

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АССИМИЛЯТОВ КАК ФАКТОР ПРОДУКТИВНОСТИ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ. ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЯ

О.А. Евдокимова, В.А. Кумаков

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

В период с 1976 по 2000 гг. на полях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока проводились опыты, в которых изучались закономерности формирования урожая и физиологические особенности сортов яровой пшеницы. Состав изучавшейся коллекции сортов и набор признаков и показателей менялся по годам, однако было принято за правило почти во всех опытах оценивать главный результат продукционного процесса - накопление общей сухой массы биологического урожая и урожая зерна. Размеры делянок, частота взятия проб также варьировали по годам, но неизменной оставалась выборка при анализе накопления сухой массы: во все годы практиковалась девятикратная полевая повторность, и в каждую пробу брали по 25 растений, то есть, по 225 растений в целом по сорту. Неизменным оставался порядок расчленения растений (Васильчук и др., 2000). Практика показала, что если не ставится задача детального изучения динамики нарастания биомассы, то достаточно ограничиться двумя пробами: в фазе цветения и полной спелости. Данные, полученные именно в эти фазы, оказались наиболее информативными. Многолетние исследования позволили охарактеризовать общий ход и масштабы продукционного процесса (Кумаков и др., 1994), влияние на него условий года, в первую очередь, условий увлажнения, а также выявить особенности накопления и распределения сухой массы у разных сортов и их реакцию на условия выращивания. Удалось решить некоторые методические вопросы, в частности, разработать способы ранжирования сортов по потенциальной продуктивности и засухоустойчивости (Кумаков и др., 2000) и, что может быть наиболее интересно, обсудить некоторые теоретические проблемы фотосинтетической деятельности и допорно-акцепторных отношений между фотосинтетическим аппаратом и потребляющими органами - ростовыми процессами и наливающимися зерном (Кумаков и др., 2001).

В этих исследованиях изучались многие сорта, различающиеся по эколого-географическому происхождению и биологическим особенностям: высокорослые засухоустойчивые сорта саратовской селекции - типичные представители волжского степного экотипа, российские сорта других экотипов, сорта Западной Европы, а также сорта из США и Мексики, в том числе короткостебельные и полукарликовые. Естественно, что в этом наборе мы имели дело с широким варьированием потенциальной продуктивности, засухоустойчивости, продолжительности вегетации, высоты растений и др. Каждый сорт изучался не менее трех лет, при этом некоторые сорта прошли через большинство проводившихся в эти годы опытов.

Подробное обсуждение всех полученных данных содержится в многочисленных публикациях. В данном сообщении дается сжатый обзор итогов этой многолетней работы, связанной с учетом накопления и распределения сухой массы растений.

1. Накопление сухой массы растений от всходов до фазы цветения

Абсолютные размеры сухой массы в условиях Саратова значительно колеблются по годам. Так, минимальная сухая масса, наблюдавшаяся в годы исследований, была вдвое меньше максимальной за те же годы. Что касается сортовых различий, то они, в основном, были связаны с двумя факторами - продолжительностью периода всходы-цветение и селекционной продвинутостью сортов. При прочих равных условиях позднеспелые сорта обладают большей биомассой. В процессе селекции яровой пшеницы в НИИСХ Юго-Востока произошло увеличение общей биомассы и листовой поверхности сортов, особенно значительное в начальный период селекции (Кумаков, 1971). Сорта, районированные на рубеже 60-70-х годов, преодолевали по общей биомассе местную Полтавку на 20-25%. В дальнейшем нарастание мощности растений в процессе селекции приостановилось (Кумаков, 1974), но предварительные данные говорят о том, что в последние годы в связи с изменениями климата этот фактор вновь начал играть роль в повышении продуктивности сортов.

Выявилась еще одна важная закономерность. При значительном варьировании общей массы растений по годам степень ее снижения в засушливые годы, по сравнению с благоприятными, оказалась практически одинаковой у разных сортов, следовательно, по этому признаку нельзя судить об их засухоустойчивости.

2. Распределение сухой массы растения в фазе цветения

При анализе распределения сухой массы между органами растения в фазе цветения выяснилось, что доля листьев в сухой массе главного побега практически одинакова у разных сортов независимо от их происхождения, морфологии и биологии. Если принять массу побега за 100%, то при равенстве у разных сортов доли листьев, сумма долей соломинки и колоса тоже должна быть одинаковой. Исследования показали, что главное различие между сортами состоит в абсолютной и относительной массе колоса. Так, если доля колоса в этой фазе у лучших среднеспелых сортов саратовской селекции составляет около 20%, то у аналогичных по вегетационному периоду полукарликовых сортов она достигает 30% и выше; соответственно, доля соломинки у этих сортов окажется меньшей. Увеличение доли колоса в массе побега чаще всего связано с короткостебельностью, но оно может наблюдаться и у высокорослых сортов, если в их родословной участвовали сорта интенсивного типа, созданные в более благоприятных зонах мира. Например, высокорослый сорт Саратовская 46 имеет повышенную долю колоса по сравнению с таковой у других саратовских сортов. Показано, что соотношение между сортами по доле колоса, не меняется по годам. У таких сортов с высокими значениями доли колоса в массе побега, как правило, больше и абсолютная масса колоса при равном вегетационном периоде, и по этому признаку тоже сохраняется ранжирование сортов по годам. Показано, что при благоприятных условиях конечная масса

колоса и масса зерна у разных сортов практически пропорциональны массе их колоса в фазе цветения. На этом основании предложено оценивать потенциальную продуктивность сортов по массе их колоса в фазе цветения. Для краткости эта масса обозначена как «стартовая».

При равенстве долей массы листьев и при значительных различиях в долях массы колоса соотношение колос/лист сильно варьирует по сортам.

Равенство доли массы листьев в массе побега в фазе цветения у разных сортов означает, во-первых, отсутствие различий по чистой продуктивности фотосинтеза, рассчитанной на единицу сухой массы листьев. Из этого вытекает, что различия между сортами по чистой продуктивности или интенсивности фотосинтеза, рассчитанные на единицу листовой поверхности, должны быть тесно связаны с удельной поверхностной плотностью листьев.

Равенство сумм долей колоса и стебля в сухой массе побега в фазе цветения означает, что чем больше доля колоса, тем меньше доля соломины, и наоборот. Из этого следует, что можно добиваться повышения продуктивности колоса как прямым отбором по этому признаку, так и отбором, направленным на уменьшение массы соломины, что, собственно, и произошло в селекции на короткостебельность. Однако масса соломины может быть уменьшена не только за счет ее высоты, но и за счет изменения анатомо-морфологической структуры. Если принять во внимание, что в благоприятные годы масса соломины, например, у высокорослых саратовских сортов в фазе цветения примерно втрое больше, чем масса колоса и достигает 700-800 мг, то даже небольшое ее уменьшение в пользу колоса могло бы существенно повысить его продуктивность. Этот вывод побудил нас в 2000 г. начать работу по изучению особенностей соломины у генотипически различных форм из коллекционного питомника лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы НИИСХ Юго-Востока.

3. Прирост сухой массы от цветения до созревания зерна

Прирост сухой массы растений в период от цветения до полной спелости зерна варьирует по годам, причем еще в большей степени, чем ее накопление до цветения, что, очевидно, связано с нарастающим действием засухи в засушливые годы, а в благоприятные - с такими явлениями, как полегание растений и развитие болезней. По этому показателю установлены значительные сортовые различия. Одна из причин разной реакции сортов на внешние факторы после цветения может быть связана с разной засухоустойчивостью сортов. Во все годы максимальным приростом отличались засухоустойчивые сорта саратовской селекции, а минимальным - западноевропейские сорта. Это обстоятельство послужило основой для разработки способа ранжирования сортов по засухоустойчивости по относительному приросту сухой массы после цветения. Речь идет о приросте массы относительно ее величины в фазе цветения. При этом в качестве критерия можно использовать как прирост общей массы побега, так и относительный прирост колоса. Эту последнюю величину мы обозначили как коэффициент реализации колоса. Вероятно, именно относительный прирост колоса может служить наиболее

информационным показателем для селекционеров.

Одно из главных направлений в анализе причин сортовых различий в отношении прироста сухой массы после цветения состоит в оценке степени «ответственности» за снижение в засушливые годы приростов массы, с одной стороны, рабочих органов растения - фотосинтетического аппарата и корней, с другой - самих зерновок в период их формирования и налива.

Сложность этого анализа состоит в том, что если общий прирост массы растения в этот период определяется чистым фотосинтезом, то прирост зерна связан со сложными процессами перераспределения веществ в растении, в силу чего существенный прирост зерна может наблюдаться при существенном угнетении фотосинтетического аппарата (Кумаков и др., 1991).

Контроль за накоплением сухой массы только в фазах цветения и созревания не позволяет полностью охарактеризовать процессы накопления и перераспределения сухой массы во второй половине вегетации. Для этого требуются более частые пробы. Проведение такой работы позволило установить, что накопление запасных веществ в соломине происходит независимо от условий года, но степень их последующего использования определяется соотношением между запросом со стороны колоса и возможностями фотосинтетического аппарата. Эти соотношения определяются уже к фазе цветения. Если последующие условия благоприятны, то потребности колоса удовлетворяются в полной мере в основном за счет текущего фотосинтеза. Использование вторичных источников веществ для налива зерна резко усиливается при наличии неблагоприятных факторов.

Учет биомассы в фазах цветения и спелости, во-первых, позволяет охарактеризовать степень участия вторичных источников в наливе зерна, во-вторых, - сортовые различия. Оценить поведение растения в данном случае можно путем сопоставления прироста зерна с общим приростом сухой массы. Чем больше разница между этими величинами, тем значительнее участие вторичных источников в наливе зерна.

4. Сухая биомасса в фазе полной спелости и ее распределение

Общая сухая масса растения в полной или восковой спелости является результатом всей совокупности отмеченных выше процессов, то есть, в фазе, когда полностью закончилось накопление и перераспределение сухого вещества в растении. Главным признаком, нуждающимся в специальном анализе в этой фазе, является выход зерна в урожае (уборочный индекс, $K_{x_{02}}$). Контроль за приростом и распределением сухой массы в фазе полной спелости позволил выяснить основные факторы, влияющие на эту величину. Оказалось, что она положительно связана с долей колоса в сухой массе побега в фазе цветения, с коэффициентом реализации колоса и с соотношением между первичными и вторичными источниками поступления веществ в наливающееся зерно. $K_{x_{02}}$ повышается, когда возрастает доля реутилизации. Сложность, однако, состоит в том, что перечисленные признаки по-разному зависят от складывающихся условий. Абсолютная масса колоса максимальна в наиболее благоприятные годы, но при этом очень велика вегета-

тивная масса, поэтому доля массы колоса в общей массе побега оказывается низкой. Она существенно возрастает в засушливые годы в связи с тем, что масса соломины в такие годы снижается гораздо больше, чем масса колоса. Что же касается участия вторичных источников в наливе зерна, то оно возрастает при неблагоприятных условиях, причем не только при засухе, но также при полегании и поражении листового аппарата болезнями.

Таким образом, можно заключить, что тщательный учет сухой биомассы за период от всходов до цветения и от цветения до созревания, если он охватывает значительный ряд лет, большое число сортов и отражает характерные для данной зоны колебания погодных условий, позволяет получить обширную информацию о формировании урожая пшеницы, его зависимости от внешних условий, а также выявить сортовые различия, проявляющиеся в ходе продукционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

Васильчук Н.С., Евдокимова О.А., Захарченко Н.А., Кумаков В.А., Поздеев А.И., Чернов В.К., Шер К.Н. Некоторые приемы и методы физиологического изучения сортов зерновых культур в полевых условиях (под общей редакцией В.А. Кумакова). - Саратов, 2000. - 54с.

Кумаков В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции и их связь с урожайностью и биологическими особенностями растений. Автореф. дис... д-ра биол. наук. Л.: ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1971. - 52с.

Кумаков В.А. Листовой аппарат как объект для оценки зерновых культур при селекции в условиях недостаточного увлажнения // В сб.: Физиология растений в помощь селекции. - М.: Наука, 1974.- С.213-226.

Кумаков В.А., Березин Б.В., Евдокимова О.А., Игошин А.П., Степанов С.А., Шер К.Н. Продукционный процесс в посевах пшеницы. - Саратов, 1994. - 203с.

Кумаков В.А., Евдокимова О.А. Биологические аспекты выхода зерна в урожае пшеницы // Вест. РАСХН. 2000. - № 4. - С. 16-17.

Кумаков В.А., Евдокимова О.А., Буянова М.А. Способы ранжирования генотипов яровой пшеницы по их потенциальной продуктивности и устойчивости к неблагоприятным факторам среди по накоплению и распределению сухой массы растений в период вегетации // С.-х. биология. - 2000. - № 1. - С.108-112.

Кумаков В.А., Евдокимова О.А., Буянова М.А. Распределение сухого вещества между органами в связи с продуктивностью и засухоустойчивостью сортов пшеницы // Физиология растений. 2001. - Т. 48. - № 3. - С.421-426.

Кумаков В.А., Игошин А.П., Игошина Г.Ф., Мазманиди А.Г. Трофическое обеспечение наливающегося зерна яровой пшеницы // С.-х. биология. - 1991. - № 5. - С.3-16.