.

Устойчивые к ранней засухе (II группа) генотипы Линия 3691h и Эстивум 155 различались уровнем алюмоустойчивости. По результатам полевого опыта они также по-разному проявили себя. Умеренно чувствительный к алюминию сорт Эстивум 155 в меньшей степени снизил урожайность, чем умеренно устойчивый образец - Линия 3691h, благодаря относительно небольшой потере массы зерна с растения (43,6%). В целом, депрессия урожайности в данной группе сортов составила 75,4%.

Расчет коэффициентов парных корреляций между урожайными характеристиками сортов на алюмокислом участке Фаленской селекционной станции (фон 2, таблица 1), и индексом RSR (корень/росток), рассчитанным в лабораторных условиях, позволил установить достоверные связи различной силы (таблица 26).

Таблица 26 – Коэффициенты парных корреляций между индексом RSR и урожайными характеристиками сортов пшеницы в условиях ранневесенней засухи

Элементы структуры продуктивности	RSR в опыте (9 атм.)	Относительный RSR (9 атм./0 атм.)
Масса зерна главного колоса	0,57*	0,63*
Масса зерна с растения	0,63*	0,64*
Масса 1000 зерен	0,60*	0,49*
Урожайность	0,53*	0,62*

Примечание: * - статистически значимо при $p \leq 0,05$

Для прогноза продуктивности растений пшеницы различных сортов и их урожайности на алюмокислых почвах в условиях ранней засухи применимы индекс RSR в условиях, имитирующих раннюю засуху (9 атм.), и соотношение индексов (9 атм./0 атм.). Данные таблицы 26 подтверждают целесообразность применения индекса RSR для ранней диагностики поведения сорта мягкой яровой пшеницы, начавшего развитие при недостатке почвенной влаги.

Расчет коэффициентов парных корреляций между соотношением индексов RSR (9 атм./0 атм.) у проростков испытанных сортов пшеницы и относительными показателями продуктивности этих сортов, произраставших на алюмокислых почвах (фон 2, таблица 1), позволил обнаружить достоверно высокую зависимость ($r = 0,64$) с относительной урожайностью. Достоверная связь средней силы ($r = 0,55$) выявлена между соотношением индексов RSR и относительным показателем массы зерна главного колоса. Кроме этого, относительная масса зерна главного колоса достоверно коррелирует ($r = 0,46$) с относительным весом корней проростков пшеницы (9 атм./0 атм.).

6.2 Генетическое разнообразие мягкой яровой пшеницы по устойчивости пигментного комплекса в условиях дефицита влаги в ранневесенний период

Ранее (таблица 11) нами было показано, что урожайность мягкой яровой пшеницы зависит от развития таких элементов структуры продуктивности, как масса зерна с колоса и растения, масса 1000 зерен. Развитие этих элементов зависит, в том числе, и от структуры фотосинтетического аппарата, его способности синтезировать различные типы пигментов. Так, содержание хлорофилла *a* в листьях в фазу цветения тесно связано с массой зерна главного колоса ($r = 0,67$) и растения ($r = 0,61$). Содержание каротиноидов в единице сухой массы достоверно сильно коррелирует с массой зерна главного колоса ($r = 0,87$), массой зерна с растения ($r = 0,87$), массой 1000 зерен ($r = 0,67$). Коэффициент корреляции с урожайностью составил 0,60.

Нами был проведен анализ парных корреляций между лабораторными параметрами развития проростков пшеницы в условиях водного дефицита (9 атм.) и содержанием пигментов в листьях растений в фазу цветения (Приложение Ж) на нейтральном почвенном фоне (фон 1, таблица 1) в условиях ранневесенней засухи.

Установлено, что относительный вес ростков (9 атм./0 атм.) достоверно коррелирует с содержанием каротиноидов в 1 г сухой массы ($r = -0,48$).

Достоверные связи различной силы установлены между индексом RSR (корень/росток), определенным при осмотическом давлении 9 атм., и содержанием каротиноидов в 1 г сухой массы листьев ($r = 0,62$), весовым соотношением содержания хлорофиллов *a* и *b* ($r = 0,48$), долей хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов ($r = -0,49$).

Относительный индекс RSR (9 атм./0 атм.) достоверно сильно коррелирует с содержанием каротиноидов в 1 г сухого вещества листьев пшеницы ($r = 0,62$). Достоверные связи средней силы установлены у данного параметра с долей хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов ($r = -0,54$), с

весовым соотношением хлорофиллов и каротиноидов ($r = -0,57$), с весовым соотношением хлорофиллов a и b ($r = 0,52$).

Содержание каротиноидов в листьях, которое связано (по данным наших исследований) с массой и крупностью зерна пшеницы, достоверно коррелирует с относительным весом корней ($r = 0,52$) и ростков ($r = -0,56$), а также относительным индексом RSR ($r = 0,68$). Относительный вес ростков пшеницы достоверно коррелирует с соотношением хлорофиллов a и b ($r = -0,56$), соотношением суммы хлорофиллов и каротиноидов ($r = 0,62$), долей хлорофилла a в светособирающих комплексах хлоропластов ($r = 0,57$).

Если рассматривать взаимосвязь лабораторных параметров развития проростков с содержанием пигментов в листьях (и/или их соотношением) внутри сортов одной группы устойчивости, то выявлено следующее (таблица 27).

Таблица 27 – Средние показатели содержания фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы, различных по уровню потенциальной засухоустойчивости сортов, в фазу цветения

Признаки	Устойчивые (II)	Среднеустойчивые (III)	Слабоустойчивые (IV)
Хлорофилл a , мг/г сух. массы	$8,28 \pm 0,52$	$10,59 \pm 0,36$	$9,93 \pm 0,90$
Хлорофилл b , мг/г сух. массы	$4,75 \pm 0,40$	$6,06 \pm 0,26$	$6,52 \pm 0,61$
Каротиноиды, мг/г сух. массы	$2,30 \pm 0,05$	$2,66 \pm 0,07$	$2,30 \pm 0,11$
Весовое соотношение хлорофиллов a и b	$1,75 \pm 0,04$	$1,76 \pm 0,03$	$1,52 \pm 0,00$
Весовое соотношение хлорофиллов и каротиноидов	$5,68 \pm 0,51$	$6,26 \pm 0,16$	$7,18 \pm 0,26$
Доля хлорофилла a в ССК, %	$80,07 \pm 1,24$	$79,82 \pm 0,83$	$87,24 \pm 0,02$

Устойчивые к ранней засухе сорта мягкой яровой пшеницы, согласно данным таблицы 27, содержали в листьях меньше хлорофиллов a и b , чем сорта двух других групп. Слабоустойчивые сорта, имея значимо более высокие показатели содержания хлорофиллов, по соотношению данных пигментов уступали устойчивым генотипам. У данной группы сортов отмечен высокий показатель соотношения суммы хлорофиллов и каротиноидов, а доля хлорофилла a в светособирающих комплексах хлоропластов более чем на 7% превысила аналогичные показатели сортов II и III групп.

Среднеустойчивые сортообразцы также имели значимо высокие показатели (по сравнению с устойчивыми) содержания фотосинтетических пигментов в листьях, но их соотношение статистически незначимо отличалось от аналогичных показателей, определенных у устойчивых образцов. Из данной группы сортообразцов можно выделить Дуэт Черноземья, Кинельскую отраду, Магистральную 1, Ольгу, Омскую 39, Тулайковскую 105, у которых содержание и хлорофиллов и каротиноидов в 1 г сухой массы статистически значимо превосходило средние по группе показатели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенного комплексного изучения 113 сортов и линий из коллекции мирового генофонда мягкой яровой пшеницы ВИР и анализа изменения физиологических показателей и индексов развития растений под действием эдафических факторов сделаны следующие выводы:

1. Выделены источники потенциальной устойчивости к неблагоприятным эдафическим факторам:

- к алюмокислому стрессу - Закамская (Татарстан), Лютесценс 13 и Тулайковская 105 (Самарская обл.), Магистральная 1 (Новосибирская обл.), Харьковская 30 (Украина), ПХРСВ-03 (США);

- к ранневесенней засухе – Алтайская 100 (Алтайский край), Новосибирская 20 и Баганская 95 (Новосибирская обл.), Линия 3691h (Иркутская обл.), Эстивум 155 (Самарская обл.), к-65089 (Алжир);

- сочетающие устойчивость к алюмокислому стрессу и ранневесенней засухе - к-65089 (Алжир).

2. Не выявлено значимого влияния места выведения сорта на интегральную характеристику его алюмо- и засухоустойчивости.

3. Выделены сорта, устойчивые к эдафическим стрессам в полевых условиях:

- к алюмокислым почвам (рН 3,8; 211,0 мг Al/кг почвы) - Свеча (Кировская обл.), Тулайковская 105 (Самарская обл.), Легенда (Новосибирская обл.), Nawra (Польша);

- к кислым почвам, имеющим низкое содержание ионов алюминия (рН 4,3; 34,2 мг Al/кг почвы) - Тулайковская 105, Кинельская отрада и Эстивум 155 (Самарская обл.), Магистральная 1 (Новосибирская обл.), Омская 39 (Омская обл.);

- к ранневесенней засухе - Омская 39 (Омская обл.), Кинельская отрада и Эстивум 155 (Самарская обл.), Башкирская 28 (Башкортостан).

Все эти сорта сохраняли высокую урожайность или имели высокие отдельные показатели продуктивности растения или колоса в полевых условиях при действии эдафического стресса.

4. Выделены сорта с высоким содержанием фотосинтетических пигментов в фазу цветения:

- в условиях алюмокислых почв - Омская 39 (Омская обл.);
- в условиях ранневесенней засухи - Дуэт Черноземья (Белгородская обл.), Кинельская отрада и Тулайковская 105 (Самарская обл.), Ольга и Магистральная 1 (Новосибирская обл.), Омская 39 (Омская обл.).

Это свидетельствует о потенциальной способности данных сортов поддерживать высокий уровень фотосинтетической продуктивности в условиях эдафического стресса.

5. Урожайность мягкой яровой пшеницы в условиях действия эдафического стресса статистически значимо ($p \leq 0,05$) связана с уровнем развития таких элементов структуры продуктивности, как масса зерна главного колоса ($r = 0,69-0,92$), масса зерна с растения ($r = 0,77-0,88$), масса 1000 зерен ($r = 0,71-0,76$). Эти показатели следует использовать при оценке селекционного материала в ходе эдафической селекции.

6. Масса зерна с главного колоса и с растения статистически значимо ($p \leq 0,05$) связана с содержанием фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы в фазу цветения:

- при высокой концентрации ионов алюминия в почве - с долей хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов ($r = 0,53$ и $0,48$ соответственно);
- при низкой концентрации ионов алюминия в почве - с хлорофиллом *a* ($r = 0,64$ и $0,66$ соответственно), хлорофиллом *b* ($r = 0,65$ и $0,86$ соответственно);
- при ранневесенней засухе - с хлорофиллом *a* ($r = 0,67$ и $0,61$ соответственно) и каротиноидами ($r = 0,87$ и $0,87$ соответственно).

Это позволяет использовать параметры развития фотосинтетического аппарата для прогнозирования уровня продуктивности растений в условиях полевых и вегетационных опытов.

7. Кислый почвенный фон с высоким содержанием ионов алюминия вдвое снизил межсортовую вариабельность реакции генетических систем микрораспределения пластических веществ внутри колоса по сравнению с нейтральным фоном. Сорты Дуэт Черноземья (Белгородская обл.), Магистральная 1 (Новосибирская обл.), Омская 39 (Омская обл.), Свеча (Кировская обл.) и Тулайковская 105 (Саратовская обл.) имели положительные сдвиги в работе всех трех изученных генетических систем на обоих почвенных фонах.

8. Лабораторные показатели алюмоустойчивости статистически значимо ($p \leq 0,05$) связаны с развитием элементов структуры продуктивности в полевых условиях (рН 4,3; 34,2 мг Al/кг почвы): ИДК - с массой зерна главного колоса ($r = 0,83$); масса зародышевых корней и ростков - с содержанием хлорофилла *b* в фазу цветения ($r = -0,63$ и $-0,83$ соответственно) и с массой зерна с растения ($r = -0,61$ и $-0,73$ соответственно).

9. Установлено, что весовые показатели развития проростков пшеницы (индекс RSR в условиях водного дефицита и относительный индекс RSR), статистически значимо ($p \leq 0,05$) связаны с параметрами, оцененными в полевых условиях недостатка влаги в ранневесенний период: с содержанием каротиноидов ($r = 0,62$ и $0,62$ соответственно), с долей хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов ($r = -0,49$ и $-0,54$ соответственно) в фазу цветения; с урожайностью ($r = 0,53$ и $0,62$ соответственно), массой зерна главного колоса ($r = 0,57$ и $0,63$ соответственно), массой зерна с растения ($r = 0,63$ и $0,64$ соответственно) и массой 1000 зерен ($r = 0,60$ и $0,49$ соответственно).

ПРЕДЛОЖЕНИЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ ПРАКТИКЕ

Использовать сорта Закамская, Лютесценс 13, Магистральная 1, ПХРСВ-03, Тулайковская 105, Тулайковская 1 и Харьковская 30 в селекции на повышение уровня алюмоустойчивости мягкой яровой пшеницы.

Использовать сорта Алтайская 100, Баганская 95, Линия 3691h, Новосибирская 20, Эстивум 155 и к-65089 в качестве генетических источников в селекции на повышение уровня засухоустойчивости мягкой яровой пшеницы.

Для прогноза уровня развития таких признаков мягкой яровой пшеницы, как "масса зерна главного колоса", "масса зерна с растения" в условиях низкой концентрации алюминия в почве (до 35,0 мг/кг) использовать показатели содержания хлорофиллов *a* и *b* в листьях в фазу цветения. Для прогноза степени снижения массы зерна главного колоса и урожайности при переходе от нейтральных почв к почвам с низким содержанием алюминия использовать показатели относительного соотношения хлорофиллов *a* и *b*, суммы хлорофиллов и каротиноидов, относительной доли хлорофилла *a* в светособирающих комплексах хлоропластов листьев в фазу выхода в трубку.

Для ускорения селекционного процесса по созданию алюмо- и засухоустойчивых сортов пшеницы использовать данные лабораторной оценки уровня потенциальной устойчивости к стрессору, например, массу ростков и корней в опытных растворах, как при выращивании на почвах с низким содержанием алюминия в почве (до 35,0 мг/кг), так и в условиях водного дефицита на ранних этапах развития растений.

Список литературы

1. Агроклиматические бюллетени по Кировской области за 2005...2015 гг. Киров: Кировский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды.
2. Агроклиматический справочник по Кировской области / Под ред. А.Н Михайлова, М.Г Сакулинской. Л.: Гидрометеоздат. 1960. 191 с.
3. Агропромышленный комплекс России в 2009 году. М.: Мин-во с.-х. РФ, 2010. 557 с.
4. Аканов Э.Н., Пыльнев В.В., Хасан Салама. Особенности фотосинтетической реакции сортов ярового ячменя как показатель их адаптивных возможностей. // Известия ТСХА. 2000. Вып. 3. С. 78-84.
5. Алауддин М., Кренделева Т.Е., Низовская Н.В. и др. О первичных процессах фотосинтеза в проростках различных по продуктивности сортов риса // Физиол. и биохим. культ. раст. 1983. Т. 15. № 4. С. 327-332.
6. Андрущенко А.В. Яровая пшеница в Северо-Западной зоне России. Селекция и семеноводство. 2003. № 3. С. 2-7.
7. Асхадулин Д.-л.Ф., Асхадулин Д.-р.Ф. Фоны для отбора в селекции озимой пшеницы // Развитие научного наследия Н.И. Вавилова о современных селекционных исследованиях: Матер. Всерос. науч.-прак. конф. Казань: Центр инновационных технологий, 2012. С. 54-59.
8. Ахохов М.Х. Блиев С.Г. Современная оценка качества зерна и хлеба. М., 2000. 409 с.
9. Баженова Н.М., Гирева В.М., Потапова Р.П., Пасынков А.В., Филатова И.А., Коряковцева Л.А., Бурков А.И.. Яровая мягкая пшеница в Кировской области. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 1999. 58с.
10. Баталова Г.А. Овес в Волго-Вятском регионе. Киров, 2013. 288 с.
11. Баталова Г.А., Лисицын Е.М. О селекции овса на устойчивость к эдафическому стрессу // Селекция и семеноводство. 2002. № 2. С. 17-19.
12. Буланова Н.В., Сынзыныс Б.И., Козьмин Г.В. Алюминий индуцирует абер-

- рации хромосом в клетках корневой меристемы пшеницы // Генетика. 2001. Т. 37. № 12. С. 1725-1728.
13. Быков О.Д., Зеленский М.И. Экологическая и видовая дифференциация пшеницы по уровню фотосинтетической активности // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1987. Т. 100. С. 196-203.
14. Быков О.Д., Кошкин В.А., Прядехина А.К. Газообмен флагового листа и элементы продуктивности видов пшеницы и эгилопса // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1980. Т. 67. Вып. 2. С. 12-21.
15. Волкова Т.А. Формирование и работа листьев яровой пшеницы при различной площади питания // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1979. № 12.
16. Володарский Н.И., Быстрых Е.Е. Использование показателей первичных реакций фотосинтеза для диагностики продуктивности яровой пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. 1982. № 12. С. 4-6.
17. Гавриленко В.Ф. Генетические различия в эффективности работы энергозапасующих систем хлоропластов // Фотосинтез и продуктивность растений. Саратов: 1990. С. 41-44.
18. Гаврильченко О.Л. Сортовые различия по признакам первичной корневой системы растений твердой пшеницы в процессе селекции в условиях Западной Сибири // Молодые ученые – аграрной науке. Сб. науч. тр. Омск, 2006. 220 с.
19. Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути её повышения: Тр. ин-та физиол. раст. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 72 с.
20. Глуховцев В.В. Особенности адаптивной селекции зерновых культур в Среднем Поволжье в свете учения Н.И. Вавилова // Развитие научного наследия Н.И. Вавилова о современных селекционных исследованиях: Матер. Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова. Казань: Центр инновационных технологий, 2012. С. 29-37.
21. Глуховцев В.В. Особенности модификационной изменчивости ячменя в Среднем Поволжье // Вестн. РАСХН. 1994. № 2. С. 21-24.
22. Государственный Реестр селекционных достижений, допущенных к ис-

- пользованию. М., 2016. Т. 1. С. 13.
23. Головаченко А.П. Особенности адаптивной селекции яровой мягкой пшеницы в лесостепной зоне Среднего Поволжья. Кинель, 2001. 380 с.
 24. Давыдова Н.В. Селекция яровой пшеницы на урожайность и качество зерна в условиях Центра Нечерноземной зоны Российской Федерации // Автореф. дис. ... доктора с.-х. наук. Немчиновка, 2011. 54 с.
 25. Джиффорд Р.М., Дженкинс К.Л.Д. Использование достижений науки о фотосинтезе в целях повышения продуктивности культурных растений // Фотосинтез. М.: Изд-во Мир. 1987. Т. 1. С. 365- 410.
 26. Драгавцев В.А. Эколого-генетический скрининг генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных культур по урожайности, устойчивости и качеству. Методические рекомендации (новые подходы). Санкт-Петербург: ВИР, 1997. 49 с.
 27. Евдокимов В.М., Ломак И.Ф., Храмышева Л.И., Харлоновская А.И. Изучение и оценка кислотовыносливости сортов и гибридов ячменя в связи с задачами селекции // Селекция, семеноводство и сортовая агротехника с.-х. культур. Сб. науч. тр. Л., 1997. С. 150-157.
 28. Ефимов В.Н., Донских И.Н., Царенко В.П. Система удобрения / Под ред. В.Н. Ефимова. М.: КолосС, 2003. 320 с.
 29. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (Экологические основы). М.: Изд. РУДН, 2001. Т. 1. 780 с.
 30. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. Т. 1. Проблемы адаптации в сельском хозяйстве XXI века. Значение адаптивного потенциала культурных видов растений. Стратегия адаптивной интенсификации растениеводства. М.: Агрорус, 2008. 816 с.
 31. Закон Кировской области «Об обеспечении плодородия земель сельскохозяйственного назначения Кировской области на основе биологизации земледелия». Принят Законодательным Собранием Кировской области 26 июня 2003 года.

32. Засухоустойчивые пшеницы. Методические указания / Под ред. В.Ф. Дорофеева. Л.: Изд-во ВИР, 1974. 186 с.
33. Зеленский М.И. Фотосинтетические характеристики важнейших сельскохозяйственных культур и перспективы их селекционного использования // Физиол. основы сел. раст. Т. 2. Ч. 2. СПб.: Изд-во ВИР. 1995. С. 466-554.
34. Зеленский Ю.И. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к отрицательным экологическим факторам, урожайность и качество зерна в степной зоне Северного Казахстана // Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Омск, 2001. 18 с.
35. Зыкин В.А., Белан И.А., Козлова Г.Я., Антипова Г.П. Особенности эволюции и пути селекции яровой мягкой пшеницы в условиях Западной Сибири // Докл. РАСХН. 2001. № 1. С. 3-5.
36. Зыкин В.А., Мамонов Л.К. Элементы продуктивности колоса в связи с селекцией пшеницы на урожайность // Вестник сельскохозяйственной науки. 1967. № 4. С.12-15.
37. Иванов М.В. Биотехнологические основы создания исходного материала ярового ячменя. СПб., Пушкин: Изд-во ГНЦ ВИР, 2001. 205 с.
38. Игитова Н.С. Потребление питательных веществ и фотосинтетическая деятельность овса в полевых условиях. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1970. 18 с.
39. Известкование кислых почв / Под ред. Н.С. Авдониной, А.В. Петербургского, С.Г. Шедерова. М.: Колос, 1976. 304 с.
40. Изучение засухоустойчивости мирового генофонда яровой пшеницы для селекционных целей / Методические указания ВИР. Л.: 1991. 92 с.
41. Кандауров В.И., Мовчан В.К. Засухоустойчивость, биологические и морфофизиологические признаки яровой пшеницы // Повышение засухоустойчивости зерновых культур. М.: 1970. С. 76-86.
42. Каталог сортов комплексного селекционного центра по растениеводству. Киров, 2015. 44 с.
43. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений.

- М.: Агропромиздат, 1991. С. 415
44. Климашевский Э.Л. Почвенная кислотность – генотип - задачи селекции // Вестн. с.-х. науки. 1983. № 9. С.16-25.
45. Климашевский Э.Л. Устойчивость растений к кислотности среды и химическая мелиорация // Докл. РАСХНИЛ. 1982. № 4. С. 2-4.
46. Климашевский Э.Л., Багаутдинова Р.И. Фотосинтез растений при различном корневом питании // Сельскохозяйственная биология. 1968. Т. 3. № 2. С. 218-226.
47. Климашевский Э.Л., Чернышева Н.Ф. Актуальные вопросы генетической variability минерального питания культурных растений // Физиол. и биохим. культ. раст., 1980, Т. 12. № 4. С. 375-388.
48. Климашевский Э.Л., Чернышева Н.Ф. Генетическая изменчивость отзывчивости на удобрения // Известия СО АН СССР. Сер. Биол. наук. 1982. № 10. С. 64-72.
49. Климашевский Э.Л., Чернышева Н.Ф. Реакция различных сортов злаковых культур на уровень корневого питания и содержание в растениях кремния // Докл. ВАСХНИЛ. 1981. № 3. С. 5-7.
50. Климов С.В. Селекция сельскохозяйственных культур на устойчивость к кислотности почвы // Сельское хозяйство за рубежом. 1984. № 10. С. 18-22.
51. Кожушко Н.Н. Оценка засухоустойчивости полевых культур // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. Методическое руководство. Л.: ВИР, 1988. С. 10-24.
52. Колосов И.И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во АН СССР. 1962.
53. Кононенко Л.А. Адаптивные свойства сортов мягкой озимой пшеницы по содержанию хлорофилла // Докл. РАСХН. 2006. № 4. С. 19-21.
54. Косарева И.А., Давыдова Е.В. Семенова Е.В. Методология диагностики кислотоустойчивости сельскохозяйственных культур // Методы комплексной оценки продуктивности и устойчивости сельскохозяйственных культур: Тез. докл. М., 1994. С. 28.

55. Крупнов В.А. Генетическая сложность и контекст-специфичность признаков урожая пшеницы в засушливых условиях // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2013. Т. 17. № 3. С. 524-534.
56. Кудашкин М.И., Ляблин А.И., Ляблин Н.И., Тулупов П.Д. Актуальные вопросы производства зерна продовольственной пшеницы. Саранск, 2004. 246с.
57. Кумаков В.А. Модель сорта мягкой яровой пшеницы для степного Поволжья. В сб. Селекция яровой пшеницы / Под ред. Турбина Н.В. М.: Колос. 1977. С. 70-74.
58. Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.
59. Кумаков В.А. Физиологические подходы к селекции растений на продуктивность и засухоустойчивость // Сельскохозяйственная биология. 1986. №6. С. 27-33.
60. Кумаков В.А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции // Физиология фотосинтеза. М.: 1982. С. 283-294.
61. Кумаков В.А., Березин Б.В., Евдокимов О.А. и др. Фотосинтез и продукционный процесс в посевах пшеницы. Саратов, 1994а. 202 с.
62. Кумаков В.А., Игошин А.П., Евдокимова О.Е., Игошина Г.Ф. Засуха и продукционный процесс в посевах яровой пшеницы // Сельскохозяйственная биология. 1994б. № 3. С. 105-114.
63. Ламан Н.А., Гриб С.И., Чайка М.Т., Каллер С.А. и др. Физиологические аспекты роста и организации фотосинтетического аппарата сортов ярового ячменя различной интенсивности // Земледелие и растениеводство в БССР. Сб. науч. тр. Минск: Ураджай, 1985. Вып. 29. 151 с.
64. Лекции по сельскохозяйственной метеорологии // Под ред. М.С. Кулика, В.В. Синельщикова. Л.: Гидрометеоиздат., 1966. 340 с.
65. Лепехов С.Б. Морфобиологические параметры исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на засухоустойчивость и урожайность в условиях Алтайского края. Автореф. дис. ... канд.с.-х. наук. Тюмень, 2013.
66. Лисицын Е.М. Влияние эдафических стрессов на возможные результаты

- интродукции сельскохозяйственных растений // Интродукция с.-х. растений и ее значение для сельского хозяйства Северо-Востока России: Матер. научно-практ. конф. (8-9 июля 1999 г.). Киров, 1999. С. 140-142.
67. Лисицын Е.М. Методика лабораторной оценки алюмоустойчивости зерновых культур // Доклады РАСХН. 2003а. № 3. С. 5-7.
68. Лисицын Е.М. Потенциальная алюмоустойчивость сельскохозяйственных растений и ее реализация в условиях европейского северо-востока России: Дис... д-ра биол. наук. Киров, 2005.
69. Лисицын. Е.М. Физиологические основы эдафической селекции растений на европейском Северо-Востоке России. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2003б. 196 с.
70. Лисицын Е.М. Химизм растворов и оценка потенциала алюмоустойчивости растений (вопросы методики) // Агротехника. 2007. № 1. С. 81-91.
71. Лисицын Е.М., Амунова О.С. Генетическое разнообразие сортов яровой мягкой пшеницы по алюмоустойчивости // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014. Т. 18. № 3. С. 497-505.
72. Лисицын Е.М., Баталова Г.А., Щенникова И.Н. Создание сортов овса и ячменя для кислых почв. Теория и практика. Saarbrücken, Germany, 2012. 336с.
73. Лисицын Е.М., Кедрова Л.И., Уткина Е.И., Злобина Н.А. Реакция пигментного аппарата листьев озимой ржи на эдафический стресс // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2010. № 1. С. 20-24.
74. Лисицына И.И., Лисицын Е.М. Сравнение работы генетических систем у боковых и главных стеблей зерновых культур // Вестник РАСХН. 2008. № 3. С. 55-57.
75. Лоскутов И.Г. Формирование продуктивности и особенности развития корневой системы яровой мягкой пшеницы в условиях северо-запада Нечерноземной зоны РСФСР. Автореферат дисс. ... к.с.-х.н. Ленинград: ВИР, 1984. 18 с.
76. Лызлов Е.В. Основные направления и методы селекции овса // Селекция и семеноводство. 1991. № 5. С. 31-33.

77. Макарова Е.Ю. Состав, содержание и динамика накопления фотосинтетических пигментов и их связь с продуктивностью растений ярового ячменя // Совершенствование селекционно-генетических и семеноводческих процессов зерновых и зернобобовых культур в Нечерноземье. Сб. науч. тр. НИИСХЦРНЗ. М.: 1988. 246 с.
78. Максимов Н.А. Водный режим и засухоустойчивость растений // Избр. работы по засухоустойчивости. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 1. 575 с.
79. Малокостова Е.И., Кузьмин Н.А., Суров В.А. Селекция яровой пшеницы на засухоустойчивость в Центрально-Черноземной полосе // Селекция яровой пшеницы для засушливых районов России и Казахстана: Сб. науч. тр. Барнаул, 2001. С. 100-106.
80. Медведев А.М., Разумова И.И. Сравнительное изучение площади листьев и фотосинтетического потенциала посева различных по засухоустойчивости сортов яровой пшеницы // Науч.-тех. бюллетень ВИР. 1986. Вып. 164. С. 13-15.
81. Методические указания по изучению мировой коллекции пшеницы. СПб.: ВИР. 1999. 53 с.
82. Нефедов А.В. Роль корневой системы в повышении засухоустойчивости яровой пшеницы // Повышение засухоустойчивости зерновых культур. М.: Колос, 1970. С. 104-108.
83. Ничипорович А.А. Свет в фотосинтезе и продуктивности растений // Физиол. раст. 1987. Т. 34. № 4: С. 628-635.
84. Носатовский А.И. Пшеница. Биология. М., Сельхозгиз. 1950. 407 с.
85. Областная целевая программа "Развитие агропромышленного комплекса Кировской области на период до 2015 года". Утверждена постановлением Правительства области от 16 февраля 2010 г. N 40/60
86. Образцов А.С. Потенциальная продуктивность культурных растений. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2001. 504 с.
87. Окорков В.В., Коннов Н.П. Основы химической мелиорации кислых почв. Владимир, 2008. 248 с.

88. Олейникова Т.В. Физиологические методы оценки пшеницы на засухоустойчивость // Повышение засухоустойчивости полевых культур. М.: Колос, 1970. С. 56-65.
89. Определение кислотоустойчивости зерновых культур. Методические указания. СПб., 1995. 21 с.
90. Определение химических веществ для оценки качества урожая овощных и плодовых культур. Методические указания. Ленинград: ВИР, 1979. С.55.
91. Орлов Д.С., Василевская В.Д. Почвенно-экологический мониторинг и охрана почв. М., 1994. С. 32-64.
92. Отбор носителей полигенных систем адаптивности и других систем, контролирующих продуктивность озимой пшеницы, ячменя, овса в различных регионах России. Санкт-Петербург: ВИР, 2005. 117 с.
93. Оценка сортов зерновых культур по адаптивности и другим полигенным системам. Санкт-Петербург: ВИР. 2002, 79 с.
94. Переведенцев Ю.П., Френкель М.О., Шаймарданов М.З. и др. Современные изменения климатических условий и ресурсов Кировской области. Казань: Казан. гос. ун-т, 2010. 242 с.
95. Перекальский Ф.М. Яровая пшеница. М., 1961, 278 с.
96. Пинчук Л.Г., Кондратенко Е.П., Коршиков Ю.А., Долгодворов В.Е. Продуктивность яровой пшеницы в условиях юго-востока Западной Сибири // Зерновое хозяйство. 2006. № 5. С. 13-17.
97. Половинкина С.В., Клименко Н.И. Эмбриогенез растений мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях Сибири. Иркутск: Изд-во ИрГСХА, 2013. 136 с.
98. Пыльнев В.В., Букина С.Н., Аканов Э.Н. Фотосинтетическая реакция сортов ярового ячменя на действие водного стресса // Известия ТСХА, 2006. Вып. 3. С. 29-35.
99. Ригин Б.В. Яковлева О.В., Камешинский А.М. Генетический потенциал устойчивости ячменя к повышенной концентрации токсичных ионов алюминия // 2 съезд ВОГиС. СПб. 2000. Т. 1. С. 125-126.

100. Система ведения агропромышленного производства Кировской области на период до 2005 г. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2000. 367 с.
101. Соколова Н.В. Использование эмбрио культуры для изучения кислотоустойчивости ячменя // Научные проблемы создания новых сортов сельскохозяйственных культур, адаптированных к современным условиям производства и переработки. СПб., 1998. С. 37-38.
102. Спасение земли-кормилицы [электронный ресурс] // <http://vyatka.ru/article/8342> дата обращения 29.06.2016 г.
103. Способ оценки кислотоустойчивости сельскохозяйственных растений: Пат. RU 2505958. № 2011149832/10; Заяв. 07.12.2011, Оpubл. 10.02.2014. Бюл. № 4. 7 с.
104. Сынзыныс Б.И., Буланова Н.В., Козьмин Г.В. О фито- и генотоксичности алюминия // С.-х. биология. 2002. № 1. С. 104-109.
105. Танделов Ю.П. Плодородие кислых почв земледельческой территории Красноярского края. Красноярск, 2012. 161 с.
106. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиол. раст. 1980. Т. 27. № 2. С. 341-347.
107. Тихонов В.Е. Засуха в степной зоне Урала. Оренбург, 2002. 250 с.
108. Тихонов В.Е. Роль числа зародышевых корней яровой мягкой пшеницы в условиях полупустыни Северного Приаралья // Бюллетень ВИР. 1973. № 33. С. 3-7.
109. Третьяков Н.Н., Холодова В.П., Яковлев А.Ф., Мещеряков А.Б. и др. Диагностика устойчивости растений яровой пшеницы в условиях комплексного полевого опыта. Физиологические аспекты // Известия ТСХА. 2005. Вып.1. С. 50-62.
110. Тюлин В.В. Почвы Кировской области. Киров.: Волго-Вятское кн. изд-во, 1976. 288 с.
111. Тюлин В.В., Копысов И.Я. Оценка земель и их эффективное использование на Северо-Востоке Нечерноземной зоны. Киров, 1994. 161 с.

112. Тянтова Е.Н., Бурухин С.Б., Сынзыныс Б.И., Козьмин Г.В. Химия алюминия в окружающей среде // *Агрехимия*. 2005. № 2. С. 87-93.
113. Удовенко Г.В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос, 1977. 215 с.
114. Удовенко Г.В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям // *Тр. по прикл. бот., ген. и сел.* 1979. Т. 64. Вып. 3. С. 5-21.
115. Удовенко Г.В., Олейникова Т.В., Кожушко Н.Н. и др. Методика диагностики устойчивости растений (засухо-, жаро-, соле- и морозоустойчивости). Л.: Изд-во ВИР. 1970. 74 с.
116. Удольская Н.Л. Селекция яровой пшеницы. Алма-ата: Казгосиздат. 1961. 196 с.
117. Фроловская Т.П. Влияние подвижных форм алюминия на урожай и качество сельскохозяйственных растений // *Влияние свойств почв и удобрений на качество растений*. М.: Изд. МГУ. 1966. С. 157–167.
118. Хотылева Л. В., Лемеш В.А. Фотоэнергетические реакции хлоропластов в связи с гетерозисом // *Биоэнергетические процессы при гетерозисе*. Минск: Наука и техника, 1991. С. 116-151.
119. Хотылева Л.В., Войнило В.А., Лемеш В.А., Божко И.И., Луканская А.Э. Онтогенетическая динамика фотосинтетической деятельности растений льна в связи с их продуктивностью // *Сельскохозяйственная биология*. 1994. № 3. С. 98-104.
120. Цандекова О.Л. Физиолого-биохимическая оценка голозерного и пленчатого ячменей в селекции на продуктивность и качество зерна. Автореф. дис. ... канд.с.-х. наук. Тюмень, 2005. 18 с.
121. Циммер Й. Следите за поведением // *Новое сельское хозяйство*, 2015. С. 28-31.
122. Цыганков В.И. Система тестовых морфофизиологических оценок в селекции яровой пшеницы на засухоустойчивость в Западном Казахстане // *Известия ТСХА*, 2002. Вып. 2. С. 114-122.

123. Чернышева С.В., Андреева А.Ф. Фотосинтетическая деятельность и продуктивность образцов мягкой яровой пшеницы в условиях Нижнего Поволжья // Устойчивость сельскохозяйственных культур к абиотическим факторам среды и источники высокой устойчивости. Научно-технический бюллетень ВИР. 1986. Вып.164. С. 8-12.
124. Чиков В.И. Связь фотосинтеза с продуктивностью растений // Соровский образовательный журнал. 1997. № 12. С. 23-27.
125. Чиков В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений // Физиология растений. 2008. Т. 55. № 1. С. 140-154.
126. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
127. Шатилов И.С., Полетаев В.В., Полев Н.А., Юрашев В.В. Математические модели процессов фотосинтетической деятельности и минерального питания овса // Известия ТСХА. 1996. Вып. 3. Ст. 1. С. 3-15.
128. Широких И.Г., Шуплецова О.Н., Худякова Т.В. Оценка различных показателей, тестирующих устойчивость ячменя к токсичности ионов водорода и алюминия // Докл. РАСХН. 2001. № 1. С. 13-15.
129. Широких И.Г., Шуплецова О.Н., Щенникова И.Н. Получение *in vitro* форм ячменя, устойчивых к токсическому действию алюминия на кислых почвах // Биотехнология. 2009. № 3. С. 40–48.
130. Шихова Л.Н., Егошина Т.Л. Тяжелые металлы в почвах и растениях Северо-Востока Европейской части России. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2004. 262 с.
131. Шихова Л.Н., Лисицын Е.М. Сезонная динамика кислотности естественной и мелиорированной дерново-подзолистой почвы // Плодородие. 2014. №6 (81). С. 40-41.
132. Шматько И.Г., Григорюк А.И., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам. Киев: Наукова думка 1989. 224 с.
133. Щенникова И.Н. Селекция ярового ячменя для условий Волго-Вятского региона. Автореферат дисс. ... д. с.-х. н. Москва, 2016. 48 с.

134. Щенникова И.Н., Кокина Л.П., Лисицын Е.М. Изменение пигментного комплекса флаговых листьев ячменя под действием эдафического стресса // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2010. № 1. С. 24-28.
135. Юлушев И.Г. Система применения удобрений в севооборотах // Учебно-методическое пособие по применению удобрений. Киров, 1999. 154 с.
136. Юсифов М.А., Агаев Ф.Н. Фотосинтетические показатели как основа продукционного процесса сортов томата // Сельскохозяйственная биология. 1993. № 5. С. 100-107.
137. Agren G.I., Franklin O. Root - shoot ratios, optimization and nitrogen productivity // Annals of Botany. 2003. V. 92. P. 795-800.
138. Alonso M., Rozados M.J., Vega J.A., Pérez-Gorostiaga P., Cuiñas P., Fontúrbel M.T., Fernández C. Biochemical responses of *Pinus pinaster* trees to fire-induced trunk girdling and crown scorch: secondary metabolites and pigments as needle chemical indicators // J. Chem. Ecol. 2002. V. 48. P. 687-700.
139. Aniol A. Physiological aspects of aluminum tolerance associated with long arm of chromosome 2D of the wheat (*Triticum aestivum* L.) genome // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 91. P. 510-516.
140. Aniol A. The aluminum tolerance in wheat // Plant breeding: theories, achievements and problems. Dotnuva-Akademija. Lithuania, 1997. P. 14-22.
141. Borie F., Rubio R. Effect of arbuscular mycorrhizae and liming on growth and mineral acquisition of aluminum-tolerant and aluminum-sensitive barley cultivars // J. Plant Nutrit. 1999. V. 22 (1). P. 121-137.
142. Budzianowski G., Wo H. The effect of single D-genome chromosomes on aluminum tolerance of triticale // Euphytica. 2004. V. 137. N.2. P. 165-172.
143. Cai S., Bai G-H., Zhang D. Quantitative trait loci for aluminum resistance in Chinese wheat landrace FSW // Theoretical and Applied Genetics. 2008. V. 117. P. 49-56.
144. Camargo C.E.O. Wheat improvement. 1. The heritability of tolerance to aluminum toxicity // Bragantia. 1981. V. 40. P. 33-45.
145. Craig J.R., Vaughan D.J., Skinner B.J. Resources of the Earth: origin, use, and

- environmental impact. Prentice Hall, New Jersey, 1996. 196 p.
146. Darko E., Barnabas B., Molnar-Lang M. Characterization of newly developed wheat/barley introgression lines in respect of aluminium tolerance // *American Journal of Plant Sciences*. 2012. V. 3. P. 1462-1469.
147. Delhaize E., Ryan P.R., Hebb D.M., Yamamoto Y., Sasaki T., Matsumoto H. Engineering high-level aluminum tolerance in barley with the *ALMT1* gene // *Proc. Nalt. Acad. Sci USA*. 2004. P. 15249-15245.
148. Delhaize E., Ryan P.R., Randall P.J. Aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. Aluminum stimulated excretion of malic acid from root apices // *Plant Physiol*. 1993. № 103. P. 695-702.
149. Downes R.W. Relationship between evolutionary adaptation and gas exchange characteristics of diverse *Sorghum* taxa. // *Austr. J. Biol. Sci*. 1971. V. 24. P. 843-852.
150. Evans L., Dunstone R.L. Some physiological aspects of evolution of wheat // *Austr. J. Biol. Sci*. 1970. V. 23. P. 725-741.
151. Farrar J.F., Gunn S. Effect of temperature and atmospheric carbon dioxide on source-sink relations in the context of climate change // in: *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships*. Eds.: E. Zamski, A.A. Schaffer. New York, NY, USA: Marcel Dekker. 1996. P. 389-406.
152. Foy C.D. Armiger W.H., Briggie L.W., Reid D.A. Differential aluminum tolerance of wheat and barley varieties an acid soils // *Agronomy Journal*. 1965. V. 57. № 5. P. 413-416.
153. Foy C.D. Tolerance of durum wheat lines to an acid, aluminum-toxic subsoil // *Journal of plant nutrition*. 1996. 19 (10 & 11). P. 1381-1394.
154. Foy C.D., Chaney R.L. Parberry D.G. Aluminium toxicity for plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1978, V. 29. P. 511-566.
155. Gale M.D., Edrich J., Lupton F.C.H. Photosynthetic rates and the effect of applied gibberellins in some dwarf, semidwarf and tall wheat varieties *Triticum aestivum* // *J. Agric. Sci, Camb*. 1974. V. 83. P. 43-46.
156. Gananca J.F.T., Abreu I., Sousa N.F., Paz R.F., Caldeira P., dos Santos

- T.M.M., Costa G., Slaski J.J., Pinheiro de Carvalho M.A.A. Soil conditions and evolution of aluminium resistance among cultivated and wild plant species on the Island of Madeira // *Plant Soil Environ.* 2007. V. 53. No. 6. P. 239–246.
157. Gourley L.M., Rogers S.A., Ruiz-Gomez C., Clark R.B. Genetic aspects of aluminum tolerance in sorghum // *Plant Soil.* 1990. V. 123. P. 211-216.
158. Guo J.H., Liu X.J., Zhang Y., Shen J.L., Han W.X., Zhang W.F., et al. Significant acidification in major Chinese croplands // *Science.* 2010. V. 327. P. 1008-1010.
159. Gupta N., Gaurav S.S. Aluminium toxicity and resistance in wheat genotypes // *European Journal of Biotechnology and Bioscience.* 2014. V. 2(4). P. 26-29.
160. Hanson W.D., Kamprath E.J. Selection for aluminum tolerance in soybeans based on seedling-root growth // *Agron. J.* 1979. V. 71(4). P. 581-586.
161. Hede A.R., Skovmand B., Ribaut J.-M., González-de-León D., Stølen O., Evaluation of aluminium tolerance in a spring rye collection by hydroponic screening // *Plant Breeding.* 2002. V. 121. P. 241-248.
162. Hu S.W., Bai G.H., Carver B.F., Zhang, D.D. Diverse origins of aluminium-resistance sources in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2008. V. 118. P. 29–41.
163. Kabata-Pendias A. Trace Elements in Soils and Plants. Fourth Edition. CRC Press. Boca Raton FL. 2010. 548 p.
164. Kochian L., Pineros M., Liu J., Magalhaes J. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance // *Annual Review of Plant Biology* 2015. V. 66. P. 23.1–23.28.
165. Kochian L.V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants // *Annu. Review Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.* 1995. № 46. P. 237-280.
166. Kochian L.V., Hoekenga O.A., Pineros M.A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminium tolerance and phosphorus efficiency // *Annual Review of Plant Biology.* 2004. V. 55. P. 459-493.
167. Kosakivska I.V. Biomarkers of plants with different types of ecological strategies // *Gen. Appl. Plant Physiol.* 2008. V. 34 (1/2). P. 113-126.
168. Langer I., Langrova M. Tolerance nekterych ceskoslovenkych a zahranichnih

- genotype jecmene jarniho k nizkemu pH pudu // Genet. A Slecht., 1990. V. 26(1). P. 41-49.
169. Levitt J. Frost, drought- and heat-resistance // Protoplasmatologia. Springer-Verlag, Wien, 1958. Vol. 8(6). P. 1-87.
170. Lichtenthaler H.K., Bushmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. 2001. F4.3.1-F4.3.8.
171. Lin-Tong Yang, Yi-Ping Qi, Huan-Xin Jiang, Li-Song Chen. Roles of organic acid anion secretion in aluminium tolerance of higher plants // BioMed Research International. 2013. V. 2013. Article ID 173682, 16 p.
172. Ma J.F. Role of organic acids in detoxification of aluminum in higher plants // Plant Cell Physiol., 2002, V. 41, P. 4, P. 383-390.
173. Ma J.F., Taketa S., Yang Z.M. Aluminum tolerance genes on the short arm of chromosome 3R are linked to organic acid release in triticale // Plant Physiol. 2000. V. 122. No.3. P. 687-694.
174. Ma J.F., Zheng S.J., Hiradate S., Marsumoto H. Detoxifying aluminum with buckwheat // Nature. 1997. V. 390. P. 569-570.
175. Martini J. A., Kochhann R. A., Gomes E. P., Langer F. Response of wheat cultivars to liming in some high al oxisols of Rio Grande do Sul, Brazil // Agronomy Journal. 1977. V. 69. No. 4. P. 612-616.
176. McNeilly N. A rapid method for screening barley for aluminum tolerance // Euphytica. 1982. V. 31(1). P. 237-239.
177. Miyasaka S.C., Bute J.G., Howell R.K., Foy C.D. Mechanism of aluminum tolerance in snapbean, root exudation of citric acid // Plant. Physiol. 1996. P. 737-743.
178. Morales F., Abadia A., Abadía J., Montserrat G., Gil-Pelegrín E. Trichomes and photosynthetic pigment composition changes: responses of *Quercus ilex* subsp. *Ballota* (Desf.) Samp. and *Quercus coccifera* L. to Mediterranean stress conditions // Trees. 2002. V. 16. P. 504-510.
179. Navacode S., Weidner A., Varshney R.K., Lohwasser U., Scholz U., Roder

- M.S., Borner A. A genetic analysis of aluminium tolerance in cereals // *Agric. Conspec. Sci.* 2010. V. 75. No. 4. P. 191–196.
180. Nunes-Nesi A., Brito D.S., Inostroza-Blancheteau C., Fernie A.R., Araujo W.L. The complex role of mitochondrial metabolism in plant aluminum resistance // *Trends in Plant Science.* 2014. V. 19(6). P. 399-407.
181. Oliveira P.H., Federizzi L.C. Milash S.C.K, Gotuzzo C., Sawasato J.T. Inheritance in oat (*Avena sativa* L.) of tolerance to soil aluminum toxicity // *Crop Breeding and Applied biotechnology.* 2005. V.35. P. 1797-1808.
182. Pellet D.M., Grunes D.L., Kochian L.V. Organic acid exudation as an aluminum-tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.) // *Planta.* 1995. V. 196. P. 103-110.
183. Pereira J.F., Zhou G., Delhaize E., Richardson T., Zhou M., Ryan P.R. Engineering greater aluminium resistance in wheat by over-expressing *TaALMT1* // *Annals of Botany.* 2010. V. 106. P. 205-214.
184. Raman H., Ryan P.R., Raman R. et al. Analysis of *TaALMT1* traces the transmission of aluminum resistance in cultivated common wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2008. V. 116. P. 343–354.
185. Reid D.A. Genetical control of reaction to aluminum in winter barley // *Proceeding of second international barley genetics symposium.* 1969. P. 409-413.
186. Riede C.R., Anderson J.A. Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat // *Crop Sci.* 1996. V. 36. P. 905–909.
187. Roy A.K., Sharma A., Talukder G. Some aspects of aluminum toxicity in plants // *The Botanical Review.* 1988. V. 54 (2). P. 145-178.
188. Rubin A.B., Venediktov P.S., Krendeleva T.E. e.a. Influence of the physiological state of plants on primary events of photosynthesis // *Photobiochem. Photobiophys.* 1986. 12 (1/2).
189. Ryan P.R., Delhaize E., and Randall P.J. Characterisation of Al-stimulated efflux of malate from the apices of Al-tolerant wheat roots // *Planta.* 1995. № 196. P. 103-110.
190. Ryan P.R., Raman H., Gupta S., Sasaki T., Yamamoto Y., Delhaize E. The

- multiple origins of aluminium resistance in hexaploid wheat include *Aegilops tauschii* and more recent cis mutations to *TaALMT1* // *The Plant Journal*. 2010. V. 64. P. 446–455.
191. Saito A., Masaoka Y., Sato K. Different responses of senenal and crow roots amount barley cultivars (*Hordeum vulgare*) under acid and acid (hydroponics) // *Plant and animal genome VII Conferens*. San Diego. 1999. CA, January 17-21. P. 56-60.
192. Sawaki., Iuchi S., Kobayashi Y., Kobayashi Y., Ikka T. et al. *STOP1* regulate multiple genes that protect *Arabidopsis* from proton and aluminum toxicities // *Plant Physiol*. 2009. V. 150. P. 281-294.
193. Somers D.J., Gustafson J.P. The expression of aluminum stress induced polypeptides in a population segregating for aluminum tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Genome*. 1995. V. 38. P. 1213–1220.
194. Szabó-Nagy A., Gyimes E., Véha A. Aluminium toxicity in winter wheat // *Acta Univ. Sapientiae, Alimentaria*. 2015. V. 8. P. 95-103.
195. Tang Y., Sorrells M.E., Kochian L.V., Garvin D.F. Identification of RELP markers linked to the barley aluminum tolerance gene *Alp* // *Crop. Sci.*, 2000. V. 40. P. 778-782.
196. Taniyama T. Salt injuries and morphogenesis // *Sci. Rice Plant*. Tokyo, 1993. V. 1. P. 601-605.
197. Tsvetkov R.S. Tolerance of triticale cv Vihren ($2n=6x=42$) to the toxicity of aluminum // *Cereal Res. Common*. 1994. V. 22. No 3. P. 257-263.
198. Wagner C.W., Milash S.C.K., Federizzi L.C. Genetic inheritance of aluminum tolerance in oat // *Crop Breeding and Applied biotechnology*. 2005. V. 1. P. 22-26.
199. Yang J.L., Zheng S.J., He Y.F., Matsumoto H. Aluminium resistance requires resistance to acid stress: a case study with spinach that exudes oxalate rapidly when exposed to Al stress // *J. Exp. Bot*. 2005. V. 56. No 414. P. 1197-1203.
200. Yang Z-B., Eticha D., Albacete A., Rao I.M., Roitsch T., Horst W.J. Physiological and molecular analysis of the interaction between aluminium toxicity and

drought stress in common bean (*Phaseolus vilgaris*) // Journal of Experimental Botany. 2012. V. 63(8). P. 3109-3125.

201. Zheng S.J., Ma J.F., Marsumoto H. Continuous secretion of organic acid related to aluminum resistance in relatively long-term exposure to aluminum stress // Plant Physiol. 1998. V. 117. P. 745-751.

П Р И Л О Ж Е Н И Я

Характеристика сортов и линий мягкой яровой пшеницы по селекционно-ценным признакам (согласно результатам изучения в НИИСХ Северо-Востока)

№ по каталогу ВИР	Наименование	Происхождение (страна, область, республика для РФ)	Разноновидность	Селекционно-ценный признак
1	2	3	4	5
65825	Вятчанка	Кировская обл.	lut	Урожайность, качество зерна, раннеспелость
64870	Баженка	Кировская обл.	milt	Урожайность, качество зерна, раннеспелость
64642	Свеча	Кировская обл.	milt	Урожайность, качество зерна, раннеспелость
64854	Закамская	Татарстан	lut	Содержание белка, клейковины
64853	Тимер	Татарстан	eryth	Содержание белка, клейковины
65140	Спрут	Татарстан	eryth	Содержание белка, клейковины
64548	Симбирцит	Ульяновская обл.	lut	Урожайность, масса 1000 зерен, устойчивость к листовым болезням
64851	Маргарита	Ульяновская обл.	lut	Урожайность, масса 1000 зерен
64852	Башкирская 28	Башкортостан	lut	Урожайность, длина колоса, число зерен с колоса
65130	Мария 1	Кемеровская обл.	lut	Урожайность
64659	Дарница	Кемеровская обл.	lut	Длина колоса, масса зерна с колоса
65135	Памяти Афродиты	Кемеровская обл.	lut	Урожайность
64704	Легенда	Новосибирская обл.	lut	Урожайность
64858	Магистральная 1	Новосибирская обл.	lut	Масса 1000 зерен, масса зерна с колоса
65132	Памяти Вавенкова	Новосибирская обл.	lut	Раннеспелость, качество зерна
64856	Полюшко	Новосибирская обл.	lut	Продуктивная кустистость
64855	Александрина	Новосибирская обл.	lut	Масса зерна с растения, продуктивная кустистость
64990	Сибирская 16	Новосибирская обл.	lut	Продуктивность колоса, масса 1000 зерен
64867	Новосибирская 44	Новосибирская обл.	lut	Масса зерна с растения, продуктивная кустистость
65131	Новосибирская 20	Новосибирская обл.	lut	Урожайность
64879	Соановская 5	Новосибирская обл.	lut	Устойчивость к пыльной головне, мучнистой росе
65000	Ольга	Новосибирская обл.	lut	Устойчивость к бурой ржавчине
64988	Новосибирская 31	Новосибирская обл.	lut	Длина колоса, озерненность

Продолжение Приложения А

1	2	3	4	5
64864	Баганская 95	Новосибирская обл.	lut	Длина колоса, озерненность, масса зерна с колоса и растения
64866	Лубнинка	Новосибирская обл.	lut	Масса 1000 зерен
64989	Сибирская 14	Новосибирская обл.	lut	Урожайность
65137	Сударушка	Новосибирская обл.	lut	Раннеспелость, урожайность
65128	Алтайская 110	Алтайский край	lut	Урожайность, число зерен с колоса
64661	Алтайская 100	Алтайский край	lut	Продуктивность колоса, растения
64693	Алтайская 92	Алтайский край	lut	Раннеспелость, длина колоса, качество зерна
64857	Алтайская 80	Алтайский край	lut	<i>ne1, ne2, Vrn1, Vrn2, Vrn3, Vrn4</i> –гены*
64662	Алтайская 530	Алтайский край	lut	Урожайность, качество зерна
64994	Серебристая	Омская обл.	lut	Продуктивная кустистость, продуктивность колоса и растения
64983	Боевчанка	Омская обл.	lut	Содержание белка
64665	Катюша	Омская обл.	lut	Продуктивная кустистость, длина колоса
64860	Омская 21	Омская обл.	lut	Урожайность
64993	Омская 39	Омская обл.	lut	Урожайность, продуктивность колоса
64996	Тарская 10	Омская обл.	lut	Устойчивость к пыльной головне
64992	Омская 23	Омская обл.	lut	Длина колоса, масса 1000 зерен, содержание клейковины
65129	Геракл	Омская обл.	lut	Продуктивность колоса, растения, продуктивная кустистость
64991	Тарская 7	Омская обл.	lut	Урожайность
64984	Лавруша	Омская обл.	lut	Урожайность, продуктивность колоса
64877	Селена	Красноярский край	lut	Число зерен с колоса
46875	Солянская	Красноярский край	lut	Раннеспелость, продуктивная кустистость, масса зерна с растения
64874	Саяногорская	Красноярский край	lut	Урожайность, длина колоса, масса 1000 зерен продуктивная кустистость,
65145	Волхитка	Красноярский край	T.aest iv	Урожайность, число зерен с колоса
64876	Бирюса	Красноярский край	lut	Раннеспелость, масса зерна с растения, продуктивная кустистость
64639	ДальГАУ 1	Амурская обл.	eryth	Урожайность
64882	Линия 2	Иркутская обл.	lut	Раннеспелость, продуктивность колоса, урожайность
64880	Линия 3672h	Иркутская обл.	lut	Урожайность, длина колоса, масса зерна с колоса и растения
64881	Линия 3691h	Иркутская обл.	lut	Урожайность
64146	Елизавета	Хабаровский край	eryth	Урожайность

Продолжение Приложения А

1	2	3	4	5
65142	Тюменская 28	Тюменская обл.	lut	Продуктивность колоса
64644	Тюменская 80	Тюменская обл.	lut	Урожайность
64861	Рикс	Тюменская обл.	lut	Продуктивность колоса
64690	СКЭНТ 3	Тюменская обл.	lut	Раннеспелость, качество зерна, урожайность
65133	Тюменская 26	Тюменская обл.	lut	Урожайность
65141	Тюменская 27	Тюменская обл.	lut	Продуктивность колоса
64701	Горноуральская	Свердловская обл.	milt	Раннеспелость, качество зерна
62633	Ирень	Свердловская обл.	milt	Раннеспелость, качество зерна
64872	Челяба степная	Челябинская обл.	lut	Продуктивная кустистость, число зерен с колоса
64871	Челяба 75	Челябинская обл.	eryth	Качество зерна
65143	Челяба золотистая	Челябинская обл.	lut	Урожайность
64647	Лютесценс 30	Самарская обл.	lut	Продуктивная кустистость, масса зерна с растения
65138	Тулайковская 105	Самарская обл.	lut	Длина колоса, масса зерна с колоса
64649	Лютесценс 13	Самарская обл.	lut	Масса зерна с колоса
64869	Кинельская 61	Самарская обл.	lut	Урожайность, качество клейковины
64650	Эстивум V313	Самарская обл.	eryth	Устойчивость к бурой ржавчине
64655	Эстивум С17	Самарская обл.	eryth	Донор короткостебельности *
64648	Лютесценс 101	Самарская обл.	eryth	Урожайность, устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе
64703	Кинельская отрада	Самарская обл.	eryth	Урожайность, качество клейковины
64666	Кинельская нива	Самарская обл.	eryth	Продуктивная кустистость, масса зерна с растения
64656	458ae5	Самарская обл.	alb,lut	Урожайность
64651	Эстивум 155	Самарская обл.	eryth	Устойчивость к бурой ржавчине *
65139	Саратовская 74	Саратовская обл.	alb	Урожайность, масса 1000 зерен, масса зерна с растения, продуктивная кустистость
65126	ФПЧ-Ррд-w	Ленинградская обл.	lut	Длина колоса, число зерен с колоса
65121	ФПЧ-Ррд-0	Ленинградская обл.	lut	Длина колоса, число зерен с колоса
65122	ФПЧ-Ррд-s	Ленинградская обл.	lut	Длина колоса, озерненность, содержание белка, клейковины
65123	ФПЧ-Ррд-0 ^s	Ленинградская обл.	lut	Длина колоса, озерненность, содержание белка, клейковины
64863	Дуэт Черноземья	Белгородская обл.	lut	Продуктивность колоса, растения, масса 1000 зерен
64646	Рассвет	Беларусь	lut	Содержание белка, клейковины
65148	Срібнянка	Украина	lut	Урожайность
65149	Харьковская 30	Украина	lut	Урожайность
65024	Сюіта	Украина	eryth	Раннеспелость
64898	Евдокия	Украина	lut	Масса зерна с колоса, масса 1000 зерен

Окончание Приложения А

1	2	3	4	5
65151	Торчинська	Украина	lut	Урожайность, озерненность колоса, устойчивость к полеганию
65004	Шортандинка 95	Казахстан	lut	Урожайность
64696	Степная 60	Казахстан	lut	Урожайность
64886	Актюбе 27	Казахстан	eryth	Продуктивность колоса
64884	Актюбе 3	Казахстан	lut	Число зерен с колоса, продуктивная кустистость
64705	Актюбинка	Казахстан		Масса зерна с растения, масса 1000 зерен
65154	Ишимская 98	Казахстан	lut	Качество зерна
64706	Альбидум 37	Казахстан	alb	Продуктивная кустистость, качество зерна
64883	Актюбе 19	Казахстан	lut	Продуктивная кустистость, качество зерна
64702	Карабалыкская 98	Казахстан	lut	Урожайность
65115	India 247	Индия	graec	Содержание клейковины в зерне
64894	PS 134	КНР	eryth	Продуктивная кустистость, устойчивость к полеганию
64890	PS 89	КНР	lut	Продуктивная кустистость, устойчивость к полеганию
64889	PS 62	КНР	lut	Продуктивная кустистость, устойчивость к полеганию
65089		Алжир	alb	Раннеспелость, масса 1000 зерен, качество зерна
65113		Египет	eryt, graec	Раннеспелость, длина колоса, содержание клейковины
64873	Attis	Германия	lut	Продуктивность колоса, растения
65002	Ethos	Германия	lut	Число зерен с колоса, содержание белка
64981	Triso	Германия	lut	Урожайность, длина колоса, число зерен с колоса
64888	Nandu	Германия	lut	Продуктивность колоса, растения
64897	Tybalt	Нидерланды	lut	Устойчивость к грибным болезням
64982	Jasna	Польша	lut	Урожайность
64708	Nawra	Польша	lut	Раннеспелость, качество зерна
65011	Aletch	Чехословакия	eryth	Содержание клейковины
65005	AC Gabriel	Канада	su- beryth	Продуктивность колоса, растения, масса 1000 зерен, качество зерна
65006	Hoffman	Канада	eryth	Продуктивность колоса, растения, масса 1000 зерен, качество зерна
64699	AC Taber	Канада	eryth	Устойчивость к бурой ржавчине *
65152	ПХРСВ-03	США	eryth	Раннеспелость, содержание белка, клейковины, устойчивость к полеганию

Примечание: * - данные оригинатора

Характеристика сортов и линий мягкой яровой пшеницы
по уровню устойчивости к ионам алюминия

№ по каталогу ВИР	Наименование	Происхождение (страна, область, республика для РФ)	ИДК*, %	Группа устойчивости	
1	2	3	4	5	
65825	Вятчанка	Кировская область	59,3	умеренно-устойчивый	
64870	Баженка		54,2	умеренно-устойчивый	
64642	Свеча		52,9	умеренно-устойчивый	
64854	Закамская	Татарстан	70,8	устойчивый	
64853	Тимер		63,9	умеренно-устойчивый	
65140	Спрут		58,9	умеренно-устойчивый	
64548	Симбирцит	Ульяновская об- ласть	58,6	умеренно-устойчивый	
64851	Маргарита	Башкортостан	56,5	умеренно-устойчивый	
64852	Башкирская 28		62,4	умеренно-устойчивый	
65130	Мария 1	Кемеровская об- ласть	70,9	устойчивый	
64659	Дарница		46,4	умеренно-чувствительный	
65135	Памяти Афродиты		46,0	умеренно-чувствительный	
64704	Легенда	Новосибирская об- ласть	71,1	устойчивый	
64858	Магистральная 1		66,1	устойчивый	
65132	Памяти Вавенкова		65,6	устойчивый	
64856	Полюшко		61,8	умеренно-устойчивый	
64855	Александрина		60,2	умеренно-устойчивый	
64990	Сибирская 16		58,8	умеренно-устойчивый	
64867	Новосибирская 44		58,7	умеренно-устойчивый	
65131	Новосибирская 20		55,8	умеренно-устойчивый	
64879	Соановская 5		54,8	умеренно-устойчивый	
65000	Ольга		54,6	умеренно-устойчивый	
64988	Новосибирская 31		51,7	умеренно-устойчивый	
64864	Баганская 95		50,7	умеренно-устойчивый	
64866	Лубнинка		49,2	умеренно-устойчивый	
64989	Сибирская 14		48,4	умеренно-чувствительный	
65137	Сударушка		46,4	умеренно-чувствительный	
65128	Алтайская 110		Алтайский край	80,3	устойчивый
64661	Алтайская 100			65,0	устойчивый
64693	Алтайская 92	63,6		умеренно-устойчивый	
64857	Алтайская 80	61,0		умеренно-устойчивый	
64662	Алтайская 530	51,4		умеренно-устойчивый	
64994	Серебристая	Омская область	66,5	устойчивый	
64983	Боевчанка		65,0	устойчивый	
64665	Катюша		57,4	умеренно-устойчивый	
64860	Омская 21		57,3	умеренно-устойчивый	
64993	Омская 39		54,8	умеренно-устойчивый	
64996	Тарская 10		54,4	умеренно-устойчивый	
64992	Омская 23		51,5	умеренно-устойчивый	
65129	Геракл		49,0	умеренно-чувствительный	
64991	Тарская 7		47,7	умеренно-чувствительный	
64984	Лавруша		46,6	умеренно-чувствительный	

Продолжение Приложения Б

1	2	3	4	5	
64877	Селена	Красноярский край	59,8	умеренно-устойчивый	
46875	Солянская		59,4	умеренно-устойчивый	
64874	Саяногорская		52,8	умеренно-устойчивый	
65145	Волхитка		50,5	умеренно-устойчивый	
64876	Бирюса		50,4	умеренно-устойчивый	
64639	ДальГАУ 1	Амурская область	56,3	умеренно-устойчивый	
64882	Линия 2	Иркутская область	67,1	Устойчивый	
64880	Линия 3672h		61,5	умеренно-устойчивый	
64881	Линия 3691h		53,2	умеренно-устойчивый	
64146	Елизавета	Хабаровский край	61,7	умеренно-устойчивый	
65142	Тюменская 28	Тюменская область	73,7	Устойчивый	
64644	Тюменская 80		71,2	Устойчивый	
64861	Рикс		68,4	Устойчивый	
64690	СКЭНТ 3		65,7	Устойчивый	
65133	Тюменская 26		53,9	умеренно-устойчивый	
65141	Тюменская 27		49,2	умеренно-устойчивый	
64701	Горноуральская	Свердловская об- ласть	70,2	Устойчивый	
62633	Ирень	Челябинская об- ласть	60,7	умеренно-устойчивый	
64872	Челяба степная		61,9	умеренно-устойчивый	
64871	Челяба 75		57,6	умеренно-устойчивый	
65143	Челяба золотистая	Самарская область	53,5	умеренно-устойчивый	
64647	Лютесценс 30		79,5	Устойчивый	
65138	Тулайковская 105		74,6	Устойчивый	
64649	Лютесценс 13		71,2	Устойчивый	
64869	Кинельская 61		70,6	Устойчивый	
64650	Эстивум V313		69,6	Устойчивый	
64655	Эстивум С17		63,9	умеренно-устойчивый	
64648	Лютенсенс 101		63,6	умеренно-устойчивый	
64703	Кинельская отрада		61,1	умеренно-устойчивый	
64666	Кинельская нива		53,4	умеренно-устойчивый	
64656	458ae5		55,3	умеренно-устойчивый	
64651	Эстивум 155		48,9	умеренно-чувствительный	
65139	Саратовская 74		Саратовская об- ласть	59,1	умеренно-устойчивый
65126	ФПЧ-Rpd-w		Ленинградская об- ласть	68,1	Устойчивый
65121	ФПЧ-Rpd-0	62,1		умеренно-устойчивый	
65122	ФПЧ-Rpd-s	58,1		умеренно-устойчивый	
65123	ФПЧ-Rpd-0 ^s	50,9		умеренно-устойчивый	
64863	Дуэт Черноземья	Белгородская об- ласть	65,8	Устойчивый	
64646	Рассвет	Беларусь	65,0	умеренно-устойчивый	
65148	Срібнянка	Украина	76,9	Устойчивый	
65149	Харьковская 30		72,9	Устойчивый	
65024	Сюіта		58,6	умеренно-устойчивый	
64898	Евдокия		55,6	умеренно-устойчивый	
65151	Торчинська		44,3	умеренно-чувствительный	
65004	Шортандинка 95	Казахстан	64,4	умеренно-устойчивый	
64696	Степная 60		61,9	умеренно-устойчивый	

Окончание Приложения Б

1	2	3	4	5
64886	Актюбе 27	Казахстан	61,5	умеренно-устойчивый
64884	Актюбе 3		60,0	умеренно-устойчивый
64705	Актюбинка		59,6	умеренно-устойчивый
65154	Ишимская 98		58,7	умеренно-устойчивый
64706	Альбидум 37		57,4	умеренно-устойчивый
64883	Актюбе 19		55,0	умеренно-устойчивый
64702	Карабалыкская 98		47,8	умеренно-чувствительный
65115	India 247	Индия	76,0	устойчивый
64894	PS 134	КНР	65,9	устойчивый
64890	PS 89		65,1	устойчивый
64889	PS 62		53,0	умеренно-устойчивый
65089		Алжир	78,7	устойчивый
65113		Египет	55,3	умеренно-устойчивый
64873	Attis	Германия	65,2	устойчивый
65002	Ethos		60,6	умеренно-устойчивый
64981	Triso		56,9	умеренно-устойчивый
64888	Nandu		58,8	умеренно-устойчивый
64897	Tybalt	Нидерланды	62,6	умеренно-устойчивый
64982	Jasna	Польша	64,6	умеренно-устойчивый
64708	Nawra		56,9	умеренно-устойчивый
65011	Aletch	Чехословакия	52,3	умеренно-устойчивый
65005	AC Gabriel	Канада	62,3	умеренно-устойчивый
65006	Hoffman		51,2	умеренно-устойчивый
64699	AC Taber		44,1	умеренно-чувствительный
65152	ПХРСВ-03		США	80,8

Примечание: ИДК – индекс длины корней

Показатели развития проростков мягкой яровой пшеницы в растворе, содержащем 1,5 мМ Al (опыт), и дистиллированной воде (контроль)

№ по каталогу ВИР	Наименование	Вариант	Масса ростков 1 проростка, мг	Масса корней 1 проростка, мг	RSR*
1	2	3	4	5	6
65825	Вятчанка	Контроль	4,80 ± 0,14	3,29 ± 0,09	0,69 ± 0,01
		Опыт	4,51 ± 0,05	2,52 ± 0,19	0,56 ± 0,05
64870	Баженка	Контроль	6,50 ± 0,15	4,28 ± 0,18	0,66 ± 0,03
		Опыт	5,95 ± 0,15	3,32 ± 0,16	0,56 ± 0,03
64642	Свеча	Контроль	6,12 ± 0,28	3,84 ± 0,10	0,63 ± 0,02
		Опыт	5,72 ± 0,31	2,86 ± 0,17	0,50 ± 0,01
64854	Закамская	Контроль	5,18 ± 0,10	3,22 ± 0,15	0,62 ± 0,02
		Опыт	5,48 ± 0,45	3,34 ± 0,28	0,61 ± 0,03
64853	Тимер	Контроль	4,77 ± 0,80	2,96 ± 0,18	0,69 ± 0,08
		Опыт	4,20 ± 0,66	2,23 ± 0,10	0,60 ± 0,09
65140	Спрут	Контроль	7,58 ± 0,27	3,73 ± 0,25	0,49 ± 0,02
		Опыт	7,97 ± 0,28	3,32 ± 0,09	0,42 ± 0,00
64548	Симбирцит	Контроль	5,50 ± 0,28	4,12 ± 0,28	0,74 ± 0,02
		Опыт	5,36 ± 0,14	3,42 ± 0,05	0,64 ± 0,01
64851	Маргарита	Контроль	4,64 ± 0,08	3,92 ± 0,12	0,84 ± 0,02
		Опыт	4,55 ± 0,18	3,36 ± 0,10	0,74 ± 0,02
64852	Башкирская 28	Контроль	5,25 ± 0,22	3,62 ± 0,12	0,69 ± 0,01
		Опыт	5,08 ± 0,19	2,90 ± 0,10	0,58 ± 0,03
65130	Мария 1	Контроль	5,43 ± 0,07	3,82 ± 0,13	0,70 ± 0,02
		Опыт	5,14 ± 0,45	3,19 ± 0,33	0,62 ± 0,02
64659	Дарница	Контроль	6,40 ± 0,11	4,30 ± 0,10	0,67 ± 0,02
		Опыт	6,15 ± 0,19	3,07 ± 0,20	0,50 ± 0,02
65135	Памяти Афродиты	Контроль	6,97 ± 0,01	4,44 ± 0,07	0,64 ± 0,01
		Опыт	6,58 ± 0,05	2,75 ± 0,11	0,42 ± 0,01
64704	Легенда	Контроль	4,56 ± 0,22	3,23 ± 0,23	0,70 ± 0,02
		Опыт	4,40 ± 0,19	2,89 ± 0,11	0,66 ± 0,01
64858	Магистральная 1	Контроль	3,79 ± 0,20	2,57 ± 0,19	0,68 ± 0,02
		Опыт	3,44 ± 0,19	2,26 ± 0,12	0,66 ± 0,03
65132	Памяти Вавенкова	Контроль	5,74 ± 0,73	5,33 ± 0,10	0,97 ± 0,16
		Опыт	6,10 ± 0,23	3,48 ± 0,20	0,57 ± 0,04
64856	Полюшко	Контроль	4,19 ± 0,08	2,94 ± 0,33	0,70 ± 0,07
		Опыт	4,35 ± 0,20	2,98 ± 0,08	0,69 ± 0,01
64855	Александрина	Контроль	2,88 ± 0,08	3,07 ± 0,10	1,07 ± 0,01
		Опыт	3,12 ± 0,05	2,51 ± 0,06	0,81 ± 0,02
64990	Сибирская 16	Контроль	4,75 ± 0,48	3,50 ± 0,11	0,77 ± 0,06
		Опыт	4,36 ± 0,44	2,75 ± 0,13	0,65 ± 0,06
64867	Новосибирская 44	Контроль	5,78 ± 0,19	3,49 ± 0,37	0,60 ± 0,06
		Опыт	6,53 ± 0,19	3,36 ± 0,13	0,51 ± 0,01
65131	Новосибирская 20	Контроль	5,62 ± 0,09	3,46 ± 0,19	0,61 ± 0,02
		Опыт	5,51 ± 0,20	2,65 ± 0,17	0,48 ± 0,02
64879	Соановская 5	Контроль	5,61 ± 0,21	3,58 ± 0,18	0,64 ± 0,02
		Опыт	5,42 ± 0,62	2,77 ± 0,32	0,51 ± 0,00

Продолжение Приложения В

1	2	3	4	5	6
65000	Ольга	Контроль	4,70 ± 0,24	3,78 ± 0,11	0,81 ± 0,02
		Опыт	4,69 ± 0,20	3,05 ± 0,07	0,65 ± 0,03
64988	Новосибирская 31	Контроль	5,57 ± 0,14	3,56 ± 0,12	0,64 ± 0,02
		Опыт	5,04 ± 0,56	2,58 ± 0,28	0,51 ± 0,00
64864	Баганская 95	Контроль	5,78 ± 0,24	3,58 ± 0,18	0,62 ± 0,01
		Опыт	5,15 ± 0,28	2,62 ± 0,15	0,51 ± 0,01
64866	Лубнинка	Контроль	4,88 ± 0,02	2,44 ± 0,22	0,70 ± 0,02
		Опыт	4,33 ± 0,35	2,94 ± 0,33	0,56 ± 0,01
64989	Сибирская 14	Контроль	6,09 ± 0,17	3,96 ± 0,10	0,65 ± 0,01
		Опыт	5,04 ± 0,26	2,54 ± 0,08	0,51 ± 0,02
65137	Сударушка	Контроль	6,58 ± 0,10	3,97 ± 0,05	0,60 ± 0,01
		Опыт	6,97 ± 0,20	2,99 ± 0,05	0,43 ± 0,01
65128	Алтайская 110	Контроль	4,81 ± 0,19	3,14 ± 0,19	0,65 ± 0,02
		Опыт	4,78 ± 0,06	2,60 ± 0,14	0,54 ± 0,03
64661	Алтайская 100	Контроль	5,33 ± 0,20	3,70 ± 0,12	0,70 ± 0,02
		Опыт	5,49 ± 0,49	3,28 ± 0,17	0,62 ± 0,05
64693	Алтайская 92	Контроль	4,18 ± 0,39	3,06 ± 0,13	0,75 ± 0,05
		Опыт	4,10 ± 0,29	2,43 ± 0,16	0,62 ± 0,08
64857	Алтайская 80	Контроль	5,05 ± 0,15	3,66 ± 0,09	0,73 ± 0,01
		Опыт	4,87 ± 0,16	2,98 ± 0,15	0,61 ± 0,01
64662	Алтайская 530	Контроль	4,92 ± 0,27	3,63 ± 0,08	0,74 ± 0,03
		Опыт	4,74 ± 0,10	2,64 ± 0,06	0,56 ± 0,01
64994	Серебристая	Контроль	3,35 ± 0,27	2,68 ± 0,13	0,80 ± 0,03
		Опыт	3,46 ± 0,08	2,53 ± 0,07	0,73 ± 0,01
64983	Боевчанка	Контроль	6,38 ± 0,13	3,57 ± 0,04	0,56 ± 0,01
		Опыт	6,42 ± 0,13	3,06 ± 0,01	0,48 ± 0,01
64665	Катюша	Контроль	4,73 ± 0,17	3,13 ± 0,18	0,66 ± 0,03
		Опыт	4,43 ± 0,14	2,48 ± 0,11	0,56 ± 0,01
64860	Омская 21	Контроль	6,15 ± 0,31	4,15 ± 0,17	0,68 ± 0,01
		Опыт	5,98 ± 0,05	3,38 ± 0,10	0,56 ± 0,01
64993	Омская 39	Контроль	4,26 ± 0,90	2,68 ± 0,29	0,64 ± 0,03
		Опыт	3,70 ± 0,51	2,04 ± 0,18	0,58 ± 0,04
64996	Тарская 10	Контроль	5,37 ± 0,36	3,51 ± 0,21	0,65 ± 0,01
		Опыт	5,39 ± 0,48	2,86 ± 0,25	0,53 ± 0,01
64992	Омская 23	Контроль	6,64 ± 0,22	4,58 ± 0,17	0,69 ± 0,02
		Опыт	6,78 ± 0,23	3,73 ± 0,02	0,55 ± 0,02
65129	Геракл	Контроль	7,44 ± 0,12	3,69 ± 0,10	0,50 ± 0,01
		Опыт	7,22 ± 0,13	2,76 ± 0,11	0,38 ± 0,01
64991	Тарская 7	Контроль	5,73 ± 0,70	3,22 ± 0,38	0,56 ± 0,00
		Опыт	5,51 ± 0,19	2,33 ± 0,11	0,42 ± 0,01
64984	Лавруша	Контроль	6,08 ± 0,03	3,84 ± 0,10	0,63 ± 0,02
		Опыт	6,15 ± 0,24	3,14 ± 0,13	0,51 ± 0,01
64877	Селена	Контроль	6,76 ± 0,26	3,93 ± 0,20	0,58 ± 0,02
		Опыт	7,16 ± 0,23	3,39 ± 0,08	0,47 ± 0,00
46875	Солянская	Контроль	4,26 ± 0,06	3,43 ± 0,13	0,80 ± 0,02
		Опыт	4,27 ± 0,14	2,94 ± 0,20	0,69 ± 0,04
64874	Саяногорская	Контроль	6,57 ± 0,11	3,96 ± 0,08	0,60 ± 0,01
		Опыт	6,36 ± 0,05	3,10 ± 0,04	0,49 ± 0,01

Продолжение Приложения В

1	2	3	4	5	6
65145	Волхитка	Контроль	$6,01 \pm 0,50$	$4,33 \pm 0,18$	$0,73 \pm 0,04$
		Опыт	$6,03 \pm 0,61$	$3,23 \pm 0,13$	$0,56 \pm 0,05$
64876	Бирюса	Контроль	$5,99 \pm 0,17$	$3,81 \pm 0,17$	$0,64 \pm 0,02$
		Опыт	$5,76 \pm 0,27$	$2,86 \pm 0,13$	$0,50 \pm 0,01$
64639	ДальГАУ 1	Контроль	$5,11 \pm 0,27$	$3,94 \pm 0,08$	$0,77 \pm 0,03$
		Опыт	$4,85 \pm 0,04$	$2,73 \pm 0,04$	$0,56 \pm 0,01$
64882	Линия 2	Контроль	$4,77 \pm 0,18$	$3,39 \pm 0,12$	$0,71 \pm 0,03$
		Опыт	$4,63 \pm 0,16$	$3,04 \pm 0,19$	$0,66 \pm 0,02$
64880	Линия 3672h	Контроль	$4,82 \pm 0,34$	$3,70 \pm 0,07$	$0,79 \pm 0,05$
		Опыт	$4,43 \pm 0,31$	$3,01 \pm 0,09$	$0,70 \pm 0,07$
64881	Линия 3691h	Контроль	$5,53 \pm 0,34$	$3,62 \pm 0,08$	$0,67 \pm 0,05$
		Опыт	$5,07 \pm 0,20$	$2,86 \pm 0,18$	$0,57 \pm 0,06$
64146	Елизавета	Контроль	$4,37 \pm 0,22$	$2,89 \pm 0,08$	$0,67 \pm 0,05$
		Опыт	$3,63 \pm 0,25$	$2,18 \pm 0,06$	$0,62 \pm 0,05$
65142	Тюменская 28	Контроль	$5,66 \pm 0,42$	$3,74 \pm 0,29$	$0,66 \pm 0,01$
		Опыт	$5,28 \pm 0,21$	$2,73 \pm 0,24$	$0,52 \pm 0,04$
64644	Тюменская 80	Контроль	$5,52 \pm 0,17$	$3,64 \pm 0,04$	$0,51 \pm 0,00$
		Опыт	$5,79 \pm 0,14$	$3,63 \pm 0,11$	$0,66 \pm 0,03$
64861	Рикс	Контроль	$4,66 \pm 0,18$	$2,95 \pm 0,12$	$0,63 \pm 0,02$
		Опыт	$5,09 \pm 0,13$	$2,81 \pm 0,05$	$0,55 \pm 0,02$
64690	СКЭНТ 3	Контроль	$4,50 \pm 0,19$	$3,55 \pm 0,14$	$0,79 \pm 0,01$
		Опыт	$4,65 \pm 0,21$	$3,08 \pm 0,09$	$0,66 \pm 0,02$
65133	Тюменская 26	Контроль	$5,32 \pm 0,16$	$3,71 \pm 0,26$	$0,70 \pm 0,03$
		Опыт	$4,94 \pm 0,06$	$2,52 \pm 0,12$	$0,51 \pm 0,02$
65141	Тюменская 27	Контроль	$4,98 \pm 0,42$	$3,47 \pm 0,40$	$0,69 \pm 0,03$
		Опыт	$5,13 \pm 0,42$	$2,65 \pm 0,25$	$0,52 \pm 0,03$
64701	Горноуральская	Контроль	$4,00 \pm 0,38$	$3,10 \pm 0,13$	$0,78 \pm 0,05$
		Опыт	$3,82 \pm 0,46$	$2,63 \pm 0,35$	$0,69 \pm 0,01$
62633	Ирень	Контроль	$5,69 \pm 0,19$	$4,25 \pm 0,12$	$0,75 \pm 0,02$
		Опыт	$5,67 \pm 0,16$	$3,63 \pm 0,08$	$0,64 \pm 0,02$
64872	Челяба степная	Контроль	$4,16 \pm 0,13$	$3,01 \pm 0,16$	$0,72 \pm 0,02$
		Опыт	$4,46 \pm 0,16$	$2,79 \pm 0,10$	$0,63 \pm 0,01$
64871	Челяба 75	Контроль	$4,98 \pm 0,10$	$2,90 \pm 0,09$	$0,59 \pm 0,03$
		Опыт	$5,06 \pm 0,27$	$2,43 \pm 0,10$	$0,48 \pm 0,02$
65143	Челяба золотистая	Контроль	$7,35 \pm 0,36$	$3,01 \pm 0,39$	$0,41 \pm 0,03$
		Опыт	$7,57 \pm 0,03$	$2,63 \pm 0,09$	$0,35 \pm 0,01$
64647	Лютесценс 30	Контроль	$2,75 \pm 0,61$	$2,57 \pm 0,37$	$0,97 \pm 0,07$
		Опыт	$3,22 \pm 0,17$	$2,68 \pm 0,05$	$0,84 \pm 0,05$
65138	Тулайковская 105	Контроль	$4,42 \pm 0,37$	$3,02 \pm 0,12$	$0,71 \pm 0,05$
		Опыт	$4,26 \pm 0,42$	$2,72 \pm 0,12$	$0,68 \pm 0,06$
64649	Лютесценс 13	Контроль	$4,99 \pm 0,02$	$3,30 \pm 0,13$	$0,66 \pm 0,02$
		Опыт	$5,12 \pm 0,22$	$3,21 \pm 0,09$	$0,63 \pm 0,02$
64869	Кинельская 61	Контроль	$4,02 \pm 0,10$	$3,52 \pm 0,09$	$0,88 \pm 0,01$
		Опыт	$3,89 \pm 0,28$	$2,96 \pm 0,16$	$0,76 \pm 0,02$
64650	Эстивум V313	Контроль	$3,56 \pm 0,29$	$2,43 \pm 0,19$	$0,68 \pm 0,02$
		Опыт	$3,48 \pm 0,18$	$2,15 \pm 0,10$	$0,62 \pm 0,03$
64655	Эстивум С17	Контроль	$3,50 \pm 0,21$	$2,72 \pm 0,13$	$0,79 \pm 0,05$
		Опыт	$3,39 \pm 0,13$	$2,38 \pm 0,16$	$0,71 \pm 0,06$

Продолжение Приложения В

1	2	3	4	5	6
64648	Лютесценс 101	Контроль	$3,75 \pm 0,13$	$3,19 \pm 0,07$	$0,85 \pm 0,01$
		Опыт	$3,79 \pm 0,19$	$2,53 \pm 0,04$	$0,67 \pm 0,03$
64703	Кинельская отрада	Контроль	$4,29 \pm 0,25$	$2,81 \pm 0,11$	$0,66 \pm 0,02$
		Опыт	$4,45 \pm 0,25$	$2,43 \pm 0,15$	$0,55 \pm 0,01$
64666	Кинельская нива	Контроль	$4,87 \pm 0,36$	$3,34 \pm 0,37$	$0,68 \pm 0,03$
		Опыт	$5,12 \pm 0,42$	$2,65 \pm 0,25$	$0,52 \pm 0,01$
64656	458ae5	Контроль	$5,89 \pm 0,15$	$4,24 \pm 0,13$	$0,72 \pm 0,01$
		Опыт	$5,12 \pm 0,44$	$3,18 \pm 0,15$	$0,63 \pm 0,03$
64651	Эстивум 155	Контроль	$4,47 \pm 0,32$	$3,12 \pm 0,28$	$0,69 \pm 0,03$
		Опыт	$4,42 \pm 0,27$	$2,35 \pm 0,10$	$0,53 \pm 0,02$
65139	Саратовская 74	Контроль	$5,74 \pm 0,12$	$4,51 \pm 0,26$	$0,78 \pm 0,04$
		Опыт	$5,49 \pm 0,26$	$3,41 \pm 0,22$	$0,62 \pm 0,01$
65126	ФПЧ-Рpd-w	Контроль	$5,33 \pm 0,13$	$2,54 \pm 0,04$	$0,48 \pm 0,01$
		Опыт	$5,25 \pm 0,38$	$2,29 \pm 0,70$	$0,42 \pm 0,10$
65121	ФПЧ-Рpd-0	Контроль	$5,61 \pm 0,42$	$2,91 \pm 0,08$	$0,53 \pm 0,04$
		Опыт	$5,32 \pm 0,28$	$2,25 \pm 0,10$	$0,43 \pm 0,02$
65122	ФПЧ-Рpd-s	Контроль	$5,44 \pm 0,18$	$2,88 \pm 0,13$	$0,53 \pm 0,01$
		Опыт	$6,07 \pm 0,18$	$2,50 \pm 0,14$	$0,41 \pm 0,01$
65123	ФПЧ-Рpd-0 ^s	Контроль	$5,47 \pm 0,22$	$2,71 \pm 0,11$	$0,50 \pm 0,01$
		Опыт	$5,01 \pm 0,23$	$2,02 \pm 0,07$	$0,40 \pm 0,02$
64863	Дуэт Черноземья	Контроль	$6,92 \pm 0,62$	$4,15 \pm 0,12$	$0,62 \pm 0,04$
		Опыт	$6,28 \pm 0,57$	$3,31 \pm 0,15$	$0,54 \pm 0,03$
64646	Рассвет	Контроль	$5,03 \pm 0,28$	$2,85 \pm 0,15$	$0,57 \pm 0,03$
		Опыт	$5,16 \pm 0,12$	$2,10 \pm 0,08$	$0,41 \pm 0,01$
65148	Срібнянка	Контроль	$4,40 \pm 0,29$	$2,64 \pm 0,18$	$0,60 \pm 0,03$
		Опыт	$4,93 \pm 0,27$	$2,57 \pm 0,27$	$0,52 \pm 0,03$
65149	Харьковская 30	Контроль	$5,04 \pm 0,13$	$3,40 \pm 0,19$	$0,68 \pm 0,04$
		Опыт	$4,84 \pm 0,13$	$3,14 \pm 0,14$	$0,65 \pm 0,03$
65024	Сюіта	Контроль	$4,72 \pm 0,11$	$2,75 \pm 0,15$	$0,58 \pm 0,02$
		Опыт	$4,70 \pm 0,12$	$2,28 \pm 0,05$	$0,49 \pm 0,02$
64898	Евдокия	Контроль	$5,04 \pm 0,23$	$3,89 \pm 0,00$	$0,77 \pm 0,04$
		Опыт	$4,35 \pm 0,21$	$2,96 \pm 0,06$	$0,68 \pm 0,04$
65151	Торчинська	Контроль	$5,01 \pm 0,06$	$3,76 \pm 0,07$	$0,75 \pm 0,02$
		Опыт	$4,59 \pm 0,06$	$2,73 \pm 0,19$	$0,59 \pm 0,04$
65004	Шортандинка 95	Контроль	$4,98 \pm 0,25$	$3,50 \pm 0,14$	$0,71 \pm 0,02$
		Опыт	$4,96 \pm 0,16$	$2,96 \pm 0,11$	$0,60 \pm 0,03$
64696	Степная 60	Контроль	$5,88 \pm 0,52$	$3,33 \pm 0,16$	$0,58 \pm 0,04$
		Опыт	$5,52 \pm 0,26$	$2,55 \pm 0,18$	$0,47 \pm 0,04$
64886	Актюбе 27	Контроль	$4,89 \pm 0,19$	$2,46 \pm 0,09$	$0,50 \pm 0,00$
		Опыт	$4,62 \pm 0,43$	$2,46 \pm 0,52$	$0,52 \pm 0,06$
64884	Актюбе 3	Контроль	$4,24 \pm 0,14$	$2,92 \pm 0,22$	$0,69 \pm 0,06$
		Опыт	$4,49 \pm 0,08$	$2,86 \pm 0,17$	$0,64 \pm 0,04$
64705	Актюбинка	Контроль	$5,65 \pm 0,31$	$3,17 \pm 0,18$	$0,57 \pm 0,04$
		Опыт	$5,25 \pm 0,23$	$2,55 \pm 0,29$	$0,49 \pm 0,06$
65154	Ишимская 98	Контроль	$4,57 \pm 0,08$	$3,26 \pm 0,14$	$0,72 \pm 0,04$
		Опыт	$5,18 \pm 0,19$	$2,66 \pm 0,12$	$0,51 \pm 0,02$
64706	Альбидум 37	Контроль	$5,04 \pm 0,41$	$2,37 \pm 0,22$	$0,47 \pm 0,01$
		Опыт	$4,94 \pm 0,44$	$1,83 \pm 0,13$	$0,37 \pm 0,01$

Окончание Приложения В

1	2	3	4	5	6
64883	Актюбе 19	Контроль	6,44 ± 0,57	3,96 ± 0,19	0,63 ± 0,03
		Опыт	6,08 ± 0,19	2,97 ± 0,14	0,49 ± 0,04
64702	Карабалыкская 98	Контроль	5,55 ± 0,20	3,19 ± 0,15	0,57 ± 0,01
		Опыт	5,29 ± 0,33	2,42 ± 0,13	0,46 ± 0,01
65115	India 247	Контроль	5,71 ± 0,04	4,15 ± 0,14	0,73 ± 0,03
		Опыт	5,43 ± 0,38	3,29 ± 0,10	0,61 ± 0,04
64894	PS 134	Контроль	4,98 ± 0,07	3,14 ± 0,15	0,63 ± 0,04
		Опыт	5,78 ± 0,17	2,94 ± 0,15	0,51 ± 0,02
64890	PS 89	Контроль	4,30 ± 0,08	3,18 ± 0,12	0,72 ± 0,02
		Опыт	4,14 ± 0,42	2,64 ± 0,17	0,64 ± 0,03
64889	PS 62	Контроль	4,32 ± 0,73	3,78 ± 0,07	0,93 ± 0,17
		Опыт	4,38 ± 0,18	2,77 ± 0,19	0,63 ± 0,02
65089		Контроль	4,80 ± 0,24	3,42 ± 0,24	0,71 ± 0,03
		Опыт	5,25 ± 0,09	3,43 ± 0,06	0,65 ± 0,02
65113		Контроль	5,05 ± 0,10	3,31 ± 0,13	0,65 ± 0,03
		Опыт	4,50 ± 0,29	2,23 ± 0,15	0,50 ± 0,03
64873	Attis	Контроль	3,24 ± 0,23	3,00 ± 0,26	0,92 ± 0,03
		Опыт	3,50 ± 0,14	2,68 ± 0,10	0,77 ± 0,04
65002	Ethos	Контроль	5,42 ± 0,14	3,32 ± 0,05	0,61 ± 0,02
		Опыт	5,17 ± 0,25	2,74 ± 0,14	0,53 ± 0,01
64981	Triso	Контроль	5,05 ± 0,11	4,31 ± 0,10	0,85 ± 0,01
		Опыт	5,16 ± 0,27	3,71 ± 0,26	0,72 ± 0,03
64888	Nandu	Контроль	5,35 ± 0,52	4,02 ± 0,19	0,77 ± 0,05
		Опыт	4,93 ± 0,63	3,29 ± 0,31	0,69 ± 0,03
64897	Tybalt	Контроль	4,74 ± 0,13	3,51 ± 0,11	0,74 ± 0,01
		Опыт	5,07 ± 0,22	3,13 ± 0,15	0,62 ± 0,02
64982	Jasna	Контроль	3,01 ± 0,23	2,68 ± 0,20	0,89 ± 0,03
		Опыт	3,00 ± 0,46	2,48 ± 0,31	0,83 ± 0,03
64708	Nawra	Контроль	4,99 ± 0,18	4,46 ± 0,09	0,90 ± 0,02
		Опыт	4,59 ± 0,25	3,50 ± 0,16	0,77 ± 0,02
65011	Aletch	Контроль	4,08 ± 0,25	3,16 ± 0,10	0,78 ± 0,02
		Опыт	3,93 ± 0,40	2,42 ± 0,33	0,61 ± 0,02
65005	AC Gabriel	Контроль	5,98 ± 0,29	3,50 ± 0,14	0,59 ± 0,02
		Опыт	5,88 ± 0,13	2,98 ± 0,18	0,51 ± 0,03
65006	Hoffman	Контроль	5,66 ± 0,17	4,01 ± 0,18	0,71 ± 0,02
		Опыт	5,78 ± 0,40	3,20 ± 0,25	0,55 ± 0,01
64699	AC Taber	Контроль	4,74 ± 0,10	3,47 ± 0,05	0,73 ± 0,01
		Опыт	4,90 ± 0,83	2,73 ± 0,55	0,55 ± 0,02
65152	ПХРСВ-03	Контроль	5,96 ± 0,08	4,53 ± 0,55	0,76 ± 0,09
		Опыт	5,40 ± 0,06	4,18 ± 0,36	0,77 ± 0,07

Примечание: *RSR – root-to-shoot ratio – весовое соотношение корней и ростков

Характеристика сортов и линий мягкой яровой пшеницы
по уровню устойчивости к ранней засухе

№ по каталогу ВИР	Наименование	Происхождение (страна, область, республика для РФ)	Степень устойчивости		Группа устойчивости (по накоплению СМП)	
			по прорастианию семян, %	по накоплению СМП*, %		
1	2	3	4	5	6	
64642	Свеча	Кировская область	100,0	51,1	среднеустойчивый	
64870	Баженка		98,8	36,5	слабоустойчивый	
65825	Вятчанка		97,7	43,2	среднеустойчивый	
64853	Тимер	Татарстан	100,0	50,4	среднеустойчивый	
65140	Спрут		100,0	39,8	слабоустойчивый	
64854	Закамская		96,4	43,7	среднеустойчивый	
64548	Симбирцит	Ульяновская область	96,3	49,4	среднеустойчивый	
64851	Маргарита		89,4	32,9	слабоустойчивый	
64852	Башкирская 28	Башкортостан	100,0	43,1	среднеустойчивый	
65130	Мария 1	Кемеровская область	100,0	60,3	среднеустойчивый	
64659	Дарница		95,5	46,4	среднеустойчивый	
65135	Памяти Афродиты		97,3	30,4	слабоустойчивый	
64856	Полюшко	Новосибирская область	100,0	55,3	среднеустойчивый	
64855	Александрина		100,0	46,3	среднеустойчивый	
65000	Ольга		100,0	45,8	среднеустойчивый	
64866	Лубнинка		100,0	30,0	слабоустойчивый	
65137	Сударушка		100,0	42,7	среднеустойчивый	
65132	Памяти Вавенкова		98,8	47,6	среднеустойчивый	
65131	Новосибирская 20		98,8	81,4	высокоустойчивый	
64704	Легенда		98,7	43,7	среднеустойчивый	
64989	Сибирская 14		98,7	58,1	среднеустойчивый	
64858	Магистральная 1		97,3	52,1	среднеустойчивый	
64990	Сибирская 16		90,6	58,8	среднеустойчивый	
64879	Соановская 5		90,4	24,5	слабоустойчивый	
64864	Баганская 95		86,1	61,0	устойчивый	
64988	Новосибирская 31		84,5	49,7	среднеустойчивый	
64867	Новосибирская 44		77,3	46,0	среднеустойчивый	
64661	Алтайская 100		Алтайский край	100,0	63,0	устойчивый
64857	Алтайская 80			100,0	55,9	среднеустойчивый
64693	Алтайская 92			98,8	45,8	среднеустойчивый
64662	Алтайская 530			95,2	47,2	среднеустойчивый
65128	Алтайская 110			93,0	44,0	среднеустойчивый
64993	Омская 39	Омская область	100,0	47,2	среднеустойчивый	
64996	Тарская 10		100,0	54,8	среднеустойчивый	
64992	Омская 23		100,0	57,2	среднеустойчивый	
64991	Тарская 7		100,0	45,1	среднеустойчивый	
65129	Геракл		98,8	26,0	слабоустойчивый	
64665	Катюша		98,6	46,0	среднеустойчивый	
64984	Лавруша		96,8	16,9	неустойчивый	
64860	Омская 21		90,9	28,3	слабоустойчивый	

Продолжение Приложения Г

1	2	3	4	5	6
64994	Серебристая	Омская область	79,5	36,8	слабоустойчивый
64983	Боевчанка		62,8	25,7	слабоустойчивый
64877	Селена	Красноярский край	100,0	25,3	слабоустойчивый
46875	Солянская		100,0	49,0	среднеустойчивый
65145	Волхитка		100,0	52,6	среднеустойчивый
64876	Бирюса		100,0	45,4	среднеустойчивый
64874	Саяногорская		97,6	41,7	среднеустойчивый
64639	ДальГАУ 1	Амурская область	100,0	47,0	среднеустойчивый
64882	Линия 2	Иркутская область	100,0	29,7	слабоустойчивый
64881	Линия 3691h		100,0	77,3	устойчивый
64880	Линия 3672h		89,5	54,5	среднеустойчивый
64146	Елизавета	Хабаровский край	95,2	47,3	среднеустойчивый
64690	СКЭНТ 3	Тюменская область	100,0	55,8	среднеустойчивый
65133	Тюменская 26		100,0	58,6	среднеустойчивый
65141	Тюменская 27		100,0	51,7	среднеустойчивый
64861	Рикс		92,6	41,7	среднеустойчивый
65142	Тюменская 28		89,7	51,9	среднеустойчивый
64644	Тюменская 80		81,8	38,7	слабоустойчивый
62633	Ирень	Свердловская область	100,0	45,3	среднеустойчивый
64701	Горноуральская	93,6	37,2	слабоустойчивый	
64871	Челяба 75	Челябинская область	98,7	43,9	среднеустойчивый
65143	Челяба золотистая		97,6	26,9	слабоустойчивый
64872	Челяба степная		95,3	47,0	среднеустойчивый
65138	Тулайковская 105	Самарская область	100,0	54,3	среднеустойчивый
64649	Лютесценс 13		100,0	26,3	слабоустойчивый
64869	Кинельская 61		100,0	35,2	слабоустойчивый
64655	Эстивум С17		100,0	48,4	среднеустойчивый
64651	Эстивум 155		100,0	63,4	устойчивый
64656	458ae5		97,8	48,6	среднеустойчивый
64703	Кинельская отрада		97,5	57,0	среднеустойчивый
64647	Лютесценс 30		93,4	23,5	слабоустойчивый
64650	Эстивум V313		88,6	49,6	среднеустойчивый
64648	Лютенсенс 101		78,1	52,6	среднеустойчивый
64666	Кинельская нива		70,2	25,4	слабоустойчивый
65139	Саратовская 74		Саратовская область	97,1	35,2
65126	ФПЧ-Rpd-w	Ленинградская область	100,0	55,6	среднеустойчивый
65121	ФПЧ-Rpd-0		100,0	57,6	среднеустойчивый
65123	ФПЧ-Rpd-0 ^s		97,3	33,6	слабоустойчивый
65122	ФПЧ-Rpd-s		84,8	45,8	среднеустойчивый
64863	Дуэт Черноземья	Белгородская область	100,0	44,2	среднеустойчивый
64646	Рассвет	Беларусь	83,3	25,2	слабоустойчивый
65149	Харьковская 30	Украина	100,0	44,4	среднеустойчивый
65148	Срібнянка		97,6	36,5	слабоустойчивый
65024	Сюїта		95,9	44,8	среднеустойчивый
64898	Евдокия		94,7	33,8	слабоустойчивый
65151	Торчинська		93,1	35,7	слабоустойчивый

Окончание Приложения Г

1	2	3	4	5	6
65004	Шортандинка 95	Казахстан	100,0	48,0	среднеустойчивый
64696	Степная 60		100,0	45,1	среднеустойчивый
64884	Актюбе 3		100,0	52,7	среднеустойчивый
64705	Актюбинка		100,0	39,7	слабоустойчивый
64883	Актюбе 19		100,0	53,0	среднеустойчивый
65154	Ишимская 98		96,1	32,6	слабоустойчивый
64886	Актюбе 27		95,2	32,1	слабоустойчивый
64706	Альбидум 37		94,2	52,5	среднеустойчивый
64702	Карабалыкская 98		81,4	45,8	среднеустойчивый
65115	India 247	Индия	87,3	23,3	слабоустойчивый
64894	PS 134	КНР	98,9	48,9	среднеустойчивый
64890	PS 89		95,5	47,5	среднеустойчивый
64889	PS 62		89,6	19,9	неустойчивый
65089		Алжир	95,3	65,7	устойчивый
65113		Египет	100,0	46,8	среднеустойчивый
64981	Triso	Германия	100,0	48,2	среднеустойчивый
64888	Nandu		100,0	53,7	среднеустойчивый
64873	Attis		98,7	45,8	среднеустойчивый
65002	Ethos		82,1	21,3	слабоустойчивый
64897	Tybalt	Нидерланды	100,0	45,6	среднеустойчивый
64708	Nawra	Польша	100,0	46,7	среднеустойчивый
64982	Jasna		80,2	31,8	слабоустойчивый
65011	Aletch	Чехословакия	85,7	32,1	слабоустойчивый
65005	AC Gabriel	Канада	100,0	43,8	среднеустойчивый
65006	Hoffman		96,1	21,2	слабоустойчивый
64699	AC Taber		95,1	41,3	среднеустойчивый
65152	ПХРСВ-03	США	92,5	55,3	среднеустойчивый

Примечание: * - СМП – сухая масса проростков

Показатели развития проростков мягкой яровой пшеницы в растворе с осмотическим давлением 9 атм. (опыт) и в дистиллированной воде (контроль)

№ по каталогу ВИР	Наименование	Вариант	Масса ростков 1 проростка, мг	Масса корней 1 проростка, мг	RSR
1	2	3	4	5	6
65825	Вятчанка	Контроль	5,70 ± 0,12	7,34 ± 0,20	1,30 ± 0,05
		Опыт	1,68 ± 0,13	3,99 ± 0,56	2,41 ± 0,44
64870	Баженка	Контроль	7,99 ± 0,19	4,48 ± 0,32	0,56 ± 0,04
		Опыт	1,77 ± 0,05	2,78 ± 0,33	1,56 ± 0,15
64642	Свеча	Контроль	5,10 ± 0,49	5,48 ± 0,35	1,10 ± 0,15
		Опыт	1,86 ± 0,65	3,54 ± 0,59	2,42 ± 0,76
64854	Закамская	Контроль	6,63 ± 0,25	3,97 ± 0,12	0,60 ± 0,00
		Опыт	1,78 ± 0,10	2,85 ± 0,22	1,61 ± 0,07
64853	Тимер	Контроль	5,10 ± 0,08	3,46 ± 0,39	0,68 ± 0,07
		Опыт	2,00 ± 0,29	2,31 ± 0,14	1,19 ± 0,11
65140	Спрут	Контроль	4,71 ± 0,27	5,06 ± 0,25	1,09 ± 0,12
		Опыт	1,78 ± 0,08	2,11 ± 0,51	1,22 ± 0,35
64548	Симбирцит	Контроль	6,81 ± 0,07	5,86 ± 0,11	0,86 ± 0,02
		Опыт	2,32 ± 0,17	3,94 ± 0,47	1,69 ± 0,12
64851	Маргарита	Контроль	7,42 ± 0,09	7,04 ± 0,22	0,95 ± 0,03
		Опыт	1,67 ± 0,09	3,08 ± 0,43	1,83 ± 0,18
64852	Башкирская 28	Контроль	6,49 ± 0,06	4,33 ± 0,17	0,67 ± 0,03
		Опыт	1,83 ± 0,22	2,83 ± 0,05	1,60 ± 0,23
65130	Мария 1	Контроль	6,47 ± 0,31	3,59 ± 0,36	0,55 ± 0,04
		Опыт	2,70 ± 0,31	3,37 ± 0,08	1,28 ± 0,14
64659	Дарница	Контроль	7,94 ± 0,16	4,83 ± 0,26	0,61 ± 0,02
		Опыт	2,31 ± 0,11	3,61 ± 0,38	1,59 ± 0,23
65135	Памяти Афродиты	Контроль	6,62 ± 0,95	5,23 ± 0,44	0,81 ± 0,06
		Опыт	1,46 ± 0,07	2,14 ± 0,24	1,18 ± 0,23
64704	Легенда	Контроль	5,81 ± 0,51	3,43 ± 0,31	0,59 ± 0,02
		Опыт	1,82 ± 0,25	2,22 ± 0,30	1,29 ± 0,29
64858	Магистральная 1	Контроль	6,58 ± 0,33	3,30 ± 0,27	0,50 ± 0,02
		Опыт	2,08 ± 0,25	3,07 ± 0,17	1,50 ± 0,11
65132	Памяти Вавенкова	Контроль	5,75 ± 0,21	4,67 ± 0,03	0,81 ± 0,03
		Опыт	1,30 ± 0,12	3,66 ± 0,63	2,78 ± 0,23
64856	Полюшко	Контроль	4,15 ± 1,05	4,21 ± 0,47	1,10 ± 0,16
		Опыт	1,84 ± 0,33	2,78 ± 0,59	1,49 ± 0,05
64855	Александрина	Контроль	6,11 ± 0,40	5,07 ± 0,33	0,83 ± 0,02
		Опыт	2,22 ± 0,22	2,95 ± 0,43	1,32 ± 0,07
64990	Сибирская 16	Контроль	6,58 ± 0,14	3,65 ± 0,20	0,55 ± 0,02
		Опыт	2,30 ± 0,19	3,72 ± 0,41	1,61 ± 0,05
64867	Новосибирская 44	Контроль	4,94 ± 1,38	4,11 ± 0,55	0,93 ± 0,19
		Опыт	1,63 ± 0,23	2,53 ± 0,34	1,56 ± 0,07
65131	Новосибирская 20	Контроль	6,43 ± 0,28	3,66 ± 0,25	0,57 ± 0,06
		Опыт	3,98 ± 0,36	4,23 ± 0,32	1,07 ± 0,11
64879	Соановская 5	Контроль	5,77 ± 0,28	4,66 ± 0,36	0,82 ± 0,10
		Опыт	0,95 ± 0,09	1,61 ± 0,38	1,66 ± 0,28

Продолжение Приложения Д

1	2	3	4	5	6
65000	Ольга	Контроль	4,82 ± 0,04	2,94 ± 0,08	0,61 ± 0,02
		Опыт	1,43 ± 0,01	2,12 ± 0,16	1,48 ± 0,10
64988	Новосибирская 31	Контроль	4,17 ± 1,08	4,25 ± 0,15	1,12 ± 0,20
		Опыт	2,00 ± 0,26	2,19 ± 0,16	1,14 ± 0,20
64864	Баганская 95	Контроль	6,09 ± 0,60	4,37 ± 0,06	0,73 ± 0,07
		Опыт	3,06 ± 0,19	3,31 ± 0,54	1,09 ± 0,16
64866	Лубнинка	Контроль	6,60 ± 1,12	5,84 ± 0,64	0,91 ± 0,08
		Опыт	2,23 ± 0,32	1,51 ± 0,27	0,71 ± 0,18
64989	Сибирская 14	Контроль	6,87 ± 0,35	5,03 ± 0,09	0,74 ± 0,03
		Опыт	2,93 ± 0,13	3,98 ± 0,29	1,36 ± 0,06
65137	Сударушка	Контроль	5,14 ± 0,27	4,10 ± 0,38	0,81 ± 0,10
		Опыт	1,19 ± 0,05	2,75 ± 0,40	2,29 ± 0,26
65128	Алтайская 110	Контроль	5,72 ± 0,20	2,92 ± 0,17	0,51 ± 0,01
		Опыт	1,92 ± 0,07	1,88 ± 0,27	0,99 ± 0,16
64661	Алтайская 100	Контроль	6,57 ± 0,27	4,67 ± 0,25	0,71 ± 0,04
		Опыт	3,09 ± 0,37	3,99 ± 0,07	1,32 ± 0,13
64693	Алтайская 92	Контроль	6,10 ± 0,15	3,22 ± 0,18	0,53 ± 0,02
		Опыт	1,94 ± 0,01	2,33 ± 0,09	1,20 ± 0,05
64857	Алтайская 80	Контроль	6,15 ± 0,34	2,98 ± 0,24	0,48 ± 0,01
		Опыт	2,50 ± 0,36	2,61 ± 0,13	1,07 ± 0,10
64662	Алтайская 530	Контроль	4,93 ± 0,46	4,87 ± 0,17	1,01 ± 0,11
		Опыт	1,85 ± 0,47	2,78 ± 0,36	1,67 ± 0,32
64994	Серебристая	Контроль	5,76 ± 1,34	4,54 ± 0,56	0,85 ± 0,13
		Опыт	1,48 ± 0,32	2,31 ± 0,16	1,71 ± 0,33
64983	Боевчанка	Контроль	5,56 ± 0,77	4,81 ± 0,19	0,90 ± 0,12
		Опыт	1,33 ± 0,27	1,34 ± 0,17	1,04 ± 0,11
64665	Катюша	Контроль	7,04 ± 0,14	4,47 ± 0,13	0,63 ± 0,02
		Опыт	2,16 ± 0,03	3,14 ± 0,07	1,45 ± 0,02
64860	Омская 21	Контроль	5,54 ± 0,25	5,34 ± 0,33	0,97 ± 0,07
		Опыт	1,20 ± 0,20	1,88 ± 0,40	1,55 ± 0,08
64993	Омская 39	Контроль	6,13 ± 0,91	2,56 ± 0,41	0,42 ± 0,04
		Опыт	1,74 ± 0,15	2,37 ± 0,33	1,36 ± 0,13
64996	Тарская 10	Контроль	7,07 ± 0,50	3,76 ± 0,42	0,53 ± 0,02
		Опыт	2,43 ± 0,10	3,51 ± 0,42	1,45 ± 0,18
64992	Омская 23	Контроль	6,36 ± 0,26	3,72 ± 0,10	0,59 ± 0,03
		Опыт	2,53 ± 0,16	3,23 ± 0,08	1,29 ± 0,10
65129	Геракл	Контроль	6,31 ± 0,33	4,84 ± 0,27	0,77 ± 0,01
		Опыт	1,57 ± 0,06	1,32 ± 0,23	0,84 ± 0,13
64991	Тарская 7	Контроль	6,50 ± 0,45	5,09 ± 0,35	0,78 ± 0,00
		Опыт	1,45 ± 0,20	3,77 ± 0,16	2,68 ± 0,31
64984	Лавруша	Контроль	7,81 ± 0,66	5,88 ± 0,58	0,75 ± 0,04
		Опыт	1,57 ± 0,02	0,74 ± 0,05	0,47 ± 0,04
64877	Селена	Контроль	5,16 ± 0,09	4,82 ± 0,11	0,93 ± 0,01
		Опыт	1,50 ± 0,10	1,02 ± 0,12	0,69 ± 0,11
46875	Солянская	Контроль	6,33 ± 0,57	3,86 ± 0,17	0,62 ± 0,03
		Опыт	2,29 ± 0,17	2,71 ± 0,21	1,20 ± 0,16
64874	Саяногорская	Контроль	7,45 ± 0,15	6,55 ± 0,44	0,88 ± 0,08
		Опыт	2,40 ± 0,13	3,43 ± 0,14	1,43 ± 0,08

Продолжение Приложения Д

1	2	3	4	5	6
65145	Волхитка	Контроль	$6,67 \pm 0,23$	$5,26 \pm 0,19$	$0,79 \pm 0,06$
		Опыт	$2,36 \pm 0,12$	$3,91 \pm 0,17$	$1,66 \pm 0,01$
64876	Бирюса	Контроль	$6,57 \pm 0,33$	$3,54 \pm 0,35$	$0,54 \pm 0,03$
		Опыт	$1,49 \pm 0,10$	$3,09 \pm 0,06$	$2,09 \pm 0,11$
64639	ДальГАУ 1	Контроль	$6,69 \pm 0,24$	$6,58 \pm 0,14$	$0,99 \pm 0,03$
		Опыт	$2,88 \pm 0,21$	$3,35 \pm 0,13$	$1,18 \pm 0,09$
64882	Линия 2	Контроль	$5,95 \pm 0,26$	$5,19 \pm 0,41$	$0,87 \pm 0,03$
		Опыт	$1,73 \pm 0,23$	$1,58 \pm 0,32$	$0,90 \pm 0,09$
64880	Линия 3672h	Контроль	$5,88 \pm 0,27$	$3,24 \pm 0,47$	$0,55 \pm 0,08$
		Опыт	$1,91 \pm 0,03$	$3,06 \pm 0,20$	$1,60 \pm 0,11$
64881	Линия 3691h	Контроль	$6,32 \pm 0,62$	$3,71 \pm 0,47$	$0,58 \pm 0,02$
		Опыт	$3,20 \pm 0,23$	$4,55 \pm 0,21$	$1,43 \pm 0,09$
64146	Елизавета	Контроль	$6,40 \pm 0,23$	$4,43 \pm 0,05$	$0,69 \pm 0,03$
		Опыт	$2,31 \pm 0,26$	$2,81 \pm 0,47$	$1,24 \pm 0,22$
65142	Тюменская 28	Контроль	$5,38 \pm 1,07$	$4,25 \pm 0,20$	$0,86 \pm 0,17$
		Опыт	$2,03 \pm 0,62$	$2,97 \pm 0,34$	$1,80 \pm 0,55$
64644	Тюменская 80	Контроль	$6,12 \pm 0,36$	$5,84 \pm 0,70$	$0,95 \pm 0,06$
		Опыт	$1,88 \pm 0,04$	$2,75 \pm 0,21$	$1,46 \pm 0,08$
64861	Рикс	Контроль	$6,02 \pm 0,47$	$6,55 \pm 0,26$	$1,10 \pm 0,05$
		Опыт	$1,66 \pm 0,12$	$3,57 \pm 0,69$	$2,14 \pm 0,34$
64690	СКЭНТ 3	Контроль	$5,29 \pm 0,39$	$4,76 \pm 0,51$	$0,89 \pm 0,04$
		Опыт	$1,82 \pm 0,21$	$3,78 \pm 0,13$	$2,12 \pm 0,19$
65133	Тюменская 26	Контроль	$5,72 \pm 0,38$	$4,52 \pm 0,46$	$0,79 \pm 0,06$
		Опыт	$2,21 \pm 0,04$	$3,79 \pm 0,30$	$1,71 \pm 0,10$
65141	Тюменская 27	Контроль	$6,26 \pm 0,18$	$5,91 \pm 0,27$	$0,94 \pm 0,02$
		Опыт	$2,57 \pm 0,33$	$3,72 \pm 0,23$	$1,47 \pm 0,12$
64701	Горноуральская	Контроль	$4,75 \pm 0,35$	$4,50 \pm 0,10$	$0,96 \pm 0,06$
		Опыт	$2,48 \pm 0,16$	$0,96 \pm 0,06$	$0,39 \pm 0,01$
62633	Ирень	Контроль	$7,36 \pm 0,32$	$5,91 \pm 0,11$	$0,80 \pm 0,03$
		Опыт	$2,10 \pm 0,07$	$3,91 \pm 0,22$	$1,87 \pm 0,10$
64872	Челяба степная	Контроль	$6,34 \pm 0,18$	$4,57 \pm 0,26$	$0,72 \pm 0,04$
		Опыт	$1,97 \pm 0,30$	$3,16 \pm 0,30$	$1,67 \pm 0,26$
64871	Челяба 75	Контроль	$7,53 \pm 0,33$	$4,65 \pm 0,20$	$0,62 \pm 0,00$
		Опыт	$2,14 \pm 0,03$	$3,20 \pm 0,27$	$1,50 \pm 0,14$
65143	Челяба золотистая	Контроль	$6,87 \pm 0,41$	$5,22 \pm 0,32$	$0,77 \pm 0,07$
		Опыт	$1,21 \pm 0,16$	$2,04 \pm 0,25$	$1,70 \pm 0,13$
64647	Лютесценс 30	Контроль	$6,10 \pm 0,11$	$5,88 \pm 0,14$	$0,96 \pm 0,01$
		Опыт	$1,55 \pm 0,20$	$1,27 \pm 0,03$	$0,86 \pm 0,13$
65138	Тулайковская 105	Контроль	$5,37 \pm 0,10$	$4,43 \pm 0,13$	$0,83 \pm 0,04$
		Опыт	$1,33 \pm 0,08$	$4,00 \pm 0,01$	$3,04 \pm 0,17$
64649	Лютесценс 13	Контроль	$6,72 \pm 0,26$	$4,75 \pm 0,20$	$0,71 \pm 0,05$
		Опыт	$1,17 \pm 0,14$	$1,84 \pm 0,20$	$1,59 \pm 0,21$
64869	Кинельская 61	Контроль	$6,29 \pm 0,33$	$6,15 \pm 0,39$	$0,99 \pm 0,10$
		Опыт	$2,12 \pm 0,20$	$2,26 \pm 0,37$	$1,06 \pm 0,11$
64650	Эстивум V313	Контроль	$4,47 \pm 0,09$	$2,45 \pm 0,01$	$0,55 \pm 0,01$
		Опыт	$1,54 \pm 0,09$	$1,89 \pm 0,09$	$1,24 \pm 0,12$
64655	Эстивум С17	Контроль	$6,47 \pm 0,06$	$4,55 \pm 0,11$	$0,70 \pm 0,02$
		Опыт	$2,35 \pm 0,10$	$2,99 \pm 0,25$	$1,27 \pm 0,09$

Продолжение Приложения Д

1	2	3	4	5	6
64648	Лютесценс 101	Контроль Опыт	3,33 ± 0,89 1,70 ± 0,27	3,68 ± 0,27 1,99 ± 0,43	1,23 ± 0,23 1,15 ± 0,09
64703	Кинельская отрада	Контроль Опыт	0,60 ± 0,20 2,31 ± 0,05	3,27 ± 0,29 2,98 ± 0,19	0,54 ± 0,04 1,29 ± 0,10
64666	Кинельская нива	Контроль Опыт	6,12 ± 0,05 1,90 ± 0,34	4,31 ± 0,15 0,74 ± 0,07	0,70 ± 0,02 0,41 ± 0,05
64656	458ae5	Контроль Опыт	7,39 ± 0,18 1,98 ± 0,22	4,56 ± 0,13 3,82 ± 0,29	0,62 ± 0,01 1,94 ± 0,08
64651	Эстивум 155	Контроль Опыт	4,97 ± 0,83 1,81 ± 0,18	2,55 ± 0,87 3,03 ± 0,02	0,48 ± 0,10 1,69 ± 0,17
65139	Саратовская 74	Контроль Опыт	6,97 ± 0,21 1,56 ± 0,03	5,51 ± 0,31 2,83 ± 0,21	0,79 ± 0,07 1,81 ± 0,15
65126	ФПЧ-Рpd-w	Контроль Опыт	6,72 ± 0,12 2,63 ± 0,18	3,56 ± 0,24 3,08 ± 0,23	0,53 ± 0,03 1,20 ± 0,20
65121	ФПЧ-Рpd-0	Контроль Опыт	6,43 ± 0,65 2,64 ± 0,11	2,86 ± 0,41 2,71 ± 0,10	0,44 ± 0,02 1,03 ± 0,04
65122	ФПЧ-Рpd-s	Контроль Опыт	6,88 ± 0,23 2,03 ± 0,04	3,76 ± 0,42 2,84 ± 0,04	0,54 ± 0,05 1,40 ± 0,01
65123	ФПЧ-Рpd-0 ^s	Контроль Опыт	6,64 ± 0,29 2,86 ± 0,13	4,76 ± 0,44 0,97 ± 0,21	0,72 ± 0,06 0,34 ± 0,06
64863	Дуэт Черноземья	Контроль Опыт	7,78 ± 0,63 1,66 ± 0,07	4,52 ± 0,30 3,79 ± 0,45	0,58 ± 0,02 2,27 ± 0,20
64646	Рассвет	Контроль Опыт	7,47 ± 0,16 0,59 ± 0,03	5,56 ± 0,11 2,69 ± 0,28	0,75 ± 0,03 4,49 ± 0,21
65148	Срібнянка	Контроль Опыт	5,71 ± 0,28 1,69 ± 0,12	6,10 ± 0,35 2,62 ± 0,10	1,07 ± 0,07 1,56 ± 0,05
65149	Харьковская 30	Контроль Опыт	6,43 ± 0,35 1,66 ± 0,11	5,05 ± 0,24 3,44 ± 0,15	0,79 ± 0,05 2,08 ± 0,06
65024	Сюіта	Контроль Опыт	5,56 ± 0,40 2,23 ± 0,31	4,33 ± 0,46 2,21 ± 0,20	0,79 ± 0,09 1,02 ± 0,14
64898	Евдокия	Контроль Опыт	5,66 ± 0,19 1,41 ± 0,08	3,91 ± 0,22 1,83 ± 0,08	0,69 ± 0,04 1,31 ± 0,11
65151	Торчинська	Контроль Опыт	6,35 ± 0,40 1,67 ± 0,13	4,08 ± 0,06 2,05 ± 0,63	0,65 ± 0,04 1,27 ± 0,46
65004	Шортандинка 95	Контроль Опыт	6,28 ± 0,51 1,73 ± 0,04	4,13 ± 0,53 3,27 ± 0,43	0,65 ± 0,04 1,89 ± 0,23
64696	Степная 60	Контроль Опыт	6,73 ± 0,10 1,97 ± 0,11	3,84 ± 0,06 2,79 ± 0,18	0,57 ± 0,01 1,43 ± 0,14
64886	Актюбе 27	Контроль Опыт	5,37 ± 0,12 1,68 ± 0,27	4,22 ± 0,17 1,40 ± 0,26	0,79 ± 0,02 0,83 ± 0,09
64884	Актюбе 3	Контроль Опыт	7,02 ± 0,76 2,80 ± 0,40	3,78 ± 0,52 2,89 ± 0,68	0,54 ± 0,04 1,04 ± 0,20
64705	Актюбинка	Контроль Опыт	7,88 ± 0,02 1,98 ± 0,09	4,18 ± 0,06 2,81 ± 0,28	0,53 ± 0,01 1,41 ± 0,09
65154	Ишимская 98	Контроль Опыт	4,56 ± 0,98 0,93 ± 0,07	3,78 ± 0,34 1,79 ± 0,15	0,89 ± 0,15 1,97 ± 0,32
64706	Альбидум 37	Контроль Опыт	5,90 ± 0,58 2,34 ± 0,13	4,67 ± 0,31 3,20 ± 0,22	0,80 ± 0,06 1,37 ± 0,09

Окончание Приложения Д

1	2	3	4	5	6
64883	Актюбе 19	Контроль Опыт	6,70 ± 0,23 2,29 ± 0,17	4,39 ± 0,19 3,59 ± 0,33	0,66 ± 0,04 1,56 ± 0,03
64702	Карабалыкская 98	Контроль Опыт	7,04 ± 0,61 2,36 ± 0,17	4,06 ± 0,41 2,72 ± 0,51	0,57 ± 0,01 1,16 ± 0,23
65115	India 247	Контроль Опыт	5,59 ± 0,16 0,73 ± 0,10	5,32 ± 0,14 1,81 ± 0,01	0,95 ± 0,05 2,59 ± 0,35
64894	PS 134	Контроль Опыт	6,30 ± 0,30 2,68 ± 0,41	5,87 ± 0,50 3,26 ± 0,25	0,93 ± 0,04 1,25 ± 0,11
64890	PS 89	Контроль Опыт	4,86 ± 0,68 1,97 ± 0,79	4,37 ± 0,21 2,41 ± 0,84	0,93 ± 0,12 1,36 ± 0,17
64889	PS 62	Контроль Опыт	5,19 ± 0,08 1,48 ± 0,14	5,91 ± 0,36 0,73 ± 0,07	1,14 ± 0,07 0,52 ± 0,10
65089		Контроль Опыт	6,26 ± 0,07 2,97 ± 0,07	4,47 ± 0,35 4,09 ± 0,37	0,71 ± 0,06 1,38 ± 0,16
65113		Контроль Опыт	4,31 ± 0,53 1,21 ± 0,02	4,20 ± 0,47 2,78 ± 0,21	0,98 ± 0,04 2,30 ± 0,14
64873	Attis	Контроль Опыт	5,70 ± 1,67 2,02 ± 0,16	5,13 ± 0,72 2,95 ± 0,30	1,04 ± 0,24 1,46 ± 0,07
65002	Ethos	Контроль Опыт	6,76 ± 0,17 1,96 ± 0,07	5,47 ± 0,11 0,64 ± 0,09	0,81 ± 0,04 0,33 ± 0,04
64981	Triso	Контроль Опыт	6,34 ± 0,27 1,78 ± 0,15	4,76 ± 0,19 3,57 ± 0,48	0,76 ± 0,06 1,99 ± 0,14
64888	Nandu	Контроль Опыт	6,78 ± 0,14 2,16 ± 0,18	4,52 ± 0,32 3,91 ± 0,03	0,67 ± 0,03 1,84 ± 0,16
64897	Tybalt	Контроль Опыт	7,19 ± 0,23 2,48 ± 0,15	5,01 ± 0,09 3,08 ± 0,20	0,70 ± 0,02 1,26 ± 0,20
64982	Jasna	Контроль Опыт	4,68 ± 0,38 2,11 ± 0,22	4,71 ± 0,42 0,87 ± 0,05	1,00 ± 0,01 0,42 ± 0,04
64708	Nawra	Контроль Опыт	6,11 ± 0,16 1,96 ± 0,09	5,94 ± 0,31 3,67 ± 0,20	0,97 ± 0,07 1,89 ± 0,17
65011	Aletch	Контроль Опыт	4,36 ± 0,13 0,89 ± 0,06	3,73 ± 0,26 1,70 ± 0,47	0,86 ± 0,07 1,92 ± 0,48
65005	AC Gabriel	Контроль Опыт	7,97 ± 0,44 2,26 ± 0,17	4,84 ± 0,29 3,35 ± 0,23	0,61 ± 0,01 1,51 ± 0,19
65006	Hoffman	Контроль Опыт	7,02 ± 0,49 1,56 ± 0,38	6,82 ± 0,28 1,37 ± 0,36	0,98 ± 0,05 0,87 ± 0,10
64699	AC Taber	Контроль Опыт	4,98 ± 0,25 1,94 ± 0,14	6,37 ± 0,08 2,76 ± 0,12	1,29 ± 0,06 1,44 ± 0,15
65152	ПХРСВ-03	Контроль Опыт	4,16 ± 0,16 1,89 ± 0,13	4,91 ± 0,22 3,13 ± 0,22	1,19 ± 0,09 1,66 ± 0,07

Абсолютные показатели некоторых элементов структуры продуктивности мягкой яровой пшеницы, выращенной на полях Фаленской селекционной станции (среднее за 2014-2015 гг.)

Вариант	Масса зерна главного колоса, г	Масса зерна с растения, г	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, г/м ²
1	2	3	4	5
Свеча-стандарт				
Почвенный фон 2 *	0,73 ± 0,11	0,80 ± 0,13	36,31 ± 0,79	197,0 ± 36,3
Почвенный фон 1	1,58 ± 0,11	2,92 ± 0,40	38,81 ± 1,83	366,7 ± 50,2
Актюбе 19				
Почвенный фон 2	0,12 ± 0,03	0,12 ± 0,03	23,92 ± 0,67	4,4 ± 2,3
Почвенный фон 1	0,84 ± 0,06	0,95 ± 0,08	34,16 ± 0,78	192,6 ± 7,4
Алтайская 80				
Почвенный фон 2	0,11 ± 0,01	0,11 ± 0,01	22,48 ± 1,20	11,1 ± 0,6
Почвенный фон 1	0,63 ± 0,07	0,69 ± 0,05	27,69 ± 1,51	188,9 ± 17,0
Башкирская 28				
Почвенный фон 2	0,40 ± 0,01	0,44 ± 0,01	32,91 ± 0,91	108,9 ± 11,8
Почвенный фон 1	1,27 ± 0,06	1,99 ± 0,11	42,71 ± 1,77	537,0 ± 50,2
Бирюса				
Почвенный фон 2	0,31 ± 0,04	0,32 ± 0,04	27,17 ± 0,83	81,5 ± 10,4
Почвенный фон 1	1,24 ± 0,13	2,28 ± 0,44	36,54 ± 2,91	314,8 ± 46,7
Дуэт Черноземья				
Почвенный фон 2	0,56 ± 0,04	0,66 ± 0,06	35,43 ± 1,45	161,5 ± 16,3
Почвенный фон 1	1,43 ± 0,15	2,65 ± 0,21	41,47 ± 2,05	374,8 ± 60,4
Карабалыкская 98				
Почвенный фон 2	0,22 ± 0,00	0,22 ± 0,00	30,17 ± 1,14	7,4 ± 2,3
Почвенный фон 1	1,14 ± 0,05	1,37 ± 0,08	37,60 ± 0,85	318,5 ± 13,4
Кинельская отрада				
Почвенный фон 2	0,23 ± 0,05	0,23 ± 0,05	27,10 ± 0,89	63,0 ± 9,5
Почвенный фон 1	1,56 ± 0,17	3,21 ± 0,35	37,41 ± 1,19	454,8 ± 36,9
Легенда				
Почвенный фон 2	0,32 ± 0,01	0,32 ± 0,01	28,93 ± 0,33	33,3 ± 6,4
Почвенный фон 1	0,74 ± 0,06	0,86 ± 0,06	29,36 ± 1,33	200,0 ± 22,2
Линия 3691 h				
Почвенный фон 2	0,27 ± 0,03	0,27 ± 0,03	26,77 ± 1,56	35,2 ± 6,7
Почвенный фон 1	0,91 ± 0,10	0,96 ± 0,12	32,49 ± 1,38	225,9 ± 13,4
Лютесценс 30				
Почвенный фон 2	0,22 ± 0,03	0,22 ± 0,03	27,44 ± 0,98	33,3 ± 11,1
Почвенный фон 1	0,91 ± 0,04	1,04 ± 0,09	33,53 ± 1,37	240,7 ± 14,8
Магистральная 1				
Почвенный фон 2	0,63 ± 0,08	0,77 ± 0,14	35,08 ± 3,39	104,4 ± 32,9
Почвенный фон 1	1,56 ± 0,11	2,59 ± 0,26	43,74 ± 0,69	401,5 ± 36,1
Ольга				
Почвенный фон 2	0,55 ± 0,04	0,68 ± 0,06	30,65 ± 0,32	142,2 ± 9,3
Почвенный фон 1	1,41 ± 0,14	2,38 ± 2,34	38,52 ± 1,15	429,6 ± 41,2

Окончание Приложения Е

1	2	3	4	5
Омская 39				
Почвенный фон 2	0,84 ± 0,15	0,88 ± 0,18	32,63 ± 2,01	190,4 ± 13,6
Почвенный фон 1	1,85 ± 0,28	2,91 ± 0,33	44,19 ± 1,46	571,9 ± 68,9
Тулайковская 105				
Почвенный фон 2	0,84 ± 0,04	1,16 ± 0,35	36,34 ± 1,57	132,6 ± 12,5
Почвенный фон 1	1,53 ± 0,06	2,48 ± 0,15	37,10 ± 0,42	312,6 ± 24,9
Тюменская 80				
Почвенный фон 2	0,24 ± 0,03	0,24 ± 0,03	31,02 ± 0,32	22,2 ± 3,2
Почвенный фон 1	0,86 ± 0,07	0,96 ± 0,08	37,37 ± 1,63	281,5 ± 35,3
Эстивум 155				
Почвенный фон 2	0,66 ± 0,10	0,79 ± 0,07	32,02 ± 1,03	131,9 ± 19,6
Почвенный фон 1	1,17 ± 0,05	2,12 ± 0,09	38,26 ± 0,96	393,3 ± 16,8
АС Taber				
Почвенный фон 2	0,12 ± 0,03	0,12 ± 0,03	21,91 ± 3,09	2,2 ± 0,6
Почвенный фон 1	0,97 ± 0,02	1,17 ± 0,04	35,09 ± 1,16	277,8 ± 25,7
Nawra				
Почвенный фон 2	0,18 ± 0,03	0,18 ± 0,03	30,89 ± 2,36	7,4 ± 3,0
Почвенный фон 1	0,81 ± 0,03	1,00 ± 0,07	32,24 ± 0,57	125,9 ± 25,9

Примечание: * почвенный фон 1 – рН 6,33; 0,18 мг Al/кг почвы; почвенный фон 2 – рН 3,81; 211 мг Al/кг почвы

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы
в фазу цветения на нейтральных и алюмокислых почвах (п. Фаленки)

Сорт, линия	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сухого в-ва	Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сухого в-ва	Содержание каротиноидов, мг/г сухого в-ва	Доля хлорофилла <i>a</i> в ССК хлоропластов, %	Весовое соотношение хлорофиллов	Весовое отношение хлорофиллов к каротиноидам
1	2	3	4	5	6	7
Нейтральный почвенный фон						
Актюбе 19	9,70±0,16	5,63±0,10	2,42±0,05	80,82±1,08	1,72±0,04	6,35±0,14
Алтайская 80	9,13±0,28	5,68±0,27	2,21±0,02	84,32±0,84	1,61±0,03	6,70±0,18
Башкирская 28	8,44±0,11	4,28±0,16	2,57±0,08	73,92±2,11	1,98±0,09	4,96±0,16
Бирюса	9,02±0,04	4,67±0,15	2,70±0,06	74,97±1,50	1,94±0,06	5,07±0,18
Дуэт Черноземья	11,41±0,16	6,48±0,29	2,91±0,01	79,61±1,53	1,77±0,05	6,14±0,13
Карабалыкская 98	9,99±0,25	5,87±0,28	2,45±0,02	81,36±1,11	1,71±0,74	6,47±0,23
Кинельская отрада	12,34±0,32	7,62±0,47	2,84±0,03	83,80±2,04	1,63±0,07	7,02±0,24
Легенда	9,44±0,37	5,24±0,26	2,39±0,04	78,48±1,19	1,80±0,04	6,15±0,17
Линия 3691h	8,79±0,26	5,15±0,16	2,25±0,03	81,31±0,44	1,71±0,01	6,19±0,12
Лютесценс 30	9,03±0,53	5,91±0,04	2,19±0,21	87,22±2,97	1,53±0,09	6,91±0,39
Магистральная 1	12,25±0,44	7,58±0,45	2,89±0,05	84,01±1,43	1,62±0,04	6,86±0,21
Ольга	12,15±0,09	7,13±0,14	2,95±0,05	81,38±1,41	1,71±0,05	6,55±0,12
Омская 39	11,43±0,22	6,17±0,41	2,88±0,03	76,91±2,43	1,87±0,09	6,11±0,24
Свеча	11,12±0,45	5,96±0,42	2,83±0,09	76,62±1,56	1,87±0,06	6,04±0,12
Тулайковская 105	12,62±0,32	7,16±0,32	3,09±0,08	79,58±1,89	1,77±0,07	6,40±0,17
Тюменская 80	10,83±0,09	7,13±0,27	2,41±0,00	87,26±1,60	1,52±0,05	7,44±0,16
Эстивум 155	7,76±0,26	4,35±0,33	2,35±0,04	78,83±2,72	1,80±0,10	5,17±0,30
АС Taber	10,12±0,07	6,03±0,14	2,30±0,04	82,12±0,85	1,68±0,03	7,02±0,18
Nawra	9,63±0,46	5,46±0,49	2,49±0,01	79,33±2,34	1,78±0,08	6,05±0,36
Алюмокислый почвенный фон						
Актюбе 19	6,87±0,71	3,21±0,40	2,28±0,21	69,79±1,68	2,16±0,08	4,41±0,11
Алтайская 80	5,54±0,40	2,49±0,22	2,06±0,10	68,23±1,39	2,23±0,07	3,88±0,10
Башкирская 28	5,54±0,13	2,56±0,13	2,15±0,07	69,42±1,55	2,17±0,07	3,76±0,03
Бирюса	4,24±0,26	2,15±0,23	1,40±0,03	73,73±2,50	1,99±0,10	4,55±0,25
Дуэт Черноземья	4,11±0,12	2,19±0,04	1,23±0,06	76,51±1,53	1,88±0,06	5,12±0,15
Карабалыкская 98	4,50±0,15	2,05±0,14	1,80±0,04	68,89±2,62	2,20±0,13	3,63±0,13
Кинельская отрада	6,15±0,18	4,20±0,17	1,57±0,06	89,25±1,08	1,47±0,03	6,61±0,24
Легенда	6,13±0,22	2,89±0,26	2,13±0,05	70,15±2,93	2,15±0,14	4,24±0,27
Линия 3691h	6,50±0,02	3,08±0,12	2,18±0,02	70,64±1,92	2,12±0,09	4,40±0,09
Лютесценс 30	6,01±0,13	2,80±0,16	2,11±0,02	69,87±0,04	2,15±0,09	4,17±0,12

Окончание Приложения Ж

1	2	3	4	5	6	7
Магистральная 1	6,10±0,17	3,12±0,10	2,22±0,03	74,53±1,72	1,95±0,07	4,15±0,08
Ольга	5,16±0,32	2,44±0,22	2,10±0,07	70,34±1,43	2,13±0,06	3,61±0,13
Омская 39	8,08±0,06	4,72±0,16	2,34±0,05	81,05±1,42	1,72±0,05	5,47±0,22
Свеча	4,60±0,17	3,01±0,14	1,27±0,01	86,94±0,67	1,53±0,02	6,00±0,21
Тулайковская 105	5,94±0,12	3,19±0,09	1,81±0,07	76,89±1,98	1,87±0,08	5,05±0,15
Тюменская 80	7,18±0,40	3,45±0,21	2,41±0,09	71,41±2,02	2,09±0,09	4,41±0,15
Эстивум 155	4,46±0,15	2,32±0,11	1,45±0,07	75,25±0,77	1,92±0,03	4,69±0,09
АС Taber	5,72±0,32	2,65±0,25	1,96±0,08	69,41±1,86	2,17±0,09	4,26±0,13
Nawra	4,83±0,27	2,19±0,02	1,92±0,09	68,93±2,89	2,20±0,14	3,66±0,06

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы в разные фазы вегетации на почвах, различающихся содержанием ионов Al^{3+}

Вариант	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сухого в-ва	Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сухого в-ва	Содержание каротиноидов, мг/г сухого в-ва	Доля хлорофилла <i>a</i> в ССК хлоропластов, %
1	2	3	4	5
Башкирская 28				
Кущение				
Почвенный фон 4*	12,11 ± 0,15	6,50 ± 0,31	2,71 ± 0,03	76,77 ± 2,06
Почвенный фон 3	9,64 ± 0,38	5,45 ± 0,50	1,83 ± 0,04	79,11 ± 3,08
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	6,73 ± 0,24	3,43 ± 0,13	1,57 ± 0,06	74,23 ± 1,04
Почвенный фон 3	13,31 ± 0,15	7,67 ± 0,28	3,06 ± 0,01	80,41 ± 1,37
Цветение				
Почвенный фон 4	10,49 ± 0,57	6,37 ± 0,37	2,58 ± 0,08	83,13 ± 0,31
Почвенный фон 3	8,77 ± 0,94	4,39 ± 0,45	2,98 ± 0,09	73,42 ± 1,16
Бирюса				
Кущение				
Почвенный фон 4	12,69 ± 0,08	6,30 ± 0,28	2,99 ± 0,05	72,90 ± 2,23
Почвенный фон 3	10,44 ± 0,03	5,89 ± 0,21	2,13 ± 0,02	79,31 ± 1,95
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	4,36 ± 0,27	1,94 ± 0,21	1,29 ± 0,06	67,34 ± 2,59
Почвенный фон 3	12,47 ± 0,21	6,91 ± 0,19	2,93 ± 0,07	78,40 ± 1,15
Цветение				
Почвенный фон 4	10,79 ± 0,18	5,75 ± 0,17	2,77 ± 0,06	76,43 ± 1,41
Почвенный фон 3	7,54 ± 0,19	3,54 ± 0,32	2,47 ± 0,05	70,02 ± 3,29
Кинельская отрада				
Кущение				
Почвенный фон 4	10,95 ± 0,26	5,92 ± 0,29	2,65 ± 0,06	77,11 ± 2,12
Почвенный фон 3	10,11 ± 0,28	5,68 ± 0,23	1,94 ± 0,08	79,11 ± 2,66
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	5,69 ± 0,44	2,62 ± 0,26	1,47 ± 0,09	69,16 ± 2,07
Почвенный фон 3	13,89 ± 0,43	8,32 ± 0,36	3,12 ± 0,08	82,37 ± 0,65
Цветение				
Почвенный фон 4	10,66 ± 0,22	6,45 ± 0,37	2,55 ± 0,17	82,86 ± 3,89
Почвенный фон 3	10,45 ± 0,23	5,63 ± 0,27	2,78 ± 0,04	76,94 ± 1,70
Магистральная 1				
Кущение				
Почвенный фон 4	10,91 ± 2,84	5,98 ± 1,45	2,66 ± 0,38	77,78 ± 2,25
Почвенный фон 3	10,21 ± 0,63	5,36 ± 0,23	2,58 ± 0,20	75,88 ± 3,44
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	7,05 ± 0,23	3,89 ± 0,12	1,62 ± 0,05	78,27 ± 1,03
Почвенный фон 3	11,39 ± 0,13	7,29 ± 0,11	2,55 ± 0,11	85,89 ± 0,99
Цветение				
Почвенный фон 4	9,89 ± 0,10	6,36 ± 0,19	2,32 ± 0,08	86,13 ± 2,08
Почвенный фон 3	9,30 ± 0,93	5,00 ± 0,60	2,56 ± 0,09	76,64 ± 1,50

Продолжение Приложения И

1	2	3	4	5
Ольга				
Кущение				
Почвенный фон 4	12,17 ± 0,65	6,42 ± 0,54	2,84 ± 0,12	75,79 ± 1,81
Почвенный фон 3	9,54 ± 0,43	5,49 ± 0,36	1,72 ± 0,09	80,23 ± 1,61
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	6,12 ± 0,15	2,73 ± 0,04	1,65 ± 0,04	67,88 ± 1,56
Почвенный фон 3	13,50 ± 0,40	7,67 ± 0,33	3,13 ± 0,06	79,62 ± 0,83
Цветение				
Почвенный фон 4	8,90 ± 0,30	5,21 ± 0,16	2,25 ± 0,10	81,27 ± 2,09
Почвенный фон 3	9,87 ± 0,29	4,80 ± 0,11	2,81 ± 0,06	71,97 ± 0,59
Омская 39				
Кущение				
Почвенный фон 4	11,29 ± 0,29	6,06 ± 0,18	2,77 ± 0,15	76,91 ± 2,56
Почвенный фон 3	8,71 ± 0,51	4,99 ± 0,05	1,79 ± 0,13	80,38 ± 2,65
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	5,61 ± 0,08	2,58 ± 0,06	1,44 ± 0,02	69,36 ± 1,49
Почвенный фон 3	14,12 ± 0,22	7,92 ± 0,17	3,20 ± 0,06	79,10 ± 0,72
Цветение				
Почвенный фон 4	10,27 ± 0,05	6,08 ± 0,10	2,47 ± 0,01	81,78 ± 0,66
Почвенный фон 3	10,24 ± 0,29	5,90 ± 0,34	2,55 ± 0,07	80,28 ± 1,96
Свеча-стандарт				
Кущение				
Почвенный фон 4	12,35 ± 0,16	6,15 ± 0,40	2,80 ± 0,12	73,05 ± 0,34
Почвенный фон 3	11,25 ± 0,82	6,25 ± 0,61	2,27 ± 0,17	78,32 ± 1,85
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	7,25 ± 0,40	3,85 ± 0,32	1,74 ± 0,08	76,15 ± 2,17
Почвенный фон 3	12,97 ± 0,05	7,53 ± 0,16	2,93 ± 0,01	80,80 ± 0,89
Цветение				
Почвенный фон 4	9,68 ± 0,06	4,57 ± 0,20	2,82 ± 0,03	70,46 ± 1,80
Почвенный фон 3	9,38 ± 0,20	4,99 ± 0,32	2,60 ± 0,04	76,22 ± 2,34
Тулайковская 105				
Кущение				
Почвенный фон 4	13,85 ± 0,05	6,86 ± 0,32	3,25 ± 0,11	72,77 ± 2,37
Почвенный фон 3	11,15 ± 0,25	6,45 ± 0,27	2,11 ± 0,12	80,58 ± 3,10
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	7,67 ± 0,58	4,00 ± 0,42	1,84 ± 0,10	75,16 ± 1,63
Почвенный фон 3	12,89 ± 0,10	7,65 ± 0,15	2,96 ± 0,06	81,92 ± 1,37
Цветение				
Почвенный фон 4	11,47 ± 0,47	6,81 ± 0,11	2,68 ± 0,18	82,08 ± 2,96
Почвенный фон 3	8,58 ± 0,25	4,67 ± 0,15	2,33 ± 0,03	77,58 ± 0,66

Окончание Приложения И

1	2	3	4	5
Эстивум 155				
Кущение				
Почвенный фон 4	10,99 ± 0,07	5,99 ± 0,29	2,64 ± 0,04	77,50 ± 2,20
Почвенный фон 3	9,75 ± 0,66	5,45 ± 0,57	1,68 ± 0,07	78,56 ± 2,17
Выход в трубку				
Почвенный фон 4	5,11 ± 0,48	2,50 ± 0,11	1,36 ± 0,15	72,80 ± 2,81
Почвенный фон 3	12,52 ± 0,12	7,20 ± 0,06	2,91 ± 0,02	80,35 ± 0,46
Цветение				
Почвенный фон 4	9,07 ± 0,37	4,86 ± 0,37	2,49 ± 0,04	76,60 ± 1,90
Почвенный фон 3	7,64 ± 0,18	3,31 ± 0,22	2,54 ± 0,01	66,32 ± 2,14

Примечание: * почвенный фон 3 – рН 4,3; 5,4 мг Al/кг почвы; почвенный фон 4 – рН 4,3; 34,2 мг Al/кг почвы