МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФГБНУ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ АГРАРНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СЕВЕРО-ВОСТОКА имени Н. В. РУДНИЦКОГО

ТЕХНОЛОГИЯ ПОЛУЧЕНИЯ ИСХОДНОГО СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА ЗЕРНОВЫХ И ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР С ВЫСОКОЙ КИСЛОТОУСТОЙЧИВОСТЬЮ

Научно-практические рекомендации

Киров
2025

УДК 633.1:631.527.8:581.1
ББК 41.3+42.112
Т 38

Т 38 **Технология получения исходного селекционного материала зерновых и зернобобовых культур с высокой кислотоустойчивостью**. Научно-практические рекомендации. Киров: ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока, 2025. 48 с. [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://fanc-sv.ru/uploads/docs/Technologia_kislotoustoychivost-2025.pdf

ISBN 978-5-7352-0182-3

Утверждено ученым советом ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого, протокол № 9 от 02.12.2025 г.

Научно-практические рекомендации подготовил:

Е. М. Лисицын, доктор биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории эдафической устойчивости сельскохозяйственных растений ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого.

Рецензенты:

И. Н. Щенникова – доктор с.-х. наук, чл.-корр. РАН, заведующая отделом селекции и первичного семеноводства ячменя ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого;

Е. И. Уткина – доктор с.-х. наук, заведующая отделом селекции озимой ржи ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого

В предлагаемом издании описаны современные взгляды на проблемы селекции сельскохозяйственных растений для возделывания на кислых дерново-подзолистых почвах европейского Северо-Востока России и получения исходного материала сельскохозяйственных культур с высоким уровнем кислотоустойчивости. Предлагаются различные способы оценки состояния растений в полевых, вегетационных и лабораторных условиях. Приводятся примеры использования описываемых подходов и аппаратное обеспечение этих работ. Технология разработана в рамках выполнения проекта «Реализация Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства и научное обеспечение развития отраслей агропромышленного комплекса» государственной программы РФ «Научно-технологическое развитие Российской Федерации»

Рекомендации предназначены для научных исследователей селекционных и биотехнологических центров, преподавателей и студентов высших учебных заведений агрономической и биологической направленности.

Методические рекомендации разработаны при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках реализации программы создания и развития центра по теме: «Селекционно-семеноводческий центр в области сельского хозяйства по зерновым и зернобобовым культурам в целях создания и внедрения в агропромышленный комплекс современных технологий на основе собственных разработок Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого»» (грант в форме субсидии, соглашение № 075-15-2025-171).

ISBN 978-5-7352-0182-3

УДК 633.1:631.527.8:581.1
ББК 41.3+42.112

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Мировое земледелие в нашу эпоху тяготеет к умеренным и субтропическим областям. В то время в бывшем СССР почти половина сельскохозяйственных угодий (76 млн га) находилась между 55 и 50° северной широты, то есть между Москвой и Харьковом; к северу от Москвы расположено 40 млн га (Вавилов, 1931). Отдельные пятна земледельческой культуры поднимаются до полярного круга и даже выше. Так, в Норвегии посевы ячменя и овса доходят до 70° северной широты, в Швеции – до 68°30′; по многолетним данным Всероссийского НИИ генетических ресурсов растений (бывший ВИР, г. Санкт-Петербург), озимая рожь и ячмень в европейской части России могут возделываться даже на 67° северной широты.

Основными предпосылками развития земледелия на Севере, по мнению (Вавилов, 1931), являются известкование кислых почв, их осушка и внесение минеральных удобрений. Кислые почвы (с pH ниже 5,5 единиц) широко распространены во всем мире, они часто вполне пригодны для ведения сельскохозяйственного производства (Borlaug, Dowswell, 1997). По оценкам (Sharma et al., 2025), доля земель с кислыми почвами составляет 3 960 млн га, или около трети всей свободной ото льда территории земного шара (рис. 1). В Европе из 391 млн га кислых почв на долю подзолистых и дерново-подзолистых приходится 56,5 % (соответственно 146 и 75 млн га) (Von Uexkull, Mutert, 1995). Остальные 43,5 % заняты другими 12 типами кислых почв (согласно группировке почв, принятой ФАО).

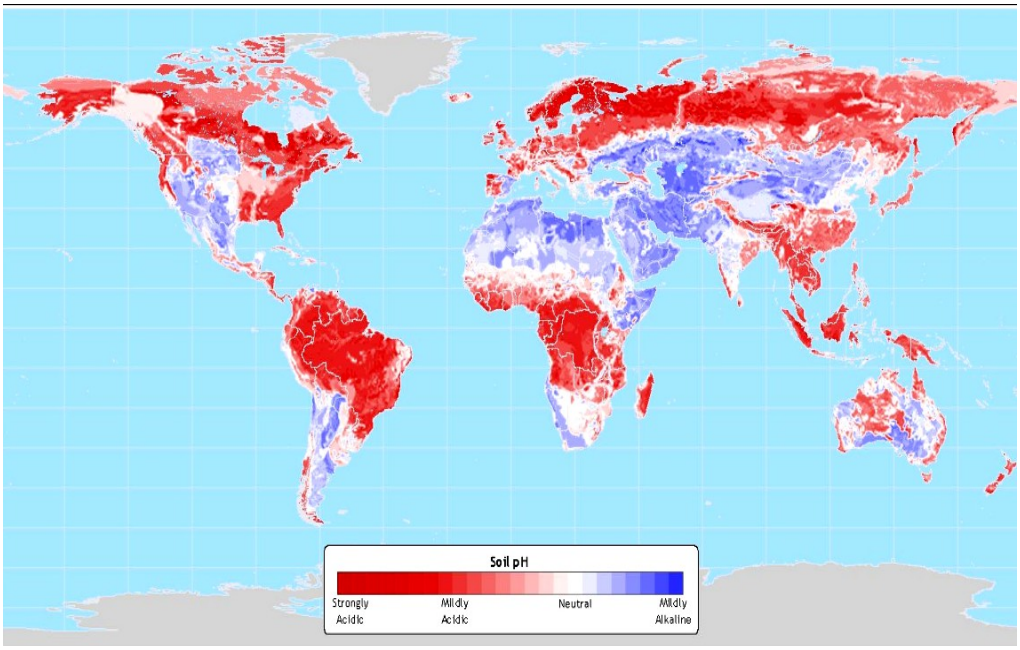

Рисунок 1. **Распространение кислых почв в мире. [Электронный ресурс]. URL: https://sage-public-files.s3.amazonaws.com/atlas/soil-ph/atl_soilph.jpg. (дата обращения: 25.08.2025 г.)**

На северо-востоке Европы кислые дерново-подзолистые почвы в основном расположены в Нечерноземной полосе России (рис. 2). Этот регион представляет собой большую площадь сельскохозяйственных угодий страны, призванный обеспечивать национальную экономику и население различными продуктами сельского хозяйства. Земли сельскохозяйственного назначения занимают здесь около 48,9 млн га, включая 30,7 млн га пашни.

Рисунок 2. **Зона распространения кислых дерново-подзолистых почв в Европе (https://avatars.mds.yandex.net/i?id=1e21898824f51fb4876dc9a7fb1e6d8e_l-5239481-images-thumbs&ref=rim&n=13&w=800&h=600)**

Согласно (Доклад о состоянии..., 2024), в целом на 01.01. 2023 г. по Российской Федерации кислые почвы (от слабо- до сильнокислых) занимали около 40 % пашни, из которых половина представлена слабокислыми почвами с pH 5,1–5,5 единиц (рис. 3).

В **европейской** части России **очень сильнокислые** почвы (pH < 4,0) выявлены на незначительной территории в Центральном (0,10 % от общей площади пахотных угодий) и Северо-Западном (0,08 %) федеральных округах. Наименьшая их доля установлена в Приволжском (0,03 % площади пахотных угодий), Северо-Кавказском (0,02 %) и Южном (0,01 %) федеральных округах. В Уральском федеральном округе очень сильнокислые почвы отсутствуют.

Наибольшие площади **сильнокислых почв** (pH 4,1–4,5) отмечены в Центральном федеральном округе (1,0 % от общей площади пахотных угодий), незначительные – в Северо-Западном (0,4 %) и Приволжском (0,4 %). Наименьшие площади таких почв обнаружены в Северо-Кавказском (0,1 %), Уральском (0,1 %) и Южном (0,01 %) федеральных округах.

Рисунок 3. **Распределение почв по степени кислотности на используемых пахотных угодьях в Российской Федерации по отношению к общей обследованной площади в 2023 г. (Доклад о состоянии...., 2024)**

Среднекислые (pH 4,6–5,0) почвы распространены в Центральном федеральном округе (6,6 % от общей площади пахотных угодий), менее значительная их доля выявлена в Приволжском (2,9 %) и Северо-Западном (1,1 %) федеральных округах. Наименьшие площади таких почв находятся в Уральском федеральном округе (0,9 % от общей обследованной площади используемых пахотных угодий), а также в Южном (0,3 %) и Северо-Кавказском (0,1 %).

Почвы со **слабокислой** (pH 5,1–5,5) реакцией почвенного раствора распространены в Центральном и Приволжском федеральных округах (8,4 и 4,8 % от общей площади пахотных угодий соответственно), а также в Уральском (2,7 %) и Северо-Западном (1,8 %) федеральных округах. Менее значительная их доля – в Южном (0,7 %) и Северо-Кавказском (0,1 %).

Почвы Нечерноземья России отличаются большим разнообразием, но основной их тип – дерново-подзолистые низкоплодородные низкогумусовые с высоким уровнем кислотности и низким содержанием питательных веществ. Бóльшая их часть требует периодического проведения известкования. Эти почвы различаются по уровню содержания гумуса, часто встречаются подзолистые горизонты, что требует от земледельца постоянной коррекции глубины вспашки и норм внесения удобрений.

В целом к 2024 г. кислые почвы в Нечерноземье России составляли не менее половины сельскохозяйственных земель, из которых более 30 % – это почвы со средней и высокой степенью кислотности. В некоторых регионах,

например в Костромской, Кировской областях и Пермском крае, кислые почвы занимают более 70 % сельскохозяйственных земель.

К примеру, данные таблицы 1 показывают динамику распространения кислых почв в Кировской области – в течение 1975…1990 гг. доля кислых почв составляла 83,9 %, в 1991…2002 – 72,5 % пахотных почв (снижение площади кислых почв – 483 тыс. га). Однако, как отмечал (Юлушев, 2005), это снижение связано не с улучшением качества почв, а с тем, что более 400 тыс. га наименее плодородных земель было выведено из сельскохозяйственного использования после 1990 года. По результатам последнего цикла агрохимического обследования почв, к началу 2024 г. доля почв с уровнем pH ниже 5,5 единиц приблизилась к 85 % пашни.

Таблица 1 – **Динамика распределения пахотных почв Кировской области по уровню pH почвенного раствора (1975–2002 гг. по (Юлушев, 2005); 2024 г. – по (О состоянии окружающей среды..., 2023))**

Годы	Группа почв с pH		
	<4,5	4,6–5,0	5,1–5,5
1975–1980: тыс. га	1085	706	441
% всех пахотных почв	41,0	26,7	16,7
1981–1985: тыс. га	1052	743	438
% всех пахотных почв	39,3	28,2	18,0
1986–1990: тыс. га	930	696	498
% всех пахотных почв	33,2	28,1	20,6
1991–1995: тыс. га	664	609	548
% всех пахотных почв	27,1	24,8	22,4
1996–2002: тыс. га	455	559	591
% всех пахотных почв	20,0	24,6	26,0
На 01.01 2024 г.: тыс. га	556,2	737,9	637,5
% всех пахотных почв	24,2	32,1	27,8

Аналогичная тенденция просматривается и в работах других авторов. Так, (Иванов и др., 2020) отмечали, что в Российской Федерации площадь генетически кислых почв увеличилась с 33 млн га в 2015 г. до 35,1 млн га в 2019 г. (от 29,4 до 30,2 % всей пашни всего за 4 года).

Соответственно этому, вопрос о пластичности, адаптивности и устойчивости к стрессовым эдафическим факторам видов и сортов сельскохозяйственных культур приобрел исключительную актуальность. В конце 19 века В. В. Докучаев писал, что сельскохозяйственные культуры только тогда дадут человеку наибольшие результаты, когда они будут приспособлены к местной почве, водам, климату (Докучаев, 1899).

К настоящему времени установлено, что основным фактором, определяющим токсичность кислых дерново-подзолистых почв в Нечерноземной зоне европейской части России, является высокий уровень содержания обменных ионов трехвалентного алюминия (Лисицын и др., 2004). Алюминий является наиболее распространенным металлом в земной коре, составляя 8 % ее веса (FitzPatrick, 1986). Хотя, по мнению (Kabata-Pendias, Pendias, 1986), Al является обычным компонентом растений (среднее содержание около 200 мг/кг сухой массы), а некоторыми исследователями показан стимулирующий рост проростков эффект алюминия (Schier, McQuattie, 2002; Зайцева, Щенникова, 2023), тем не менее, токсичность подвижных ионов Al^{3+} является важнейшим лимитирующим фактором при выращивании растений на кислых почвах, основным фактором, снижающим продуктивность растений на 67 % всех кислых почв (Ofoe et al., 2023).

Поэтому решением проблемы эффективного использования кислых земель занимались ранее и сейчас заняты многие отечественные ученые. Работы по подбору устойчивых сортов зерновых культур начались в нашей стране в середине XX века (Буткевич, 1947; Корнилов и др., 1955). В 1960-е годы Э. Л. Климашевский выдвинул концепцию активного противостояния растений Al в зоне корней (Климашевский, 1966). Более трех десятилетий Э. Л. Климашевский с сотрудниками изучали различные аспекты кислотоустойчивости растений, в том числе вопросы воздействия Al на рост корневых систем и эффективность усвоения ими элементов минерального питания.

С 1984 г. работы по оценке и выявлению сортов ячменя, устойчивых к повышенной кислотности почвы и повышенному содержанию ионов Al^{3+} ведутся в НИИСХ Северо-Востока (ныне ФАНЦ Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого, г. Киров) (Родина, 1986). К настоящему времени сотрудниками института достигнуты успехи в создании кислото- и алюмоустойчивых сортов основных сельскохозяйственных культур Северо-Востока европейской части России (Баталова и др., 2005; Волкова и др., 2021; Щенникова и др., 2022; Шуплецова и др., 2024). В частности, созданы и переданы в производство сорта ярового ячменя Новичок, Форвард (Форвард. Патент на селекционное достижение № 9152), Бионик (Бионик. Патент на селекционное достижение № 9295), Витрум; озимой ржи Кипрез (Уткина и др., 2020), Батист (Шляхтина и др., 2025) и другие.

ГЛАВА 1.
Общие принципы оценки адаптивного потенциала растений

Благодаря наследственной природе признака устойчивости к ионам Al возможна селекция на устойчивость к токсичности кислых почв (Silva et al., 2014). Но для целей селекции должны быть доступны эффективные методы скрининга. Успех данной работы зависит от ясного представления о генетической основе и физиологических механизмах устойчивости, о направлении селекционных работ и генофонде источников высокой устойчивости.

Любой экстремальный фактор приводит к снижению продуктивности растений – как общей биомассы, так и хозяйственно ценной части урожая. Поэтому обычно различают два вида устойчивости культур к стрессорам – биологическую и агрономическую (Удовенко, 1995).

Биологическая устойчивость характеризует тот предел стрессовой нагрузки, при которой растения еще способны образовать жизнеспособные семена; количественно выражается в единицах измерения действующего на растения экстремального фактора.

Агрономическая устойчивость отражает степень снижения урожая под влиянием стрессового воздействия; выражается в долях изменения продуктивности растений под влиянием действующего фактора.

Адаптации растений представляют собой сложную систему структур и функций с многоуровневой иерархией. На каждом уровне функционируют свои механизмы адаптации.

На клеточном уровне физиологические адаптации растений изучены неизмеримо больше, чем на более высоких уровнях биологической организации. Ввиду тесной взаимосвязанности отдельных процессов в организме и саморегуляции метаболизма в целом, в ответ на стрессовое воздействие наблюдается изменение многочисленных физиологических параметров, анализ динамики которых позволяет выделить первичные нарушения, обусловленные непосредственным действием стрессового фактора на клетку, вторичные изменения, вызванные нарушением метаболических функций, и результирующие изменения интегральных параметров организма.

К первичным нарушениям относят изменения осморегуляции цитоплазмы, биоэнергетических процессов, структурной целостности и состава мембран, структурного состояния ядерной ДНК, активности ферментных систем и гормонального статуса. Эти параметры изменяются сразу после стрессового воздействия и удерживаются на новом уровне в течение всего периода действия стрессового фактора при постоянной его напряженности.

Большинство физиологических изменений в клетках в стрессовых ситуациях следует отнести к вторичным, являющихся следствием вышеназванных

первичных изменений метаболизма. Общей чертой вторичных отклонений является причинная зависимость от физиологических параметров, подвергшихся первичным воздействиям со стороны стрессоров.

Функционально наибольшее значение среди вторичных отклонений имеют торможение синтеза белка и других структурообразующих веществ, а также подавление процессов деления и растяжения клеток.

Разные авторы (Удовенко, 1979; Тарчевский, 1993; Leshem, Kuiper, 1996) предложили схемы развития адаптационного процесса в клетке, отражающие его фазовость. Первая фаза (раздражение) характеризуется быстрым и резким отклонением параметров от нормы и последующим, менее быстрым, возвращением к ней. Этот колебательный эффект наступает уже через несколько минут от воздействия и характерен для таких параметров, как общая оводненность, концентрация хлорофилла, ультраструктурное состояние митохондрий и хлоропластов в листьях при резком действии стрессора. Изменения, происходящие в клетке в эту фазу, еще не носят характера метаболических повреждений, а служат лишь сигналом клетке об отклонении условий среды за пределы нормы реакции. Первая фаза обычно длится от нескольких секунд до нескольких десятков минут.

Следующая фаза адаптационного процесса – повреждение – длится несколько суток. В ходе этой фазы наряду с подавлением энергозависимых процессов, нарушением гомеостаза клетки и структурной целостности внутриклеточных органоидов и мембран существенно усиливаются катаболические процессы, приводящие к дискоординации разных звеньев метаболизма и разных физиологических процессов между собой и резкому сдвигу от нормы соотношений продуктов этих реакций. При напряжении стрессора, превышающем пороговое значение, степень дискоординации метаболизма усиливается по принципу цепной реакции, и растение погибает.

Если стрессовый фактор не достигает летального порога, то через некоторое время соотношение продуктов противоположно направленных метаболических процессов начинает приближаться к норме. Эта третья фаза адаптационного процесса – фаза нормализации – является фазой адаптации в узком смысле слова. Эта фаза начинается не с момента начала воздействия стрессора, а через довольно значительный период времени. При средней напряженности действия стрессора (50–70 % от летального уровня) продолжительность первых двух фаз составляет несколько суток. Длительность третьей фазы чуть больше, чем фазы повреждения (соответственно 7–10 и 5–7 суток). По окончании этой фазы растения нормально вегетируют в экстремальных условиях уже в полностью адаптированном состоянии, при общем пониженном уровне синтетических, энергетических и интегральных процессов.

Для скрининга сортов сельскохозяйственных растений по уровню их алюмоустойчивости используют различные методические подходы: культуры клеток и тканей (Xu et al., 2004; Широких и др., 2011), методы питательных растворов (Лисицын, 2003; Zhou et al., 2007), почвенную культуру (Pooniya et al., 2020; Панихина и др., 2025; Шуплецова и др., 2025), полевые исследования (Кедрова и др., 2019; Щенникова, Шуплецова, 2019; Duart et al., 2024). Лабораторные и вегетационные методы широко используются ввиду их простоты, быстроты и высокой точности постановки, не являются деструктивными и могут быть проведены на ранних стадиях развития растений. Полевые опыты более трудоемки (Carver, Ownby, 1995), к тому же чаще всего уровни устойчивости растений в полевых и лабораторных опытах совпадают (Rengel, Jurkic, 1993).

Растворы обеспечивают легкий доступ к корневой системе, четкий контроль над доступностью питательных веществ и уровнем pH, а также недеструктивное измерение уровня устойчивости. Из всего множества предложенных методик идентификации устойчивых и неустойчивых генотипов наибольшее применение нашли методы гематоксилинового окрашивания корневых кончиков и измерения роста корня. Также часто используется измерение сухой массы корней и ростков, высоты растений, кустистости и числа колосков в колосе. Результаты, полученные методом питательных растворов, обычно имеют высокую повторяемость при переходе к полевым условиям. Генотипы, классифицированные как алюмоустойчивые в условиях питательных растворов, очень часто показывают лучшие агрономические показатели в условиях полевого стрессового воздействия.

Применение методов культуры тканей и клеток может представлять собой путь оценки уровня алюмоустойчивости, если устойчивость к Al проявляется на клеточном уровне (de la Fuente-Martinez, Herrera-Estrella, 1999; Шуплецова, Щенникова, 2016). В культуре *in vitro* можно вести селекцию только по тем признакам, механизмы которых реализуются на клеточном уровне. Изолированные клетки обладают высокой чувствительностью к Al, что объясняется тесным контактом между клетками и средой выращивания. Но, как отмечала Р. Г. Бутенко (1990), клеточная устойчивость к лимитирующему фактору среды – только часть общего механизма устойчивости. По одним признакам (устойчивость к низким температурам, тяжелым металлам, пестицидам) наблюдается тесная корреляция устойчивости *in vitro – in vivo*, по другим (устойчивость к патогенам, засолению) – такая связь проявляется не всегда. Реакции целого растения и клеточной культуры на воздействие Al могут не совпадать (Лисицын, 2013).

Рассмотренные механизмы адаптации реализуются уже на клеточном уровне. На организменном уровне они дополняются новыми механизмами, отражающими взаимодействия между разными органами. В числе таких меха-

низмов в стрессовых условиях резко проявляется аттрагирующая способность органов, их конкурентные отношения. В стрессовых условиях общая интенсивность транспорта веществ и воды снижается, но при этом аттрагирующее воздействие семян на потоки веществ усиливается.

У разных генотипов адаптация к одному и тому же стрессору осуществляется различными функциональными путями. При этом сортовые и видовые особенности адаптивных путей реализуются именно на уровне организменной организации, внося основной вклад в устойчивость растений, на фоне проявления в слабой степени других механизмов адаптации.

Поэтому скрининг в вегетационных сосудах является важным промежуточным шагом после скрининга в питательных растворах и перед более трудоемкими и затратными полевыми опытами. Вегетационные опыты имеют явное преимущество перед методами питательных растворов, когда на устойчивость к Al могут влиять внешние факторы, связанные со свойствами почвы. Однако использование почвенной культуры получило меньшее внимание по сравнению с питательными растворами.

Наконец, на популяционном (сортовом) уровне организации в процессы адаптации растений к неблагоприятным факторам среды включается еще один эффективно действующий механизм – отбор. Базой для проявления этого механизма является популяционная вариабельность уровня устойчивости. При достаточно высоком уровне стрессовой нагрузки часть наименее устойчивых организмов погибает, а семенное потомство образуют лишь генетически наиболее устойчивые растения, что в итоге повышает общий уровень устойчивости популяции. Если отбор происходит в ряде последовательных генераций на фоне постоянного влияния какого-либо стрессора, устойчивость сорта к нему может значительно повыситься. Однако эти возможности повышения уровня устойчивости не беспредельны, имея максимум 25%-ный прирост устойчивости (Иванов, 2001), и после достижения определенного порога дальнейший простой отбор не дает эффекта. Далее поднять уровень устойчивости можно только при использовании межсортовой, отдаленной гибридизации и других путей генетического улучшения растений.

Однозначное и прямое определение уровня алюмоустойчивости может быть проведено только по измерению экономического урожая в полевых условиях. Обычно оценку проводят на двух участках: один на естественной неизвесткованной, второй – на известкованной почве. Устойчивость оценивают по соотношению урожаев на первом и втором участках. При использовании полевых опытов проявляются две основные проблемы: наличие грибных патогенов, когда применение извести способствует развитию инфекции, а также пространственная вариабельность pH пахотного и подпахотного слоев почвы. В целом полевые опыты достаточно затратны и трудоемки.

Успех селекционной работы по повышению уровня устойчивости растений к стрессорам в значительной степени зависит от возможности оценки ее результата, то есть от применения в ходе работы методов и приемов диагностики уровня устойчивости растений. В основе всего разнообразия способов диагностики устойчивости лежит небольшое число общих принципов оценки этого свойства, базирующихся на фундаментальных представлениях о механизмах адаптации растений к стрессовым факторам.

Сущность основных общих принципов и приемов диагностики состоит в следующем. Абсолютная величина устойчивости одного и того же сорта значительно меняется под влиянием условий внешней среды. Поэтому для сопоставления устойчивости разных сортов и видов растений следует ориентироваться на устойчивость сортов относительно друг друга.

Уровень устойчивости сорта – это признак, генетически обусловленный и наследуемый, тем не менее, он является потенциальным. В оптимальных условиях роста он скрыт и проявляет себя лишь тогда, когда растения попадают под действие стрессового фактора. Следующий принцип диагностики – создание определенного уровня стрессовой нагрузки. В ряде методов эта стрессовая нагрузка производится непосредственно в процессе самой оценочной работы как элемент метода диагностики.

Процессы, характеризуемые разными параметрами, вносят различный вклад в образование биомассы растения, в его продуктивность в условиях действия стрессора. Кроме того, один из механизмов адаптации на клеточном уровне – активизация компенсаторных реакций, вследствие чего нарушения некоторых звеньев метаболизма перекрываются стимуляцией других звеньев и слабо отражаются на конечной продуктивности. Это снижает надежность оценки устойчивости растений по некоторым физиологическим признакам. Поэтому в диагностике необходимо использовать оценку изменения таких признаков организма, которые играют существенную роль именно в реализации потенциала его устойчивости. Но поскольку адаптация представляет собой сложную совокупность многих перестроек в организме, а каждый конкретный методический прием основан на оценке какого-либо одного звена этой совокупности, то более точную оценку устойчивости растений можно получить при использовании комплекса различных методов диагностики.

Из внутрипопуляционной вариабельности растений по уровню устойчивости вытекают два общих требования к проведению диагностических работ: во-первых, при работе методами "клеточного" уровня должна быть достаточно большой биологическая повторность при отборе проб, чтобы по возможности точнее отразить всю популяцию, а не какой-либо ее краевой участок. Во-вторых, для оценки сравнительной устойчивости надо подбирать такие режимы стрессового воздействия, при которых различия в устойчивости оцениваемых объектов между собой имеют наибольшую амплитуду.

ГЛАВА 2.
Полевая оценка уровня кислотоустойчивости растений

Генетический потенциал культурных растений реализуется в результате их взаимодействия с условиями окружающей среды и технологиями возделывания. Поэтому в полевых условиях можно не только оценивать агрономическую устойчивость растений, но и проводить отбор наиболее выделившихся генотипов на популяционном уровне для более детального исследования механизмов их устойчивости к стрессовому фактору в условиях контролируемой среды.

Методы полевого отбора кислотоустойчивых растений описаны разными авторами (Щенникова, Шуплецова, 2019; Кедрова и др., 2019; Ramirez, Lopez, 2000). Испытав сорта пшеницы A. C. Baier et al. (1995), L. Unruh (1989), получили высокие коэффициенты корреляции лабораторных оценок устойчивости с вегетационными и полевыми оценками (r = 0,71…0,85) и рекомендовали использовать оценку в водной культуре в селекционных программах или скрининговых исследованиях алюмоустойчивости пшеницы. Аналогичные результаты получили U. Burba et al. (1995) при сравнении полевой и лабораторной кислотоустойчивости сортов пшеницы, ржи и тритикале, но при этом коэффициент корреляции между оценками был ниже (r = 0,60).

Однако полевой отбор по устойчивости не очень удобен по следующим причинам: 1) трудно изолировать действие Al от других сопутствующих факторов; 2) трудно создать почвенные условия, однородные для отбора отдельных растений; 3) полевые опыты требуют значительных затрат времени; 4) состав и вредоносность почвенной микрофлоры затрудняют статистическую обработку полученного материала. Комплексность полевой кислотности почвы делает трудным изучение механизмов устойчивости к Al с использованием растений, выращенных в почве. Как указывалось ранее, устойчивость растений к Al при выращивании на питательных растворах и в поле может вовлекать различные защитные механизмы. Применимость полевых оценок при выяснении физиолого-биохимических механизмов устойчивости растений будет определяться сложившимися в конкретном регионе исследований почвенно-климатическими факторами.

Количественные и качественные показатели свойств почв меняются во времени неодинаково. Содержание подвижных форм элементов питания меняется более существенно, чем их валовое количество. На значительную вариацию показателей кислотности в период вегетации растений указывают многие авторы. Она зависит от характера водного режима, температуры, вида агроценоза, системы удобрений. В засушливые периоды возрастает концентрация почвенного раствора, что ведёт к временному снижению кислотности

почв. Иногда изменение кислотности может быть весьма существенно – на 0,5–1,0 единицу pH.

Токсичность Al для растений зависит от того, в виде каких соединений он присутствует в почвах. Алюминий может находиться в составе аквакомплекса Al $(H_2O)_6^{3+}$ (в более простом выражении Al^{3+}), в составе мономерных и полимерных гидрокомплексов и комплексов с неорганическими и органическими лигандами (Kinraide, Parker, 1990; Тянтова и др., 2005). Наиболее сильными кислотными свойствами обладают аквакомплекс Al и его мономерные гидрокомплексы, они же наиболее токсичны. Алюминий, связанный в органических и фторидных комплексах, гораздо менее токсичен для живых объектов. Что касается полимерных гидрокомплексов Al, то их токсичность по отношению к различным видам живых организмов сильно различается. На высшие растения они оказывают менее вредное воздействие, чем аквакомплексы.

Гуминовые и фульвокислоты, которых в естественной неокультуренной почве значительно больше, чем в почве, занятой в сельскохозяйственном производстве, намного эффективнее связывают Al в комплексы, чем простые органические кислоты, выделяемые растениями. C. E. Evans, E. T. Kamprath (1970) установили, что содержание обменного Al много меньше в органических почвах, чем в минеральных, даже когда pH органических почв ниже. Концентрация органических кислот в окультуренных почвах может быть значительно ниже, чем в естественных почвах. В опытах R. Patiram (1996) было установлено, что внесение органических удобрений в полевых условиях снижало содержание подвижных ионов Al в течение первых 75 дней, после чего начиналось постепенное повышение его содержания до исходного уровня через 300 дней. Уровень pH почвенного раствора при этом не изменяется. Все это вместе взятое говорит о том, что при одном и том же содержании Al в окультуренных и естественных почвах растения естественных участков испытывают стрессовое воздействие гораздо меньшей напряженности, чем в полях, занятых сельскохозяйственными культурами.

Давно установлен факт, что для каждой культуры реальный уровень KCl-экстрагируемого Al, необходимый для определенной степени редукции урожая, будет варьировать в зависимости от типа почвы. Во многих типах почв трудно отделить эффекты Al и фосфора на рост растений. В некоторых сильнокислых почвах внесение фосфора может заменить известкование, в других внесение больших доз фосфора (до 224 кг/га) без извести не улучшает рост корневых систем пшеницы (Foy, 1976).

Существует мнение, что эндомикоризные грибы могут существенно влиять на адсорбцию и устойчивость растений к ионам Al и других тяжелых металлов почвы. Механизмами такого влияния могут служить адсорбция металлов

в оболочке микоризы, модификация химического состава ризосферы за счет грибных ассоциатов. Кроме того, ризосферные микроорганизмы могут оказывать влияние на растения посредством выработки биологически активных веществ, которые поглощаются корнями растений и влияют на общий метаболизм последних. В то же время кислотность почвы и токсичность алюминия для бобовых растений определяется в большой мере влиянием стрессоров на симбиотическую систему бобовых культур (Широких и др., 2004).

ГЛАВА 3.
Морфофизиологические (лабораторные) параметры оценки кислотоустойчивости растений

3.1. Морфологические параметры

Под действием стрессового фактора в значительной степени изменяются такие морфологические параметры растений, как длина и масса корней, масса ростка, весовое соотношение корней и ростков. Это дает основание использованию в селекционной практике таких показателей, как ИДК (индекс длины корней = соотношение длины корней растений в стрессовой среде к таковой в контрольной среде без стрессового фактора, он же обозначается в иностранной литературе как root tolerance index = RTI) и ИДР (индекс длины ростка = соотношение длины ростков растений в стрессовой среде к таковой в контрольной среде без стрессового фактора) (Лисицын, 2003; Яковлева и др., 2009).

Соотношение длины корней проростков в опыте и контроле (показатель ИДК) наиболее часто используется для оценки потенциальной кислотоустойчивости растений. Однако этот параметр не слишком тесно связан с урожайными характеристиками растений в полевых условиях – коэффициент парной корреляции между ним и относительной урожайностью зерновых культур в среднем составляет 0,50–0,65. Поэтому в дополнение к этому показателю мы предлагаем использовать еще один – относительное массовое соотношение ростков и корней (RSR = root-to-shoot ratio). Параметр RSR показывает реакцию растений на стрессовое воздействие, выраженное в перераспределении биомассы (и синтезируемых ассимилятов) между корневыми и надземными органами. В условиях эдафического стресса устойчивые растения направляют относительно большие количества ассимилятов в корни для поддержания их физиологической активности. Использование данного параметра хорошо зарекомендовало себя в работах по оценке, например, уровня засухоустойчивости зерновых культур (Liu et al., 2017).

3.2. Изменение pH среды выращивания

В настоящее время многие исследователи в качестве критерия устойчивости используют степень изменения pH среды роста корнями растений (Щенникова, 2018; Широких и др., 2001; Шуплецова, Chandra, Keshavkant, 2023). Обусловленные генотипической спецификой корневые выделения за непродолжительное время (от 1 до 24 ч) инкубации могут значительно сдвинуть значение pH в прикорневой зоне. Кислотоустойчивые сорта пшеницы, ячменя, риса, гороха, кукурузы повышают pH раствора и таким образом понижают растворимость и токсичность Al. В противоположность этому, чувствительные к Al сорта понижают или не изменяют pH среды и долгое время подвергаются действию стрессора. Причиной изменения pH в корневой зоне могут быть: выделение ионов водорода (в виду превышение поглощения катионов над анионами), выделение и гидролиз углекислого газа, выделение ионов водорода из карбоксильных групп пектинов, выделение протонов микроорганизмами, ассоциированными с корневой системой растений.

3.3. Окислительная активность корневой поверхности

Многие виды растений детоксицируют Al внутри клетки по механизму комплексообразования с органическими кислотами (Ma et al., 2001). Показано, что кислотоустойчивые сорта различных культур поддерживают более высокие концентрации органических кислот в корнях в ответ на стрессовый фактор, чем чувствительные, хотя при этом их общая концентрация в корнях уменьшается (Silva et al., 2004). Считается, что органические кислоты вовлечены в проявление растениями устойчивости к Al, так как их секреция, в основном, происходит в районе корневого апекса (места наибольшего проявления фитотоксичности Al), коррелирует с уровнем алюмоустойчивости и наличием генов, повышающих эту устойчивость (Ma, Furukawa, 2003; de Carvalho Gonçalves et al., 2005).

Органические кислоты, секреция которых повышается в ответ на Al-стресс, у разных видов растений различны. Так, в корневых экссудатах пшеницы преобладает малат, у кукурузы, риса и бобовых растений – цитрат. У гречихи устойчивость к Al связана с выделением щавелевой кислоты и образованием нетоксичного комплекса A1-оксалат в соотношении 1:3. У растений ржи усиливается выделение и малата, и цитрата, у растений арабидопсиса наряду с цитратом выделяются также пируват, сукцинат и малат. На сегодняшний день хелатирование ионов Al во внешней среде за счет выделения органических кислот корнями растений является хорошо документированным механизмом алюмоустойчивости.

Оценить изменения в выделении органических кислот корнями можно, определив изменения их окислительной активности. Это изменение – одна из главных черт первой стадии ответной реакции растений на стресс. Выдели-

тельная функция корней, определяемая количеством $KMnO_4$, необходимой для окисления суммы нелетучих органических соединений, была существенно выше у устойчивых к Al сортов гороха, ячменя и пшеницы в опытах (Климашевский, Чумаковский, 1986). Количественно окислительную активность корней можно определить по реакции разложения марганцовокислого калия в нейтральной среде по методике (Гусева и др., 1975). Использование оценки суммарной окислительной активности корневых систем обусловлено механизмами устойчивости к алюминию (и ионам других тяжелых металлов): выделению корнями анионов органических кислот и других соединений, имеющих двойные связи, хелатирующих ионы металлов в ризосфере (Soto-Cerda et al., 2015), а также наличию двойных связей молекул углеводов, образующих наружную стенку клеток корня, которые прочно связывают ионы алюминия на поверхности корня, не давая им проникнуть внутрь растения. Поскольку таких соединений достаточно много, и у разных видов и сортов растений их относительное участие в связывании алюминия будет отличаться, логично оценить общую окислительную активность корней и ее изменение под влиянием стресса.

3.4. Интенсивность транспирации проростков

Еще один физиологический процесс, который может служить показателем устойчивости к действию стресса – это относительная интенсивность транспирации. По мнению (Tardieu, 2013), корневые системы связаны со скоростью транспирации через несколько параметров, таких как общая длина корней, глубина их проникновения в почву, гидравлическая проводимость и т. д. Изменение сорбционной способности корней приводит к изменениям в количестве почвенного раствора, поглощаемого корнем и передвигаемого в надземные органы посредством «верхнего концевого двигателя» – устричной транспирации.

3.5. Оценка состояния фотосинтетического комплекса листьев

Оценку уровня устойчивости растений в вегетационных или полевых опытах можно проводить по состоянию их фотосинтетического аппарата: содержанию пигментов (хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов) в листьях, соотношению разных форм пигментов и распределению хлорофиллов между антенными комплексами и реакционными центрами фотосистем.

Активность работы фотосистем и электрон-транспортной цепи хлоропластов в контроле и под действием стрессового фактора можно оценить по параметрам быстрой флуоресценции хлорофилла *a* листьев.

ГЛАВА 4.
Примеры использования различных показателей устойчивости

4.1. Использование морфологических параметров

В работе (Лисицын, Амунова, 2014) методом рулонной культуры была проведена лабораторная оценка потенциальной алюмоустойчивости 113 сортов и линий мягкой яровой пшеницы по параметрам развития корневых систем и ростков (длина и масса).

Выяснено, что в группу устойчивых к стрессору могут быть отнесены 29 сортов, умеренно устойчивых – 71 сорт, 13 – умеренно чувствительных. Неустойчивых сортов (с ИДК ниже 40 %) не обнаружено (табл. 2).

Таблица 2 – **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-Ppd-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, Сюіта, Тарская 10, Тимер, Тюменская 26, ФПЧ-Ppd-0, ФПЧ-Ppd-s, ФПЧ-Ppd-s0, Челяба 75, Челяба золотистая, Челяба 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 Афродиты, Сибирская 14, Сударушка, Тарская 7, Торчинська, Тюменская 27, Эстивум 155, AC Taber

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) были у сортов Срібнянка (Украина) и Attis (Германия). Средний показатель длины корня в опыте (в водном растворе соли алюминия,

концентрацией 1,5 мМ Al) составил 5,1 см. В стрессовых условиях максимальный показатель длины корня имел сорт из США ПХРСВ-03 (6,9 см), минимальный показатель данного признака (3,9 см) отмечен у сортов Александрина и Лубнинка (Новосибирская обл.), AC Taber (Канада). Коэффициент вариации длины корней в опыте составил 12,9 %.

Для интегральной оценки устойчивости к алюминию был принят во внимание характер развития целого растения в отсутствие и при наличии стрессового воздействия, а для статистической обработки данных (методом многомерного кластерного анализа) использованы показатели длины корня и накопления сухой массы корнями и ростками растений. В результате проведенного анализа весь набор изученных сортов разделился на 5 кластеров (рис. 4) по линии linkage distance = 10.

В первый кластер, имеющий наибольший средний показатель ИДК (67,1 %), вошло всего 8 сортов. Самой обширной группой является второй кластер, состоящий из 46 сортов различного эколого-географического происхождения. Третий кластер на 65 % представлен сортами сибирской селекции (17 сортов из 26).

Более половины (8 из 14) пятого кластера также составляют сибирские сорта мягкой яровой пшеницы. Четвертый кластер (19 сортов) является самым «пестрым» по географическому происхождению сортов. Усредненные данные по параметрам роста растений пшеницы каждого из кластеров и в среднем по выборке из 113 сортов приведены в таблице 3.

Таблица 3 – **Средние ростовые параметры проростков сортов мягкой яровой пшеницы, распределенных по разным кластерам, в пересчете на одно растение**

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

Примечания: верхняя строка – контроль; нижняя строка – 1,5 мМ Al

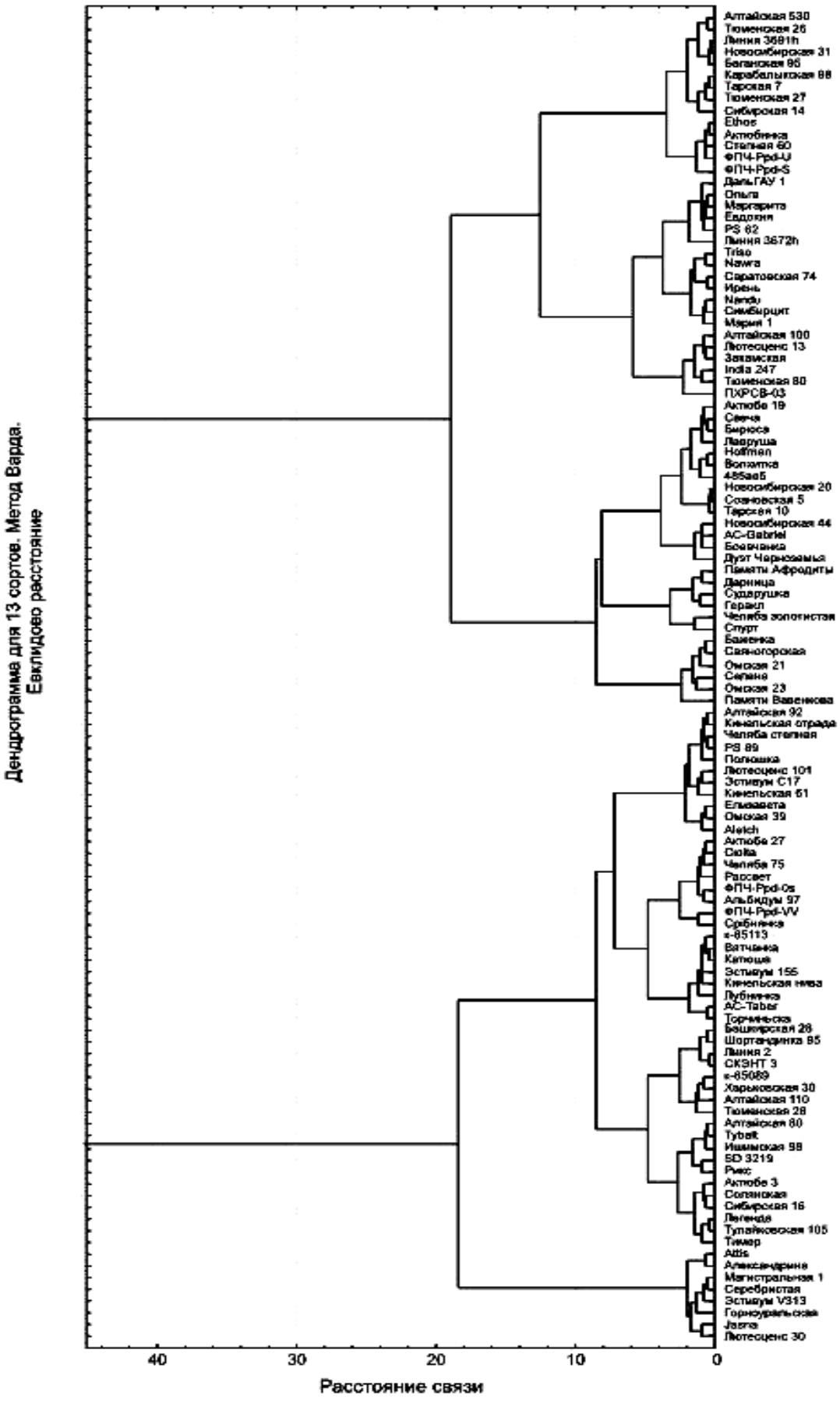

Рисунок 4. **Распределение 113 сортов рабочей коллекции пшеницы по алюмоустойчивости**

Использование кластерного анализа позволяет более обоснованно подходить к подбору генотипов для дальнейшей селекции путем скрещивания: генотипы, принадлежащие одному кластеру, имеют практически одинаковый интегральный уровень устойчивости к стрессору и их гибридизация не приведет к повышению этого уровня, тогда как гибридизация генотипов из разных кластеров дает возможность перегруппировать имеющиеся в каждом генотипе потенциальные способности к противостоянию стрессору и, в конечном итоге, повысить интегральный уровень кислотоустойчивости нового гибридного материала.

4.2. Изменение pH среды выращивания

В исследовании (Шуплецова, Щенникова, 2018) оценивали способность разных генотипов ярового ячменя изменять pH среды роста в лабораторных и вегетационных опытах.

В лабораторных условиях в процессе культивирования на контрольном фоне без ионов алюминия все исследуемые генотипы незначительно (изменение pH 0,9–1,3) подщелачивали воду. Однако в стрессовых условиях выявлены существенные генотипические различия по средообразующей активности. В варианте с кислой средой (pH 4,0) без алюминия наблюдали схожую реакцию у трех генотипов: сорт Новичок, его регенерантная форма 441-05 и сорт 999-93 – повышение уровня pH на 1,7–1,9 ед. на 3–5 день экспозиции. Далее уровень кислотности не изменялся. Регенеранты 917-01 и 781-04 активно подщелачивали воду в течение всего периода культивирования (изменение pH на 2,4-2,5 ед. относительно начального уровня). В данном случае динамическая кривая не вышла на стационарный уровень, что свидетельствует о нереализованном полностью потенциале средообразования этих генотипов в рамках наблюдения.

Подобную ситуацию наблюдали при усилении стресса с добавлением в кислую среду ионов алюминия. Сорт Новичок и его регенерант слабо реагировали на стресс, повышая уровень pH не более чем на 0,8 ед. У регенерантных растений 917-01 и 781-04 активность подщелачивания раствора корневой системой была высокой (изменение pH на 2,3-2,4 ед.), существенно превышающей уровень активности исходного генотипа 999-93 (изменение pH 1,5 ед.) и продолжавшей развиваться до конца измерений (7-е сутки).

В вегетационных емкостях на стрессовом фоне при pH 3,9 и 5,58 мг Al^{3+}/100 г почвы наряду с изменением кислотности изучали содержание свободного алюминия в прикорневой зоне растений регенерантного генотипа 530-98 по сравнению с сортами Биос 1 (стандарт) и Новичок (алюмоустойчивый) (табл. 4).

Таблица 4 – **Изменение содержания ионов водорода и алюминия в прикорневой зоне растений ярового ячменя**

Генотип	Показатель средообразующей активности в ризосфере	
	сдвиг pH в щелочную сторону	количество свободных ионов алюминия (мг/100 г почвы)
Биос 1, стандарт	0,34±0,07	2,15±0,86
Новичок	0,43±0,15	2,24±0,15
RA 530-98	0,70±0,18	1,35±0,42

Уровень подщелачивания, индуцируемый корнями 530-98, превышал таковой сортов Новичок и Биос 1 в 1,6 и 2 раза соответственно и достигал 4,6 ед. pH (при изначальном уровне pH в среднем 3,9). Также активность корневой системы 530-98 привела к наиболее значительному, относительно других сортов, снижению количества свободного алюминия до уровня 1,35 мг/100 г почвы (начальная концентрация – 5,58 мг/100 г почвы).

Таким образом, регенерантные растения линии 530-98 в условиях эдафического стресса активно осуществляли средообразование за счет корневых выделений, создавая для них комфортные условия в прикорневой зоне, изменяя pH до уровня, при котором алюминий становился труднодоступным.

4.3 Использование нескольких параметров оценки одновременно

Исследования (Лисицын, 2018а, б) проведены на 7 сортах и 13 линиях ярового ячменя (*Hordeum vulgaris* L.). В качестве стрессового воздействия использовали ионы алюминия (1мМ сульфата алюминия при pH 4,3). Работу корневых систем характеризовали по их окислительной активности и интенсивности транспирации листьев, выраженных на сухую массу корней.

Под действием стрессового фактора в значительной степени изменялись такие морфологические параметры растений, как длина и масса корней, масса ростка, весовое соотношение корней и ростков (табл. 5).

Показатель относительного соотношения RSR (изменение показателя под влиянием стресса) варьировал в широком диапазоне – от снижения на 16,5 % (линия 177-07) до увеличения на 29 % (линия 53-08). Два использованных показателя относительно слабо связаны друг с другом (r = -0,228), поскольку отражают разные метаболические перестройки организма в стрессовых условиях. Это, в свою очередь, позволяет использовать оба показателя для более четкой дифференциации образцов по уровню устойчивости.

В лабораторных условиях, после оценки параметра ИДК, отбирались в трехкратной повторности пять усредненных проростков для оценки двух других физиологических показателей – относительной интенсивности транспирации, выраженной на сухую массу корней, и относительной окислительной активности корневых систем (табл. 6, 7).

Таблица 5 – **Влияние ионов алюминия на морфологические параметры проростков ячменя (в пересчете на 1 растение)**

Сорт, линия	Длина корня, см		ИДК, %	Соотношение корень/росток (RSR)		Изменение RSR, %
	контроль	стресс		контроль	стресс	
Patricia	11,97±0,34	10,68±0,16	89,2	91,5	85,2	93,1
Maiz	13,11±0,43	10,91±0,42	83,3	95,1	86,4	90,9
Саншайн	11,73±0,45	10,95±0,26	93,39	86,2	84,9	98,5
Sebastian	12,85±0,40	11,88±0,32	92,07	88,4	80,5	91,1
Персей	14,39±0,22	11,61±0,28	80,65	83,6	101,9	121,9
Симфония	12,25±0,23	11,28±0,19	92,07	88,9	85,5	96,2
Одесский 22	13,58±0,20	12,66±0,19	93,21	100,0	103,1	103,1
43-05	12,97±0,05	11,58±0,13	89,24	104,6	132,6	126,8
177-07	13,18±0,05	10,46±0,21	79,37	116,9	97,6	83,5
346-09	13,21±0,27	11,28±0,12	85,42	102,7	91,9	89,5
53-08	13,57±0,30	10,97±0,11	80,82	73,5	94,7	128,87
33-11	13,53±0,29	10,95±0,42	80,98	95,2	94,1	98,90
484-09	12,48±0,11	10,98±0,71	88,02	94,1	79,8	84,79
550-08	13,41±0,17	10,29±0,29	76,79	112,3	102,7	91,49
304-10	12,13±0,67	9,75±0,35	80,40	102,9	95,1	92,46
383-10	13,04±0,48	11,84±0,24	90,81	101,4	92,6	91,32
363-11	13,05±0,28	11,87±0,42	90,94	81,3	85,1	104,68
211-12	12,87±0,15	10,72±0,52	83,23	79,3	76,1	95,96
52-12	11,78±0,22	10,50±0,46	89,18	96,9	93,5	96,44
103-13	7,71±0,22	7,17±0,08	93,02	72,5	62,0	85,45

Таблица 6 – **Окислительная активность корней 5-дневных проростков ярового ячменя, мг KMnO4/г корней**

Сорт, линия	Контроль	Опыт	% от контроля
33-11	11,06±0,54	7,64±0,55	69,10
346-09	10,42±0,44	8,28±0,90	79,41
383-10	12,13±0,75	10,12±0,25	83,49
363-11	14,27±0,75	12,59±0,54	88,21
43-05	8,71±0,95	7,68±0,82	88,24
Персей	11,06±0,52	10,34±0,14	93,48
484-09	12,97±0,97	12,38±1,10	95,43
52-12	11,64±0,41	11,38±0,54	97,75
53-08	9,95±0,16	9,85±0,30	99,04
550-08	9,63±0,54	9,72±0,19	100,86
Одесский 22	10,23±0,41	10,42±0,85	101,83
Симфония	11,72±1,19	13,41±0,81	114,63
103-13	12,65±0,02	14,60±1,73	115,38
177-07	7,61±0,53	8,86±0,20	116,49
Sebastian	12,11±0,49	14,41±0,88	119,00
Patricia	10,39±0,55	12,63±0,77	121,58
Maiz	11,28±0,97	13,75±1,11	121,85
304-10	10,27±0,48	12,82±0,24	124,87
211-12	9,49±0,13	12,53±0,83	131,95
Саншайн	10,43±0,83	14,00±0,90	134,16

Как следует из данных таблицы 6, линии ярового ячменя значительно различаются как по величине окислительной активности в контроле и в условиях действия стрессового фактора, так и по относительным параметрам – изменения окислительной активности корней могут быть как в сторону снижения (до 69,10 % от контроля, линия 33-11), так и в сторону усиления (до 34,16 % выше контроля, сорт Саншайн). Таким образом, высокая генетическая вариабельность показателя может служить аргументом для использования его в качестве информативного интегрального параметра работы корневых систем. Еще одним аргументов в пользу потенциальной возможности использования этого показателя является его независимость от двух предыдущих параметров устойчивости (ИДК и RSR): коэффициент парной корреляции составил соответственно 0,186 и -0,222.

Данные таблицы 7 указывают на различия исследуемого набора образцов ярового ячменя по степени изменения интенсивности транспирации.

Таблица 7 – **Интенсивность транспирации 5-дневных проростков ярового ячменя, г воды*час$^{-1}$/г корней**

Сорт, линия	Контроль	Опыт	% от контроля
484-09	1,722±0,075	0,754±0,175	43,76
304-10	1,704±0,055	1,029±0,389	60,40
346-09	1,551±0,275	0,983±0,134	63,39
53-08	1,220±0,072	0,783±0,013	64,19
33-11	1,036±0,108	0,726±0,019	70,13
Sebastian	1,118±0,255	0,895±0,034	80,07
Одесский 22	0,938±0,090	0,780±0,050	83,14
103-13	0,593±0,249	0,529±0,187	89,23
550-08	1,139±0,116	1,032±0,341	90,61
43-05	0,954±0,040	0,934±0,074	97,86
363-11	1,390±0,228	1,447±0,283	104,13
Саншайн	1,611±0,139	1,992±0,010	123,66
Patricia	0,401±0,101	0,508±0,076	126,93
177-07	0,704±0,212	0,911±0,126	129,30
211-12	0,764±0,087	0,991±0,116	129,64
Симфония	0,645±0,059	0,922±0,251	143,02
Maiz	0,354±0,033	0,562±0,029	159,02
383-10	1,132±0,128	1,812±0,292	160,03
Персей	0,557±0,014	1,071±0,107	192,39
52-12	0,399±0,060	0,789±0,041	197,99

Вариабельность относительного показателя составляет 40 % (от 43,76 % у линии 484-09 до 197,99 % у линии 52-12 при средней величине показателя 109,0 % от контроля). Такая высокая генетическая вариабельность показателя делает его перспективным интегральным параметром оценки работы корневых систем. Этот параметр также независим от параметра ИДК: коэффициент парной корреляции между этими относительными показателями составил 0,168. Парная корреляция между показателями окислительной активности и интенсивности транспирации еще ниже и составляет 0,143. Связь с параметром RSR несколько выше ($r = 0,387$), однако на уровне $p \leq 0,05$ она статистически незначима.

Использовать сразу несколько параметров для оценки уровня устойчивости сорта к стрессовому воздействию представляется логичным, так как отдельные генотипы используют разные механизмы устойчивости в разной степени. С другой стороны, оценить их вклад в интегральную устойчивость по абсолютным значениям несколько затруднительно, поэтому мы предлагаем использовать для принятия решения относительные уровни развития того или иного признака. Поскольку, как установил в своих работах (Удовенко, 1995), в ответ на стрессовое воздействие растение может либо повышать, либо снижать уровень проявления отдельных метаболических процессов, можно принять за более устойчивый генотип тот, у кого суммарное отклонение относительных показателей от 100 % (контроль) будет минимальным.

Например, по данным, приведенным в таблице 8, можно рассчитать суммарный индекс устойчивость сорта Одесский 22 таким образом: отклонение показателя ИДК составляет (100 - 93,2) = 6,8; показателя RSR (103,1 - 100) = 3,1; показателя окислительной активности (101,8 - 100) = 1,8; показателя интенсивности транспирации (100 - 83,1) = 16,9. Тогда суммарный индекс равен: 6,8 + 3,1 + 1,8 + 16,9 = 28,6.

Аналогичным образом можно рассчитать суммарный индекс устойчивости остальных генотипов, что и показано в последнем столбце таблицы 8.

Генотип, имеющий наименьший суммарный индекс, будет считаться самым устойчивым, а имеющий максимальный индекс – самым неустойчивым. Положительный момент использования такого подхода в том, что суммарный показатель не будет меняться при изменении набора сортов. Принимая во внимание этот индекс, можно более четко и целенаправленно подбирать сорта в программы скрещивания.

Другой вариант использования данных по относительному проявлению морфофизиологических параметров – это кластерный анализ по методу Варда (Ward's method). Пример разделения исследованного набора генотипов ярового ячменя на кластеры с учетом четырех параметров (ИДК, относительные величины RSR, окислительной активности корней, интенсивности транспирации) представлен на рисунке 5.

Таблица 8 – **Развитие морфофизиологических параметров 5-дневных проростков ячменя, характеризующих уровень их кислотоустойчивости (1 мМ Al^{3+})**

Сорт, линия	ИДК, %	Относительные величины, %			Суммарный индекс
		RSR	окислительная активность корней	интенсивность транспирации	
Одесский 22	93,2	103,1	101,8	83,1	28,6
363-11	90,9	104,7	88,2	104,1	29,7
550-08	76,8	91,5	100,9	90,6	42,0
43-05	89,2	126,8	88,2	97,9	51,5
Sebastian	92,1	91,1	119,0	80,1	55,7
103-13	83,2	85,5	115,4	89,2	57,5
Саншайн	93,4	98,5	134,2	123,7	66,0
Patricia	89,2	93,1	121,6	126,9	66,2
Симфония	92,1	96,2	114,6	143,0	69,3
211-12	93,0	96,0	131,9	129,6	72,5
33-11	81,0	98,9	69,1	70,1	80,9
346-09	85,4	89,5	79,4	63,4	82,3
177-07	79,4	83,5	116,5	129,3	82,9
53-08	80,8	128,9	99,0	64,2	84,9
484-09	88,0	84,8	95,4	43,8	88,0
304-10	80,4	92,5	124,9	60,4	91,6
383-10	90,8	91,3	83,5	160,0	94,4
Maiz	83,3	90,9	121,9	159,0	106,7
52-12	89,2	96,4	97,8	198,0	114,6
Персей	80,7	121,9	93,5	192,4	140,1

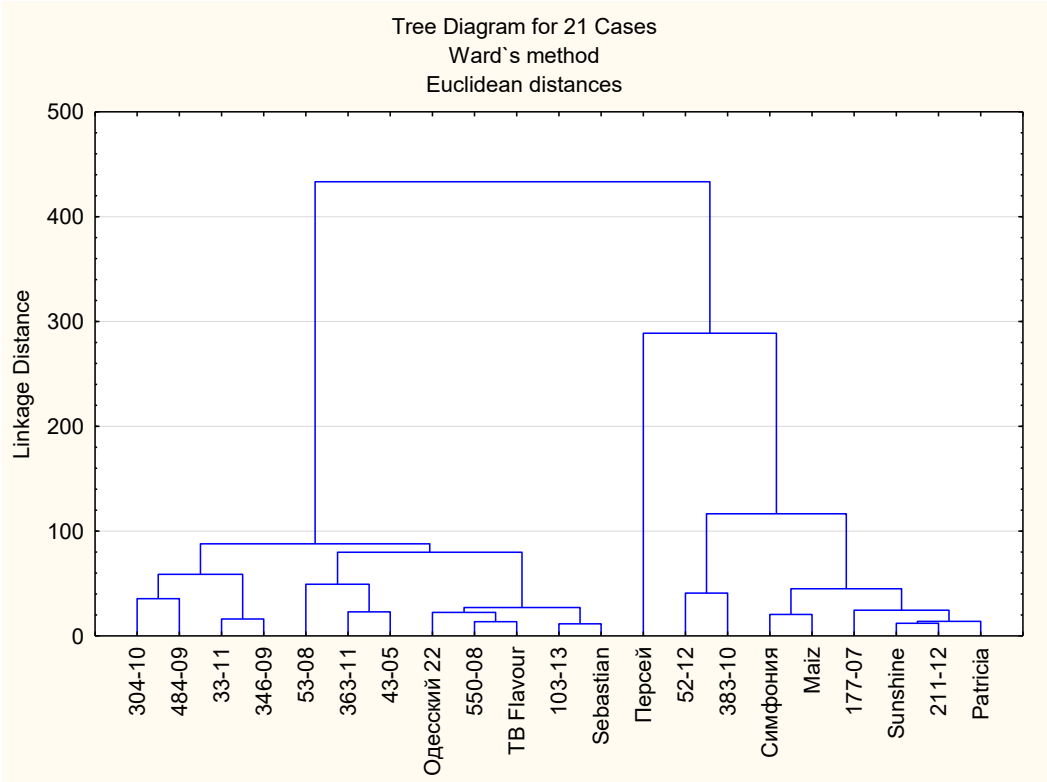

Рисунок 5. **Кластеры ярового ячменя по четырем параметрам устойчивости корневых систем к действию ионов алюминия**

Как видно из рисунка 5, исследованный набор генотипов на три кластера по линии linkage distance = 100. Можно ожидать, что скрещивание генотипов, входящих в один кластер, не приведет к существенному изменению уровня интегральной устойчивости к стрессу, тогда как скрещивание генотипов, взятых из разных кластеров, может дать ожидаемый эффект.

Таким образом, четыре представленных показателя устойчивости могут быть использованы как для оценки разных сторон метаболизма корневых систем, так и для оценки суммарного индекса устойчивости исследованных образцов, а также объединения их в кластеры по схожести изменения нескольких показателей под действием стрессового фактора.

4.4. Оценка состояния фотосинтетического аппарата растений

В работе (Лисицын и др., 2010) у 11 сортов озимой ржи различного эколого-географического происхождения в условиях нейтрального (pH 6,5, следы подвижного алюминия) и кислого (pH 3,8, содержание подвижного алюминия около 16 мг/100 г почвы) почвенных участков Фаленской селекционной станции НИИСХ Северо-Востока в период "колошение – начало цветения" отбирали пробы флаговых листьев.

Результаты расчета содержания пигментов в разных структурных частях фотосинтетического аппарата флаговых листьев озимой ржи указывают на его адаптивные перестройки под действием эдафического стресса (табл. 9).

Как следует из данных таблицы 9, изменения содержания в светособирающих комплексах однотипны для обеих форм хлорофилла: у пяти сортов эти изменения статистически незначимы, еще у пяти – произошло повышение содержания хлорофиллов, и только у сорта Синтетик отмечено достоверное снижение содержания хлорофиллов в ССК. Увеличение размера светособирающего комплекса позволяет растениям с большей эффективностью улавливать солнечную энергию, особенно в утренние и вечерние часы, поэтому растения сортов Фарет, Кировская 89, Рушник, Фаленская 4 и Леда могли наиболее рационально использовать в процессах фотосинтеза весь спектр видимой части солнечного излучения.

Кислый почвенный фон, на котором выращивались растения озимой ржи, в целом привел к усилению степени согласованности изменений содержания зеленых и желтых пигментов: коэффициенты корреляции в парах *Car/Chl a*, *Car/Chl b* и *Car/*сумма хлорофиллов выросли соответственно с 0,665; 0,574 и 0,690 (нейтральный фон) до 0,732; 0,765 и 0,830 (кислый фон).

Повышение общего содержания хлорофиллов как за счет светособирающего комплекса, в который входят *Chl a* и *Chl b*, так и за счет увеличения размеров хлорофилл-белковых комплексов свидетельствует об усилении поглощения

световой энергии и переноса ее в реакционные центры фотосистем в листьях растений сортов Кировская 89, Фаленская 4 и Кипрез. У сорта Фаленская 2 наблюдается повышение содержания *Chl a* в реакционных центрах, тогда как сбор световой энергии остался на уровне нейтрального почвенного фона.

Таблица 9 – **Содержание фотосинтетических пигментов во флаговых листьях озимой ржи в фазу "цветение", мг/г сухой массы листа**

Сорт	*Car*	*Chl b* в ССК*	*Chl a*	
			в ССК	в РЦ**
Вятка 2	2,92±0,10 3,29±0,02	2,68±0,17 2,75±0,09	3,21±0,21 3,30±0,11	1,08±0,00 2,42±0,09
Фарет	2,48±0,08 2,72±0,05	1,83±0,10 1,39±0,11	2,19±0,12 1,67±0,13	2,13±0,25 2,57±0,11
Кировская 89	3,00±0,05 2,86±0,09	2,35±0,08 1,95±0,04	2,82±0,09 2,34±0,05	3,26±0,11 2,33±0,07
Рушник	3,12±0,04 3,10±0,11	3,03±0,01 1,84±0,10	3,63±0,01 2,21±0,12	2,15±0,25 2,46±0,01
Фаленская 4	3,56±0,10 2,96±0,05	3,19±0,09 1,98±0,05	3,83±0,11 2,38±0,06	2,43±0,07 1,96±0,02
Сэра 2	2,92±0,13 3,13±0,04	2,59±0,15 2,45±0,12	3,11±0,18 2,94±0,15	2,41±0,16 2,63±0,02
Фаленская 2	3,02±0,05 2,96±0,03	2,08±0,10 2,01±0,01	2,50±0,12 2,41±0,01	2,67±0,02 2,43±0,07
Синтетик	2,34±0,07 3,04±0,00	1,75±0,12 2,11±0,09	2,10±0,15 2,53±0,11	1,93±0,08 2,94±0,08
Ниоба	2,84±0,10 2,73±0,02	2,00±0,23 1,97±0,14	2,40±0,28 2,37±0,17	2,88±0,12 2,72±0,02
Кипрез	2,81±0,00 2,51±0,02	2,12±0,05 2,01±0,08	2,54±0,06 2,41±0,10	3,15±0,04 1,82±0,07
Леда	2,89±0,05 3,06±0,06	2,34±0,11 1,89±0,06	2,80±0,14 2,27±0,07	2,41±0,33 3,50±0,13

Примечания: верхний показатель – для кислого участка, нижний показатель – для нейтрального участка; * ССК – светособирающий комплекс; ** РЦ – реакционные центры фотосистем I и II

Для трех сортов отмечено снижение общего содержания хлорофиллов, произошедшее в первую очередь за счет реакционных центров. При этом у сорта Синтетик содержание хлорофиллов в ССК также снизилось, у сорта Вятка 2 – не изменилось, у сорта Леда – значимо увеличилось. Таким образом, эти три сорта показали различные варианты снижения фотосинтетической функции: на фоне общего снижения передачи энергии в реакционные центры первый сорт снизил и поглощение энергии; второй сорт не изменил уровня поглощения света, а третий сорт даже усилил ее. Содержание каротиноидов в листьях двух последних сортов в условиях эдафического стресса уменьшилось, что также снизило эффективность защиты от фотоингибирования.

Обращают на себя внимание два сорта озимой ржи – Ниоба и Сэра 2. Для этих сортов выращивание в условиях эдафического стресса не привело к изменению содержания хлорофиллов в антенных комплексах ССК, а различия в содержании *Chl a* в реакционных центрах хотя и статистически достоверно, но очень незначительно по величине (6–9 %). На этом основании можно предположить, что данные два сорта наиболее устойчивы к действию кислотного стресса в зоне корней.

Таким образом, проведенное исследование показало значительную внутривидовую вариабельность стратегии адаптивных перестроек фотосинтетического аппарата листьев озимой ржи под действием эдафического стресса.

Еще резче проявилось действие кислого эдафического стресса на фотосинтетический аппарат растений более чувствительной к кислотности культуры – овса полевого.

Например, в наших совместных исследованиях с отделом овса ФАНЦ Северо-Востока показано, насколько сильным может быть влияние фактора наличия подвижного алюминия на состав и структуру пигментного комплекса листьев зерновых культур. Нами были проанализированы листья 32 сортов и селекционных линий овса на нейтральном и кислом почвенных фонах Фаленской селекционной станции (табл. 10, 11).

Как следует из данных таблиц 10 и 11, условия эдафического стресса оказали резко угнетающее влияние на синтез *Chl a* и *b* соответственно на 52 и 57 %, тогда как синтез каротиноидов снизился всего на 30 %.

Самый устойчивый к действию стрессора синтез *Chl a* проявился у растений сортов Гунтер, Эклипс (депрессия 35–38 %), наименее устойчивый – у селекционных линий И-4224 и 343h08 (депрессия 67-68 %).

Синтез *Chl b*, отвечающего за улавливание энергии света в светособирающих комплексах пигментных систем, был нарушен в наименьшей степени у сортов Гунтер, Кречет и BAI 5051 (на 45–48 %), тогда как у селекционных линий И-4224 и 343h08 – практически на 80 %.

Снижение содержания хлорофилла этой группы частично компенсируется наличием каротиноидов, как вспомогательных пигментов, улавливающих солнечную энергию – как уже указывалось выше, их синтез снизился в гораздо меньшей степени (от 48 % у селекционной линии 343h08 до 11 % у сорта Гунтер).

Считаем интересным отметить, что у большинства исследованных сортов и линий овса (19 из 32) при выращивании на кислой почве происходило снижение доли хлорофилла *a*, входящего в состав светособирающих комплексов фотосистем. Это может указывать на повышение потребности в органическом веществе, так как повышается относительное количество реакционных центров фотосистем, и уловленная энергия Солнца в большей степени используется в метаболических процессах.

Таблица 10 – **Структура пигментного комплекса флаговых листьев овса, Фаленки, нейтральный почвенный фон**

Сорт, селекционная линия	*Chl a*	*Chl b*	*Car*	Массовое соотношение		Доля *Chl a* в ССК, %
	мг/г сухой массы			*Chl a*/*Chl b*	*Chl*/*Car*	
Улов	11,68±0,20	7,35±0,27	2,85±0,05	1,59±0,03	6,67±0,08	84,90±1,07
397h07	11,81±0,29	7,44±0,32	2,88±0,04	1,59±0,03	6,69±0,12	84,97±0,95
418h07	12,13±0,28	7,95±0,33	2,80±0,03	1,53±0,08	7,16±0,16	87,01±0,94
332h07	9,97±0,12	5,67±0,11	2,73±0,03	1,76±0,04	5,73±0,04	79,76±1,07
2h09	14,26±0,29	8,92±0,09	3,33±0,10	1,60±0,03	6,96±0,11	84,68±0,95
Факир	12,60±0,47	7,85±0,38	2,93±0,13	1,61±0,05	6,98±0,22	84,42±1,50
Гунтер	11,65±0,03	7,08±0,01	2,84±0,03	1,65±0,00	6,60±0,05	83,18±0,11
Конкур	12,71±0,17	8,48±0,41	2,86±0,05	1,50±0,06	7,42±0,31	87,92±1,95
Эклипс	12,47±0,28	8,19±0,17	2,83±0,04	1,52±,020	7,29±0,06	87,26±0,56
Буцефал	13,58±0,02	8,85±0,22	3,06±0,05	1,54±0,04	7,34±0,19	86,79±1,40
Аргамак	14,03±0,34	8,85±0,40	3,28±0,08	1,59±0,06	6,99±0,26	85,02±1,92
Аватар	14,37±0,05	9,53±0,23	3,16±0,02	1,51±0,03	7,56±0,14	87,73±1,10
44h06	12,33±0,29	7,55±0,26	2,94±0,06	1,63±0,03	6,76±0,08	83,53±0,87
194h06	13,64±0,42	8,39±0,38	3,22±0,06	1,63±0,04	6,84±0,16	83,76±1,29
Сапсан	13,18±0,14	8,73±0,16	3,03±0,02	1,51±0,01	7,22±0,11	87,62±0,41
207h08	13,37±0,17	7,42±0,10	3,32±0,05	1,80±0,03	6,27±0,06	78,55±0,84
208h08	13,87±0,14	7,99±0,22	3,44±0,08	1,74±0,06	6,36±0,19	80,37±1,78
345h08	13,65±0,31	7,71±0,34	3,45±0,05	1,77±0,04	6,19±0,13	79,32±1,14
137h08	13,01±0,12	6,92±0,52	3,51±0,15	1,90±0,16	5,71±0,37	76,19±3,98
Кречет	12,88±0,37	8,05±0,01	3,21±0,03	1,60±0,05	6,52±0,11	84,71±1,59
Улов	11,77±0,07	7,00±0,24	2,92±0,07	1,69±0,06	6,44±0,22	81,99±1,97
153h08	12,46±0,19	7,47±0,22	3,09±0,09	1,67±0,07	6,45±0,21	82,45±2,04
240h08	13,65±0,15	8,49±0,16	3,19±0,08	1,61±0,05	6,95±0,18	84,36±1,47
423h08	12,27±0,71	6,64±0,57	3,18±0,38	1,86±0,09	5,92±0,23	76,98±2,43
488h08	11,31±0,26	6,21±0,30	2,95±0,07	1,83±0,06	5,94±0,12	77,91±1,66
К-2165 ВАІ 5048	12,74±0,20	7,86±0,24	3,05±0,07	1,62±0,03	6,76±0,10	83,87±0,92
К-2166 ВАІ 5051	9,79±0,58	5,01±0,83	2,78±0,02	2,02±0,20	5,33±0,52	73,46±5,07
К-2178 ВАІ-D 54	12,16±0,35	7,32±0,56	2,99±0,07	1,67±0,08	6,52±0,37	82,46±2,44
И-3778	13,44±0,14	8,03±0,33	3,18±0,03	1,68±0,05	6,74±0,17	82,18±1,58
И-4224	14,03±0,64	8,85±0,19	3,26±0,28	1,59±0,10	7,08±0,42	85,21±3,20
Аргамак	11,96±0,71	7,30±0,68	2,94±0,10	1,65±0,07	6,53±0,34	83,12±2,08
343h08	13,69±0,30	8,69±0,29	3,30±0,06	1,58±0,02	6,77±0,07	85,38±0,61

Таблица 11 – **Структура пигментного комплекса флаговых листьев овса, Фаленки, кислый почвенный фон**

Сорт, селекционная линия	*Chl a*	*Chl b*	*Car*	Массовое соотношение		Доля *Chl a* в ССК, %
	мг/г сухой массы			*Chl a*/*Chl b*	*Chl*/*Car*	
Улов	5,87±0,10	3,04±0,17	1,95±0,08	1,94±0,14	4,59±0,21	75,08±3,40
397h07	5,85±0,06	2,75±0,17	2,06±0,05	2,15±0,15	4,19±0,18	70,26±3,23
418h07	5,50±0,12	2,92±0,13	1,94±0,03	1,89±0,13	4,34±0,07	76,34±3,34
332h07	5,14±0,25	2,49±0,30	1,87±0,03	2,11±0,18	4,09±0,26	71,23±4,00
2h09	6,79±0,43	3,55±0,19	2,16±0,16	1,91±0,10	4,80±0,15	75,74±2,52
Факир	6,36±0,19	3,19±0,24	2,20±0,03	2,01±0,11	4,34±0,21	73,32±2,67
Гунтер	7,67±0,25	3,88±0,31	2,52±0,07	1,99±0,12	4,60±0,23	73,72±2,82
Конкур	7,34±0,42	4,19±0,26	2,16±0,23	1,75±0,02	5,43±0,47	79,91±0,49
Эклипс	7,91±0,42	4,16±0,37	2,42±0,06	1,91±0,08	4,99±0,31	75,62±2,07
Буцефал	6,35±0,33	3,13±0,27	2,22±0,08	2,05±0,14	4,29±0,30	72,53±3,19
Аргамак	6,31±0,24	3,53±0,54	2,19±0,02	1,85±0,22	4,51±0,39	78,05±5,95
Аватар	7,07±0,13	3,65±0,14	2,28±0,07	1,94±0,11	4,72±0,14	74,92±2,66
44h06	6,12±0,18	3,52±0,44	2,21±0,08	1,79±0,21	4,36±0,08	79,73±5,98
194h06	6,59±0,10	3,44±0,24	2,46±0,15	1,93±0,12	4,11±0,33	75,33±3,03
Сапсан	6,72±0,30	3,67±0,26	2,28±0,07	1,84±0,05	4,57±0,25	77,64±1,32
207h08	6,38±0,16	3,48±0,12	2,16±0,11	1,83±0,06	4,57±0,20	77,67±1,59
208h08	5,84±0,26	3,11±0,15	2,02±0,10	1,88±0,09	4,42±0,09	76,39±2,26
345h08	7,14±0,14	3,78±0,22	2,54±0,07	1,90±0,08	4,31±0,24	75,97±2,11
137h08	6,04±0,13	3,21±0,21	2,09±0,07	1,89±0,10	4,45±0,29	76,20±2,57
Кречет	6,76±0,05	4,32±0,47	2,20±0,07	1,59±0,16	5,05±0,39	85,37±5,36
Улов	6,19±0,19	3,43±0,30	2,43±0,02	1,83±0,11	3,96±0,16	78,12±3,08
153h08	5,62±0,12	3,04±0,16	2,06±0,04	1,86±0,08	4,22±0,17	77,13±2,18
240h08	7,14±0,22	4,17±0,44	2,49±0,07	1,74±0,12	4,53±0,14	80,71±3,73
423h08	4,80±0,73	2,55±0,51	1,84±0,21	1,91±0,11	3,96±0,22	75,69±2,75
488h08	5,24±0,09	2,98±0,29	2,05±0,06	1,79±0,15	4,02±0,29	79,46±4,34
К-2165 BAI 5048	5,42±0,27	2,89±0,23	2,08±0,06	1,88±0,09	4,00±0,12	76,40±2,26
К-2166 BAI 5051	5,03±0,12	2,65±0,23	2,03±0,08	1,93±0,17	3,80±0,22	75,59±4,48
К-2178 BAI-D 54	5,09±0,41	3,42±0,28	2,11±,08	1,65±0,28	4,01±0,55	85,16±9,95
И-3778	4,72±0,51	2,62±0,53	2,06±0,20	1,89±0,23	3,60±0,57	76,98±5,66
И-4224	4,73±0,30	2,53±,35	2,22±,09	1,93±,26	3,30±0,36	76,24±6,17
Аргамак	6,34±0,24	3,52±,20	2,24±0,10	1,82±0,18	4,41±0,20	78,53±4,62
343h08	4,48±0,03	2,48±0,09	1,72±0,06	1,81±0,06	4,07±0,19	78,43±1,77

Учет всех 6 использованных показателей содержания пигментов (3 пигмента х 2 почвенных фона) позволил с помощью кластерного анализа оценить степень сходства сортов и селекционных линий овса по суммарной реакции пигментного аппарата флаговых листьев на условия выращивания (рис. 6).

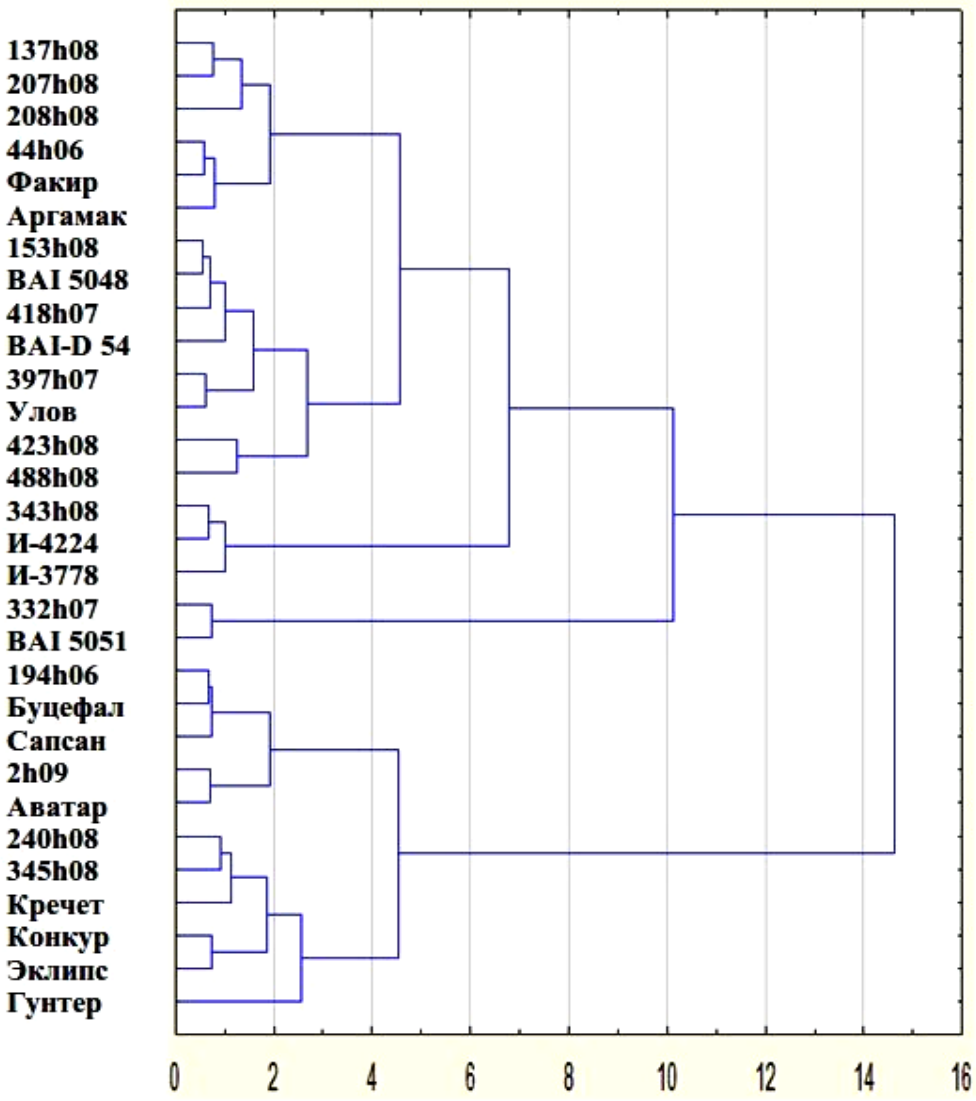

Рисунок 6. **Степень сходства сортов и селекционных линий овса по реакции пигментного аппарата флаговых листьев на почвенные факторы**

По данным рисунка 6 видно, что осуществление селекционных работ в разном целевом направлении на одних и тех же почвенных фонах приводит к достаточно большому сходству сортов разных лет селекции. Так, современные сорта Гунтер, Эклипс, Конкур, Кречет очень близки между собой, также как и группа сортов Аватар, Сапсан и Буцефал. В то же время более старые сорта Улов, Аргамак и Факир значительно отличаются от обеих групп современных.

4.5 Быстрая флуоресценция хлорофилла *a*

Объектом исследования служили сорта яровой мягкой пшеницы (Саратовская 29, Линия 2, Карабалыкская 98, Маргарита, Баженка). В варианте воздействия раствором алюминия сорт Линия 2 показал значимый прирост всех потоков энергии на 5,04…12,67 %. Сорт Саратовская 29 сократил поток электронного транспорта от Q_A до Q_B (TRo/RC) на 3,03 %, а у сорта Маргарита

на 11,56 % относительно контроля увеличился поток диссипированной энергии (DIo). Остальные сорта сохраняли показатели на уровне контроля (табл. 12).

Таблица 12 – **Параметры потоков энергии внутри фотосистемы II листьев пшеницы под действием стрессовых факторов (условные единицы)**

Сорт	Вариант	ABS/RC	TRo/RC	ETo/RC	DIo/RC
Линия 2	Контроль	1,67	1,40	0,94	0,27
	Алюминий	1,77	1,47	0,99	0,31
Саратовская 29	Контроль	1,89	1,56	1,03	0,33
	Алюминий	1,89	1,55	1,00	0,33
Карабалыкская 98	Контроль	2,02	1,65	1,06	0,36
	Алюминий	1,99	1,62	1,07	0,36
Маргарита	Контроль	1,87	1,55	1,02	0,32
	Алюминий	1,95	1,59	1,02	0,36
Баженка	Контроль	1,98	1,62	1,05	0,36
	Алюминий	2,00	1,63	1,04	0,37

Расчет перфоманс-индексов позволяет провести итоговую оценку устойчивости фотосинтетического аппарата листьев растений к действию стрессовых факторов. Как показано на рисунке 7, сорт Линия 2, обладая наивысшими в группе сортов значениями PI_{ABS} и PI_{ABS_total}, снизила их показатели на 12,62 и 25,96 % в присутствии ионов алюминия.

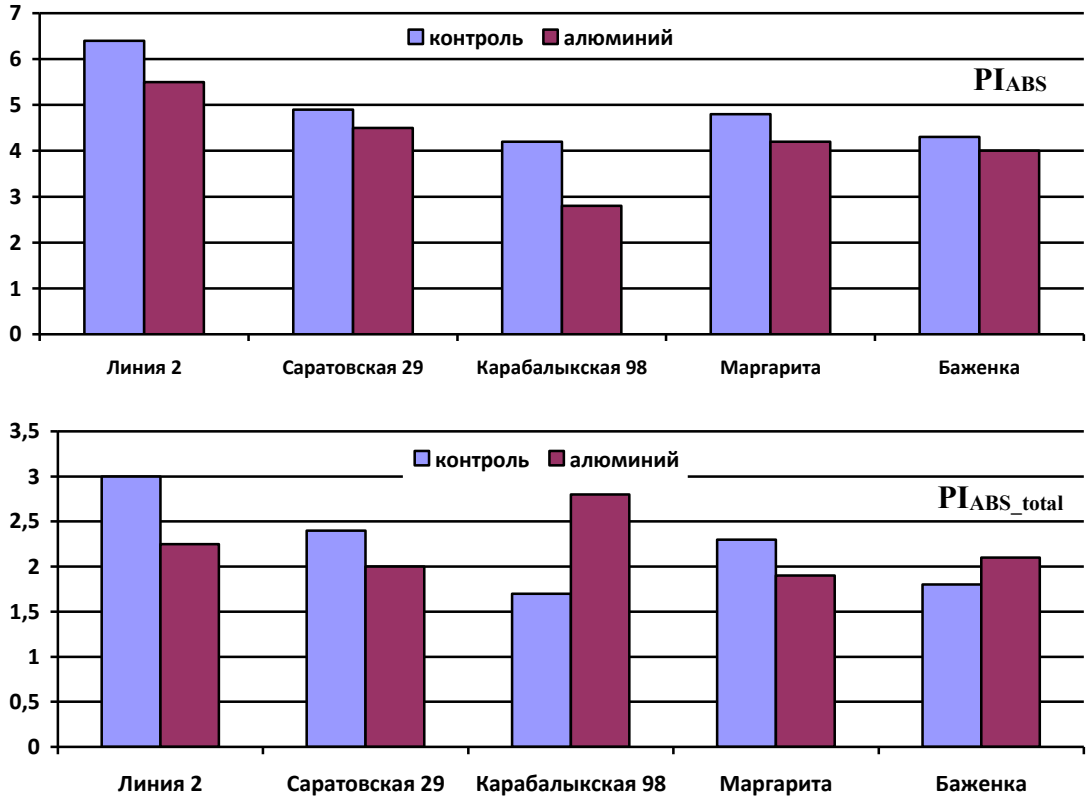

Рисунок 7. **Величины перфоманс-индексов сортов яровой мягкой пшеницы (условные единицы)**

У остальных сортов ионы алюминия проявили угнетающий эффект. Так, PI_{ABS} снизился у всех испытанных сортов пшеницы (на 6,86…28,08 %), PI_{ABS_total} увеличился относительно контроля у сорта Карабалыкская 98 на 63,79 % и сорта Баженка – на 13,33 %. Остальные сорта снизили уровень сохранения энергии на 13,52…25,96 %.

Таким образом, несмотря на незначительное уменьшение либо рост величин потоков энергии, перфоманс-индексы всех сортов снизились до 28 % значений относительно контроля. Сорт Баженка занял лидирующую позицию самого устойчивого к стрессу. Сорт Карабалыкская 98 показал самое высокое значение PI_{ABS_total} в группе изученных сортов, но, вместе с этим, и минимальное значение PI_{ABS}. Это может говорить о больших потерях энергии внутри PSII.

ГЛАВА 5.
Описание методик оценки кислотоустойчивости растений

1. Оценка параметров **ИДК**, **ИДР** и **RSR** может проводиться в лабораторных условиях в различных модификациях, например, в бумажных рулонах или растильнях.

Самый простой в использовании, но, тем не менее, эффективный метод предложен в работе (Лисицын, 2003). В условиях рулонной культуры используют дистиллированную воду в качестве контрольного варианта и водные растворы сульфата алюминия в концентрациях 30…70 мг действующего вещества (1,0…2,5 мМ Al) в зависимости от конкретной культуры. Семена раскладывают на полосы фильтровальной бумаги размером 16×100 см в 1 см от верхнего края. Сверху семена прикрывают полоской такой же бумаги размером 5×100 см и сворачивают в рулон. Рулоны ставят в сосуды с дистиллированной водой (контроль) или раствором алюминия (опыт) таким образом, чтобы от нижнего края семени до уровня жидкости расстояние составляло 6 см. Рулоны помещают на 5…7 дней в термостат при 21…23 °С. По окончании этого срока у каждого проростка определяют длину наибольшего корня, средний показатель используют для расчета ИДК. Сухая масса ростков и корней используется для расчетов индекса RSR. Повторность опытов трехкратная (рис. 8).

Чуть более трудоемкий в выполнении вариант метода предложен в работе (Яковлева и др., 2009).

В течение двух суток в термостате без освещения при t = 24–25 °С семена изучаемых образцов проращивают в чашках Петри на фильтровальной бумаге в дистиллированной воде. Затем в растильни с сетчатым дном, разделенные на ячейки, раскладывают по 25−30 равномерно проросших семян каждого образца. Растильни помещают в пластмассовые контейнеры с дистиллированной

водой (объем 9 литров, pH = 6,5). На уровне растений поддерживался определенный температурный (t = 20–22°C) и световой режимы (освещенность 5 кЛк/16 ч). Растильни накрывают полиэтиленовой пленкой, которую снимают на третьи сутки. Затем воду в контейнерах меняют на водный раствор с содержанием ионов Al^{3+} 185 мкМ и pH = 4,0. Для приготовления раствора используют хлорид алюминия 6-водный − ($AlCl_3 \times 6H_2O$). В качестве контроля служит дистиллированная вода с pH = 6,5. Измерение pH растворов проводят каждые сутки и при необходимости доводят до соответствующего значения 0,25 М раствором серной кислоты или 1 N раствором щелочи. На седьмые сутки после воздействия алюминия одновременно измеряют длину зародышевых корней и ростка. По окончании эксперимента проводят математическую обработку полученных данных. В каждом варианте опыта рассчитывают среднее арифметическое длины корня и ростка. Затем для каждого образца определяют индекс длины корня (ИДК), равный соотношению средней длины корня в опыте [А] к средней длине корня в контроле [В]: ИДК = А / В.

Рисунок 8. **Общий вид растений при выращивании в рулонах фильтровальной бумаги**

Подобным образом определяют и индекс длины ростка (ИДР).

На основании полученных значений ИДК и ИДР образцы ячменя распределяют на пять групп устойчивости к ионам Al^{3+} (Яковлева, Ковалева, 2015). Шкала устойчивости представлена таким образом:

1 – ИДК > 0,81 − высокоустойчивые;

2 – ИДК 0,61−0,80 – устойчивые;

3 – ИДК 0,41−0,60 − среднеустойчивые;

4 – ИДК 0,31−0,40 – среднечувствительные;

5 – ИДК < 0,30 − неустойчивые.

Еще одной модификацией ростового теста можно считать методику с использованием **окрашивания корней растворами красителей** (Эриохром цианин R или гематоксилин) (Лоскутов и др., 2022). Суть методики в том, что

красители, проникая в ткани корня, связываются с алюминием и сами ткани корня приобретают определенный цвет. После дальнейшего роста корней в отсутствии стресса оценивается длина неокрашенной зоны возобновления роста. Чем эта зона больше, чем выше устойчивость растения к алюминию.

Семена (по 25 шт. каждого образца) раскладывают в специальные кюветы с ячейками для семян и сетчатым дном, затем помещают на поверхности питательного раствора в 6-литровые контейнеры. После трех суток проращивания отбраковывают невсхожие семена, а проростки промывают проточной водой. Далее проростки переносят в свежий раствор с добавлением соли алюминия и pH около 4,0 на 24 часа, потом проростки переносят в питательный раствор без стрессового фактора и инкубируют еще 48 часов. Считается, что за это время (двое суток) в корнях происходят репарационные процессы (восстановление митотической активности клеток), и корни отрастают на различную длину в соответствии с их уровнем устойчивости к стрессу. Далее проростки промывают водой и окрашивают корни, погружая их в 0,2%-ный раствор гематоксилина на 15 мин, либо в 0,1%-ный раствор эриохромцианина R на 10 мин. Излишки красителя смывают проточной водой. Зона повреждения тканей корней алюминием окрашивается гематоксилином в черно-синий цвет, а эриохромцианином R – в фиолетовый. Устойчивость растений к алюминию определяют по длине отрастания кончика корня и ранжируют исследуемый набор образцов по величине этого параметра.

2. Интенсивность транспирации определяют весовым методом (Варасова, Шустова, 1969). Интенсивность транспирации рассчитывают по формуле:

$$T = 100(а - б)/Sв,$$

где а – вес прибора до опыта, б – вес прибора после опыта, S – площадь листа, в – продолжительность опыта в часах.

Площадь листьев находят методом линейных измерений по длине (Д) и наибольшей ширине (Ш). Площадь измеренных листьев (S) вычисляют по формуле:

$$S = Д_{ср} * Ш_{ср} * 0,67 * n,$$

где n – число измеренных листьев.

Полученный результат показывает величину испарения 100 см^2 площади листа за 1 час.

3. Окислительную активность корней оценивают по разложению марганцовокислого калия по методике Гусевой и др. (1975).

В нейтральной среде при 20-25 °С перманганат обладает избирательным действием и реагирует, в основном, с непредельными соединениями. Реактивы: раствор 3,1 мМ перманганата калия и 10 мМ сернокислого магния на 1 л воды. Раствор хранится длительное время без изменений, перед употреблением разводится в 5 раз.

Корни проростков опытного и контрольного вариантов помещают в пенициллиновые пузырьки с 10 мл раствора перманганата калия в 4-кратной повторности и оставляют на 30 минут в темноте.

Через 30 минут корни вынимают из растворов, обрезают и высушивают в термостате при 105 °С до постоянной массы.

Оптическую плотность контрольного и опытного растворов измеряют на фотоколориметре с зеленым светофильтром (525 нм). Оптическая плотность опытного раствора уменьшается пропорционально количеству непредельных соединений, находящихся в реакционной смеси. Метод основан на реакции Байера (качественное обнаружение ненасыщенных соединений с помощью $KMnO_4$) При этом реакция среды становится щелочной. Поэтому в раствор добавляют сернокислый магний, который выводит из сферы реакции ионы гидроксила в виде осадка $Mg(OH)_2$.

Количество окисленного перманганата оценивают по градуировочной шкале и выражают в мг/г сухого вещества корней.

4. Оценка содержания пигментов в листовых пластинках растений. Пигменты могут быть экстрагированы как полярными (ацетон, спирт), так и неполярными (петролейный эфир, гексан, бензин) органическими растворителями, однако полное извлечение пигментов достигается только при использовании полярных органических растворителей. Эти растворители, приводя к денатурации белка и нарушению связи пигментов с липопротеидными комплексами, обеспечивают быструю экстракцию пигментов. При этом стоит помнить, что с увеличением полярности растворителя максимум поглощения *Chl a* в красном спектре смещается с 660 до 665 нм, а максимум поглощения в синем спектре – с 428 до 432 нм; для *Chl b* аналогичные сдвиги происходят с 642 до 652 нм и с 452 до 469 нм. Соответственно этому изменяются и коэффициенты в формулах для расчета содержания пигментов.

Оценка концентрации пигментов производится на спектрофотометре (в нашей лаборатории используется спектрофотометр UVmini-1240 (Shimadzu Corporation, Japan) при длинах волн 661,6; 644,8; 470 нм (ацетон) и 664,1; 648,6; 470 нм (этанол) (Lichtenthaler, Buschmann, 2001) (рис. 9).

Рисунок 9. **Оценка содержания пигментов в вытяжках листьев на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu Corporation, Japan)**

В зависимости от химического состава экстрагента формулы расчета содержания пигментов в экстрактах листьев будут несколько отличаться.

Концентрация пигментов (С) вычисляется по следующим формулам (Lichtenthaler, Buschmann, 2001):

Для 100 %-го ацетона:

C*a* = 11,24 A661,6 - 2,04 A644,8;

C*b* = 20,13 A644,8 - 4,19 A661,6;

C*car* = (1000 A470 - 1,90 C*a* - 63,14 C*b*) / 214.

Для 80 %-го ацетона:

C*a* = 12,25 A661,6 - 2,79 A644,8;

C*b* = 21,50 A644,8 - 5,10 A661,6;

C*car* = (1000 A470 - 1,82 *Ca* - 85,02 C*b*) / 198.

Для 95 %-го этанола:

C*a* =13,36 A664,1 – 5,19 A648,6;

C*b* = 27,43 A648,6 – 8,12 A664,1;

C*car* = (1000 A470 – 2,13 C*a* - 97,64 C*b*) / 209,

где C*a* – концентрация *Chl a*, мг/мл; C*b* – концентрация *Chl b*, мг/мл;
C*car* – концентрация *Car*, мг/мл; A – оптическая плотность раствора при указанной длине волны.

Количество пигментов в 1 г сухой массы листа рассчитывается:

$$B = (C \times V / 1000) \times a,$$

где B – количество пигментов, мг/г сухой массы; C – концентрация пигментов, мг/мл; V – объём вытяжки, мл в г; 1000 – коэффициент пересчета из г в мг; a – сухая масса навески.

Зная содержание в листьях исследуемых растений трех основных групп пигментов, рассчитываются такие широко используемые индексы, характеризующие условия местообитания растений, как соотношение хлорофиллов *a/b*, соотношение зеленых и желтых пигментов (*Chl a + b/Car*), а также процентное содержание хлорофилла *a* в светособирающих комплексах антенн (ССК). Последний параметр рассчитывают исходя из теоретических знаний о том, что весь *Chl b* содержится только в ССК, а *Chl a* – и в ССК, и в реакционных центрах, при этом в ССК на одну молекулу *Chl a* приходится 1,2 молекул *Chl b*: %*Chl a* в ССК = (2,2 *Chl b* / (*Chl a* + *Chl b*) * 100 %).

В полевых условиях суммарную концентрацию хлорофилла в листьях (*Chl a* + *Chl b*) измеряют с помощью так называемых «N-тестеров» (рис. 10)

Рисунок 10. **Оценка содержания хлорофилла в листьях в полевых условиях прибором Opti-Sciences CCM-200**

Каждое измерение (рис. 10) включает следующие этапы:

•Выполните внутреннюю калибровку прибора (после включения).

•Измерьте содержание хлорофилла. Для этого поместите листовую пластинку самого молодого полностью развитого листа в измерительную головку. Прорезь для образца (2x3 мм) должна быть полностью закрыта.

•Измерьте таким образом 30 листьев растений каждого варианта опыта.

•Считайте и оцените результаты измерений.

Для того чтобы перевести показания прибора (каждый из подобных типов приборов выдает результат в своих относительных единицах) в количественную форму в виде мг/г массы растений или мг/см^2 площади листа, необходимо рассчитать коэффициент пересчета (линейное соответствие между показаниями N-тестеров и спектрофотометрическими оценками содержания пигментов наблюдается в диапазоне от 30 до 60 единиц прибора CCM-200 или соответственно от 300 до 600 единиц прибора SPAD-502+). Для этого на одних и тех же образцах листьев оценивают содержание пигментов с помощью N-тестера и спектрофотометрически, затем рассчитывают коэффициент пересчета одних величин в другие. Можно также построить градуировочный график, отложив по осям показания, полученные с помощью N-тестера и спектрофотометра, далее использовать этот график для пересчета конкретных полученных величин содержания суммарного хлорофилла.

5. Оценка влияния кислотного стресса на функциональное состояние фотосистемы II листьев растений с помощью портативного флуориметра

Устройство FluorPen (рис. 11) предлагает протокол для оценки быстрого флуоресцентного переходного процесса – OJIP, который возникает во время воздействия на фотосинтетические организмы высокой освещенности. Программное обеспечение FluorPen обеспечивает загрузку данных в ПК, последующее построение кривой OJIP и визуализацию расчетных данных

Рисунок 11. **Оценка параметров быстрой флуоресценции хлорофилла портативным флуориметром FluorPen FP 110/S (Photon Systems Instruments, Czech Republic)**

Сначала готовят образец, адаптированный к темноте, помещая растения, по крайней мере, на 15…20 мин в темноту. Продолжительность темнового адаптационного периода зависит от вида растений и условий роста. Для адаптированных к свету (например, прямых полевых) измерений не требуется темновой адаптации образца.

Последовательность действий:

• Включите устройство, удерживая кнопку SET в течение 1 секунды.

• Поместите адаптированный к темноте лист в зажим для листьев.

• Выберите Measure > в меню и требуемый параметр, например QY (при выборе нажмите кнопку SET as Enter).

• Нажмите кнопку SET для запуска измерений.

Когда определяются параметры OJIP, LC или NPQ, дисплей устройства показывает ход измерения в процентах. Когда определяются параметры Ft или QY, значения отображаются на дисплее устройства. Результат протокола OJIP, NPQ или LC не виден на дисплее устройства и должен быть загружен в ПК (через кабель USB) с помощью программного обеспечения FluorPen.

•Все измеренные данные хранятся в памяти устройства и могут быть загружены в ПК после завершения эксперимента.

•Далее производится анализ полученных данных и оценка изменения изучаемого параметра в зависимости от условий проведения опыта.

Протокол OJIP позволяет оценить следующие параметры работы фотосистемы II листьев растений (табл. 13).

Таблица 13 – **Параметры работы фотосистемы II листьев растений, определяемые и рассчитываемые программным обеспечением прибора FluorPen FP 110/S**

Fo	Минимальная флуоресценция, все реакционные центры открыты.
Fj	Флуоресценция через 2 миллисекунды.
Fi	Флуоресценция через 30 миллисекунд.
Fm	Максимальная флуоресценция, все реакционные центры закрыты.
Fv	Вариабельная флуоресценция. Возрастание показателя связано с блокировкой переноса электронов от Q_A к Q_B.
Vj	Вариабельная флуоресценция на 2 миллисекунде.
Vi	Вариабельная флуоресценция на 30 миллисекунде.
Fm/Fo	Скорость электронного транспорта через PSII.
Fv/Fo	Соотношение реакций фотохимического и нефотохимического гашения энергии в реакционных центрах PSII. Соответствует максимальной эффективности реакции разложения воды на донорной стороне PSII.
Fv/Fm	Максимальный квантовый выход первичных фотохимических реакций в реакционных центрах PSII.
Mo	Скорость захвата электрона, максимальная скорость закрытия РЦ.
Sm	Размер пула электронных акцепторов на редуцирующей стороне PSII; энергия, необходимая для закрытия всех РЦ; число электронных переносчиков на одну электрон-транспортную цепь.
Ss	Единичный оборот Q_A, общее число первичных акцепторов Q_A.
N	Число, показывающее сколько раз восстанавливается Q_A до того, как флуоресценция будет максимальной (все реакционные центры закроются)
Phi_Po	Максимальный квантовый выход первичной фотохимии в реакционных центрах PSII.
Psi_o	Эффективность, с которой захваченный электрон передается от Q_A в PQ.
Phi_Eo	Выход электронного транспорта на акцепторной стороне PSII; между PSII и PSI.
Phi_Do	Выход термальной диссипации.
Phi_Pav	Средний квантовый выход первичной фотохимии за время до Fm.
Pi_Abs	Перформанс-индекс $PI_{ABS.}$
ABS/RC	Поток абсорбированной энергии в антенных хлорофиллах реакционных центров PSII; соответствует эффективному размеру антенн активных реакционных центров PSII
TRo/RC	Максимальный поток энергии, приводящий к восстановлению Q_A
ETo/RC	Поток электронного транспорта от Q_A до межсистемных акцепторов электронов.
DIo/RC	Поток энергии, рассеянной антеннами PSII в виде тепла.

ЛИТЕРАТУРА

Баталова Г. А., Градобоева Т. П., Денисова Э. С., Ефремиди Л. Н., Козленко Л. В., Лисицын Е. М., Лобанова Н. А., Соловьева Н. С., Тулякова М. В., Чуракова А. И. Овес яровой Кречет / Авторское свидетельство № 37331 от 25.01. 2005 г.

Баталова Г. А., Лисицын Е. М., Тулякова М. В. Изучение состояния фотосинтетического аппарата овса в селекции на устойчивость к эдафическому стрессу // Зернобобовые и крупяные культуры. 2017. №3(23). С. 43–50.

Бионик. Патент на селекционное достижение № 9295. заявл. 18.11.2014 / Бутакова О. И., Кокина Л. П., Корякова А. В., Кунилова А. В., Шешегова Т. К., Широких И. Г., Шуплецова О. Н., Щеклеина Л. М., Щенникова И. Н. EDN: VAWFEY

Бутенко Р. Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе: Учебное пособие. М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. 160 с.

Буткевич В. В. Приспособление растений к химическому составу среды // Селекция и семеноводство. 1947. №6. С. 63–76.

Вавилов Н. И. Проблема северного земледелия. Материалы Ленинградской Чрезвычайной сессии Академии Наук СССР 25-30 XI 1931 г. Л.: Издательство Академии Наук, 1931. 15 с.

Волкова Л. В., Амунова О. С., Тиунова Л. Н. Использование морфофизиологических параметров проростков яровой пшеницы в селекции на алюмоустойчивость // Аграрный вестник Урала. 2021. № 4(207). С. 24–33. https://doi.org/10.32417/1997-4868-2021-207-04-24-33

Гусева А. Р., Пасешниченко В. А., Борихина М. Г. Количественный колориметрический микрометод определения ациклических терпеновых спиртов эфирных масел // Методы современной биохимии. М.: Наука, 1975. С. 72–74. URL: https://www.twirpx.com/file/430281/

Доклад о состоянии и использовании земель сельскохозяйственного назначения Российской Федерации в 2023 году. М.: ФГБНУ Росинформагротех, 2024. 414 с.
URL: https://rshzm.ru/report (дата обращения: 22.09. 2025 г.)

Докучаев В. В. К учению о зонах природы. СПб., 1899. 28 с.

Зайцева И. Ю., Щенникова И. Н. Генетические ресурсы для приоритетных направлений селекции ярового ячменя в Волго-Вятском регионе // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2023. № 3. С. 73–86. https://doi.org/10.26897/0021-342X-2023-3-73-86

Иванов А. Л., Столбовой В. С., Гребенников А. М., Оглезнев А. К., Петросян Р. Д., Шилов П. М. Ранжирование кислых почв по приоритетности проведения известкования в Российской Федерации // Бюллетень Почвенного института имени В. В. Докучаева. 2020. Вып. 103. С. 168–187. https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-103-168-187

Иванов М. В. Биотехнологические методы создания исходного материала ярового ячменя. СПб.-Пушкин, 2001. 205 с.

Кедрова Л. И., Уткина Е. И., Шляхтина Е. А., Парфенова Е. С., Шамова М. Г. Влияние алюмокислого стресса на морфо-биологические показатели генотипов озимой ржи // Успехи современного естествознания. 2019. № 12-2. С. 218–223. DOI: https://doi.org/10.17513/use.37292

Климашевский Э. Л. Физиологические особенности корневого питания разных сортов кукурузы в Нечерноземной полосе: очерки физиологии сорта. М.: Наука, 1966. 151 с.

Климашевский Э. Л., Чумаковский Н. Н. Идентификация форм растений, отзывчивых на удобрение // Вестник с.-х. науки. 1986. № 3. С. 71–77

Корнилов М. Ф., Борисова Е. М., Трунина З. В. Известкование почвы и сорт (из работ Ленинградского отделения ВИУАА) // Известкование дерновоподзолистых почв. Труды ВИУА. М., 1955. Вып. 31. С. 202–250.

Лисицын Е. М., Шихова Л. Н. Овсянкина А. В. Эдафические стрессовые факторы северо-востока европейской России и проблемы селекции растений // Сельскохозяйственная биология. 2004. № 3. С. 42–60.

Лисицын Е. М. Методика лабораторной оценки алюмоустойчивости зерновых культур // Доклады РАСХН. 2003. № 3. С. 5–7.

Лисицын Е. М. Основные причины низкой эффективности получения алюмоустойчивых регенерантов зерновых культур // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 1. С. 89–95.

Лисицын Е. М. Показатели развития корневых систем в эдафической селекции ячменя // Зернобобовые и крупяные культуры. 2018. № 2(26). С. 66–71.
https://doi.org/10.24411/2309-348X-2018-10019

Лисицын Е. М. Физиологические параметры корневых систем в селекции зерновых культур на абиотическую устойчивость // Вестник Марийского государственного университета. Серия «Сельскохозяйственные науки. Экономические науки». 2018. Т. 4. № 3. С. 35–42. https://doi.org/10.30914/2411-9687-2018-4-2-35-42

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.

Лисицын Е. М., Кедрова Л. И., Уткина Е. И. Изменения пигментного комплекса флагового листа озимой ржи под действием эдафического стресса // Вестник РАСХН. 2010. № 4. С. 34–36.

Лоскутов И. Г., Бутрис В., Косарева И. А., Блинова Е. В., Новикова Л. Ю. Алюмотолерантность и микроэлементный состав зерновки сортов овса из коллекции ВИР с различной степенью селекционной проработки // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2022; Т. 183(3). С. 96–110. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2022-3-96-110

О состоянии окружающей среды Кировской области в 2023 году: Региональный доклад / Под общей редакцией Т. Э. Абашева. Киров: Министерство охраны окружающей среды Кировской области, 2024. 191 с. URL: https://www.kirovreg.ru/econom/ecology/Регдоклад %202023.pdf (дата обращения: 22.09. 2025 г.)

Панихина Л. В., Лисицын Е. М., Щенникова И. Н. Реакция пигментного комплекса листьев ярового ячменя на повышенную кислотность почвы // Таврический вестник аграрной науки. 2025. № 1(41). С. 194–205. https://doi.org/10.5281/zenodo.15147765. EDN: YDNJST.

Родина Н. А. Оценка сортов ячменя на устойчивость к кислым почвам и алюминию // Селекция зерновых культур на устойчивость к болезням и неблагоприятным факторам среды в Волго-Вятском регионе. Труды НИИСХ СевероВостока. Киров, 1986. С. 47–55.

Тарчевский И. А. Катаболизм и стресс у растений: 52-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1993. 80 с.

Тянтова Е. Н., Бурухин С. Б., Сынзыныс Б. И., Козьмин Г. В. Химия алюминия в окружающей среде // Агрохимия. 2005. № 2. С. 87–93.

Удовенко Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам // Физиология и биохимия культурных растений. 1979. Т.11. № 2. С. 99–107.

Удовенко Г. В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам // Физиологические основы селекции растений. СПб.: ВИР, 1995. Т. 2. Ч. 2. С. 293–352.

Уткина Е. И., Кедрова Л. И., Шляхтина Е. А., Парфенова Е. С., Набатова Н. А., Шамова М. Г. Создание кислотоустойчивого сорта озимой ржи Кипрез // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2020. № 21(5). С. 512–520. https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.5.512-520

Форвард. Патент на селекционное достижение № 9152. заявл. 18.11.2014 / Бутакова О. А., Ковригина Е. А., Кокина Л. П., Корякова А. В., Кунилова А. В., Широких И. Г., Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. EDN: EQBYDV

Широких А. А., Широких И. Г., Устюжанин И. А. Реакция бобово-ризобиальных симбиотических систем на стресс, обусловленный кислотностью и токсичностью алюминия // Доклады РАСХН. 2004. № 4. С. 22–25.

Широких И. Г., Огородникова С. Ю., Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Сомаклональная изменчивость и селекция ячменя на устойчивость к алюминию // Сельскохозяйственная биология. 2011. №. 5. С. 96–102.

Широких И. Г., Шуплецова О. Н., Худякова Т. В. Оценка различных показателей, тестирующих устойчивость ячменя к токсичности ионов водорода и алюминия // Доклады РАСХН. 2001. № 1. С. 13–15.

Шляхтина Е. А., Рылова О. Н., Уткина Е. И. Новый адаптивным сорт озимом ржи Батист // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2025. Т. 55. № 7(320). С. 32-41. https://doi.org/10.26898/0370-8799-2025-7-4 EDN: SGDBZM.

Шуплецова О. Н., Баталова Г. А., Товстик Е. В., Попыванов Д. В., Злобина Ю. А., Кононова О. Е., Жуйкова О. А. Оценка адаптационной способности регенерантных и исходных генотипов овса к почвенным стрессорам // Российская сельскохозяйственная наука. 2024. № 4. С. 29–35. https://doi.org/10.31857/S2500262724040066 EDN: FLHTOW

Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Результаты использования клеточных технологий в создании новых сортов ячменя, устойчивых к токсичности алюминия и засухе // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20(5). С. 623–628. https://doi.org/10.18699/VJ16.183

Шуплецова О. Н., Щенникова И. Н. Средообразующая активность корневой системы регенерантов ячменя в условиях токсичности кислых почв // Аграрная наука Евро-Северо-Востока, 2018, Т. 65. № 4. С. 42–48. https://doi.org/10.30766/2072-9081.2018.65.4.42-48

Щенникова И. Н. Шуплецова О.Н. Источники для селекции ячменя, устойчивого к токсичности алюминия // Теоретические и прикладные проблемы АПК. 2019. № 1. С. 22–25. https://doi.org/10.32935/2221-7312-2019-39-1-22-25

Щенникова И. Н., Шуплецова О. Н., Кокина Л. П. Биотехнология в создании сортов ярового ячменя // Российская сельскохозяйственная наука. 2022. № 3. С. 28–32. https://doi.org/10.31857/S2500262722030061

Юлушев И. Г. Почвенно-агрохимические основы адаптивно-ландшафтной организации систем земледелия ВКЗП. М.: Академический проект, Киров: Константа, 2005. 368 с.

Яковлева О.В. Фитотоксичность ионов алюминия // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2018. Т. 179(3). С. 315–331. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-3-315-331

Яковлева О. В., Капешинский А. М., Ковалева О. Н. Устойчивость культурного и дикого ячменя к действию токсичных ионов алюминия // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2009. Т. 165. С. 51–54.

Яковлева О. В., Ковалева О. Н. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 824. Ячмень. Характеристика образцов ячменя по устойчивости к токсичным ионам алюминия (H^+ + Al^{3+}). СПб.: ВИР, 2015.

Baier A. C., Somers D. J., Gustafson J. P. Aluminum tolerance in wheat: correlating hydroponic evaluations with field and soil performances // Plant Breeding. 1995. V. 114. P. 291–296.

Borlaug N. E., Dowswell C. R. The acid lands: One of agriculture's last frontiers // Plant-soil interaction at low pH. Brasilian soil science society, 1997. P. 5–15

Burba U., Mackowiak W., Paizert K., Budzianowski G. Tolerancja odmian I rodow pszenzyta ozimego hodowli ZDHAR Malyszyn na niskie pH I wysokie stezenie jonow glinu // Biul. Inst. Hodowli I Aklimat. Rosl. 1995. V.195/196. P. 131–136.

Carver B. F., Ownby J. D. Acid soil tolerance in wheat // Adv. Agron. 1995. V. 54. P. 117–173. https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60899-8

Chandra J., Keshavkant S. Mechanisms underlying the phytotoxicity and genotoxicity of aluminum and their alleviation strategies: A review. // Chemosphere. 2021. V. 278: 130384. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130384

de Carvalho Gonçalves J. F., Cambraia J., Mosquim P. R., Araújo E. F. Aluminum Effect on Organic Acid Production and Accumulation in Sorghum // J. Plant Nutrition. 2005. V. 28. No 3. P. 507–520. https://doi.org/10.1081/PLN-200049202

de la Fuente-Martinez J. M., Herrera-Estrella L. Advances in the understanding of aluminum toxicity and the development of aluminum-tolerant transgenic plants // Advances in Agronomy. 1999. V. 66. P. 103–120.

Duart V. M., Caires E. F., de Oliveira É. C., Matiello R. R. Magnesium alleviates aluminum toxicity in wheat and maize seedlings // Technology in Agronomy. 2024. V. 4. Article No: e025 https://doi.org/10.48130/tia-0024-0022

Evans C. E., Kamprath E. J. Lime response as related to percent Al saturation, solution Al and organic matter content // Soil Sci. Soc. Am. Proc. 1970. V. 34. P. 893–896

FitzPatrick E. A. An introduction to soil science. NY: Longman Scientific and Technical, 1986. P. 2–55.

Foy C. D. General principles involved in screening plants for aluminum and manganese tolerance // Proc. workshop on plant adaptation to mineral stress in problem soils (Beltsville, MD). Cornell Univ. Press, Ithaca, New York, 1976. P. 255–267

Kabata-Pendias A., Pendias H. Trace elements in soils and plants. Boca Raton, Florida: CRC Press, Inc., 1986. 439 p.

Kinraide T. B., Parker D. R. Apparent rhytotoxicity of mononuclear hydroxy-aluminum to four dicotyledonous species // Physiologia plantarum. 1990. № 79. P. 283–288.

Leshem Y. Y., Kuiper P.J.C. Is there a GAS (general adaptation syndrome) response to various types of environmental stress? // Biol. plant. 1996. V. 38. N. 1. P. 1-18. https://doi.org/10.1007/BF02879625

Lichtenthaler H. K., Buschmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy // In: Wrolstad R. E., Acree T. E., An H., Decker E. A.,Penner M. H., Reid D. S., Schwartz S. J., Shoemaker C. F., Sporns P., Eds. Current Protocols in Food Analytical Chemistry (CPFA), John Wiley and Sons, New York, 2001. F4.3.1-F4.3.8. https://doi.org/10.1002/0471142913.faf0403s01

Liu Y., Li P., Xu G. C., Xiao L., Ren Z. P., Li Z. B. Growth, Morphological, and Physiological Responses to Drought Stress in Bothriochloa ischaemum // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. 230. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00230

Ma J. F., Furukawa J. Recent progress in the research of external Al detoxification in higher plants: a minireview // J. Inorg. Biochem. 2003. V. 97(1). P. 46–51. https://doi.org/10.1016/s0162-0134(03)00245-9

Ma J. F., Ryan P. R., Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids // Trends Plant Sci. 2001. No. 6. P. 273–278. https://doi.org/10.1016/s1360-1385(01)01961-6

Ofoe R., Thomas R. H., Asiedu S. K., Wang-Pruski G., Fofana B., Abbey L. Aluminum in plant: Benefits, toxicity and tolerance mechanisms // Front. Plant Sci. 2023. V. 13: Article No. 1085998. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1085998.

Patiram R. Effect of limestone and farmyard manure on crop yields and soil acidity on an acid Inceptisol in Sikkim, India // Trop. Agric. 1996. V. 73. P. 238–241.

Pooniya V., Palta J. A., Chen Y., Delhaize E., Siddique K.H.M. Impact of the *TaMATE1B* gene on above and below-ground growth of durum wheat grown on an acid and Al^{3+}-toxic soil // Plant Soil. 2020. V. 447. P. 73–84. https://doi.org/10.1007/s11104-019-04231-6

Ramirez R., Lopez M. Agronomic effectiveness of phosphate rock and superphosphate for aluminum-tolerant and non-tolerant sorghum cultivars // Communic. Soil Sci. Plant Anal. 2000. V. 31 (9-10). P. 1169–1178. https://doi.org/10.1080/00103620009370505

Rengel Z., Jurkic V. Evaluation of Triticum aestivum germplasm from Croatia and Yugoslavia for aluminum tolerance // Euphytica. 1993. V. 66. P. 111–116. https://doi.org/10.1007/BF00023515

Schier G. A., McQuattie C. J. Stimulatory effects of aluminum on growth of sugar maple seedlings // J. Plant Nutrition. 2002. V. 25. No 11. P. 2583–2589. https://doi.org/10.1081/PLN-120014715

Sharma U. C., Datta M., Sharm, V. (2025). Global Status and Extent of Acid Soils. In: Soil Acidity. Progress in Soil Science. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-76357-1_2

Silva A. H., Paterniani M.E.A.G.Z., Camargo C.E.O. Genetic variability and inheritance to aluminum tolerance in nutrient solution in triticale // Bragantia, 2014. V. 73 (1). P. 8–13. https://doi.org/10.1590/brag.2014.003

Silva I. R., Novais R. F., Jham G. N., Barros N. F., Gebrim F. O., Nunes F. N., Neves J. C., Leite F. P. Responses of eucalypt species to aluminum: the possible involvement of low molecular weight organic acids in the Al tolerance mechanism // Tree Physiol. 2004. V. 24(11). P. 1267–1277. https://doi.org/10.1093/treephys/24.11.1267

Soto-Cerda B. J., Inostroza-Blancheteau C., Mathias M., Penaloza E., Zuniga J., Munoz G., Rengel Z., Salvo-Garrido H. Marker-assisted breeding for *TaALMT1*, a major gene conferring aluminium tolerance to wheat // Biologia Plantarum. 2015. V. 59 (1). P. 83–91. https://doi.org/10.1007/s10535-014-0474-x

Tardieu F. Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit // Front Physiol. 2013. V. 4: 17. https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00017

Unruh L. Influence of surface soil acidity in South Central Kansas on common hard red wheat and grain sorghum cultivars: Ph.D. Dissertation. Kansas State Univ., Manhattan, 1989

Von Uexkull H. R., Mutert E. Global extend, development and economic impact of acid soils // Plant Soil. 1995. V. 171. P. 1–15. https://doi.org/10.1007/BF00009558

Xu H., Gu W., Dong D., Peng X. Differential Resistance of Two Subtropical Rice Cultivars to Aluminum Toxicity // J. Plant Nutrit. 2004. V. 27. N. 9. P. 1601–1609. https://doi.org/10.1081/PLN-200026003

Zhou L. L., Bai G. H., Carver B., Zhang D. Identification of new sources of aluminum resistance in wheat // Plant Soil. 2007. V. 297. P. 105–118. https://doi.org/10.1007/s11104-007-9324-3

Евгений Михайлович Лисицын

ТЕХНОЛОГИЯ ПОЛУЧЕНИЯ ИСХОДНОГО СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА ЗЕРНОВЫХ И ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР С ВЫСОКОЙ КИСЛОТОУСТОЙЧИВОСТЬЮ

Научно-практические рекомендации