

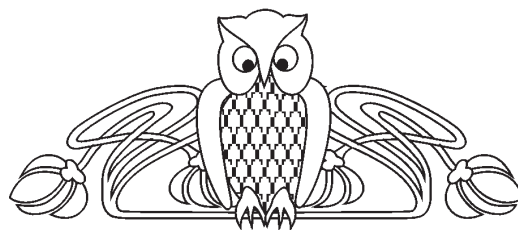


УДК 633.11: 581.4

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

В. Д. Сигнаевский, С. А. Степанов, В. А. Болдырев

Саратовский государственный университет
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru



Исследовано влияние погодных условий на развитие семян мягкой яровой пшеницы, морфогенез и продуктивность побега. Засухоустойчивым сортам пшеницы свойственен более развитый конус нарастания побега зародыша зерновки. С момента прорастания семян наблюдается различие сортов по состоянию конуса нарастания и листьев. Высокая температура и недостаток влаги в период вегетации растений уменьшает площадь листовой поверхности, что зависит также от числа листьев и их метамерной принадлежности. Сортные особенности морфогенеза растений отражаются в развитии элементов продуктивности – числа колосков (9,87–18,83 шт.) и зерновок в колосе (15,3–38,8 шт.), массы семян (21,1–38,8 мг). В условиях засухи в агропопуляции сортов увеличивается доля растений, имеющих менее развитые элементы продуктивности. Выделены сорта, отличающиеся большей устойчивостью к засухе в период формирования отдельных элементов продуктивности.

Ключевые слова: пшеница, зерновка, морфогенез, продуктивность.

The Impact of the Drought on the Productivity of Spring Wheat

V. D. Signaevski, S. A. Stepanov, V. A. Boldyrev

The influence of weather conditions on the development of seeds soft spring wheat, morphogenesis and productivity shoots of plants. Drought-resistant varieties of wheat typical for more developed apex shoots plants germinated seed. After the germination of seeds there is a difference varieties on the status of apex escape plants and leaves. High temperatures and lack of water during the growing season of plants reduces the area of leaf surface that also depends on the number of leaves, and their one metamer facilities. Varietal characteristics of morphogenesis of plants are reflected in the development of productivity elements – the number of spikes (9,87–18, 83 pieces) and grains per ear (15,3–38.8 pieces), the weight (21,1–38,8 mg). In drought conditions in agropopulations varieties increasing proportion of plants with less advanced elements of productivity. Selected varieties with greater tolerance to drought during the formation of separate elements of productivity.

Key words: wheat, grain, morphogenesis, productivity.

Устойчивость яровой мягкой пшеницы к засушливым условиям её выращивания в зоне Юго-Востока европейской части России являлась актуальной проблемой для селекционеров и физиологов растений с момента возникновения её сортового разнообразия. Существенные колебания погодных условий Нижнего Поволжья не позволяют, по мнению Н. С. Васильчука (2001),

стабильно получать высокий урожай, но благоприятствуют созданию сортов, отличающихся уникально высокой засухоустойчивостью и способностью формировать зерно высокого качества [1]. Засуха оказывает многостороннее влияние на онтогенез растений, ограничивая развитие вегетативных и генеративных органов с начала их роста; наиболее критическим является период от выхода в трубку до колошения – цветения [2]. Генотипическая разнокачественность зерновок, полевые микроусловия проявляются в различии растений по темпам и объёмам морфогенеза, вариативности их структуры по завершении вегетации [3].

Сорта пшеницы, как и любой другой культуры, в производстве существуют только в своих полевых популяциях, представленных растениями разных биотипов (Иогансон, 1909), иногда аналогичных чистым линиям [4]. На целесообразность изучения биологии растений в разрезе популяции для выяснения картины генезиса их различных форм или морфогенетических систем [3] ранее неоднократно указывала Е. Н. Синская [5]. Важными аргументами обоснования подобного мнения являются последние открытия молекулярной биологии, свидетельствующие о том, что реализация генетической информации зависит не только от конкретных генов, но также и от внешних условий, на фоне которых своеобразными переключателями программ развития разных клеток служат малые РНК [6, 7].

Материал и методы исследования

Исследования проводились в полевых условиях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока на делянках 3–5 м² в 3 повторностях. Для определения динамики роста конуса нарастания в период образования им метамеров вегетативной зоны побега и зачаточного колоса, фенологического состояния проростка брали сорта, отличающиеся по степени засухоустойчивости, оцениваемой в баллах: Саратовская 36 – 5, Саратовская 52 – 4, Уорлд Сидз 1616 – 3. В течение вегетации периодически определяли площадь листьев (по завершении их роста) на фитопланиметре ААМ-7 ($n = 20$ в каждой из 3 повторностей).



Структурный анализ растений по завершении вегетации проводили по методике З. А. Морозовой [8] на группе из 33 сортов селекции НИИСХ Юго-Востока, Краснокутской и Ершовской опытных станций. Статистическую обработку результатов исследований проводили по Б. А. Доспехову [9] с использованием пакета прикладных программ Microsoft Office Excel 2007.

Результаты и их обсуждение

Формирование конусом нарастания метамеров побега с момента прорастания зерновки коррелирует с фенофазным состоянием проростка и, как отмечено ранее [10], существенно зависит от внешних факторов. В течение нескольких дней с момента посева, что соответствует фенофазе прорастания, на фоне процессов набухания семени и далее роста зародышевых корней и листьев, конусом нарастания побега завершается начавшийся ещё в эмбриогенезе пластохронный цикл и может наблюдаться инициация очередного метамера. Каким по счёту будет этот вегетативный метамер, зависит от особенностей онтогенеза сорта, в частности эмбриогенеза и налива зерновки, в предшествующий год. По многолетним наблюдениям, у засухоустойчивого сорта Саратовская 36 в зародыше зерновки конус нарастания

всегда завершает своё развитие в ранней фазе 4-го пластохрона. У менее засухоустойчивого сорта, Саратовская 52, как правило, у части семян (от 10 до 40%) конус нарастания побега зародыша наблюдается в поздней фазе 3-го пластохрона. Иные качества семян отмечены для Уорлд Сидз 1616, отличающегося низкой засухоустойчивостью. В отдельные годы у всех зерновок конус нарастания побега находится в поздней фазе 3-го пластохрона, в другие, как правило, более благоприятные по температурному режиму и влагообеспеченности – в период цветения и налива, у 50% семян конус нарастания отмечается в ранней фазе 4-го пластохрона.

В фенофазе первого листа, наблюдаемой, как правило, на 10-й день с момента посева, конус нарастания формирует 5-й или 6-й метамер (табл. 1, 2). В дальнейшем дифференциация сортов по состоянию проростка и конуса нарастания побега может проявиться ещё более, что зависит, прежде всего, от температурного режима в этот период вегетации растений. В условиях резкого возрастания температуры отмечается увеличение скорости роста листьев на фоне ускорения роста конуса нарастания, инициации метамеров зачаточного колоса, что совпадает обычно с фенофазой кущения (см. табл. 2).

Таблица 1

Состояния проростка и конуса нарастания побега (пластохрон, фаза периода развития) яровой пшеницы в условиях, близких к среднеголетним

Вегетация с момента посева, дней	Фенофаза проростка	Сорт		
		Саратовская 36	Саратовская 52	Уорлд Сидз 1616
		Пластохрон конуса нарастания, вегетативная фаза		
3	Прорастание	4	3–4	3
7	Всходы	4	4	4
10	1-й лист	5	5	5
14	1 шильце 2-го листа	6–7	5–6	5
16	2-й лист	7–8	6	6
18	2 лист	7–8	6–7	6–7
20	2-й лист	8	7–8	7–8
22	3-й лист	8–9	8–9	Переходная фаза Конуса нарастания
24	3-й лист	Переходная фаза конуса нарастания		
28	Кущение	Префлоральная фаза конуса нарастания		

В условиях более низких положительных температур с момента посева длительность отдельных фенофаз проростков значительно возрастает, в то время как конус нарастания побега может продолжать закладывать новые метамеры. В итоге, спустя 10–13 дней с момента

посева, на фоне истощения запасов эндосперма может наблюдаться значительное варьирование сортов яровой пшеницы в разные годы по сопряженности фотосинтеза развернувшихся листьев и функциональной активности конуса нарастания побега. В случае ускоренного роста



и развития зародышевых листьев и перехода проростка на автотрофный тип питания конуса нарастания, получая достаточное количество

метаболических, быстро завершает формирование вегетативных, а затем генеративных метамеров побега.

Таблица 2

Состояния проростка и конуса нарастания побега (пластохрон, фаза периода развития) яровой пшеницы в условиях засушливого года

Вегетация с момента посева (дней)	Фенофаза проростка	С о р т		
		Саратовская 36	Саратовская 52	Уорлд Сидз 1616
		Пластохрон конуса нарастания, вегетативная фаза		
5	Прорастание	4–5	4	4
7	Всходы	5	5	5
10	1-й лист	5–6	5–6	5
13	2-й лист	6	6	6
16	3-й лист	7–8	7–9	7–8
19	3–4-й лист	8–9	Переходная фаза конуса нарастания	
22	Кущение	Префлоральная фаза конуса нарастания		

Особенности морфогенеза растений в период формирования метамеров вегетативной и генеративной зоны побега влияют на число листьев и колосков колоса в агропопуляции конкретного сорта. Как показали наши исследования, минимальное число листьев главного побега у яровой пшеницы в условиях Юго-Востока – 6, максимальное – 9. В условиях засухи, как правило, у всех сортов доля растений с меньшим числом листьев значительно возрастает, что ограничивает фотосинтетический потенциал растений и, следовательно, величину урожая.

Среднее число колосков, как показали исследования группы сортов саратовской селекции, варьирует от 9,87 (Саратовская 56) до 18,83 шт. (Альбидум 32). В случае распределения растений по завершении вегетации на 6 классов, согласно предложенной ранее методике [8],

отмечено, что в метеорологических условиях, близких к среднегодовым, большая часть сортов по числу колосков относится к 3-му и 4-му классам, меньшая часть – к 4-му и 5-му (Саратовская 60, Саратовская 68, Альбидум 28, Альбидум 32, Фаворит и ЮВ-4) или к 5-му и 6-му (Прохоровка) классам (табл. 3). В засушливых условиях наблюдается увеличение доли растений в агропопуляциях изучаемых сортов с числом колосков 2-го и 3-го классов, однако и в этом случае часть сортов характеризуется значительной долей растений с числом колосков больших классов. В частности, данное качество было свойственно следующим сортам: Полтавка, Эритроспермум 82/02, Эритроспермум 841, Саратовская 68, Саратовская 71, Саратовская 73, Саратовская 74, Альбидум 32, Фаворит, ЮВ-4, Эршовская 32 и Прохоровка.

Таблица 3

Число растений в агропопуляциях сортов пшеницы по классам вариации числа колосков в условиях, близких к среднегодовым, %

Сорт	Класс вариации					
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
Полтавка	13	13	33	27	3	10
Лютесценс 62	0	17	40	30	13	0
Саррубра	10	20	27	40	0	3
Эритроспермум 82/02	3	10	27	40	10	10
Эритроспермум 841	0	20	53	27	0	0
Альбидум 43	0	20	47	23	10	0
Саратовская 29	0	7	40	53	0	0
Саратовская 36	3	7	40	43	7	0



Окончание табл. 3

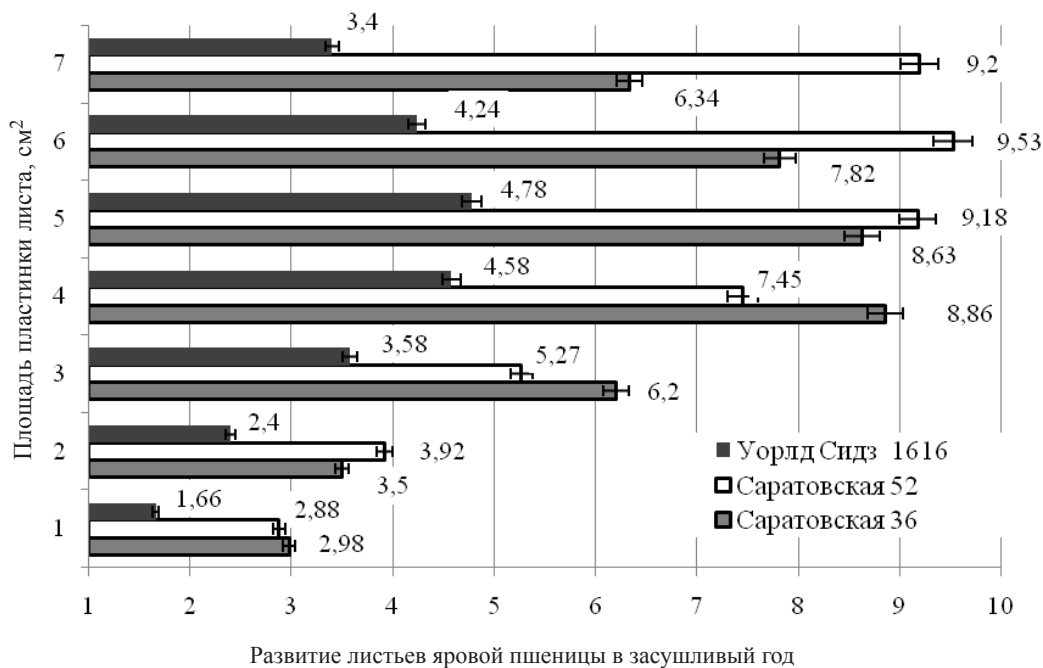
Сорт	Класс вариации					
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
Саратовская 42	0	7	43	47	3	0
Саратовская 52	0	0	27	63	10	0
Саратовская 55	0	20	40	30	10	0
Саратовская 56	7	20	43	23	7	0
Саратовская 58	3	10	50	23	10	3
Саратовская 60	0	3	16	47	34	0
Саратовская 62	0	3	57	33	7	0
Саратовская 64	0	3	40	57	0	0
Саратовская 66	0	17	47	20	17	0
Саратовская 68	0	13	17	47	20	3
Саратовская 70	3	10	53	30	3	0
Саратовская 71	0	10	33	50	7	0
Саратовская 72	3	13	40	40	3	0
Саратовская 73	0	7	37	37	20	0
Саратовская 74	10	3	20	47	17	3
Альбидум 28	0	3	13	43	40	0
Альбидум 29	3	0	33	50	13	0
Альбидум 31	7	17	57	20	0	0
Альбидум 32	0	0	23	50	27	0
Добрыня	0	10	53	20	13	3
Фаворит	0	0	13	63	23	0
ЮВ-2	0	3	33	47	17	0
Ю-В 4	0	3	0	33	47	17
Прохоровка	0	0	7	13	40	40
Ершовская 32	0	3	33	47	17	0

Наряду с числом колосков другими элементами продуктивности пшеницы являются число зерновок колоса и их масса. Определяющее влияние на их развитие оказывает площадь листьев, преимущественно среднего и верхнего ярусов [2]. В условиях засухи площадь листовой поверхности, как и поверхности стебля, значительно уменьшается, при этом наблюдается выраженная сортоспецифичность (рисунок).

У менее устойчивых к засухе сортов сокращение площади листьев более существенно по сравнению с сортами, отличающимися большей устойчивостью. Характерно, что изменение площади листовой поверхности связано с особенностями развития побега растений, в частности, метамерной принадлежности листа. У некоторых сортов она уменьшается начиная с 5-го или 6-го листа, у других – более верхних листьев (см. рисунок). Именно это свойство сортов, очевидно, позволило сформулировать ранее представление

о решающем влиянии верхнего, флагового листа на величину урожая [2].

Как показали наши исследования, среди сортов саратовской селекции среднее число зерновок варьирует от 15,3 (Саратовская 56) до 38,8 шт. (Прохоровка). Высокая температура и недостаток влаги в период цветения и эмбриогенеза зерновки приводили к тому, что практически у всех сортов, за исключением Эритроспермум 82/02 и Прохоровки, большая часть растений в агропопуляциях находилась во 2-м и 3-м классах. Масса зерновки среди исследуемых сортов составляла от 21,1 (Ершовская 32) до 38,8 мг (Саратовская 73). В случае недостаточной влагообеспеченности в период налива зерновки большая часть сортов в агропопуляциях также была представлена во 2-м и 3-м классах по массе зерновки. Однако отдельные сорта отличались большей устойчивостью к недостатку воды, что повышало число растений, относимых к



3-му и 4-му классам: Эритроспермум 82/02, Альбидум 43, Саратовская 29, Саратовская 36, Саратовская 58, Саратовская 62, Саратовская 64, Саратовская 70, Саратовская 71, Саратовская 73, Альбидум 29, Альбидум 31, Альбидум 32. Возможно, что некоторая роль в отмеченной устойчивости данных сортов принадлежит депонирующей функции стебля.

Таким образом, по результатам исследования можно отметить, что условия вегетации растений существенно отражаются на развитии семян, морфогенезе побега с момента их прорастания, сказываясь в итоге на распределении растений в агропопуляциях сортов по классам вариации количества колосков, числа и массы зерновок в колосе главного побега. В благоприятных условиях вегетации доля растений более высокого класса вариации каждого из элементов продуктивности увеличивается. Некоторые сорта саратовской селекции существенно отличаются по устойчивости к засухе, что позволяет использовать их в дальнейшем для скрещивания и отбора ещё более приспособленных к высоким температурам и недостатку влаги линий пшеницы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности (по заданию № 2014/203, код проекта: 128).

Список литературы

1. Васильчук Н. С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов : НИИСХ Юго-Востока, 2001. 119 с.
2. Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы. М. : Колос, 1980. 207 с.
3. Морозова З. А. Методология использования закономерностей морфогенеза колосовых злаков в селекции. М. : Макс Пресс, 2013. 366 с.
4. Синская Е. Н. Динамика вида. М. ; Л. : Огиз Сельхозгиз, 1948. 526 с.
5. Синская Е. Н. Проблема популяций у высших растений // Успехи современной биологии. 1939. Т. X, вып. 3. С. 446–470.
6. Thomashow M. F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms // Ann. Rev. of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1999. Vol. 50. P. 571–599.
7. Медведев С. С., Шарова Е. И. Генетическая и эпигенетическая регуляция развития растительных организмов // J. of Sib. Federal Univ. Biology. 2010. Vol. 3. P. 109–129.
8. Морозова З. А. Морфогенетический анализ в селекции пшеницы. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. 77 с.
9. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М. : Агропромиздат, 1985. 352 с.
10. Степанов С. А., Кумаков В. А. Влияние температуры на функциональную активность конуса нарастания побега яровой пшеницы // Вопр. ботаники Н. Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1991. С. 93–102.