

УДК 633.11:581.1

ЛИМИТИРУЮЩИЕ ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов, А.А. Горюнов, А.В. Кузьмина, А.В. Агапова

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
410012, Саратов, Астраханская, 83*

Продуктивность того или иного вида растений зависит от внешних условий произрастания, однако в основе лежат эндогенные факторы, определяемые генотипом и эпигенетическими вариантами роста и развития. Для яровой пшеницы, культивируемой на юго-востоке европейской части России, основными лимитирующими эндогенными факторами продуктивности, согласно существующим представлениям (Иванов, 1941; Ничипорович, 1956, 1980; Кумаков, 1977, Мокронос, 1983), являются степень развития и продолжительность работы листового аппарата, колоса, напряженность донорно-акцепторных отношений между колосом и остальной частью побега, засухоустойчивость сорта.

В настоящей работе на примере группы сортов яровой пшеницы рассматривается проявление отдельных лимитирующих эндогенных факторов продуктивности в структуре урожая.

Материал и методика

Объектом исследования являлись сорта пшеницы: Саратовская 36, Нададорес 63, Саратовская 52, Краснокутка 7 и Уорлд Сидз 1616. Основные наблюдения и учеты проводились в полевых мелкоделяночных опытах в трёхкратной повторности (Степанов и др., 2001, 2005). Статистическую обработку данных проводили с помощью компьютерной программы Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение

В проведенных нами исследованиях установлено существенное варьирование урожая зерна одного и того же сорта мягкой яровой пшеницы. В неблагоприятных для вегетации условиях более высокий урожай зерна наблюдался у Саратовской 52 (27,3 ц/га), низкий урожай отмечен для инорайонных короткостебельных сортов Нададорес 63 и Уорлд Сиз 1616 (соответственно 13,4 и 13,6 ц/га). В благоприятных

агроклиматических условиях максимальный урожай отмечен у Нададорес 63 – 37,4 ц/га, минимальный – Уорлд Сидз 1616 – 27,9 ц/га (рис. 1). Наличие существенного варьирования урожая зерна разных сорта указывает на значительное отличие их по уровню пластичности к факторам внешней среды, скрытым, эндогенным факторам продуктивности.



Ведущими донорными структурами, обеспечивающими формирование биомассы пшеницы, являются листья разных ярусов побега, роль которых в совокупной величине данного процесса на отдельных этапах онтогенеза уникальна. Число листьев побега в годы исследования варьировало от 6 до 9 шт. (табл. 1).

В разных условиях вегетации каждый из исследуемых нами сортов мягкой пшеницы был представлен агроценотической популяцией, отличающейся по доле растений с определенным числом листьев: преимущественно с шестью и семью листьями – Саратовская 36, Саратовская 52; с семью листьями, но часть растений с шестью (6,6%) или восьмью (16,6%) листьями – Уорлд Сидз 1616; с семью и восьмью листьями, но часть, до 15%, с девятью листьями – Нададорес 63, с варьирующим числом листьев – в одних условиях только с шестью и семью листьями, других – с семью и восьмью листьями – Краснокутка 7 (см. табл. 1).

Причинами подобной неоднородности агроценотических популяций исследуемых сортов пшеницы являются: 1) сортоспецифические особенности развития зародыша зерновки, в частности номер и фаза пластохрона конуса нарастания, длина примордиев листьев (Кумаков, Степанов, 1991);

Таблица 1. Доля растений с разным числом листьев главного побега мягкой яровой пшеницы, %

Число листьев, шт.	Сорта пшеницы				
	Саратовская 36	Саратовская 52	Нададорес 63	Краснокутка 7	Уорлд Сидз 1616
1-й год вегетации					
Семь	96,7	93,3	21,7	60,0	100,0
Восемь	3,3	6,7	78,3	40,0	-
2-й год вегетации					
Шесть	31,7	81,7	1,7	35,0	6,6
Семь	68,3	18,3	3,3	65,0	91,7
Восемь	-	-	80,0	-	1,7
Девять	-	-	15,0	-	-
3-й год вегетации					
Шесть	1,6	20,1	1,6	-	3,3
Семь	96,8	78,3	55,2	66,7	80,1
Восемь	1,6	1,6	40,0	33,3	16,6
Девять	-	-	3,2	-	-

2) межметамерная синхронизация роста и развития листьев побега в конкретных условиях вегетации (Степанов и др., 2001). В итоге урожай зерна того или иного сорта будет определяться долей представительства растений с разным числом листьев.

Конус нарастания зародыша зерновки находится: у короткостебельного сорта Нададорес 63, как правило, в поздней фазе третьего пластохрона, у короткостебельного скороспелого сорта Уорлд Сидз 1616 в отдельные годы примерно у 50% семян в ранней фазе четвертого пластохрона, у длинностебельного сорта Саратовская 36 во все годы в ранней фазе четвертого пластохрона, у Саратовской 52, сорта с укороченным стеблем – у 60–90% семян в ранней фазе четвертого пластохрона, у длинностебельного скороспелого сорта Краснокутки 7 всегда в поздней фазе третьего пластохрона (Степанов, Быховцев, 1988). Однако длинностебельным сортам свойственна большая длина примордиев листьев побега зародыша зерновки. В онтогенезе проростков сортам с большей длиной примордиев листьев зародыша свойственна большая площадь листьев взрослых растений (Кумаков, Степанов, 1991). В случае дефолиации первого листа отмечается уменьшение абсолютной скорости роста последующих листьев, что в конечном итоге отразилось на темпах формирования метамеров генератив-

ной зоны. Таким образом, степень развития зародыша зерновки, межметамерная синхронизация роста листьев будут являться лимитирующими факторами урожая зерна. Задачей дальнейших исследований будет определение оптимума роста и развития смежных и более удаленных метамеров побега.

Большее число листьев побега приводило, как правило, к увеличению площади листьев (рис. 2, см. табл.1), однако не меньшее значение имеет форма пластинки листа – его длина и ширина, что определяется деятельностью интеркалярной и маргинальной меристем (Dannenhoffer, Evert, 1994).

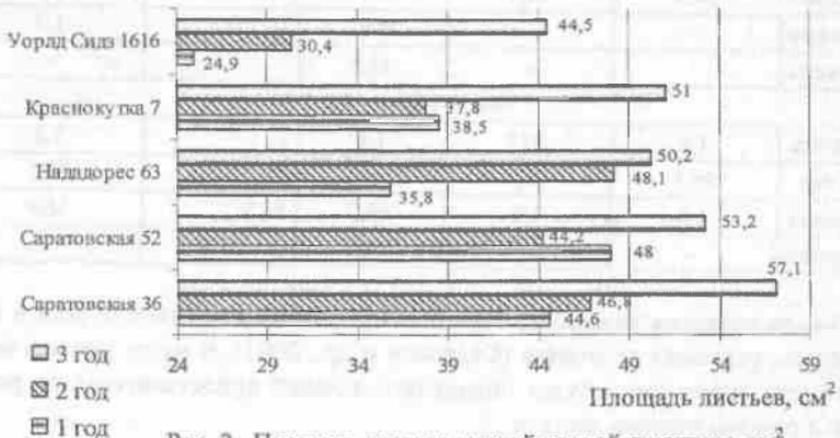


Рис. 2. Площадь листьев мягкой яровой пшеницы, см²

Меньшая площадь листьев во все годы исследования отмечена у Уорлд Сидз 1616, что наиболее вероятно определяется ультраскороспелостью данного сорта. Большая площадь листьев наблюдалась в первый год изучения у Саратовской 52, второй – Нададорес 63, третий – Саратовской 36. Из этого следует, что генотипические особенности того или иного сорта в конкретных условиях вегетации подвержены эпигенетическим изменениям (Grant-Downton, Dickinson, 2005; Goldringer et al., 2006). Реализация этих изменений осуществляется посредством трансформации баланса роста и развития элементов метамеров побега (Степанов и др., 2005). Границы подобной трансформации также могут быть лимитирующим фактором продуктивности пшеницы. Таким образом, на фоне агротехнических и селекционных методов оптимизации фотосинтеза ограничивающим фотосинтез фактором может выступать напряжённость и направленность эпигенетических процессов. При этом одним из ведущих факторов, опреде-

ляющих величину и направленность продукционного процесса, является регуляция донорно-акцепторных отношений на уровне целого растения (Мокронос, 1983).

Метамерные изменения площади листьев в конкретных условиях вегетации являются отражением гармонии source-sink отношений как между смежными и удаленными метамерами побега пшеницы, так и элементами (лист, почка, узел, междоузлие) отдельных метамеров (табл. 2).

Таблица 2. Площадь листьев яровой пшеницы, см²

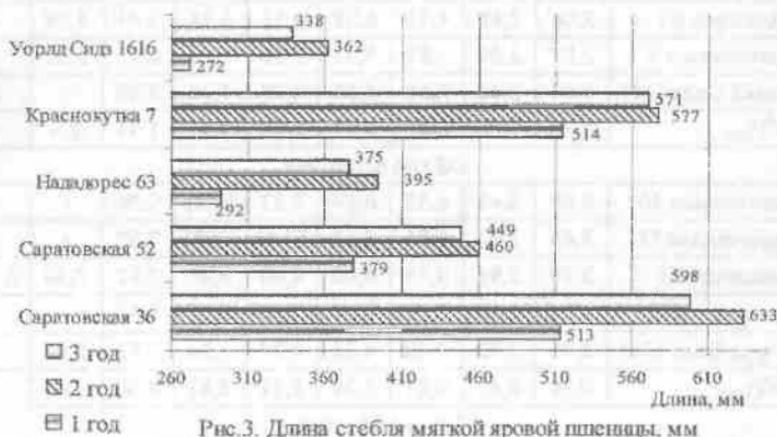
Сорта	Листья (снизу вверх)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1-й год вегетации									
Саратовская 36	2,98	3,50	6,2	8,86	8,63	7,82	6,34	8,12*	-
Саратовская 52	2,88	3,92	5,27	7,45	9,18	9,53	9,20	8,47	-
Надаторес 63	2,06	2,88	4,13	5,58	6,51	5,58	5,45	4,59	-
Краснокутка 7	2,03	2,50	3,88	5,43	7,91	7,41	6,97	5,92	-
Уорлд Сидз 1616	1,66	2,40	3,58	4,86	4,78	4,24	3,40	-	-
НСР _{0,95}	0,30	0,72	0,84	1,15	1,78	2,44	1,91	2,6	-
2-й год вегетации									
Саратовская 36	3,50	3,46	6,33	6,69	9,37	10,88	9,56	-	-
Саратовская 52	3,48	3,62	6,06	7,63	10,08	11,71	7,92	-	-
Надаторес 63	2,79	2,93	4,43	6,00	8,30	8,45	7,92	7,56	6,52
Краснокутка 7	3,14	2,86	4,53	6,07	7,18	8,65	8,31	-	-
Уорлд Сидз 1616	2,95	2,72	3,60	4,38	4,77	5,84	6,63	5,03	-
НСР _{0,95}	0,38	0,41	0,87	1,39	2,11	2,87	4,50	-	-
3-й год вегетации									
Саратовская 36	4,14	4,54	8,40	9,66	11,34	10,93	8,12	5,03*	-
Саратовская 52	3,83	4,79	8,35	9,43	11,16	9,85	7,18	5,09*	-
Надаторес 63	3,10	3,97	6,57	7,59	8,82	9,04	8,07	7,15	5,08
Краснокутка 7	3,43	3,87	6,55	7,38	8,20	9,01	7,89	6,14	-
Уорлд Сидз 1616	3,45	3,87	6,19	6,33	6,86	8,42	8,56	6,40	-
НСР _{0,95}	0,51	0,62	0,92	0,64	0,73	0,87	1,23	4,7	-

Примечание. * – отмечены отдельные экземпляры.

Сортовые различия по площади первого листа сохранялись в каждом следующем метамере побега, а максимальная площадь пластинки листа наблюдалась: у Саратовской 36 – в четвертом – шестом метамерах, Сара-

товской 52, Нададорес 63, Краснокутки 7 – пятом – шестом, Уорлд Сидз 1616 – четвертом, но чаще в седьмом метамерах. Флаговый лист был всегда меньше ниже расположенных листьев (см. табл. 2).

Лимитирующим фактором продуктивности является также длина стебля, что связано с затратами на транспорт метаболитов и дыхание, рост и поддержание. Однако стебель является также органом, где могут депонироваться избыточные ассимиляты, поэтому целесообразна селекция сортов с оптимальной для данных условий длиной стебля (Кумаков, 1977). Наличие эпигенетического феномена реализации генотипа предполагает поиск сортов с различными вариантами роста и развития междоузлий. Среди исследуемых сортов мягкой пшеницы меньшая длина стебля наблюдалась у Уорлд Сидз 1616 и Нададорес 63, большая длина – у Саратовской 36, Краснокутки 7 (рис. 3).



Среди множества типов донорно-акцепторных систем пшеницу относят (Мокроносов, 1983) к типу, где имеются единая мощная аттрагирующая зона, представленная колосом, и донорные структуры, в качестве которых выступают листья разных ярусов, последовательно включающиеся в обеспечение акцептора. *Triticum aestivum* присущ один из вариантов этого типа, когда между основным акцептором и листьями существует промежуточный sink, из которого ассимиляты могут реутилизироваться в период налива зерна. Считается (Мокроносов, 1983), что source-sink отношения являются ведущим лимитирующим фактором продуктивности пше-

ницы. Реализация этих отношений в онтогенезе приводит к достижению в финале определенной биомассы побега, колоса, поэтому наряду с селекцией сортов с оптимальной длиной стебля, отдельных междоузлий, необходимо достижение определенной величины длины колоса, числа колосков и их озерненности.

Среди исследуемых сортов мягкой пшеницы большее отношение сухой массы колоса к массе побега отмечено для Уорлд Сидз 1616 и Нададорес 63, меньшее – у Краснокутки 7 (табл. 3).

Таблица 3. Отношение сухой массы колоса к массе побега пшеницы

Сорта	Годы			Среднее за три года
	1-й год	2-й год	3-й год	
Саратовская 36	0,23	0,22	0,25	0,23
Саратовская 52	0,31	0,27	0,31	0,30
Нададорес 63	0,29	0,30	0,33	0,31
Краснокутка 7	0,23	0,20	0,24	0,22
Уорлд Сидз 1616	0,34	0,34	0,35	0,34

Как наблюдалось нами, на финальную величину взрослого колоса, определяемой по длине или биомассе, оказывает влияние не столько его начальные размеры в момент вычленения верхушечного колоска, сколько последующий характер роста и дифференциации зачаточного колоса, проявляемый в темпах дифференциации метамеров средней, верхней и нижней частей колоса, росте междоузлий колосового стержня. Однако число колосков в колосе взрослого растения всегда соответствует их числу в момент завершения формирования зачаточного колоса. Коэффициент корреляции между длиной колоса и урожаем зерна в исследуемые годы имел следующие значения: 1-й год – $r = 0,67$; 2-й год – $r = 0,49$; 3-й год – $r = 0,42$.

Число зерновок в колосе яровой пшеницы больше зависит от числа зерновок в колоске. Коэффициент корреляции между числом зерновок в колосе и числом зерновок на один колосок составлял: 1-й год – $r = 0,70$; 2-й год – $r = 0,72$; 3-й год – $r = 0,89$. Корогкостебельные инорайонные сорта в отдельные годы имеют повышенное число зерновок в озерненных колосках, проявляя в то же время больший коэффициент вариации по этому признаку, что является отражением source-sink отношений между ними

(Мокронос, 1983). Изучение морфогенеза колоса на этапах формирования верхушечного колоска – цветение и налив зерна – позволит выявить, на наш взгляд, морфогенетические факторы, лимитирующие урожай зерна на уровне колоса в конкретных условиях вегетации.

Таким образом, проведенные исследования показали, что основными лимитирующими эндогенными факторами продуктивности пшеницы являются степень развития зародыша зерновки, сбалансированность роста метамеров побега и их элементов, донорно-акцепторные отношения между колосом и стеблем, между метамерами генеративной зоны побега.

Библиографический список

- Иванов Л.А.* Фотосинтез и урожай // Сб. работ по физиологии растений памяти К.А. Тимирязева. М., 1941. С. 29–42.
- Кумаков В.А.* Селекция на повышение фотосинтетической продуктивности // Итоги науки и техники. Физиология растений. М., 1977. Т. 3. С. 108–126.
- Кумаков В.А., Степанов С.А.* Сравнительная характеристика развития зародышевых почек зерновок некоторых видов и сортов яровой пшеницы // Биологические основы селекции: Сб. науч. тр. Саратов, 1991. С. 125–131.
- Мокронос А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительно-го организма. М., 1983. 64 с.
- Ничипорович А.А.* Фотосинтез и теория получения высоких урожаев // 15-е Тимирязевские чтения. М., 1956. 93 с.
- Ничипорович А.А.* Фотосинтез и рост в эволюции растений и в их продуктивности // Физиология растений. М., 1980. Т. 27, вып. 5. С. 942–961.
- Степанов С.А., Быховцев Б.Г.* О степени развития зародышевых побеговых почек семян сортов яровой пшеницы в связи с оценкой продукционного процесса // Сельскохозяйств. биол. М., 1988. № 5. С. 12–15.
- Степанов С.А., Коробко В.В., Щеглова Е.К.* Метамерные особенности роста и развития листьев пшеницы // Вестн. Башкир. ун-та. Уфа, 2001. № 2(1). С. 162–163.
- Степанов С.А., Коробко В.В., Даштова Ю.В.* Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы // Вестн. Саратов. ун-та. Сер. Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 33–36.
- Dannenhoffer J.M., Evert R.F.* Development of the vascular system in the leaf of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Intern. J. of Plant Sciences. 1994. Vol. 55. P. 143–157.
- Goldringer I., Prouin C., Rousset M. et al.* Rapid Differentiation of Experimental Populations of Wheat for Heading Time in Response to Local Climatic Conditions // Annals of Botany. 2006. Vol. 98(4). P. 805–817.
- Grant-Downton R.T., Dickinson H.G.* Epigenetics and its Implications for Plant Biology. 1. The Epigenetic Network in Plants // Annals of Botany. 2005. Vol. 96(7). P. 1143–1164.