

УДК 633.11:631.524.01

doi: 10.30766/2072-9081.2019.20.1.20-28

Наследование признаков алюмоустойчивости проростков яровой пшеницы в условиях рулонной культуры*

© 2019. Л.В. Волкова, О.С. Амунова

ФГБНУ "Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого", г. Киров, Российская Федерация

Изучены 8 сортов яровой мягкой пшеницы и 16 гибридов второго поколения, полученные методом полных топкроссов, по параметрам развития проростков (длина зародышевых корней, вес корней и надземной части), а также по потенциальной устойчивости к ионам алюминия (индекс длины корней) в условиях рулонной культуры (контроль – дистиллированная вода, опыт – водный раствор сульфата алюминия в концентрации 1,5 ммоль, рН 4,3). Исходные сорта проанализированы по общей и специфической комбинационной способности (ОКС и СКС). Высокой ОКС ростовых параметров обладали Баганская 95 (Россия, Новосибирская обл.), Карабалыкская 98 (Казахстан), Jasna (Польша); индекса длины корней – Алтайская 530 (Россия, Алтайский край) и Горноуральская (Россия, Свердловская обл.). Выделены три перспективные гибридные комбинации с высокой степенью фенотипического доминирования морфологических признаков (Алтайская 530 х Лютесценс 30, Баганская 95 х Серебристая, Тюменская 26 х Jasna) и пять гибридных комбинаций по способности противостоять стрессору (Алтайская 530 х Серебристая, Алтайская 530 х Jasna, Баганская 95 х Лютесценс 30, Карабалыкская 98 х Лютесценс 30, Тюменская 26 х Серебристая). В результате исследований показано, что наибольшее влияние ионы алюминия оказывают на длину зародышевых корней, снижая ее на 5...25% в зависимости от генотипа. Сортная дифференциация признаков более выражена в контрольных условиях. Общий коэффициент наследования (h^2_o) изучаемых параметров составлял 0,61...0,87, что свидетельствует о возможности эффективной селекции на потенциальную продуктивность и устойчивость к алюминию. Влияние отцовских компонентов на длину корня гибридов было незначительно, значения индекса длины корней определялись главным образом материнскими компонентами, что следует учитывать при планировании скрещиваний с участием данных сортов.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница, проросток, зародышевый корешок, гибрид, комбинационная способность, наследование, устойчивость к алюминию

Для цитирования: Волкова Л.В., Амунова О.С. Наследование признаков алюмоустойчивости проростков яровой пшеницы в условиях рулонной культуры. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2019; 20(1):20-28. DOI: 10.30766/2072-9081.2019.20.1.20-28.

Inheritance of aluminum resistance characteristics in spring wheat sprouts under conditions of a roll culture

© 2019. L.V. Volkova, O.S. Amunova

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V.Rudnitsky, Kirov, Russian Federation

Eight varieties of spring soft wheat and 16 hybrids of the second generation, formed by the method of complete top crosses have been studied in terms of the development parameters of seedlings (the length of the embryonic roots, the weight of roots and aboveground parts), and the potential resistance to aluminum ions (root length index - RLI) under conditions of a roll culture (control - distilled water, experience - an aqueous solution of aluminum sulfate at a concentration of 1.5 mmol, pH 4.3). Initial varieties are analyzed for general and specific combinational ability (GCA and SCA). High-growth parameters were characteristic of Baganskaya 95 (Russia, Novosibirsk region), Karabalykская 98 (Kazakhstan), Jasna (Poland); the values of the RLI are Altaiskaya 530 (Russia, Altai Territory) and Gornouralskaya (Russia, Sverdlovsk Region). Three promising hybrid combinations with a high degree of phenotypic dominance of morphological characteristics were identified (Altaiskaya 530 x Lutescens 30, Baganskaya 95 x Serebristaya, Tyumenskaya 26 x Jasna) and five hybrid combinations for resistance to stress (Altaiskaya 530 x Serebristaya, Altaiskaya 530 x Jasna, Baganskaya 95 x Lutescens 30, Karabalykская 98 x Lutescens 30, Tyumenskaya 26 x Serebristaya). As a result of the research, it has been shown that aluminum ions exert the greatest influence on the length of the embryonic roots, reducing it by 5...25% depending on the genotype. Variety differentiation of characters is more evident in control conditions. The total inheritance ratio (h^2_o) of the parameters studied was 0.61 ... 0.87, which indicated the possibility of effective selection for potential productivity and resistance to aluminum. The influence of the paternal components on the root length of the hybrids was insignificant; the values of the root length index were determined mainly by the maternal components, which should be taken into account when planning crosses involving these varieties.

Key words: spring soft wheat, seedling, embryonic root, hybrid, combinative ability, heritability, resistance to aluminum

For citation: Volkova L.V., Amunova O.S. Inheritance of aluminum resistance characteristics in spring wheat sprouts under conditions of a roll culture. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka = Agricultural Science Euro-North-East*. 2019; 20(1): 20-28. (In Russ.). DOI: 10.30766/2072-9081.2019.20.1.20-28.

* Работа выполнена в рамках Государственного задания №0767-2018-0006-С-01.

Введение. Алюминий по содержанию в земной коре занимает третье место (8,8% ее массы) после кислорода и кремния и является наиболее распространенным среди металлов [1]. В последние десятилетия проявляется тенденция к усилению кислотности почв по всему миру в связи с повышенной антропогенной нагрузкой [2]. С ростом кислотности возрастает токсичность ионов металлов, при этом алюминий рассценивается как главный вредный фактор для роста растений на почвах с $pH < 5,0$ [3]. В России находятся самые большие в мире площади почв с избыточной кислотностью. По результатам агрохимических обследований пахотных земель, площадь кислых почв ($pH < 5,5$) в настоящее время составляет около 65 млн. га, а потери сельскохозяйственной продукции в пересчете на зерно в год составляют 15-20 млн т [4].

В Волго-Вятском регионе России значительную часть пахотных земель занимают дерново-подзолистые почвы с кислой реакцией среды, содержанием гумуса не более 2-3% [5]. Такие почвы могут содержать до 9% подвижных форм алюминия. Избыток доступного алюминия на фоне низкого pH негативно сказывается на жизнедеятельности растений, вызывая угнетение развития корневой системы, снижение интенсивности дыхания, торможение фотосинтеза, хлороз (некроз) листьев и возможную гибель растения [4, 6, 7].

Устойчивость растений определяется различными механизмами, обеспечивающими внешнюю и внутреннюю детоксикацию ионов алюминия, и находится под полигенным генетическим контролем [8, 9]. Некоторыми авторами показано, что превалирующая роль принадлежит гену толерантности *Alt* (aluminum tolerant), продуктом которого является белок, осуществляющий перенос органических кислот (у пшеницы в основном яблочной кислоты) из корней в прикорневую зону [6,10,11]. Уровень алюмоустойчивости хлебных злаков связывают и с концентрацией фермента НАД-киназы в кончиках корня, накоплением каллозы в корнях и листьях растений [8]. G. Zhou, E. Delhaize с соавт. [7] предложены два основных механизма: исключения (предотвращают попадание Al^{3+} в цитозоль) и толерантности (позволяют растениям безопасно поглощать и накапливать Al^{3+} в своих клетках).

Для решения проблемы эдафической адаптации растений к почвенно-климатическим условиям каждой зоны следует рассматривать целенаправленное создание толерантных сортов зерновых культур [12, 13].

Оценка на устойчивость к алюминию в полевых условиях часто затруднена из-за сильной вариабельности pH почвенного раствора в поверхностном и подповерхностном горизонтах почвы, а также длительности и трудоемкости работы. Поэтому возникает потребность в лабораторной оценке на ранних этапах онтогенеза (в фазу проростков), когда растения наиболее чувствительны к стрессам. Показано, что различия, проявляющиеся между сортами в этот период, сохраняются и у взрослых растений [14]. В селекции сортов на устойчивость к алюминию требуют изучения – возможность передачи уровня признака от родителей гибридам и характер наследования устойчивости. При планировании скрещиваний важно учитывать, что, чем дальше в филогенетическом отношении отстоят друг от друга исходные формы, тем сильнее выражена генетическая дивергенция и тем вероятнее нахождение среди этого потомства трансгрессивных форм [15].

Цель исследований – выявить общую и специфическую комбинационную способность сортов яровой пшеницы, различающихся по уровню алюмоустойчивости в фазу проростков, определить степень доминирования признаков у гибридов F_2 в нормальных и стрессовых условиях, на основе коэффициентов наследуемости прогнозировать эффективность селекции на потенциальную устойчивость к ионам алюминия. Новизна – впервые в условиях Волго-Вятского региона получен гибридный материал яровой мягкой пшеницы для селекции на алюмоустойчивость.

Материал и методы. Объектом для исследований стали 16 гибридных комбинаций F_2 (по зерну), полученные путем полных топкроссов с участием четырех материнских и четырех отцовских компонентов. В качестве исходных форм использовали сорта яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР, отобранные по результатам кластерного анализа как наиболее удаленные в генетическом отношении. Материнскими формами служили сорта Алтайская 530 (Россия, Алтайский край), Баганская 95 (Россия, Новосибирская обл.), Карабалыкская 98 (Казахстан), Тюменская 26 (Россия, Тюменская обл.); отцовскими формами (тестерами) – Горноуральская (Россия, Свердловская обл.), Лютесценс 30 (Россия, Самарская обл.), Серебристая (Россия, Омская обл.), Jasna (Польша).

Определение уровня потенциальной алюмоустойчивости исходных форм и гибридов проводили в условиях рулонной культуры в трехкратной повторности по методике Е.М. Лисицына [16]. Семена проращивали в течение

пяти суток при температуре 22-23⁰С. В контрольном варианте использовали дистиллированную воду, в опытном – водный раствор сульфата алюминия в концентрации 1,5 мМоль, рН 4,3 (соответствует кислотности почвенного раствора места произрастания). По окончании опыта оценивали массу надземной части проростков, длину и массу зародышевых корней, а также уровень потенциальной алюмоустойчивости (ИДК – индекс длины корней) как отношение средних длин корней в опыте и контроле. Степень фенотипического доминирования признаков (h_p) определяли по формуле:

$$h_p = 2(F - P_{cp}) / P_l - P_x,$$

где h_p – степень фенотипического доминирования, F – среднее значение абсолютных величин гибрида, P_{cp} – среднее значение абсолютных величин родителей, P_l и P_x – соответственно среднее значение лучшего и худшего родителей¹. Коэффициент наследуемости (h^2) рассчитывали по методике Б.А. Доспехова²,

оценку эффектов ОКС и СКС родительских компонентов производили согласно методическим рекомендациям³.

Результаты и их обсуждение. При анализе ростовых параметров (длина зародышевых корней, масса корней и ростков) выделены материнские формы Баганская 95 и Тюменская 26, имеющие достоверно высокие значения признаков по отношению к тестерам. По устойчивости к ионам алюминия (по величине ИДК) преимущество имела отцовская форма Горноуральская, а самыми низкими значениями характеризовалась материнская форма Тюменская 26. Межсортовая дифференциация признаков, за исключением массы ростка, была незначительной, при этом в контрольных условиях коэффициент вариации был несколько выше ($V = 7,9...14,4\%$), чем в условиях опыта ($V = 5,1...12,7\%$). Следовательно, генотипические различия у сортов более ярко проявлялись в нормальных условиях проращивания (табл. 1).

Таблица 1 / Table 1

Характеристика исходных форм яровой пшеницы по ростовым параметрам и устойчивости к ионам алюминия в фазу проростков

Characteristics of the original forms of spring wheat by growth parameters and resistance to aluminum ions in the seedling phase

<i>Сорт / Variety</i>	<i>Длина корня, см / Root length, cm</i>	<i>Масса корня, мг / Root weight, mg</i>	<i>Масса ростка, мг / Weight of sprout, mg</i>	<i>ИДК, % / RLI, %</i>
♀ Алтайская 530 / ♀ Altayskaya 530	9,64 8,06*	3,73 3,36*	4,01 3,94	83,6
♀ Баганская 95 / ♀ Baganskaya 95	10,82 8,82*	4,38 3,93*	5,17 5,22	81,5
♀ Карабалыкская 98 / ♀ Karabalykskaya 98	9,73 7,65*	3,38 3,44	4,07 4,06	79,1
♀ Тюменская 26 / ♀ Tyumenskaya 26	11,23 8,80*	3,84 3,42*	4,66 4,63	78,6
♂ Лютесценс 30 / ♂ Lutestsens 30	9,80 8,43*	3,41 3,17*	3,51 3,63	86,0
♂ Jasna	9,38 8,34*	3,98 3,95	3,90 4,08*	89,0
♂ Горноуральская / ♂ Gornouralskaya	8,82 8,43	3,63 3,39	5,12 4,77	95,6
♂ Серебристая / ♂ Serebristaya	9,66 7,85*	3,33 3,12	3,88 3,85	81,2
Коэффициент вариации (V, %) / Coefficient of variation (V, %)	7,9 5,1	9,6 8,9	14,4 12,7	6,8
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	0,85 0,58	0,41 -	0,25 0,89	10,1

Примечания: верхняя строка – контроль, нижняя – 1,5 мМоль Al; * опытные величины значимо отличаются от контрольных, $p \leq 0,05$.

Note: the top line is the control, the bottom line is 1.5 mM Al; * - experimental values are significantly different from the control, $p \leq 0.05$.

¹Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.

²Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Колос, 1979. 416 с.

³Вольф В.Г. Методические рекомендации по применению математических методов для анализа экспериментальных данных по изучению комбинационной способности. Харьков, 1980. 76 с.

В работах российских и зарубежных авторов указывается, что токсичность алюминия в наибольшей степени сказывается на развитии корневой системы растения, чем на развитии его надземной части [2, 4, 17]. В наших исследованиях стрессовый фактор значительное влияние оказал на длину корней, снизив ее в среднем на 20% у материнских сортов и на 12% у тестеров – различия по этому показателю в системе «опыт-контроль» достоверны у всех изучаемых генотипов, за исключением сорта Горноуральская. Масса корней под воздействием ионов алюминия снизилась соответственно на 8 и 9% у материнских и отцовских растений. Наименьшему влиянию стрес-

сора подверглись ростки пшеницы – у большинства сортов изменение массы ростков было статистически незначимым. Достоверные отличия данного параметра относительно контроля установлены только для сорта Jasna, у которого в стрессовых условиях произошло увеличение массы ростка на 5%.

На основе топкроссных испытаний был проведен дисперсионный анализ, который позволил выявить высокую значимость эффектов общей комбинационной способности (ОКС) у родительских сортов по всем признакам на обоих фонах изучения. Достоверность отличий устанавливалась относительно средней ОКС, равной нулю (табл. 2).

Таблица 2 / Table 2

**Оценки эффектов ОКС родительских сортов в нормальных и стрессовых условиях
Evaluation of the effects of GCA on parental varieties under normal and stressful conditions**

<i>Сорт / Variety</i>	<i>Длина корня / Root length</i>	<i>Масса корня / Root weight</i>	<i>Масса ростка / Weight of sprout</i>	<i>ИДК / RLI</i>
♀ Алтайская 530 / ♀ Altayskaya 530	-1,28 -0,55	-0,40 -0,26	-0,64 -0,56	5,74*
♀ Баганская 95 / ♀ Baganskaya 95	0,69* 0,26*	0,41* 0,20*	0,45* 0,21*	-3,13
♀ Карабалыкская 98 / ♀ Karabalykskaya 98	0,70* 0,41*	0,09 0,23*	0,30* 0,48*	-1,99
♀ Тюменская 26 / ♀ Tyumenskaya 26	-0,11 -0,13	-0,11 -0,17	-0,10 -0,12	-0,62
♂ Лютеценс 30 / ♂ Lutestsens 30	-0,23 -0,23	-0,20 -0,20	-0,27 -0,28	-1,01
♂ Jasna	0,78* 0,24*	0,49* 0,37*	0,34* 0,27*	-3,56
♂ Горноуральская / ♂ Gornouralskaya	-0,28 0,15*	0,01 0,17*	0,31* 0,31*	3,38*
♂ Серебристая / ♂ Serebristaya	-0,27 -0,16	-0,30 -0,34	-0,39 -0,31	1,18
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	0,22 0,11	0,13 0,10	0,09 0,19	2,74

Примечания: верхняя строка – контроль, нижняя строка – 1,5 мМоль Al; * достоверно высокие значения ОКС.
Note: the top line is the control, the bottom line is 1.5 mM Al; * reliably high values of GCA.

Существенно высокую ОКС по всем ростовым параметрам имели сорта Баганская 95, Карабалыкская 98, Jasna, низкую – Алтайская 530, Лютеценс 30, Серебристая. У сорта Горноуральская высокие значения ОКС получены по массе и длине корней в опытном варианте, а также массе ростка на обоих фонах, достоверно низкие – по длине корней в контроле. По способности противостоять стрессору (по величине ИДК) достоверно высокие эффекты ОКС отмечены у материнского сорта

Алтайская 530 и тестера Горноуральская, низкие – у сортов Баганская 95 и Jasna.

В гибридных популяциях F₂ пределы межсортового варьирования длины корней были выше, чем у исходных форм, и составляли 8,26...12,38 см (V = 11,5%) в контроле и 7,77...9,69 см (V = 6,4%) в опыте. При этом наблюдался положительный сдвиг общего среднего значения у гибридов по сравнению со средним значением родителей – прибавка на 0,63 и 0,46 см в контроле и опыте соответ-

ственно. Влияние ионов алюминия на длину корней оказалось существенным во всех комбинациях скрещивания, кроме «Алтайская 530 х Серебристая», общее снижение длины

корней под влияние стрессора составило 17%. Значения ИДК в зависимости от комбинации скрещивания варьировали в пределах от 75,1 до 94,1%.

Таблица 3 / Table 3

Степень фенотипического доминирования и эффекты СКС у гибридных популяций F₂ в нормальных и стрессовых условиях
The degree of phenotypic dominance and the effects of SCA in hybrid populations of F₂ under normal and stressful conditions

Комбинация скрещивания / Combination crossbreeding	Длина корня / Root length		Масса корня / Root weight		Масса ростка / Weight of sprout		ИДК / RLI	
	<i>h_p</i>	CKC/ SCA	<i>h_p</i>	CKC/ SCA	<i>h_p</i>	CKC/ SCA	<i>h_p</i>	CKC/ SCA
Алтайская 530 х Лютеценс 30 / Altayskaya 530 х Lutestsens 30	13,1 2,4	1,76* 0,71*	3,1 3,8	0,57* 0,22*	3,3 3,8	0,85* 0,61*	-3,4	-7,93
Алтайская 530 х Jasna / Altayskaya 530 х Jasna	-3,6 0,5	-0,98 -0,17	-0,7 -0,1	-0,40 -0,09	-1,8 0,6	-0,51 -0,27	2,0	5,55
Алтайская 530 х Горноуральская / Altayskaya 530 х Gornouralskaya	-0,9 -0,9	-0,08 -0,27	3,0 20,7	0,14* -0,10	-0,7 -0,9	-0,13 -0,37	0,3	-1,70
Алтайская 530 х Серебристая / Altayskaya 530 х Serebristaya	-139,0 -1,8	-0,71 -0,27	-2,3 0,0	-0,31 -0,03	-8,2 -3,1	-0,21 0,03	10,6	4,07
Баганская 95 х Лютеценс 30 / Baganskaya 95 х Lutestsens 30	0,2 0,5	-0,57 -0,06	0,3 1,2	-0,25 0,15*	0,0 0,2	-0,45 0,08	0,1	4,12
Баганская 95 х Jasna / Baganskaya 95 х Jasna	2,2 0,9	-0,28 -0,46	4,2 22,0	0,01 -0,30	1,4 0,5	-0,04 -0,18	-2,7	-2,09
Баганская 95 х Горноуральская / Baganskaya 95 х Gornouralskaya	0,9 2,2	-0,19 -0,07	1,4 2,3	-0,01 0,04*	8,0 5,7	-0,08 0,16*	-0,5	0,60
Баганская 95 х Серебристая / Baganskaya 95 х Serebristaya	3,0 2,3	1,04* 0,60*	1,1 0,8	0,25* 0,10*	1,2 -0,1	0,57* -0,06	-16,1	-2,63
Карабалыкская 98 х Лютеценс 30 / Karabalykskaya 98 х Lutestsens 30	12,8 1,5	-0,77 -0,36	22,0 4,5	-0,25 0,02	2,2 3,0	-0,27 -0,31	0,5	3,10
Карабалыкская 98 х Jasna / Karabalykskaya 98 х Jasna	16,1 4,9	0,38 0,29*	4,0 3,1	0,20* 0,03*	16,4 114,0	0,07 -0,14	-1,1	-0,07
Карабалыкская 98 х Горноуральская / Karabalykskaya 98 х Gornouralskaya	4,2 4,2	0,27 0,35*	4,4 36,8	-0,13 0,06*	1,7 3,4	0,20* 0,21*	-0,1	1,11
Карабалыкская 98 х Серебристая / Karabalykskaya 98 х Serebristaya	39,1 9,7	0,12 -0,28	28,0 2,5	0,18* -0,08	6,3 10,1	0,01 0,24*	-0,8	-4,14
Тюменская 26 х Лютеценс 30 / Tyumenskaya 26 х Lutescens 30	-1,0 -1,8	-0,42 -0,30	4,2 -1,5	-0,06 -0,39	0,1 -0,6	-0,12 -0,38	0,2	0,70
Тюменская 26 х Jasna / Tyumenskaya 26 х Jasna	1,9 2,8	0,88* 0,35*	7,9 3,1	0,19* 0,37*	2,9 3,6	0,47* 0,60*	-1,4	-3,39
Тюменская 26 х Горноуральская / Tyumenskaya 26 х Gornouralskaya	0,1 0,8	0,01 -0,02	1,8 30,7	-0,03 -0,02	0,0 1,4	0,01 0,00	0,1	-0,02
Тюменская 26 х Серебристая / Tyumenskaya 26 х Serebristaya	-1,0 0,1	-0,46 -0,05	-0,1 0,7	-0,12 0,02	-1,2 -0,7	-0,36 -0,21	5,1	2,71
Средняя величина δ_{si}^2 / mean value δ_{si}^2	-	0,63 0,15	-	0,06 0,03	-	0,16 0,09	-	9,1

Примечания: верхняя строка – контроль, нижняя строка – 1,5 мМоль Al; * достоверно высокие значения СКС согласно средней величине дисперсии (δ_{si}^2).

Note: the top line is the control, the bottom line is 1.5 mM Al; * reliably high values of SCA according to the mean value of the dispersion (δ_{si}^2).

Для гибридов была характерна и более значительная межсортовая вариабельность весовых показателей проростков по сравнению с родителями ($V = 11,2...14,3\%$). Предельные значения массы ростков и корней в гибридных популяциях отклонялись от крайних значений исходных форм как в положительную, так и в отрицательную сторону на $0,63...1,30$ мг, при этом наблюдалось превышение общего среднего значения гибридов над средним значением родителей на $0,34...0,40$ мг. Влияние стресса на массу корня и ростка было существенным у трех гибридных комбинаций: Алтайская 530 x Лютесценс 30, Баганская 95 x Jasna, Тюменская 26 x Лютесценс 30. У пяти гибридов отмечено снижение какого-либо одного весового показателя.

Степень фенотипического доминирования (h_p) в зависимости от комбинации скрещивания колебалась в пределах $-139,0...+114,0$. Высокая степень фенотипического доминирования ($h_p > 1$), как и существенно высокие эффекты СКС по длине корней, массе корней и ростков наблюдались в комбинациях Алтайская 530 x Лютесценс 30, Баганская 95 x Серебристая, Тюменская 26 x Jasna (табл. 3). По индексу ИДК, характеризующему устойчивость к алюминию, различия статистически не доказываются, однако можно отметить комби-

нации Алтайская 530 x Jasna, Алтайская 530 x Серебристая, Баганская 95 x Лютесценс 30, Карабалыкская 98 x Лютесценс 30, Тюменская 26 x Серебристая. Остальные комбинации имели промежуточное наследование признаков, либо уклонялись в сторону лучшего или худшего родителя.

Если оценивать согласованность изученных параметров в опыте и контроле, можно отметить, что условия проращивания не влияли на оценку h_p и СКС длины корней и массы ростков – коэффициент корреляции «опыт-контроль» значим на 1%-ном уровне (соответственно $r = 0,55$ и $0,85$; $n = 16$). Корреляция между контрольными и опытными значениями коэффициента доминирования массы корней была несущественной ($r = -0,05$), параметра СКС – слабой положительной ($r = 0,31$). Можно предположить, что наследование массы зародышевых корней обусловлено разными механизмами в зависимости от условий проращивания семян.

Для рационального планирования родительских пар, включаемых в скрещивания, а также ориентировочного прогнозирования эффективности селекции, кроме определения комбинационной способности, важную информацию дает коэффициент наследуемости признаков (табл. 4).

Таблица 4 / Table 4

Коэффициенты наследуемости (h^2) физиологических параметров проростков яровой пшеницы
Heritability coefficients (h^2) of physiological parameters of spring wheat seedlings

Признак / Character	Коэффициент наследуемости / Heritability coefficients			
	h^2_A	h^2_B	h^2_{AB}	h^2_O
Длина корня / Root length	0,37	0,03	0,46	0,86
	0,31	0,01	0,39	0,71
Масса корня / Root weight	0,27	0,28	0,21	0,76
	0,22	0,39	0,26	0,87
Масса ростка / Weight of sprout	0,32	0,16	0,36	0,84
	0,33	0,14	0,22	0,69
ИДК / RLI	0,61	-	-	0,61

Примечания: верхняя строка – контроль, нижняя строка – 1,5 мМоль Al.
Note: the top line is the control, the bottom line is 1.5 mM Al

Коэффициент наследуемости, характеризующий степень передачи селективируемого признака, вычисляли методом дисперсионного анализа топкроссных скрещиваний. По всем ростовым параметрам проростков существенность влияния материнских (фактор А) и отцовских форм (фактор В), а также их взаимодействия (АВ) доказаны на 5%-ном уровне

значимости ($F_{\phi} > F_{05}$). Высокие общие коэффициенты наследуемости (h^2_O) этих признаков свидетельствуют о том, что 69...87% фенотипической изменчивости обусловлено наследственными факторами, и отбор может быть эффективен. При скрещиваниях также необходимо учитывать, что влияние отцовских компонентов на длину корня незначительно.

Изучение наследования ростовых параметров проростков в нормальных и стрессовых условиях не дает полной информации о наследовании устойчивости к ионам алюминия. Поэтому был определен коэффициент наследования индекса длины корней для определения вкладов родительских компонентов, несущих гены приспособленности. Устойчивость к стрессу, оцениваемая по значениям ИДК, не зависела существенно от отцовских форм и взаимодействия двух родителей, поэтому общий коэффициент наследования определялся только материнскими компонентами.

Выводы. В результате изучения сортов и гибридных популяций яровой мягкой пшеницы в фазу проростков в условиях ролонной культуры высокую общую комбинационную способность ростовых признаков (длина зародышевых корней, масса корней и ростков) имели сорта Баганская 95, Карабалыкская 98

и Jasna. По способности противостоять стрессу (по величине ИДК) высокой ОКС характеризовались материнский сорт Алтайская 530 и тестер Горноуральская.

Наиболее перспективными по потенциальной продуктивности можно считать гибридные комбинации Алтайская 530 х Лютесценс 30, Баганская 95 х Серебристая, Тюменская 26 х Jasna, по устойчивости к алюминию – Алтайская 530 х Серебристая, Алтайская 530 х Jasna, Баганская 95 х Лютесценс 30, Карабалыкская 98 х Лютесценс 30, Тюменская 26 х Серебристая.

Высокие коэффициенты наследуемости параметров проростков позволяют проводить эффективный отбор на начальном этапе развития растений. Влияние отцовских форм на длину корня было незначительно, а значения индекса длины корней у гибридов определялись главным образом материнскими компонентами.

Список литературы

1. 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. Режим доступа: http://www.researchgate.net/publication/271534788_Plant_Adaptation_to_Acid_Soils_The_Molecular_Basis_for_Crop_Aluminum_Resistance.
2. Szabo-Nagy A., Gyimes E., Vaha A. Aluminium toxicity in winter wheat // Acta Univ. Sapientiae, Alimentaria. 2015. V.8. P. 95-103. Режим доступа: <http://www.acta.sapientia.ro/acta-alim/C8/alim8-9.pdf>.
3. 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. <https://www.hindawi.com/journals/bmri/2013/173682/>.
4. Яковлева О.В. Фитотоксичность ионов алюминия // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2018. Т. 179 (3). С. 315-331. Режим доступа: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-3-315-331>.
5. Баталова Г.А., Широких И.Г., Тулякова М.В., Шевченко С.Н., Русакова И.И., Абубакирова Р.И., Жуйкова О.А. Некоторые результаты и вопросы методологии селекции овса на устойчивость к эдафическому стрессу // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2015. № 4 (47). С. 9-15. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23857046>.
6. Амосова Н.В., Николаева О.Н., Сынзыныс Б.И. Механизмы алюмотолерантности у культурных растений (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2007. №1. С. 36-41. Режим доступа: <http://www.agro-biology.ru/articles/1-2007amosova.pdf>.
7. Zhou G., Delhaize E., Zhou M., Ryan P.R. Biotechnological Solutions for Enhancing the Aluminium Resistance of Crop Plants. Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations. Croatia: InTech, 2011. pp. 119-142. Режим доступа: <https://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-in-plants-mechanisms-and-adaptations/biotechnological-solutions-for-enhancing-the-aluminium-resistance-of-crop-plants/>.
8. Яковлева О.В., Капешинский А.М. Генетические основы устойчивости к токсичным ионам алюминия у разных видов. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23819788>.
9. Лисицын Е.М., Щенникова И.Н., Тиунова Л.Н. Полигенный характер алюмоустойчивости ячменя // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2007. №1. С. 10-12. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=9455047>.
10. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. М.: Агропромиздат, 1991. 420 с. Режим доступа: <https://www.libex.ru/detail/book734752.html>.
11. Алексеева-Попова Н.В. Клеточно-молекулярные механизмы металлоустойчивости растений. В сб.: Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов. Л., 1991. С. 5-15. Режим доступа: <http://pdf.knigi-x.ru/21biolo-giya/204178-1-fiziologo-biohimicheskie-molekulyarno-geneticheskie-mehanizmi-ustoyc-hivosti-ras-teniyse-meystva-poaceae-tyazhelim-metalla.php>.
12. Жученко А.А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации. М., 2012. 584 с. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=19503595>.

13. Карманенко И.М. Сортовая реакция зерновых культур на низкие температуры, условия закисления и ионы алюминия // Сельскохозяйственная биология. 2014. Т.49. № 5. С. 66-77. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22488366>.
14. Марченкова Л.А., Давыдова Н.В., Чавдарь Р.Ф., Орлова Т.Г., Казаченко А.О., Грачева А.В., Штрокова А.В. Оценка адаптивности сортов и линий яровой пшеницы на фоне искусственно моделируемых стрессов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. № 5 (151). С. 9-15. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29220885>.
15. 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. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23521651>.
16. Лисицын Е.М. Методика лабораторной оценки алюмоустойчивости зерновых культур // Доклады РАСХН. 2003. № 3. С. 5-7. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=18029718>.
17. Kopittke P.M., Moor K.L., Lombi E., Gianoncelli A., Ferguson B.J., Blamey F.P. C. et al. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots // Plant Physiol. 2015. Vol. 167. P 1402-1411. DOI: 10.1104/pp.114.253229.

Поступила: 12.07.2018 Принята к опубликованию: 06.02.2019

Сведения об авторах:

Волкова Людмила Владиславовна, кандидат биол. наук, зав. лабораторией ФГБНУ "Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого", ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, **ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0837-8425>**, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru

Амунова Оксана Сергеевна, кандидат биол. наук, мл. научный сотрудник ФГБНУ "Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого", ул. Ленина, д. 166а, г. Киров, Российская Федерация, 610007, **ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-8560-840X>**, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru

References

1. 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. Vol. 66. pp. 23.1-23.28. URL: https://www.researchgate.net/publication/271534788_Plant_Adaptation_to_Acid_Soils_The_Molecular_Basis_for_Crop_Aluminum_Resistance.
2. Szabo-Nagy A., Gyemes E., Veha A. Aluminium toxicity in winter wheat // Acta Univ. Sapientiae, Alimentaria. 2015. Vol. 8. pp. 95-103. URL: <http://www.acta.sapientia.ro/acta-alim/C8/alim8-9.pdf>.
3. 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. Vol. 2013. Article ID 173682, 16 p. URL: <https://www.hindawi.com/journals/bmri/2013/173682/>.
4. Yakovleva O.V. *Fitotoksichnost' ionov alyuminiya*. [Phytotoxicity of aluminum ions]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*. 2018. Vol. 179 (3). pp. 315-331. (In Russ.). URL: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-3-315-331>.
5. Batalova G.A., Shirokikh I.G., Tulyakova M.V., Shevchenko S.N., Rusakova I.I., Abubakirova R.I., Zhuykova O.A. *Nekotorye rezul'taty i voprosy metodologii seleksii ovsy na ustoychivost' k edaficheskomu stress*. [Some results and methodical aspects of oats breeding for resistance against edaphic stress]. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka*. 2015. no. 4 (47). pp. 9-15. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23857046>.
6. Amosova N.V., Nikolaeva O.N., Synzynys B.I. *Mekhanizmy alyu-motolerantnosti u kul'turnykh rasteniy (obzor)*. [Mechanisms of aluminum tolerance in cultivated plants (review)]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. 2007. no.1. pp. 36-41. (In Russ.). URL: <http://www.agrobiology.ru/articles/1-2007amosova.pdf>.
7. Zhou G., Delhaize E., Zhou M., Ryan P.R. Biotechnological Solutions for Enhancing the Aluminium Resistance of Crop Plants. Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations. Croatia: InTech, 2011. pp. 119-142. URL: <https://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-in-plants-mechanisms-and-adaptations/biotechnological-solutions-for-enhancing-the-aluminium-resistance-of-crop-plants/>.
8. Yakovleva O.V., Kapeshinskiy A.M. *Geneticheskie osnovy ustoychivosti k toksichnym ionam alyuminiya u raznykh vidov zlakov*. [Genetic basis of resistance to toxic aluminum ions in different species of cereals]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*. Saint Petersburg: VIR, 2012. Vol. 170. pp. 45-57. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23819788>.
9. Lisitsyn E.M., Shchennikova I.N., Tiunova L.N. *Poligennyy kharakter alyumoustoychivosti yachmenya*. [Polygenic nature of alumostability in barley]. *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk*. 2007. no. 1. pp. 10-12. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=9455047>.
10. Klimashevskiy E.L. *Geneticheskiy aspekt mineral'nogo pitaniya rasteniy*. [The genetic aspect of mineral nutrition of plants]. Moscow: Agropromizdat, 1991. 420 p. (In Russ.). URL: <https://www.libex.ru/detail/book/734752.html>.

11. Alekseeva-Popova N.V. *Kletochno-molekulyarnye mekhanizmy me-talloustoychivosti rasteniy*. [Cellular molecular mechanisms of metal resistance of plants]. *V sb.: Ustoychivost' k tyazhelym metallam dikorastushchikh vidov*. [In Proc.: Resistance to heavy metals of wild species]. Leningrad, 1991. pp. 5-15. (In Russ.). URL: <http://pdf.knigi-x.ru/21biologiya/204178-1-fiziologo-biohimicheskie-molekulyarno-geneticheskie-mehanizmi-ustoychivosti-raste-niy-semeystva-poaceae-tyazhelim-metalla.php>.

12. Zhuchenko A.A. *Mobilizatsiya geneticheskikh resursov tsvetkovykh rasteniy na osnove ikh identifikatsii i sistematizatsii*. [Mobilization of genetic resources of flowering plants on the base of their identification and systematization]. Moscow, 2012. 584 p. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=19503595>

13. Karmanenko I.M. *Sortovaya reaktsiya zernovykh kul'tur na nizkie temperatury, usloviya zakisleniya i iony alyuminiya*. [Response to low temperature, soil acidification and aluminum in the varieties of cereal crops]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. 2014. Vol. 49. no. 5. pp. 66-77. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22488366>.

14. Marchenkova L.A., Davydova N.V., Chavdar' R.F., Orlova T.G., Kazachenko A.O., Gracheva A.V., Shtrokolava A.V. *Otsenka adaptivnosti sortov i liniy yarovoy pshenitsy na fone iskusstvenno modeliruemykh stressov*. [Adaptability evaluation of spring wheat varieties and breeding lines under the conditions of artificially modeled stress factors]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2017. no. 5 (151). pp. 9-15. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29220885>.

15. Lisitsyn E.M., Amunova O.S. *Geneticheskoe raznoobrazie sortov yarovoy myagkoy pshenitsy po alyumoustoychivosti*. [Genetic variability of spring soft wheat varieties in aluminum tolerance]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*. 2014. Vol. 18. no. 3. pp. 497-505. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=23521651>.

16. Lisitsyn E.M. *Metodika laboratornoy otsenki alyumoustoychivosti zernovykh kul'tur*. [Methods for laboratory evaluation of aluminum resistance in grain crops]. *Doklady RASKhN*. 2003. no. 3. pp. 5-7. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=18029718>

17. Kopittke P.M., Moor K.L., Lombi E., Gianoncelli A., Ferguson B.J., Blamey F.P. C. et al. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots // *Plant Physiol*. 2015. Vol. 167. pp 1402-1411. DOI: 10.1104/pp.114.253229.

Received: 12.07.2018

Accepted for publication: 06.02.2019

Information about the authors:

Lyudmila V. Volkova, PhD in biology, head of laboratory, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V.Rudnitsky, Lenina str., 166a, Kirov, Russian Federation, **ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0837-8425>**, 610007, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru

Oksana S. Amunova, PhD in biology, associate researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V.Rudnitsky, Lenina str., 166a, Kirov, Russian Federation, **ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-8560-840X>**, e-mail: priemnaya@fanc-sv.ru