<sup>1</sup>Тажибаева Т.Л., <sup>2</sup>Абугалиева А.И., <sup>2</sup>Кожахметов К.К., <sup>1</sup>Полякова С.Е.

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт проблем экологии Казахский национальный университет им. аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы <sup>2</sup>Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства, Казахстан, Алматинская область, п. Алмалыбак

Засухоустойчивость диких, культурных и интрогрессивных форм озимой пшеницы

> <sup>1</sup>Tazhibaeva T.L., <sup>2</sup>Abugalieva A.I., <sup>2</sup>Kozhakhmetov K.K., <sup>1</sup>Polyakova S.E.

<sup>1</sup>Scientific Research Institute of Ecology Problems Al-Farabi KazNU, Kazakhstan, Almaty <sup>2</sup>Kazakh Scientific Research Institute Agriculture and Plant Growing, Kazakhstan, Almaty region, Almalybak

Drought resistance of wild, cultivars and introgressive forms of winter wheat

<sup>1\*</sup>Тәжібаева Т.Л., <sup>2</sup> Абугалиева А.И., <sup>2</sup> Қожахметов К.К., <sup>1</sup>Полякова С.Е.

1Әл-Фараби атындағы ҚазҰУ-дың Экология мәселелері ғылыми зерттеу институты, Қазақстан, Алматы қ. <sup>2</sup>Егіншілік және өсімдік шаруашылығының Қазақ ғылыми-зерттеу институты, Қазақстан, Алматы облысы, Алмалыбақ

Күздік бидайдың жабайы, мәдени және интрогрессивті түрлерінің қуаңшылыққа төзімділігі

В статье приводятся результаты полевых и лабораторных исследований по скринингу диких, культурных и интрогрессивных форм озимой пшеницы на засухоустойчивость. Интрогрессивные формы были получены путем межвидовой гибридизации сортов озимой мягкой пшеницы (Triticum aestivum L.) казахстанской селекции с дикими видами Triticum timopheevii, Triticum militinae, Aegilops cylindrical, Aegilops triaristata. В качестве критериев засухоустойчивости испытывали некоторые морфо-физиологические, физиолого-биохимические и селекционно-генетические показатели. Установлено, что по накоплению вегетативной массы в разные фазы роста пшеницы лидировали Эритроспермум 350 х T.kiharae, Прогресс x T.timopheevii. По содержанию свободного пролина в листьях определены перспективные в селекции на засухоустойчивость генотипы. Определена структура корневой системы, выявлены перспективные образцы на различных стадиях развития проростков. Выделены источники засухоустойчивости на фоне продуктивности. Наиболее четкие результаты сопряженности с засухоустойчивостью установлены по показателю «масса 1000 зерен», определены 6 интрогрессивных форм, превышающих сорт «стандарт».

**Ключевые слова:** пшеница, интрогрессивные формы, дикие виды, засухоустойчивость, вегетативная биомасса, корневая система, хлорофилл, пролин, продуктивность.

Results of field and laboratory researches on screening wild, cultuvars and introgressive forms of winter wheat on drought resistance are given in this paper.Introgressive forms obtained by interspecific hybridization of varieties of winter wheat (Triticum aestivum L.) of Kazakh selection with wild species Triticum timopheevii, Triticum militinae, Aegilops cylindrical, Aegilops triaristata. There are tested some morpho - physiological, physiology - biochemical, breeding and genetic indexes as a criteria of drought resistance. It is established that on accumulation of vegetative biomass in different growth phases were in the lead Eritrospermum 350 x T.kiharae, Progress x T.timopheevii. On biomass accumulation in different growth phases were in the lead Eritrospermum 350 x T.kiharae, Progress x T.timopheevii. Genotypes are determined by the content of free proline in seedlings for the breeding progresson to drought tolerance: Eritrospermum 350 x T.kiharae, (Bezostaya1 x T.militinae) x T.militinae (introgressive forms); T.kiharae, Ae.cylinrica (wild ); Eritrospermum 350, Steklovidnaya 24 (wheat varieties). The structure of root system for wild is defined; cultivars and the introgressive forms, perspective samples at various stages of development of sprouts are revealed. Drought resistance sources against of crop productivity are allocated. The most legible results of correlation to drought resistance on an index "the mass of 1000 grains", defined 6 introgressive forms exceeding a grade are established.

**Key words:** wheat, introgressive forms, wild species, drought resistance, vegetative biomass, root system, chlorophyll, proline, crop productivity.

Мақалада күздік бидайдың жабайы, мәдени және интрогрессивті түрлерінің қуаңшылыққа төзімділігіне арналған скрининг бойынша далалық және зертханалық зерттеулердің нәтижелері келтірілген. Интрогрессивті түрлер қазақстандық селекциялық күздік жұмсақ бидайды (Triticum aestivum L.) жабайы түрлермен Triticum timopheevii, Triticum militinae, Aegilops cylindrical, Aegilops triaristata сұрыптардың түраралық гибридизациясын жасау арқылы алынды. Қуаңшылыққа төзімділік өлшемі ретінде кейбір морфологиялық-физиологиялық, физиологиялықбиохимиялық және селекциялық-генетикалық көрсеткіштер сынақтан өткізілді. Жапырақтардағы еркін пролин құрамы бойынша селекцияда қуаңшылыққа тұрақты генотиптер анықталды. Жабайы, мәдени және интрогрессивті түрлердің тамыр жүйесінің құрылымы анықталды, өсінділер дамуының әр кезеңіндегі келешектің үлгілері белгілі болды. Өнімділік аясында қуаңшылыққа төзімділік көздері анықталды. Негізгі көрсеткіш бойынша қуаңшылыққа төзімділіктің айқын нәтижесі «1000 дәннің массасы» бойынша стандарттан жоғары 6 интрогрессивті түрлер анықталды.

**Түйін сөздер:** бидай, интрогрессивті түрлер, жабайы түрлер, қуаңшылыққа төзімділік, вегетативті биомасса, тамыр жүйесі, хлорофилл, пролин, өнімділік.

# <sup>1\*</sup>Тажибаева Т.Л., <sup>2</sup>Абугалиева А.И., <sup>2</sup>Кожахметов К.К., <sup>1</sup>Полякова С.Е.

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт проблем экологии Казахский национальный университет им. аль-Фараби, Республика Казахстан, г. Алматы <sup>2</sup>Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства, Республика Казахстан, Алматинская область, п. Алмалыбак \*E-mail: Tamara.Tazhibayeva@kaznu.kz

## ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ДИКИХ, КУЛЬТУРНЫХ И ИНТРОГРЕССИВНЫХ ФОРМ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

#### Введение

Изучение засухоустойчивости сельскохозяйственных растений, в частности, такой производственной культуры Казахстана, как озимая пшеница, является концептуальным и стратегически обусловленным направлением в развитии современной биологической науки. Засухоустойчивость — сложный, полигенный признак, степень проявления которого зависит от адаптивности пшеницы. Растения обладают способностью к адаптации в засушливых условиях внешней среды в пределах, обусловленных их генотипом. Чем больше у растения возможностей изменять метаболизм в соответствии с окружающей средой, тем шире норма реакции данного генотипа и лучше способность к адаптации.

Стратегия биологической адаптации рассматривается с помощью различных механизмов: генетических, физиологических, биохимических и морфо-анатомических [1]. Представление о неспецифических и специфических факторах устойчивости растений развивается в работах Г.В. Удовенко, R.A. Fischer и др. [2-4]. Механизмы адаптивной стабильности оригинальным образом раскрываются в учении Д.М. Гродзинского о функционировании систем «надежности» растений [4]. Фундаментальную теоретическую и научно-практическую базу для ведения селекционных программ по распознаванию засухоустойчивых и высококачественных генотипов сельскохозяйственных культур заложили труды академика А.А. Жученко по изучению адаптационного потенциала культурных растений. Способность растений в процессе роста, развития противостоять изменяющимся условиям окружающей среды и формировать полноценное потомство зависит от их адаптивного потенциала, представляющего собой функцию взаимосвязи программ онтогенетической и филогенетической адаптации [5].

В литературе встречается немало противоречивых данных о связи физиолого-биохимических показателей метаболизма растений с засухоустойчивостью, где важнейшими медиаторами устойчивости выступают интенсивность ростовых процессов в стрессовых условиях, накопление зеленой массы и содержание хлорофилла, обеспечивающие фотосинтетическую активность, уровень свободного пролина и другие [6-9].

В связи с этим чрезвычайно важны работы по: поиску физиолого-биохимических критериев адаптационной способности пшеницы к засухе; выявлению генотипов, сочетающих устойчивость к засухе с высокой продуктивностью. Ценность предлагаемой методологии исследований заключается в обогащении отечественной коллекции озимой пшеницы интрогрессивным генетическим материалом с дикорастущими видами в качестве доноров природной засухоустойчивости, что находит подтверждение в работах [10-12]. Интрогрессия означает включение отдельных генов одного вида организма в генофонд другого вида. Достигается это одним из традиционных методов - межвидовой гибридизацией, дающей возможность получения высокопластичного нового в генетическом отношении исходного материала для селекции пшеницы.

Дикие сородичи пшеницы являются, как правило, «рекордсменами» устойчивости, т.к. селекцию их произвела сама природа путем естественного отбора. В Казахском научно-исследовательском институте земледелия и растениеводства (КазНИИЗиР) в течение последних 15 лет проводилась серия межвидовых скрещиваний с участием диких видов пшеницы *T.kiharae*, *T.timophevii*, *T.militinae* и других, как источников иммунности, устойчивости и высокого содержания белка в зерне [10].

Исследованиями различных авторов при участии профессора Hisashi Tsujimoto экспериментально доказано, что линии пшеницы Chinese Spring с добавление хромосом чужеродного генетического материала обладали богатыми генетическими ресурсами для повышения устойчивости к высоким температурам и улучшения показателей продуктивности [11, 12]. Результаты показали влияние нескольких хромосом Leymus на повышение адаптации пшеницы на последних стадиях репродукции к высоким температурам окружающей среды в условиях Судана. Три линии с интрогрессией хромосом от *Leymus* проявили высокий уровень устойчивости, тогда как две другие - толерантность к засухе. Еще две дополнительных линии отличались увеличением количества зерен в колосе [11]. В другой работе изучали морфо-физиологические и производственные характеристики 34 интрогрессивных линий пшеницы вышеуказанного сорта. Интрогрессия хромосом чужеродного посредника Адгоругоп intermedium G., Elymus trachycaulus T5HL5HL, El. trachycaulus 5SS и Haynaldia villosa 1V положительно сказалась на улучшение структуры урожая. ни одна из чужеродных хромосом не оказывала отрицательного эффекта на фотосинтетические свойства интрогрессивных форм [12].

Широкая вариабельность интрогрессивного генетического материала стимулирует исследователей использовать диких сородичей для улучшения ценных качеств пшеницы, определив их потенциальную возможность для повышения засухоустойчивости.

Цель исследований — скрининг ресурсного материала диких, культурных и интрогрессивных форм пшеницы по засухоустойчивости. В этой связи предстояло решить следующие задачи: изучить накопление вегетативной массы и содержание хлорофилла в листьях, состояние корневой системы; определить свободный пролин в проростках; сравнить показатели структуры урожая интрогрессивных форм озимой пшеницы и их засухоустойчивость; выделить источники засухоустойчивости на фоне продуктивности.

### Материалы и методы исследований

Объектом исследования служили 12 интрогрессивных форм озимой пшеницы поколения F6-F7, образованных от скрещивания сортов озимой мягкой пшеницы (Triticum aestivum L.) казахстанской селекции - Карлыгаш, Эритроспермум 350, Жетысу, Стекловидная 24, Комсомольская 1 и широко районированного в республике сорта Безостая 1 с дикими видами пшеницы - Triticum timopheevii, Triticum militinae, Triticum kiharae, Aegilops cylindrical, Aegilops triaristata, которые сравнивали по изучаемым показателям с вышеназванными сортами и дикими сородичами. качестве сортов-стандартов использовали Алмалы (местная селекция) и Карахан (зарубежная селекция). Изучаемые интрогрессивные формы получены в КазНИИЗиР и идентифицированы цитологическими, селекционными методами, отобраны по гомозиготности. Для проведения полевых и лабораторных исследований использовали зерно, выращенное в одинаковых условиях на опытных полях КазНИИЗиР. Исследования проводили на растениях репродукции 2015 года, в ряде опытов их сравнивали с данными 2014 и 2016 годов.

О засухоустойчивости генотипов пшеницы в полевых опытах судили по абсолютному значению урожайности и признакам продуктивности, а также по степени снижения продуктивности в условиях засухи. Проводили анализ структуры урожая и общую продуктивность по общепринятой методике [10]. Определение засухоустойчивости в лаборатории поводили путем

проращивания семян на растворах сахарозы [13] с последующим определением свободного пролина в листьях проростков. Для количественного определения пролина применяли метод L.S. Bates et all [14].

Фенотипирование осуществляли на инструментальной основе: NDVI-технология измерения светоотражения вегетативной массой в красной и ближней инфракрасной области спектра для определения накопления биомассы, листового и зеленого индекса, идентификации абиотического стресса на приборе Greenseeker (N. TechInductries, США) [15]; фотосинтез в полевых условиях замеряли на портативном приборе Хлорофилл метр FP 100 (PSI, Чехия) и в лаборатории по известной методике [16]; полевые эксперименты на стационарах и теплицах КазНИИЗР и в климат контролируемых теплицах на прибоpe WinRHIZO-ROOT (Regent Instruments Inc., Канада) в лаборатории СІММҮТ (Измир, Турция). Характеристика корневой системы осуществлена в почве в трех вариациях на уровне: 8-10 дневных проростков; надземная часть срезана, а корни росли три недели, определение вели на 21-дневных корнях; надземная часть не срезана, определение вели на 21 дневных проростках. Второй и третий варианты опытов соответствовали фазе кущения пшеницы. Определения на проростках проводили по следующим параметрам: длина корней, площадь, РА, объем, средний диаметр, кончики корней, длина вторичных корешков, число разветвлений, масса свежих листьев и масса корней определялась взвешиванием, масса сухих листьев и масса сухих корней после высушивания в термокамере до абсолютно сухого веса [17].

#### Результаты их обсуждение

Засухоустойчивость наряду с потенциалом зерновой продуктивности является важной характеристикой озимой пшеницы, определяющей наиболее благоприятные в селекционном плане генотипы и их генотип — средовые отношения. Степень засухоустойчивости различных видов и сортов растений, в том числе озимой пшеницы, зависит, в первую очередь, от соотношения площадей поверхности листового аппарата растения, расходующего влагу на транспирацию, и от развития корневой системы, поглощающей воду и элементы минерального питания из почвы [18].

Общая схема опытов по скринингу ресурсного материала озимой пшеницы на засухоустойчивость на основе морфо-физиологических, физиолого-биохимических и селекционно-генетических показателей приведена на рисунке 1.

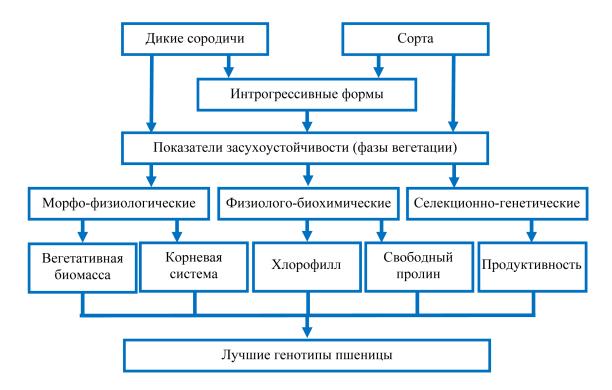


Рисунок 1 - Общая схема опытов по скринингу ресурсного материала озимой пшеницы на засухоустойчивость

Накопление вегетативной массы и содержание хлорофилла в листьях диких, культурных и интрогрессивных форм пшеницы

Одним из перспективных современных методов оценки развития листового аппарата и накопления зеленой массы растений для обеспечения фотосинтетической активности и в целом интенсивности ростовых процессов используется NDVI - технология, позволяющая определить стандартизированный индекс различий растительности. С помощью переносного датчики NDVI обеспечивается быстрое измерение уровня развития сельскохозяйственных культур путем оценки: индекса листовой поверхности и зеленого индекса площади, биомассы и содержания питательных веществ. Данные могут быть использованы для оценки прогноза урожая, накопления биомассы и темпов роста, эффективности усвоения почвенного питания для характеристики энергии прорастания, оценки старения и для обнаружения биотического и абиотического стресса [15]. В наших полевых опытах технология NDVI применялась для измерения накопления вегетативной массы в процессе вегетации по фенологическим фазам развития.

Скрининг ресурсного материала методом NDVI позволил выявить вариабельность в накоплении вегетативной массы от 0,174 до 0,239 в фазу кущения; от 0,184 до 0,437 в фазу трубкования в урожае 2014 года; от 0,23 до 0,76 в фазу кущения и от 0,63 до 0,82 в фазу трубкования в урожае 2015 года.

В 2014 году установлен ряд убывания по накоплению продуктивной биомассы в фазу цветения: T.kiharae (0,75) > T.timopheevii (0,66) >  $T.militinae\ (0,58) > T.aestivum\ (0,58-0,43)$ . Среди интрогрессивных форм выделялся генотип Прогресс x *T.timopheevii* (0,72). Среди культурных сортов по индексу зеленой массы в фазу кущения и трубкования лидировали Комсомольская 1 (0,22 и 0,39) и Карлыгаш (0,21 и 0,40), соответственно. В 2015 году максимального результата по измеряемому показателю достиг сорт Эритроспермум 350 (0,62 и 0,79). В урожае следующих двух годов выращивания прослеживалась подобная тенденция, но иные количественные характеристики по накоплению биомассы в фазу цветения: T.kiharae (0,75) > T.timopheevii (0,65) > *T.militinae* (0,58) > *T.aestivum* (0,43) (урожай 2015 г.); T.kiharae (0,74) > T.timopheevii (0,80) >  $T.militinae\ (0,62) > T.aestivum\ (0,73)\ (урожай\ 2016\ г.).$ Полученные данные в целом коррелируют и дополняют результаты селекционно-генетических характеристик диких сородичей пшеницы, полученные ранее [27, 28].

Анализ константных форм в фазу кущения позволил выявить изменчивость от 0,150 до 0,238 и от 0,106 до 0,280 при минимальном значений сорта — стандарта Карахан и максимальном для генотипа Эритроспермум 350 х *Т.кіhагае* (урожай 2015 г.). В 2016 году выявлена вариабельность показателя стандартизованного зеленого индекса от 0,34 до 0,68 в фазу кущения в сравнении с диапазоном 0,23 до 0,76 в урожае 2015 и от 0,17 до 0,24 в урожае 2014. Уровень изменчивости в фазу трубкования отмечен от 0,50 до 0,88 в более широком диапазоне по сравнению с 2015 годом (0,63—0,82 в 2015 г.). Прогресс х *Т.tіторһееvіі* и Эритроспермум 350 х *Т.кіhагае* отмечены как наиболее адаптивные генотипы.

В силу природно-климатических особенностей текущего 2016 года (высокий уровень осадков) развитие растений опережает динамику предыдущих лет и позволяет оценить засухоустойчивость по фенологическим фазам развития — раннего колошения (0,77—0,88) и цветения (0,74—0,88).

Известно, что лучшее использование климатических, почвенных ресурсов, а также приемов агротехнического воздействия происходит в посевах с оптимальной листовой поверхностью. Для многих зерновых культур оптимальный индекс листовой поверхности считается 4–5 м²/м², а фотосинтетический потенциал — не менее 2 млн. м²/га сут. Изучение взаимосвязи между показателями фотосинтетического аппарата сельскохозяйственных культур и урожайностью имеет важное значение, как для понимания закономерностей продукционного процесса, так и для разработки критериев селекции на высокую продуктивность и моделей прогнозирования урожайности в агроценозах [19].

В большинстве случаев максимальное значение содержания пигмента хлорофилла в средней пробе зеленых листьев пшеничных побегов отмечается в фазу молочной спелости, очевидно вследствие полного отмирания пластинок нижних ярусов [20].

В выполненных исследованиях хлорофилл замеряли в фазу трубкования пшеницы и выявили определенную тенденцию в характере его накопления среди диких и культурных родительских форм, их интрогрессивного селекционного материала.

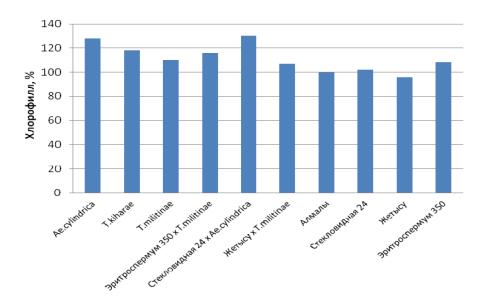
На рисунке 2 представлены данные по генотипам озимой пшеницы в сравнении с сортомстандартом Алмалы, содержание хлорофилла в листьях которого принято за 100 %.

Содержание хлорофилла у диких сородичей и интрогрессивных форм превышало стандарт

Алмалы в 1,1–1,3 раза, лидировали *Ae.cylindrica* и Стекловидная 24 х *Ae.cylindrica*, у культурных сортов – в пределах стандарта, с превышением в 1,1 у Эритроспермум 350.

В полевых условиях 2016 года хлорофилл замеряли в фазу трубкования пшеницы и выявили, что его содержание в средней пробе растений на 15–19 % было выше, чем в 2015 г., что объясняется высокой влагообеспеченностью текущего года, способствующей накоплению хлорофилла и повышению пластичности пшеницы, что подтверждается работами других авторов [7, 19, 20].

Обнаружена определенная тенденция в характере накопления хлорофилла среди диких и культурных родительских форм, интрогрессивного селекционного материала. В лабораторных опытах на проростках содержание хлорофилла было подвержено определенному диапазону изменчивости и превышало сорт-стандарт Алмалы для диких форм в пределах 1,3–1,5 раз. Выявлены образцы, которые характеризовались почти 2-х кратным увеличением содержания хлорофилла, например Эритроспермум 350 х *T.kiharae*, что не противоречит результатам 2015 года.



**Рисунок 2** – Содержание хлорофилла в листьях генотипов пшеницы, % к сорту-стандарту Алмалы, полевые испытания, фаза трубкования, КазНИИЗиР, 2015 г.

В лабораторных опытах на проростках содержание хлорофилла было подвержено определенному диапазону изменчивости и превышало сорт-стандарт Алмалы для диких форм в пределах 1,3–1,5 раз. Однако с среди культурных сортов и интрогрессивных форм были образцы, которые характеризовались почти 2-х кратным увеличением содержания хлорофилла, например Эритроспермум 350 х *T.kiharae*, Эритроспермум 350 и Безостая 1.

В работе по изучению особенностей биохимических показателей у пшеницы и её диких сородичей, произрастающих в разных зонах Таджикистана выявлено, что содержание хлорофиллов «а» и «в», а также каротиноидов у Ae.cylindrica, Ae.triuncialis и Ae.taushii были выше, чем у пшеницы [21]. Другие исследователи констатировали факт повышения устойчивости

трансгенных растений к УФ-облучению [22], различия в биохимических характеристиках пшениц, содержащих и не содержащих чужеродную гермоплазму [10].

Введение дополнительных хромосом от *Leymus* в геном пшеницы *Chinese Spring* выявил небольшое число линии с повышенной фотосинтетической активностью [11], что свидетельствует о стимуляции жизнеспособности гибридов чужеродным генетическим материалом. Самая высокая фотосинтетическая активность наблюдалась у линий пшеницы, содержащих интрогрессивный материал с дополнительными хромосомами от Aegilops *umbellulata* 5U, 5-й *El. trachycaulus* и ржи 1R [12].

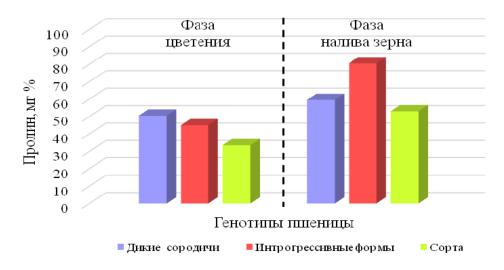
2 Накопление пролина и засухоустойчивость По мере возрастания температуры в июле 2015 года и в следующую критическую фазу

засухи к концу месяца наблюдалась отчетливая тенденция на увеличение количества свободного пролина в листьях изучаемых растений пшеницы. Содержание пролина возросло в среднем на 28-35 % у всех форм пшеницы. Однако, ожидаемый рост количества пролина у диких сородичей несколько приостановился, а культурные сорта Эритроспермум 350, Стек-ловидная 24 и интрогрессивные формы показали увеличение в содержании свободной ами-нокислоты в 1,4-1,6 раз, соответственно. По всей видимости, механизмы адаптации культурных пшениц, связанные с водоудерживающей способностью пролина более развиты. Критическими по засушливости в летний период вегетации озимой пшеницы были дни: с 26 по 30 июня, когда температура поднималась до 28-32 °C, что соответствует фазе цвете-ния пшеницы, а также с 17 по 26 июля, когда температура достигала 32-38 °C, что соответс-твует фазе налива зерна. В эти периоды определяли содержание свободного пролина в ве-гетативной массе пшеницы диких

культурных и интрогрессивных форм одной репродукции.

Установлено, что содержание пролина в фазу цветения у культурных сортов пшеницы колебалось от 29 до 38 мг%, причем наибольшее количество пролина фиксировалось у сор-тов Стекловидная 24, Жетысу, которые являются родительскими формами для исследуемых интрогрессивных форм. Содержание свободного пролина диких сородичей значительно превышало культурные сорта (в 1,8-2,0 раза). Среди диких форм выделялись по уровню сво-бодного пролина T.kiharae и T.militinae. Интрогрессивные формы по содержанию пролина проявили вариабельность, наибольшее количество было отмечено у форм: Стекло-видная 24 x T.timopheevii (50 мг%), Эритроспермум 350 x T.kiharae (52 мг%) и Жеты-су х T.militinae (55 мг%). Сходные, но менее контрастные данные были получены в 2014 и 2016 годах.

Результаты данной серии опытов представлены на рисунке 3.



**Рисунок 3** – Изменчивость в накоплении свободного пролина в листьях диких, культурных и интрогрессивных форм в различные фенологические фазы развития пшеницы

Выделились образцы, показавшие лучший результат в фазу кущения пшеницы внутри каждой из групп: дикие сородичи — Т.kiharae, Т.militinae, интрогрессивные формы — Стекловидная 24 х Т.timopheevii, Эритроспермум 350 х Т.kiharae, Жетысу х Т.militinae, сорта — Стекловидная 24, Жетысу. В фазу налива зерна лидировали по накоплению пролина среди диких сородичей также Т.kiharae и добавился Ае.суlindrica, среди интрогрессивных форм удерживала свои

позиции Эритроспермум 350 х Т.kiharae и выделилась (Бе-зостая 1 х Т.militinae) х Т.militinae, среди сортов — Стекловидная 24 и Эритроспермум 350. Интрогрессивные формы в фазу налива зерна показали максимальный уровень накопления свободного пролина, среди них выделились Эритроспермум 350 х Т.kiharae (82 мг%) и (Бе-зостая 1 х Т.militinae) х Т. militinae-9 (85 мг%).

Полифункциональный биологический эффект пролина проявляется не только в осморе-

гуляторной и протекторной функциях, но также в антиоксидантной, энергетической и дру-гих, обеспечивающих у растений поддержание клеточного гомеостаза на стадии стресс-реакции и при переходе в новое адаптивное состояние — специализированную адаптацию

[2, 14]. Клеточный метаболизм составляет основу развития адаптивных механизмов, способствующих формированию общей адаптационной способности сельскохозяйственных культур [8, 9, 14, 17].

#### 3 Корневая система

Анализ состояния корневой системы диких, культурных и интрогрессивных форм пшеницы показал, что наблюдалась значительная вариабельность анализируемых растений по изучаемым показателям. На стадии 8–10 дневных проростков наиболее развитой корневой системой с максимальной степенью по 7 из 10 проанализированным признакам выделяется генотип (Безостая 1 х Ae.triaristata) х Карлыгаш; по 4 из 10 признакам выделяются гибрид-ные комбинации: Жетысу х Т.timopheevii (длина, площадь, РА и объем корней). По 3 из 10 признакам выделилась форма Жетысу х Т.militinae (масса корней, свежих листьев, длина вто-ричных корешков).

Через три недели на уровне фазы кущения - трубкования характеристика корневой сис-темы осуществлена по 12 признакам (таблица 1).

Таблица 1 – Характеристика корневой системы интрогрессивных форм пшеницы (фаза кущения – трубкования ), см

Показатель корневой системы	min	max	среднее	Сорт-стандарт Карахан
Длина, см	897,1	1731,4	1348,1	1196,8
Площадь, см <sup>2</sup>	146,0	410,6	250,4	184,2
PA, cm <sup>2</sup>	46,5	130,7	79,7	58,6
Объем, см <sup>3</sup>	1,8	8,8	4,0	2,3
Средний диаметр	0,47	0,80	0,58	0,49
Кончики корней	1337,0	3240,5	2265,5	2248
Длина вторичных корешков	7046,5	22702,5	13558,3	9073
Число разветвлений	1333,0	4018,0	2218,4	1639
Масса свежих листьев, г	5,1	14,0	9,1	10,3
Масса сухих листьев, г	0,68	2,45	1,40	1,50
Масса корней, г	2,65	8,56	4,66	3,13
Масса сухих корней, г	0,23	0,81	0,44	0,30

По развитию корневой системы на более поздних стадиях выделяются генотипы (Безостая 1 х *Ae.triaristata*) х Карлыгаш по 9 из 12 признаков, также как и на стадии 8-10 дневных проростков (по 7 из 10) и генотип (Безостая 1 х *T.militinae*) х *T.militinae* (по 10 из 12 признаков).

Известно, что срезание надземной части и анализ впоследствии корневой системы может быть косвенно связан с засухоустойчивостью и является дополнительной характеристикой интенсивности прорастания [6]. Считают, что показатель корнеобеспеченности растений

в упрощенном виде можно представить также соотношением масс корней и надземной части растений. Степень засухоустойчивости различных видов и сортов растений, в том числе сортов озимой пшеницы, зависит, в первую очередь, от соотношения площадей поверхности корневой системы, поглощающей воду и элементы минерального питания из почвы, и листового аппарата растения, расходующего влагу на транспирацию — от так называемого показателя корнеобеспеченности растений [18].

Срезание надземной части рассматривается как стресс, который индуцирует развитие корне-

вой системы. Следует заметить, что длина вторичных корешков и разветвления характеризуют интенсивность развития корневого роста, свидетельствуют о мощности корневой массы пшеницы, что находит подтверждение в работах [3, 18]. В данной серии опытов отчетливо выделились генотипы (Безостая 1 х *T.militinae*) х *T.militinae-9* с наиболее развитой вторичной корневой системой. По всем показателям выделяются 2 генотипа с повышенной нормой реакции на стресс: Эритроспермум 350 х *T.kiharae*; Жетысу х *T. militinae*. Они значительно превосходили своих родителей и сорт-стандарт Карахан по массе корней, ветвлению и объему корневой системы.

4 Скрининг засухоустойчивости и показателей продуктивности

Засухоустойчивость и высокая урожайность редко сочетаются в одном генотипе. Для сельскохозяйственных растений принято оперировать понятием агрономической засухоустойчивости, сопряженной с хозяйственной ценностью посевов. Известно, что наиболее выраженная дифференциация между группой засухоустойчивых и менее засухоустойчивых сортов, наблюдается по биомассе растения, массе зерна главного колоса и растения [18, 23, 24]. По утверждению В.А. Драгавцева «масса зерна с растения» - результирующий признак, «число зерен на растении» - первый компонентный признак, закладывается в фазу кущения, а «масса одного зерна» – второй компонентный, формируется в период налива. Если известны лимитирующие факторы среды в период формирования этих признаков, а также адаптивные свойства генотипа, например, географическая точка его возникновения, то можно прогнозировать уровни компонентов и результирующего признака [24]. Для выживания в условиях засухи дикие растения используют сложный комплекс механизмов толерантности, определяющих полевую засуху [21]. Предполагается, что интрогрессивные формы пшеницы будут сочетать толерантность к засухе с продуктивностью и другими хозяйственно-ценными свойствами культурных сортов.

По показателю «масса зерна в главном колосе» в числе лидеров оказалась Стекловидная 24 х Ae. cylindrica (7,9 г), что незначительно превысило данный показатель сорта-стандарта Алмалы в 1,3 раза. По другой характеристике структуры урожая «высота растения» выделились Жетысу х Т. timopheevii (127,8 см) и Безостая 1 х Ae.cylindrica (129,3 см), оказавшиеся на уровне сорта Карахан (128,4 см) и выше. Ранее установлено, что «высота

растения» и «продуктивная кустистость» могут быть достаточно четкими индикаторами изменчивости внешней среды для озимого ячменя [25].

Наиболее четкие результаты сопряженности с засухоустойчивостью установлены по показателю «масса 1000 зерен». Интрогрессивные формы показали вариабельность в пределах 45,0-61,0 г, наибольшее значение зафиксировано у формы Стекловидная 24 х Ae.cylindrica (60,8 г), наименьшее – (Безостая 1 х Ae.triaristata) х Карлыгаш (45,0 $\Gamma$ ). Следует отметить, что все испытуемые генотипы с интрогрессией гермоплазмы диких сородичей показали хорошие результаты. По «массе 1000 зерен» 6 интрогрессивных форм превысили сорт-стандарт Алматы (47,2 г), из них 2 интрогрессивные формы оказались выше другого сорта Карахан (52,1 г). В порядке возрастания данного показателя они расположены в последовательности: (Безостая 1 х T.militinae) х T.militinae-4 < Жытысу х *T.timopheevii* < Эритроспермум 350 х *T.ki*harae < Безостая 1 x Ae.cylindrica < Жетысу x T.militinae < Стекловидная 24 х Ae.cylindrica.

Показано, что к признакам, наиболее стабильно проявляющимся у сортов при разных засухах, относятся «масса 1000 зёрен», «высота растения», «масса зерна главного колоса», а также коэффициент хозяйственного использования фотосинтеза, важным для которого является индекс зеленой массы, развитая корневая система [26].

В целом интрогрессивные формы в урожае 2015 года на богаре показали замечательные результаты по продуктивности и слагаемым урожая, проявив хорошую засухоустойчивость. Погодные условия этого года были достаточно благоприятными по водообеспечению, поэтому результаты по структуре урожая интрогрессивных форм, выращенных в условиях полива, имеют расхождения в среднем на 12-15 %. Следует отметить, что в условиях богары более четко прослеживаются преимущества интрогрессивных форм по сравнению с сортом-стандартом по ряду сопряженных с засухоустойчивостью количественных признаков, а также вариабельность их по элементам структуры урожая, что совпадает с выводами [12, 21, 26]. Интрогрессия хромосом чужеродного посредника  $Agropyron \Gamma$ , Elymus trachycaulusT5HL5HL, El.trachycaulus 5SS и Haynaldia villosa 1В в геном пшеницы Chinese Spring положительно сказалась на улучшение структуры урожая [12].

В данной работе адаптационная способность пшеницы к засухе определялась по ключевым физиолого-биохимическим показателям метабо-

лизма — силе ростовых процессов и накоплению биомассы вегетативных органов и корней, интенсивности и направленности окислительновосстановительных и фотосинтетических процессов, чем достигался интегральный характер исследований.

Полученные результаты по изучению засухоустойчивости интрогрессивных форм пшеницы, ее культурных и диких сородичей позволили:

- определить ряд морфо-физиологических, физиолого-биохимических и селекционно- генетических показателей для характеристики проявления этого признака у растений;
- считать перспективным комплексный подход для определения засухоустойчивости пшеницы, с использованием таких показателей, как накопление зеленой биомассы и хлорофилла в разные фазы вегетации по технологии NDVI, состояние корневой системы, способность к отрастанию корней после срезания вегетативной

массы проростков, содержание свободного пролина, «масса 1000 зерен» и другие слагаемые продуктивности;

выявить перспективные генотипы, сочетающие засухоустойчивость с показателями продуктивности.

Сравнительный анализ вышеназванных показателей в различных сортах и диких сородичах пшеницы, их интрогрессивных формах в условиях засухи является весьма полезным для оценки уровня проявления адаптационных возможностей растений при создании гибридных комбинаций, отборе ценных генотипов по ком-плексу хозяйственно-полезных признаков и свойств.

Работа выполнена по гранту МОН РК 2015-2017гг. по теме «Физиолого-биохимические критерии устойчивости к абиотическим факторам среды генотипов озимой пшеницы диких, культурных и интрогрессивных форм», по заданию 2011/ГФ 4.

#### Литература

- 1 Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398с.
- 2 Удовенко Г.В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям // Труды ВНИИ растениеводства по прикладной ботанике, генетике, селекции. 1979. Т.64. №3. С. 5–22.
  - 3 Fischer R.A. Wheat Physiology: A review of recent developments // Crop and Pasture Science. 2011. V.62. N 2. P. 95–114.
  - 4 Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. Киев: Наукова Думка, 1983. 368 с.
- 5 Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические аспекты): теория и практика. М.: Агрорус, 2008. Т.1. 814 с.
- 6 Чикалова В.А., Даскалюк А.П. Ростовая реакция корней на действие теплового шока как показатель теплоустойчивости гексаплоидной пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. 2013. Т. 45. № 1. С. 70–76.
- 7 Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudin P.K. Changes in the Chlorophyll and Carotenoid Contents in the Leaves of Steppe Plants along a Latitudinal Gradient in South Ural // Russian Journal of Plant Physiology. − 2013. − V.60. − № 6. − P. 812–820.
- 8 Varga B., Janda T., Laszlo E., Veisz O. Influence of abiotic stresses on the antioxidant activity system of cereals // Acta Physiologiae Plantarum. − 2007. − V.29. − № 1. − P. 105–129.
- 9 Hove R.M., Bhave M. Cereals and abiotic stresses: Roles of aquaporins and potential in wheat improvement // Wheat: Genetics, Crops and Food Production. 2011. P. 121–151.
- 10 Kozhahmetov K.K., Abugalieva A.I. Using gene fund of wild relatives for common wheat improvement // International Journal of Biology and Chemistry. -2014. -N2. -P. 41-43.
- 11 Yasir Serag Alnor Mohammed, Izzat Sidahmed Ali Tahir, Nasrein Mohamed Kamal, Amin Elsadig Eltayeb, Abdelbagi Mukhtar Ali3, and Hisashi Tsujimoto Impact of wheat-Leymus racemosus added chromosomes on wheat adaptation and tolerance to heat stress // Breeding Science. 2014. V.63. P. 450–460. DOI:10.1270/jsbbs.63.450.
- 12 Caiyun Liu A, Zhiyuan Yang A, Xiaojie Chen A, Hisashi Tsujimoto C, and Yin-Gang Hu A Phenotypic effects of additional chromosomes on agronomic and photosynthetic traits of common wheat in the background of Chinese Spring // Crop & Pasture Science. 2015. V.66 (Issue1). P. 32–41. DOI: 10.1071/CP14024.
- 13 Третьяков Н.Н. Определение засухоустойчивости растений путем проращивания семян на растворах сахарозы / Практикум по физиологии растений. М.: Колос, 1982. С. 235-236.
- 14 Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant and Soil 1973. V.39. P. 205–207.
- 15 Verhulst N., Govaerts B. The normalized difference vegetation index (NDVI) GreenSeeker TM handheld sensor: Toward the integrated evaluation of crop management. Part A: Concepts and case studies. Mexico: CIMMYT, 2010. P. 37–39.
- 16 Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В., Фаттахова Н.Н. Практикум по физиологии растений. М.: РГАУ-МСХА им. Тимирязева, 2012. С. 29–30.
- 17 Tazhibayeva T., Abugalieva A., Morgunov A., Kozhakhmetov K. Introgressive forms approach for biotechnology advance of winter wheat on environmental adaptability // 16 th International Scientific Earth & Geoscience Conference SGEM 2016.- June-07 July, 2016, Albena. Bulgaria. Conference Proceedings. Book 6. V.1. -P.607 614. DOI: 10.5593/SGEM2016/B61/S25.080.

- 18 Ткачев В.И., Гуляев Б.И. Реакция растений разных сортов озимой пшеницы на кратковременную почвенную засуху //Физиология и биохимия культ. растений.  $-2010. T. 42. \mathbb{N} 20. C. 522 529.$
- 19 Семыкин В.А., Пигорев И.Я.Фотосинтетический потенциал озимой пшеницы в условиях черноземья России // Фундаментальные исследования. 2007. № 2. С. 42–47.
- 20 Прядкина Г. А., Стасик О. О., Михальская Л. Н. Швартау В. В. Связь между величиной хлорофилльного фотосинтетического потенциала и урожайностью озимой пшеницы (Ttriticum aestivum L.) при повышенных температурах // Сельско-хозяйственная биология. -2014. -№ 5. -C. 88–95.
- 21 Мамадюсуфова М.Г. Особенности биохимических показателей у пшеницы и её диких сородичей, произрастающих в разных зонах Таджикистана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе: ТНУ, 2014. 21 с.
- 22 Креславский В.Д., Кособрюхова А.А., Шмарев А.Н. Аксенова Н.П., Константинова Т.Н., Голяновская С.А., Романов Г.А. Введение гена РНҮВ арабидопсиса повышает устойчивость фотосинтетического аппарата трансгенных растений Solanus tuberosum к УФ-облучению // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 2. С. 167-175. DOI: 10.7868/S0015330315020116.
- 23 Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 1. С. 12–23.
- 24 Драгавцев В.А. О «пропастях» между генетикой и селекцией растений и путях их преодоления / Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 13–19.
- 25 Тажибаева Т.Л., Абугалиева А.И. Распознавание устойчивых к изменениям внешней среды и высококачественных генотипов ячменя // Журнал «Исследования, результаты» (Ізденістер, нэтижелер). − 2010. − № 6. − С. 191–197.
- 26 Тимонова Е.М., Леонова И.Н., Белан И.А., Россеева Л.П., Салина Е.А. Влияние отдельных участков хромосом Triticum timopheevii на формирование устойчивости к болезням и количественные признаки мягкой пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. − 2012. Том 16. № 1. С. 142–158.

#### References

- 1 Hochachka P, Somero Dzh (1977) Strategy of biochemical adaptation. M: World [Strategiya biohimicheskoj adaptacii. M: Mir] 398 (In Russian).
- 2 Udovenko GV (1979) Physiological mechanisms of adaptation of plants to various extreme conditions. Works of the All-Russian Research Institute of crop production on applied botany, genetics, selection [Fiziologicheskie mekhanizmy adaptacii rastenij k razlichnym ehkstremal'nym usloviyam. Trudy VNII rastenievodstva po prikladnoj botanike, genetike, selekcii] 64.N3:5-22 (In Russian).
  - 3 Fischer RA (2011) Wheat Physiology: A review of recent developments. Crop and Pasture Science. 62. N 2: 95–114.
- 4 Grodzinsky DM (1983) Reliability of vegetable systems. Kiev: Naukova Dumka[Grodzinskij D.M. Nadezhnost' rastitel'nyh system. Kiev: Naukova Dumka] 368 (In Russian).
- 5 Zhuchenko AA (2008)Adaptive crop production (ecology and genetic aspects): theory and practice.M: Agrorus [Adaptivnoe rastenievodstvo (ehkologo-geneticheskie aspekty): teoriya i praktika.M: Agrorus]1:814 (In Russian).
- 6 Chikalova VA, Daskalyuk AP (2013) Growth reaction of roots to action of thermal shock as index of thermal stability of geksaploid wheat. Physiology and biochemistry of cultural plants [Rostovaya reakciya kornej na dejstvie teplovogo shoka kak pokazatel' teploustojchivosti geksaploidnoj pshenicy. Fiziologiya i biohimiya kul'turnyh rastenij] 45.N1:70-76 (In Russian).
- 7 Ivanov LA, Ivanova LA, Ronzhina DA, Yudin PK (2013) Changes in the Chlorophyll and Carotenoid Contents in the Leaves of Steppe Plants along a Latitudinal Gradient in South Ural. Russian Journal of Plant Physiology. 60. N 6: 812–820.
- 8 Varga B, Janda T, Laszlo E, Veisz O (2007) Influence of abiotic stresses on the antioxidant activity system of cereals. Acta Physiologiae Plantarum. 29. N 1: 105–129.
- 9 Hove RM, Bhave M (2011) Cereals and abiotic stresses: Roles of aquaporins and potential in wheat improvement. Wheat: Genetics, Crops and Food Production: 121–151.
- 10 Kozhahmetov KK., Abugalieva AI (2014) Using gene fund of wild relatives for common wheat improvement. International Journal of Biology and Chemistry. N 2: 41–43.
- 11 Yasir Serag Alnor Mohammed, Izzat Sidahmed Ali Tahir, Nasrein Mohamed Kamal, Amin Elsadig Eltayeb, Abdelbagi Mukhtar Ali3, and Hisashi Tsujimoto (2014) Impact of wheat-Leymus racemosus added chromosomes on wheat adaptation and tolerance to heat stress. Breeding Science. 63: 450–460. DOI:10.1270/jsbbs.63.450.
- 12 Caiyun Liu A, Zhiyuan Yang A, Xiaojie Chen A, Hisashi Tsujimoto C, and Yin-Gang Hu A (2015) Phenotypic effects of additional chromosomes on agronomic and photosynthetic traits of common wheat in the background of Chinese Spring Crop & Pasture Science.66 (Issue1): 32–41. DOI: 10.1071/CP14024.
- 13 Tretyakov NN (1982) Definition of drought resistance of plants by growing up of seeds on solutions a sucrose. Workshop on physiology of plants. M: Ear [Opredelenie zasuhoustojchivosti rastenij putem prorashchivaniya semyan na rastvorah saharozy. Praktikum po fiziologii rastenij. M: Kolos ] 235 236 ( In Russian).
  - 14 Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil.39: 205 207.
- 15 Verhulst N, Govaerts B (2010) The normalized difference vegetation index (NDVI) GreenSeeker TM handheld sensor: Toward the integrated evaluation of crop management. Part A: Concepts and case studies. Mexico: CIMMYT. 37 39.
- 16 Panfilova OF, Pilshchikova NV, Fattakhov NN (2012) Workshop on physiology of plants. M: RGAU-MSHA of Timiryazev. 29 30 (In Russia).
- 17 Tazhibayeva T, Abugalieva A, Morgunov A, Kozhakhmetov K (2016) Introgressive forms approach for biotechnology advance of winter wheat on environmental adaptability. 16 th International Scientific Earth & Geoscience Conference SGEM.June-07 July, 2016, Albena. Bulgaria. Conference Proceedings. Book 6:607 614. DOI: 10.5593/SGEM2016/B61/S25.080.

- 18 Tkachyov VI, Gulyaev BI (2010) Reaction of plants of different grades of winter wheat to a short-term soil drought. Physiology and biochemistry cultivars [Reakciya rastenij raznyh sortov ozimoj pshenicy na kratkovremennuyu pochvennuyu zasuhu. Fiziologiya i biohimiya kul't. rastenij 142.N 6: 522-529( In Russia).
- 19 Semykin VA, Pigorev IYa (2007) Photosynthetic potential of winter wheat in the conditions of the Black Earth of Russia. Basic researches [Fotosinteticheskij potencial ozimoj pshenicy v usloviyah chernozem'ya Rossii. Fundamental'nye issledovaniya] 2:42-47( In Russia).
- 20 Pryadkina GA, Stasik OO, Mikhalskaya LN, Shvartau VV(2014) Communication between the size of chlorophyll photosynthetic potential and productivity of winter wheat (Ttriticum aestivum L.) at high temperatures. Agricultural biology [Svyaz' mezhdu velichinoj hlorofill'nogo fotosinteticheskogo potenciala i urozhajnost'yu ozimoj pshenicy (Ttriticum aestivum L.) pri povyshennyh temperaturah . Sel'skohozyajstvennaya biologiya] 5: 88-95 (In Russia).
- 21 Mamadyusufova M G (2014) Features of biochemical indexes at wheat and its wild relatives growing in different zones of Tajikistan. Autoref. Theses.Cand. Biol. Sci. Dushanbe: TNU [Osobennosti biohimicheskih pokazatelej u pshenicy i eyo dikih sorodichej, proizrastayushchih v raznyh zonah Tadzhikistana. Avtoref. dis.... kand. biol. nauk. Dushanbe: TNU] 21 (In Russia).
- 22 Kreslavsky VD, Kosobryukhova AA, Shmarev AN, Aksenov NP, Konstantinov TN, Golyanovskaya SA, Romanov G A (2015) Introduction of a gene of PHYB of an arabidopsis increases stability of the photosynthetic device of transgene plants of Solanus tuberosum to UF-radiation. Plant Physiology [Vvedenie gena PHYB arabidopsisa povyshaet ustojchivost' fotosinteticheskogo apparata transgennyh rastenij Solanus tuberosum k UF-oblucheniyu.Fiziologiya rastenij] 62. N 2: 167-175.DOI: 10.7868/S0015330315020116 (In Russia).
- 23 Krupnov VA (2011) Drought and breeding of wheat: systems approach. Agricultural biology [Zasuha i selekciya pshenicy: sistemnyj podhod . Sel'skohozyajstvennaya biologiya] 1: 12-23 ( In Russia).
- 24 Dragavtsev VA (2005) About "abysses" between genetics and breeding of plants and paths of their overcoming .The Identified gene pool of plants and selection. SPb: VIR [Zasuha i selekciya pshenicy: sistemnyj podhod . Sel'skohozyajstvennaya biologiya. SPb: VIR] 13-19 (In Russia).
- 25 Tazhibayeva TL, Abugaliyeva AI (2010) Detection of resistance against changes of the environment and high-quality genotypes of barley. Researches, Results (Izdenister, netizheler) [Raspoznavanie ustojchivyh k izmeneniyam vneshnej sredy i vysokokachestvennyh genotipov yachmenya. Zhurnal «Issledovaniya, rezul'taty» (Izdenister, nehtizheler) ] 6:191-197 (In Russia).
- 26 Timonova EM, Leonova IN, Belan IA, Rosseeva LP, Salina EA (2012) Influence of certain sites of chromosomes of Triticum timopheevii on formation of resistance to diseases and the quantitative signs of the common wheat. Vavilov's journal of genetics and selection [Vliyanie otdel'nyh uchastkov hromosom Triticum timopheevii na formirovanie ustojchivosti k boleznyam i kolichestvennye priznaki myagkoj pshenicy. Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii] 16. N1:142–158 (In Russia).