

УДК 633.16:631.811.943

DOI: 10.30914/2411-9687-2018-4-3-37-44

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ В СЕЛЕКЦИИ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР НА АБИОТИЧЕСКУЮ УСТОЙЧИВОСТЬ

Е. М. Лисицын

*Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого,
Вятская ГСХА, г. Киров*

Повышение устойчивости к абиотическим стрессам является одной из важнейших целей селекции. Цель работы – оценить пригодность морфо-физиологических параметров корневых систем растений для селекции на абиотическую устойчивость. Использован 21 образец ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.). В качестве стрессора использован 1мМ сульфат алюминия. Степень устойчивости оценивали по индексу длины корней (ИДК, соотношение длин корня в опыте и контроле) и соотношению масс корней и ростков (root-to-shoot ratio, RSR). Определяли окислительную активность корней и интенсивность транспирации листьев в пересчете на массу корней. ИДК изменялся от 76,8 % у линии 177-07 до 93,4 % у сорта Саншайн и имел уровень варьирования 6,2 %. Относительный индекс RSR варьировал от 83,5 (линия 177-07) до 121,9 % (сорт Персей), коэффициент вариации – 13,4 %. Относительная окислительная активность изменялась от 69,1 у линии 33-11 до 134,2 % у сорта Саншайн, коэффициент вариации – 17 %. Относительная интенсивность транспирации варьировала от 43,8 (линия 484-09) до 198,0 % (линия 52-12), коэффициент вариации – 39,8 %. Для оценки интегрального уровня устойчивости суммировали относительные уровни развития всех параметров. У более устойчивого генотипа суммарное отклонение относительных показателей от 100 % будет более низким. Так, для сорта Одесский 22 (в %): отклонение ИДК ($100 - 93,2$) = 6,8; RSR ($103,1 - 100$) = 3,1; окислительной активности ($101,8 - 100$) = 1,8; интенсивности транспирации ($100 - 83,1$) = 16,9. Суммарный индекс: $6,8 + 3,1 + 1,8 + 16,9 = 28,6$ %. Второй путь использования данных – кластерный анализ. Исследованный набор генотипов ячменя с учетом четырех параметров разделили на 3 кластера. Для повышения уровня устойчивости к стрессу необходимо скрещивать генотипы из разных кластеров. Таким образом, все четыре показателя устойчивости могут быть использованы одновременно для оценки суммарного индекса устойчивости образцов или объединения их в кластеры по схожести реакции на стресс.

Ключевые слова: ячмень, длина корня, соотношение корень/росток, окислительная активность, интенсивность транспирации.

Благодарности: автор выражает искреннюю благодарность доктору сельскохозяйственных наук И. Н. Щенниковой (ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока, г. Киров) за предоставленный семенной материал.

PHYSIOLOGICAL TRAITS OF ROOT SYSTEMS IN CEREAL CROPS BREEDING FOR ABIOTIC RESISTANCE

E. M. Lisitsyn

*Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named after N. V. Rudnitsky,
Vyatka State Agricultural Academy, Kirov*

Increasing of resistance to abiotic stresses is one of the important tasks in breeding activity. Aim of the work is to evaluate suitability of morphological-and-physiological traits of plant root system for breeding for abiotic resistance. Twenty-one samples of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) were studied. As a stressor 1 mM of aluminum sulphate was used. Resistance level was estimated by relative root length (RRL, ratio of root length in test to control) and mass ratio of roots to shoots (root-to-shoot ratio, RSR). Oxidizing root activity and transpiration intensity of leaves were determined in terms of root mass. RRL changed from 76.8 % (line 177-07) up to 93.4 % (Sunshine variety) and had 6.2 % level of variation. Relative index RSR varied from 83.5 (line 177-07) up to 121.9 % (Persey variety), coefficient of variation – 13.4 %. Relative oxidizing activity changed from 69.1 (line 33-11) up to 134.2 % (Sunshine variety), coefficient of variation – 17 %. Relative transpiration intensity varied from 43.8 (line 484-09) up to 198.0 % (line 52-12), coefficient of variation – 39.8 %. For evaluation of integral level of resistance, relative levels of development of all parameters were summed up. More resistant genotype has lower total deviation of relative parameters from 100 %. For example, in Odessky 22 variety (in %):

deviation in RRL ($100 - 93.2$) = 6.8; in RSR ($103.1 - 100$) = 3.1; in oxidizing activity ($101.8 - 100$) = 1.8; in transpiration intensity ($100 - 83.1$) = 16.9. Total index: $6.8 + 3.1 + 1.8 + 16.9 = 28.6$ %. The second way of the data use is cluster analysis. The studied set of barley genotypes was divided into three clusters taking into account all four traits. To increase the level of stress resistance, it is necessary to cross genotypes from different clusters. So, all four traits of resistance may be used simultaneously for evaluation of total index of resistance in studied samples, as well as for their joining into clusters by similarity in reaction to stress.

Keywords: barley, root length, root-to-shoot ratio, oxidizing activity, transpiration intensity.

Acknowledgments: the author is sincerely grateful to I. N. Shchennikova, Dr. Sci. (Agriculture) (FASC of North-East, Kirov) for the provided seed material.

К настоящему времени генетиками идентифицировано огромное множество молекулярных маркеров и предложено использовать их для выявления ассоциации с желаемыми агрономическими характеристиками. Среди наиболее простых и доступных типов молекулярных маркеров – тандемы повторов простых последовательностей (simple sequence repeat, SSR) или микросателлиты, и локусы количественных признаков (QTL) [9]. Однако теоретические преимущества подобных маркеров ограничиваются тем, что генотипирование с их помощью – это весьма субъективная процедура в зависимости от подготовленности персонала и возможностей конкретной лаборатории [4]. Кроме того, многие авторы [7; 13] отмечают, что исследования молекулярных маркеров чаще всего заканчиваются постулированием их возможностей, но не применением их для создания конкретного коммерческого сорта.

Абиотические стрессы, такие как засуха, засоление, холод, затопление и минеральная токсичность, – наиболее обычные факторы, негативно влияющие на продуктивность растений во всем мире, снижают среднюю урожайность основных культур более чем на 50 % [18], поэтому проблема устойчивости к абиотическим факторам является одной из важнейших целей селекции. Хотя число генов и QTLs, идентифицированных в качестве маркеров устойчивости к абиотическим стрессам [8; 19], стремительно растет с каждым годом (см., например, сайты 'Plant Stress' (www.plantstress.com/files/qtls_for_resistance.htm), 'Gramene' (<http://www.gramene.org>) и 'GrainGenes' (<http://wheat.pw.usda.gov/GG3/>)), лишь некоторые из них успешно используются в селекционных программах. Причиной тому могут быть многие факторы, включая ненадежность QTLs или их специфичность к какой-либо локальной среде,

различия в репродукции семян [1], а также проблемы, связанные со сцеплением и отсутствием явных причинно-следственных связей между генами и устойчивостью к стрессам [14].

В связи с этим логичным представляется возвращение к идеям использования в селекции на устойчивость к абиотическим стрессорам более простых и легко определяемых интегральных физиолого-морфологических параметров, отражающих комплекс реакций растительного организма на неблагоприятное воздействие среды выращивания. Цель данной работы – оценить пригодность некоторых морфо-физиологических параметров корневых систем зерновых культур для селекции на абиотическую устойчивость.

Материалы и методика исследований. Для исследований использовались 8 сортов и 13 линий ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) из рабочей коллекции лаборатории селекции и первичного семеноводства ячменя. В качестве стрессового воздействия использовали ионы алюминия (1мМ сульфата алюминия при pH 4,3) для имитации почвенной алюмокислотности – главного стрессового фактора кислых дерново-подзолистых почв [11]. Степень относительной алюмоустойчивости оценивали по величине индекса длины корней (ИДК), рассчитываемому по соотношению длин наибольшего корня в опыте и контроле, и величине соотношения сухих масс корней и ростков (индекс root-to-shoot ratio, RSR). Работу корневых систем характеризовали по их окислительной активности [2], показывающей способность корневых систем осажать ионы алюминия в ризосфере или на поверхности корня, и интенсивности транспирации листьев (весовым методом [15] в нашей модификации – конечный показатель рассчитывали не на площадь листьев, а на сухую массу корневых систем), как показателя

способности перекачивать растворы из корневой системы к надземным органам. Статистическая обработка данных проведена с использованием пакета программ Microsoft Excel 2016; кластерный анализ выполнен согласно методу Варда (Ward's method) в программе StatSoft Stasistica 10.

Результаты и обсуждение. Растения отвечают на абиотический стресс на разных уровнях организации: молекулярном, клеточном, тканевом, анатомическом, морфологическом и на уровне физиологии целого растения. По мнению [6; 10], развитие растений на самой ранней стадии (прорастание и всходы) наравне с репродуктивной стадией является наиболее чувствительным в определении урожайности в стрессовых условиях.

Параметры, используемые для оценки селекционного материала, должны обладать межсортовым полиморфизмом по уровню проявления. В исследованном наборе образцов ярового ячменя длина корней 5-дневных проростков в контроле варьировала от $7,71 \pm 0,22$ см у линии

211-12 до $14,39 \pm 0,22$ см у сорта Персей (коэффициент вариации составил 10,4 %). В случае воздействия стрессового фактора параметр изменялся от $7,17 \pm 0,08$ см у линии 211-12 до $12,66 \pm 0,19$ см у сорта Одесский 22 (коэффициент вариации 9,9 %). Рассчитанный на основании этих данных показатель ИДК изменялся от 76,8 % у линии 177-07 до 93,4 % у сорта Саншайн (табл.). Высокая степень парной корреляции между указанными параметрами ($r = 0,812$) привела к относительно невысокому уровню варьирования интегрального показателя – 6,2 %. Возможно, это объясняется характером подбора образцов для анализа – использованные сорта были изначально включены в программу селекции на повышение различных хозяйственных признаков растений для условий кислых дерново-подзолистых почв, а селекционные линии являются результатом этой программы, поэтому общий уровень их приспособленности к кислотному стрессу значительно выше среднего для культуры.

**Развитие морфо-физиологических параметров 5-дневных проростков ячменя, характеризующих уровень их алюмоустойчивости (1 mM Al^{3+}) /
Development of morphological and physiological traits of 5-day-old barley seedlings, characterizing the level of their aluminum resistance (1 mM Al^{3+})**

Сорт, линия / Variety, line	ИДК, % / RRL, %	Относительные величины (%) / Relative values (%)			Суммарный индекс / Total index
		RSR	окислительная активность корней / root oxidizing activity	интенсивность транспирация / transpiration intensity	
1	2	3	4	5	6
Одесский 22 / Odessky 22	93,2	102,7	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
TB Flavour	84,0	86,9	107,5	82,3	54,3
Sebastian	92,1	91,1	119,0	80,1	55,7
103-13	93,0	85,5	115,4	89,2	57,5
Саншайн / Sunshine	93,4	97,4	134,2	123,7	66,0
Patricia	89,2	93,1	121,6	126,9	66,2
Симфония / Simphony	92,1	96,2	114,6	143,0	69,3
211-12	83,2	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

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6
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	90,3	121,9	159,0	106,7
52-12	89,2	96,4	97,8	198,0	114,6
Персей / Percey	80,7	121,9	93,5	192,4	140,1

Показатель относительного соотношения RSR (изменение показателя под влиянием стресса) варьировал в более широком диапазоне – от снижения на 16,5 % (линия 177-07) до увеличения на 22 % (сорт Персей). Для этого параметра коэффициент вариации был несколько выше, чем для показателя длины корней: в контроле он составил 12,5 % (RSR изменялся от 72,5 % у линии 103-13 до 116,9 % у линии 177-07), в опыте – 15,4 % (RSR варьировал от 62 % у линии 103-13 до 132,6 % у линии 43-05), у интегрального параметра – 13,4 % (относительная величина RSR изменялась от 83,5 % у линии 177-07 до 128,9 % у линии 53-08) (таблица). 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 уровня засухоустойчивости зерновых культур [12].

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 [16], 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. Ее можно определить по реакции разложения марганцовокислого калия в нейтральной среде по методике [2]. Как показали результаты наших исследований, окислительная активность корневых систем проростков ячменя (выраженная в мг KMnO_4 , разложенных 1 г сухой массы корней за 30 минут), варьировала в широких пределах: в контроле – от $7,61 \pm 0,53$ мг/г у линии 177-07 до $14,27 \pm 0,75$ мг/г у линии 43-05; в стрессовых условиях – от $7,64 \pm 0,55$ мг/г у линии 33-11 до $14,60 \pm 1,73$ у линии 103-13; относительная окислительная активность – от 69,1 % у линии 33-11 до 134,2 % у сорта Саншайн. Коэффициент вариации в контроле составил 13,7 %, в стрессовых условиях – 19,2 %; уровень варьирования относительного параметра – 17 %.

Еще один физиологический процесс, который может служить показателем устойчивости к действию стресса, это относительная интенсивность транспирации. По мнению [17], корневые системы связаны со скоростью транспирации через несколько параметров, таких как общая длина корней, глубина их проникновения в почву, гидравлическая проводимость и так далее. Изменение сорбционной способности корней приводит к изменениям в количестве почвенного раствора, поглощаемого корнем и передвигаемого в надземные органы посредством «верхнего концевое двигателя» – устьичной транспирации. В контрольных условиях самый низкий уровень транспирации ($\text{г воды} \times \text{час}^{-1} / \text{г корней}$) был зафиксирован у сорта Maiz – $0,354 \pm 0,033$, у линии 484-09 – в пять раз выше, $1,722 \pm 0,075$. В целом коэффициент вариации данного параметра составил 45,5 %. Чуть ниже вариация параметра была в стрессовых условиях (41,3 %): от $0,439 \pm 0,040$ у сорта Tb Flavour до $1,992 \pm 0,010$ у сорта Саншайн. Интегральный

показатель (относительная интенсивность транспирации) варьировал от 43,8 (линия 484-09) до 198,0 % (линия 52-12) – коэффициент вариации 39,8 %. Таким образом, из всех использованных параметров, интенсивность транспирации – наиболее вариабельный. При этом между величиной параметра в контрольных и стрессовых условиях наблюдается значимая статистическая связь среднего уровня ($r = 0,521$).

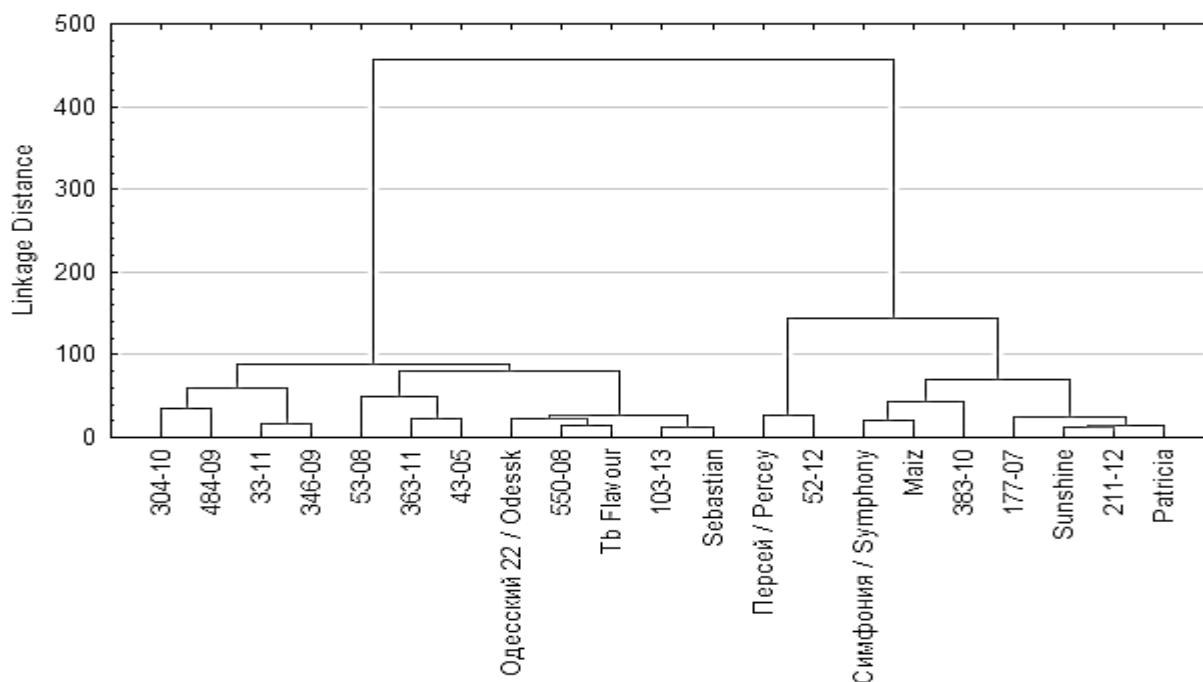
Использовать сразу несколько параметров для оценки уровня устойчивости сорта к стрессовому воздействию представляется логичным, так как отдельные генотипы используют разные механизмы устойчивости в разной степени. С другой стороны, оценить их вклад в интегральную устойчивость по абсолютным значениям несколько затруднительно, поэтому мы предлагаем использовать для принятия решения относительные уровни развития того или иного признака. Поскольку, как установил в своих работах [5], 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, можно рассчитать суммарный индекс устой-

чивости 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. 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 изменяться 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 морфо-физиологических параметров – это кластерный анализ по Варду (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.



Кластеры ярового ячменя по четырем параметрам устойчивости корневых систем к действию ионов алюминия / Clusters of spring barley by four traits of root system's resistance to action of aluminum ions

Как видно из рисунка, исследованный набор генотипов разделился 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.

Литература

1. Гулаева Н. В., Сюков В. В., Чесноков Ю. В., Чернов В. Е., Бёрнер А., Ловассер У. Влияние репродукций семян на экспрессию генов, детерминирующих количественные признаки у яровой мягкой пшеницы // Молодой ученый. 2015. № 22. 2. С. 22–24. URL: <https://moluch.ru/archive/102/23422/>
2. 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/>
3. 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. URL: <http://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/274>
4. Омашева М. Е., Аубакирова К. П., Рябушкина Н. А. Молекулярные маркеры. Причины и последствия ошибок генотипирования // Биотехнология. Теория и практика. 2013. № 4. С. 20–28. DOI: 10.11134/btp.4.2013.3
5. Удовенко Г. В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам // Физиологические основы селекции растений / под ред. Г. В. Удовенко. СПб.: ВИР, 1995. Т. II. Часть 2. С. 293–352. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21534221>
6. Ayalew H., Liu H., Yan G. Identification and validation of root length QTLs for water stress resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Euphytica. 2017. Vol. 213: 126. DOI: 10.1007/s10681-017-1914-4
7. Bernardo R. Molecular Markers and Selection for Complex Traits in Plants: Learning from the Last 20 Years // Crop Science. 2008. V. 48. P. 1649–1664. DOI: 10.2135/cropsci2008.03.0131
8. Brown PJ, Rooney WL, Franks C, Kresovich S: Efficient mapping of plant height quantitative trait loci in a sorghum association population with introgressed dwarfing genes // Genetics. 2008, Vol. 180. P. 629–637. DOI: 10.1534/genetics.108.092239
9. David J. M. Molecular markers and marker-assisted selection in rice // Rajeev K. V., Roberto T. (Eds.), Genomics-Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops. 2007. V. 2. P. 169–186. DOI: 10.1007/978-1-4020-6297-1_7
10. Khalid M., Gul A., Amir R., Ali M., Afzal F., Quraishi U., Ahmed Z., Rasheed A. QTL mapping for seedling morphology under drought stress in wheat cross synthetic (W7984)/Opata // Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization. 2018. P. 1–8. DOI: 10.1017/S1479262118000023
11. Lisitsyn E. M., Shchennikova I. N., Shupletsova O. N. Cultivation of barley on acid sod-podzolic soils of north-east of Europe // Barley: Production, Cultivation and Uses. Ed. S. B. Elfson. New York: Nova Science Publishers, 2011. P. 49–92. URL: https://www.novapublishers.com/catalog/product_info.php?products_id=17945
12. 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. Vol. 8. 230. DOI: 10.3389/fpls.2017.00230
13. Melese L. Marker Assisted Selection in Comparison to Conventional Plant Breeding: Review Article // Agri. Res. & Tech.: Open Access J. 2018. V. 14(2). 555914. DOI: 10.19080/ARTOAJ.2018.14.5559 009
14. Niedziela A., Bednarek P. T., Cichy H., Budzianowski G., Kilian A., Anioł A. Aluminum tolerance association mapping in triticale // BMC Genomics. 2012. V. 13: 67. DOI: 10.1186/1471-2164-13-67
15. Rashed M. R. U. Substrate Effects on Plant Transpiration Rate under Several Vapour Pressure Deficit (VPD) Levels // J. Plant Pathol. Microbiol. 2016. V. 7: 369. DOI: 10.4172/2157-7471.1000369
16. 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. DOI: 10.1007/s10535-014-0474-x

17. Tardieu F. Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit // *Front Physiol.* 2013. V. 4: 17. DOI: 10.3389/fphys.2013.00017
18. Varshney R. K., Tuberosa R. Translational genomics for crop breeding: abiotic stress tolerance, yield, and quality – an Introduction // Varshney R. K., Tuberosa R. (eds.). *Translational genomics for crop breeding: abiotic stress tolerance, yield, and quality*, Volume 2. Wiley-Blackwell, 2013. P. 1–7. DOI: 10.1002/9781118728482.ch1
19. Zhang X., Shabala S., Koutoulis A., Shabala L., Zhou M. Meta-analysis of major QTL for abiotic stress tolerance in barley and implications for barley breeding // *Planta.* 2017. V. 245(2). P. 283–295. DOI: 10.1007/s00425-016-2605-4

References

1. Gulaeva N. V., Syukov V. V., Chesnokov Yu. V., Chernov V. E., Berner A., Lovasser U. Vliyanie reproduksij semyan na ekspressiyu genov, determiniruyushchikh kolichestvennye priznaki u yarovoj myagkoj pshenicy [Influence of seed reproductions on the expression of genes determining quantitative traits in spring soft wheat]. *Molodoy uchenyj* = Young Scientist, 2015, no. 22.2, pp. 22–24. Available at: <https://moluch.ru/archive/102/23422/> (In Russ.).
2. Guseva A. R., Paseshnichenko V. A., Borikhina M. G. Kolichestvennyj kolorimetriceskij mikrometod opredeleniya atsiklicheskikh terpenovykh spirtov efirnykh masel [Quantitative colorimetric micro-method for determination of acyclic terpene alcohols of essential oils]. *Metody sovremennoj biokhimii* = Methods of modern biochemistry, Moscow, Nauka, 1975, pp. 72–74. Available at: <https://www.twirpx.com/file/430281/> (In Russ.).
3. Lisitsyn E. M., Amunova O. S. Geneticheskoe raznoobrazie sortov yarovoj myagkoj pshenitsy po alyumoustojchivosti [Genetic diversity of spring soft wheat varieties on aluminum resistance]. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii* = Vavilov journal of Genetics and Breeding, 2014, vol. 18, no. 3, pp. 497–505. Available at: <http://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/274> (In Russ.).
4. Omasheva M. E., Aubakirova K. P., Ryabushkina N. A. Molekulyarnye markery. Prichiny i posledstviya oshibok genotipirovaniya [Molecular markers. Causes and consequences of genotyping errors]. *Biotehnologiya. Teoriya i praktika* = Biotechnology. Theory and practice, 2013, no. 4, pp. 20–28. DOI: 10.11134/btp.4.2013.3 (In Russ.).
5. Udovenko G. V. Ustojchivost' rastenij k abioticheskim stressam [Plant resistance to abiotic stresses]. *Fiziologicheskie osnovy selekcii rastenij* = Physiological basis of plant breeding, ed. by G. V. Udovenko, Saint Petersburg, VIR, 1995, vol. II, part, 2, pp. 293–352. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21534221> (In Russ.).
6. Ayalew H., Liu H., Yan G. Identification and validation of root length QTLs for water stress resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2017, vol. 213: 126. DOI: 10.1007/s10681-017-1914-4
7. Bernardo R. Molecular Markers and Selection for Complex Traits in Plants: Learning from the Last 20 Years. *Crop Science*, 2008, vol. 48, pp. 1649–1664. DOI: 10.2135/cropsci2008.03.0131
8. Brown PJ, Rooney WL, Franks C, Kresovich S: Efficient mapping of plant height quantitative trait loci in a sorghum association population with introgressed dwarfing genes. *Genetics*, 2008, vol. 180, pp. 629–637. DOI: 10.1534/genetics.108.092239
9. David J. M. Molecular markers and marker-assisted selection in rice. *Rajeev K. V., Roberto T. (Eds.), Genomics-Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops*, 2007, vol. 2, pp. 169–186. DOI: 10.1007/978-1-4020-6297-1_7
10. Khalid M., Gul A., Amir R., Ali M., Afzal F., Quraishi U., Ahmed Z., Rasheed A. QTL mapping for seedling morphology under drought stress in wheat cross synthetic (W7984)/Opata. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 2018, pp. 1–8. DOI: 10.1017/S1479262118000023
11. Lisitsyn E. M., Shchennikova I. N., Shupletsova O. N. Cultivation of barley on acid sod-podzolic soils of north-east of Europe. *Barley: Production, Cultivation and Uses*, ed. by S. B. Elson, New York: Nova Science Publishers, 2011, pp. 49–92. Available at: https://www.novapublishers.com/catalog/product_info.php?products_id=17945
12. 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, vol. 8, 230. DOI: 10.3389/fpls.2017.00230
13. Melese L. Marker Assisted Selection in Comparison to Conventional Plant Breeding: Review Article. *Agri. Res. & Tech.: Open Access J.*, 2018, vol. 14 (2), 555914. DOI: 10.19080/ARTOAJ.2018.14.5559 009
14. Niedziela A., Bednarek P. T., Cichy H., Budzianowski G., Kilian A., Anioł A. Aluminum tolerance association mapping in triticale. *BMC Genomics*, 2012, vol. 13: 67. DOI: 10.1186/1471-2164-13-67
15. Rashed M. R. U. Substrate Effects on Plant Transpiration Rate under Several Vapour Pressure Deficit (VPD) Levels. *J. Plant Pathol. Microbiol.*, 2016, vol. 7: 369. DOI: 10.4172/2157-7471.1000369
16. Soto-Cerda B. J., Inostroza-Blancheteau C., Mathias M., Penalzoza 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, vol. 59 (1), pp. 83–91. DOI: 10.1007/s10535-014-0474-x
17. Tardieu F. Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Front Physiol.*, 2013, vol. 4: 17. DOI: 10.3389/fphys.2013.00017
18. Varshney R. K., Tuberosa R. Translational genomics for crop breeding: abiotic stress tolerance, yield, and quality – an Introduction. *Varshney R. K., Tuberosa R. (eds.). Translational genomics for crop breeding: abiotic stress tolerance, yield, and quality*, Volume 2, Wiley-Blackwell, 2013, pp. 1–7. DOI: 10.1002/9781118728482.ch1

19. Zhang X., Shabala S., Koutoulis A., Shabala L., Zhou M. Meta-analysis of major QTL for abiotic stress tolerance in barley and implications for barley breeding. *Planta*, 2017, vol. 245 (2), pp. 283–295. DOI: 10.1007/s00425-016-2605-4

Статья поступила в редакцию 13.06.2018 г.
Submitted 13.06.2018.

Для цитирования: 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. 37–44. DOI: 10.30914/2411-9687-2018-4-3-37-44

Citation for an article: Lisitsyn E. M. Physiological traits of root systems in cereal crops breeding for abiotic resistance. *Vestnik of the Mari State University. Chapter "Agriculture. Economics"*. 2018. vol. 4, no. 3, pp. 37–44. DOI: 10.30914/2411-9687-2018-4-3-37-44

Лисицын Евгений Михайлович, доктор биологических наук, профессор, ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого, г. Киров; Вятская ГСХА, г. Киров, ORCID ID 0000-0002-3125-3604, edaphic@mail.ru

Eugene M. Lisitsyn, Dr. Sci. (Biology), professor, Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named after N. V. Rudnitsky; Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, ORCID ID 0000-0002-3125-3604, edaphic@mail.ru