

## **Фотосинтез, продуктивность и донорно-акцепторные отношения**

УДК 633.11:575.22:631.52:[581.132+631.524.8

### **НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗ И ОЗЕРНЕННОСТЬ КОЛОСА У СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПОД ВЛИЯНИЕМ АКЦЕПТОРНО-ДОНОРНЫХ ОТНОШЕНИЙ**

Э.Ф. ИОНОВ<sup>1</sup>, Н.Э. ИОНОВА<sup>2</sup>, В.А. ДРАГАВЦЕВ<sup>3</sup>

С использованием предложенного графического метода оценки генотипической устойчивости растений к стрессу (фактором стресса служило удаление двух верхних листьев в период выколашивания; нетто-фотосинтез оценивали по общей воздушно-сухой массе надземной части растения) из широкого набора сортов яровой мягкой пшеницы выделили агроэкоотипы с оптимальным сочетанием морфологических признаков, позволяющим формировать повышенный урожай, что может быть использовано при генетическом улучшении аттрагирующей способности колоса пшеницы.

**Ключевые слова:** яровая мягкая пшеница, стресс, удаление листьев, акцепторно-донорные отношения, аттракция, нетто-фотосинтез.

**Keywords:** spring wheat, stress, defoliation, source-sink relation, attraction, net-weight-photosynthesis.

Изучение и возможное расширение адаптивных свойств зерновых культур в отношении нормы реакции на воздействие стрессоров (толерантность) наиболее актуально. По мнению А.А. Жученко (1), устойчивость сортов к абиотическим и биотическим стрессорам — чрезвычайно дефицитная категория (свойство) в растениеводстве. Доместикация пшеницы резко расширила видовое и сортовое разнообразие. Пшеница — космополит среди зерновых культур по разнообразию сортов и суммарной площади возделывания. Однако селекционно-генетическое «улучшение» хозяйственной составляющей агроэкоотипа зерновых и их возделывание в искусственно созданных человеком, относительно комфортных полевых условиях привело к снижению адаптивности по показателям урожая и его качественным характеристикам.

Степень устойчивости, то есть адаптивность агроэкоотипа к тому или иному воздействию стрессоров, проверяется по результатам уменьшения общей и зерновой продуктивности. Г.В. Удовенко (2) показал, что различные абиотические воздействия в период вегетации растений вызывают неспецифические изменения метаболизма при ростовых процессах. Интенсивность и характер реакции растений на стрессор зависят от сортовых (генетических) особенностей, а также от фазы онтогенеза.

Рост — это интегральный физиологический процесс, обладающий высокой лабильностью и чувствительностью к изменению внутренних и внешних факторов (3, 4). Размножение и самовоспроизводимость относятся к основным функциям организма (5). И если вегетативные клетки и органы обладают высокой степенью генетической стабильности и самовоспроизводимостью, завершающейся актом апоптоза, то генеративные клетки и ткани, размножаясь, способствуют повышению рекомбинационной и мутационной генетической изменчивости, в том числе показателей устойчивости к стрессам (6, 7).

Целью нашей работы было ранжирование широкого набора сортов яровой мягкой пшеницы по нескольким морфологическим признакам на группы по устойчивости к стрессу (удаление части листовой фотосинтезирующей поверхности).

*Методика.* Исследовали набор из 45 сортов мягкой яровой пшеницы разного эколого-географического происхождения: 10 — из России (в том числе 5 собственной селекции), по 4 — из Мексики, Германии, США и Нидерландов, по 2 — из Украины, Англии и Польши, 3 — из Швеции, по 1 сорту — из Индии, Белоруссии, Австралии, Финляндии, Франции, Югославии, Чехословакии, Казахстана, Латвии и Канады. Разновидности изучаемых генотипов были представлены шестью группами: *Erythrospermum*, *Lutescens*, *Graecum*, *Albidum*, *Ferrugineum* и *Milturum*.

Опыты проводили в 2002-2005 годах на полях в лесостепной зоне Республики Татарстан. Почва опытного участка — чернозем, по механическому составу тяжелосуглинистый.

При идентификации реакции сортовых генотипов на неблагоприятное воздействие фактором стресса служило удаление с растения двух верхних листьев в период выколашивания.

Изучаемые показатели, характеризующие реакцию на стресс, определяли в фазу восковой спелости зерна. Нетто-фотосинтез оценивали по общей воздушно-сухой массе надземной части растения. Побег разделяли на следующие части: колос, флаговый лист, колосоножка, 2-й лист, 2-е междоузлие, 3-й лист, 3-е междоузлие. После высушивания составляющих до воздушно-сухого состояния их взвешивали и полученные значения суммировали. В фазу восковой спелости по рекомендованным алгоритмам (8-10) проводили оценку генотипической устойчивости сортов к отчуждению части листовой фотосинтезирующей поверхности.

Для оценки генотипической устойчивости сорта к стрессору использовали разработанный нами графический метод.

Статистическую обработку данных выполняли с использованием метода вариационной статистики в программе Microsoft Excel (11).

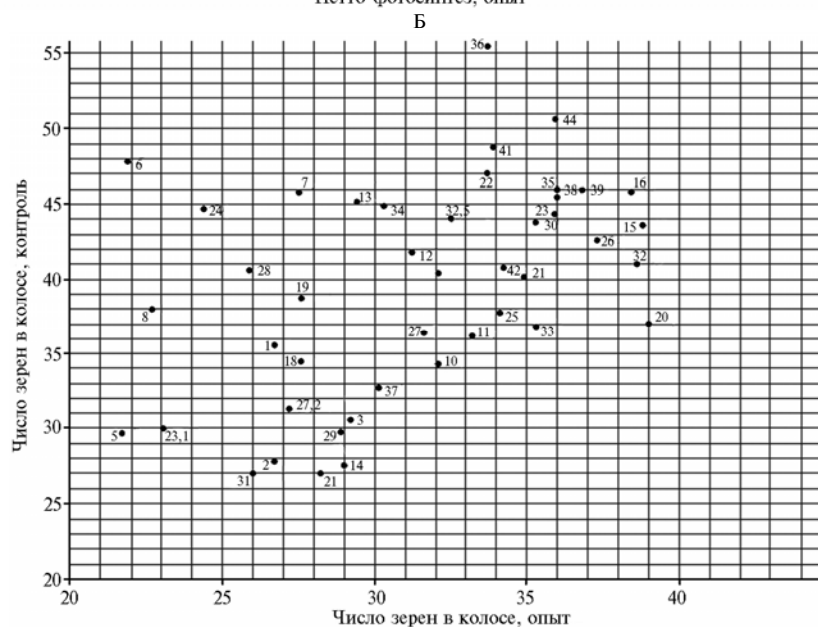
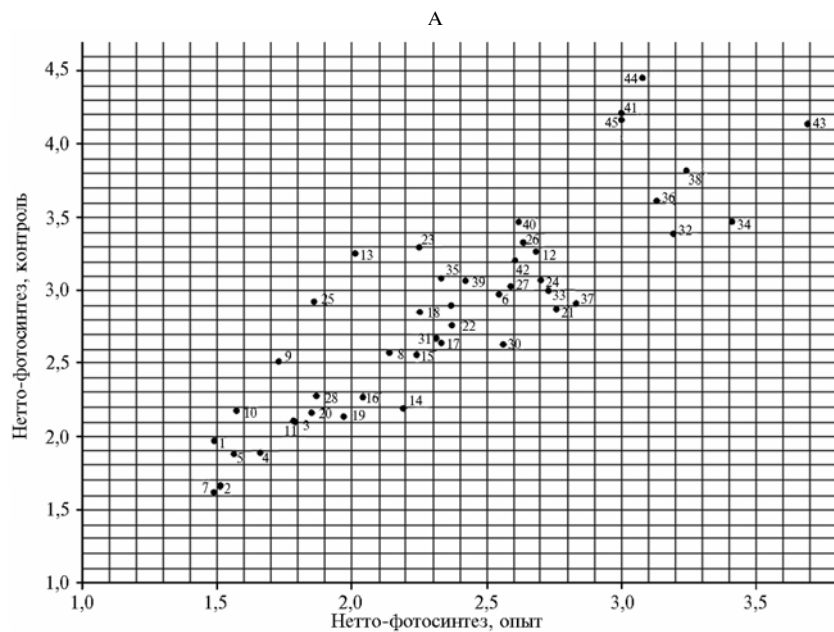
*Результаты.* Ранее мы провели морфофизиологическое сравнение анализируемых сортов и установили высокую изменчивость параметров роста растений, развития ассимиляционной поверхности листьев, динамики накопления биомассы фотосинтезирующих органов в период формирования и налива зерна и их дифференцированный вклад в зерновую продуктивность (12).

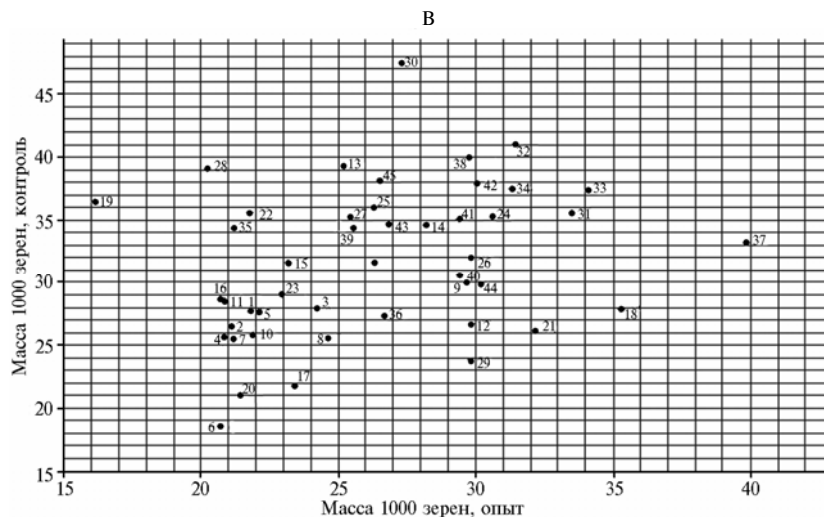
Формирование и налив зерна — это процессы создания дочернего поколения за счет фотосинтеза, происходящего в листьях и других зеленых органах растения. Преждевременное опадение листьев, отчуждение их листогрызущими насекомыми, поражение грибными болезнями либо искусственное удаление в эксперименте приводят к стрессу и изменению количественного соотношения между производящими и потребляющими ассимиляты органами растения, то есть модифицируют акцепторно-донорные отношения (АДО) в обмене веществ.

Биологическая продуктивность (масса растения к уборке) или биологический урожай (масса растений с единицы площади) характеризуют нетто-фотосинтез всего периода вегетации растения или агроценоза. По мере роста размер и масса метамеров увеличиваются, что свидетельствует о приоритете и доминировании более акропетально молодых метамеров над старыми (нижнерасположенными). В течение вегетативного роста злаков интеркалярные меристематические клетки колосоножки обладают наивысшей аттрагирующей способностью.

Удаление двух верхних листьев в период выколашивания, использованное в качестве стрессора, не только снижает площадь поверхности и массу фотосинтетических органов опытных растений, но также уменьшает содержание макро- и микроэлементов, что сказывается на АДО и, как результат, на показателе нетто-фотосинтеза в эксперименте.

Предложенный нами простой графический метод оценки генотипической устойчивости сортов к стрессору (применим для оценки влияния любого неблагоприятного фактора) заключается в следующем. По оси ординат располагаются значения, характеризующие нетто-фотосинтез в контроле, по оси абсцисс — в опыте (удаление листьев). В заданных координатах для каждого сорта точкой наносится среднее значение признака на делянке в контроле и опыте. Известно, что средняя величина признака на делянке есть генотипическое значение признака (9). Точка для каждого сорта лежит на пересечении перпендикуляров, восстановленных от осей графика до их взаимного пересечения, и отражает на оси ординат — генотипическое значение признака в контроле, на оси абсцисс — его генотипическое значение в опыте. Чем выше разница между этими значениями, тем ниже генотипическая устойчивость сорта к стрессору.





**Графический анализ адаптивных полигенных систем нетто-фотосинтеза (г), озерненности колоса (шт.) и акцепторной способности зерновок колоса (г) (соответственно А, Б и В) при удалении двух верхних листьев у разных сортов яровой мягкой пшеницы:** 1 — W.S. 1809 (США), 2 — Tobarí 66 (Мексика), 3 — Саррубра (Россия), 4 — Inia 66 (Мексика), 5 — HD 2307 (Индия), 6 — Red River 68 (США), 7 — Pewek (Мексика), 8 — Conley (США), 9 — Саратовская 60 (Россия), 10 — Кантегирская 89 (Россия), 11 — Fanori 71 (Мексика), 12 — Torges (Австралия), 13 — АГ-89-12 (Финляндия), 14 — Aniversario (США), 15 — Balli (Германия), 16 — Драсон (Швеция), 17 — Сарро (Швеция), 18 — Харьковская 18 (Украина), 19 — Highbury (Англия), 20 — Milton (Канада), 21 — Эритроспермум 609 (Россия), 22 — Hogizont (Германия), 23 — Bastian (Нидерланды), 24 — Ранняя 93 (Украина), 25 — Melchior (Нидерланды), 26 — Sirius (Англия), 27 — Troll (Швеция), 28 — Tyalve (Швеция), 29 — X613 (Россия), 30 — Kleiber (Германия), 31 — НЕС 182 (Польша), 32 — Heurtebise (Франция), 33 — Vidovica (Югославия), 34 — Mephisto (Чехословакия), 35 — Иволга (Россия), 36 — Анкра (Нидерланды), 37 — Казахстанская 23 (Казахстан), 38 — Лива (Латвия), 39 — Sicco (Нидерланды), 40 — Eta (Польша), 41 — Керба (Россия), 42 — Дебют (Россия), 43 — Эритроспермум 2 (Россия), 44 — Тимер (Россия) (стандарт), 45 — Эритроспермум 3 (Россия).

На графике по положительной линии регрессии (вправо и вверх) располагаются точки для сортов, наиболее адаптивных к условиям соответствующего поля, климатическим характеристикам вегетационного периода, густоте посева, тогда как для наименее адаптивных сортов точки смещаются к началу координат (влево и вниз). Генотипические различия сортов по реакции на стрессор увеличивают разброс точек сортов параллельно оси абсцисс.

Можно видеть (рис., А), что сорт Саратовская 60 в контроле имел показатель нетто-фотосинтеза 2,5, в опыте — 1,7 г, тогда как сорт Kleiber характеризовался одинаковыми значениями нетто-фотосинтеза как в контроле, так и в опыте (2,7 г), то есть у этого сорта не проявилась реакция на удаление листьев. Сорта Mephisto и Эритроспермум 2, имеющие значения в контроле соответственно 3,5 и 4,1, в опыте — 3,4 и 3,7 г, также показали высокую устойчивость к стрессору. Наряду с этим сорта Melchior, АГ-89-12, Highbury, Conley, Bastian и др. оказались очень чувствительными.

Известно, что после тройного слияния и сингамии происходит снижение интеркалярной меристематической активности у колосоножки и вегетативной части соцветия. Одновременно с этим многократно усиливается деление эндоспермальных клеток (13). В физиолого-генетическом отношении эндосперм неродствен материнскому растению, так как он триплоид. Он выполняет функцию активного акцептора ассимилятов (биологического насоса). Образование химерных эндоспермальных клеток изменяет АДО. И если вегетативная масса растения формируется и функцио-

нирует в течение 75-80 % периода вегетации, то масса зерновок (90 % которых составляет эндосперм) — в течение 3 нед. Именно эндоспермальная узкоспециализированная ткань представляет собой переходный (между поколениями) акцепторно-донорный орган, который участвует в формировании дочернего поколения, обеспечивая необходимыми питательными веществами развивающийся зародыш.

По устойчивости признака «число зерен в колосе» (ЧЗК) к тому же стрессору в той же группе (см. рис., Б) в контроле выше горизонтали значения 40 шт. лежат точки многих сортов, но в опыте за вертикальную границу 40 шт. на оси абсцисс не перешел ни один из них.

По реакции признака «масса 1000 зерен» (МЗ) на удаление верхних двух листьев (см. рис., В) в контроле выше горизонтали 40 г располагались только три сорта — Kleiber, Heurtebise и Лива. В опыте на вертикали 40 г лежала точка только одного сорта — Казахстанская 23. В контроле у этого сорта МЗ 33 г, в опыте — 40 г. У растений сорта Харьковская 18 в контроле МЗ составила 28 г, в опыте — 35 г. Сорта Red River 68, Milton, Sappo, Эритроспермум 609 и Х613 характеризовались более высокими значениями массы 1000 зерен в опыте по сравнению с контролем. У растений сортов Tobarí 66, Rewek, Кантегирская 89, Bastian, Balli, Hori-zont, Иволга, Highbury и некоторых других, напротив, отмечалось снижение этого показателя при удалении части листьев, у сортов Conley, Eta, Inia 66 и НЕС 182 он не изменялся.

Феномен увеличения массы 1000 зерен при удалении части листьев по сравнению с контролем можно объяснить двумя причинами: уменьшением числа зерен в колосе, что явно выражено у сорта Red River 68, и ослаблением конкуренции двух аттрагирующих центров — колоса и верхних листьев, которые в опыте удалены, что отчетливо проявилось у сорта Казахстанская 23.

Сравнивая разброс изучаемого набора сортов по устойчивости к стрессу, можно констатировать, что количественные признаки (нетто-фотосинтез, озерненность колоса и масса 1000 зерен) в процессе селекции совершенствовались неодинаково. По полигенной системе устойчивости нетто-фотосинтеза к стрессору (см. рис., А) образованное точками облако имеет овальную форму, по реакции по озерненности колоса и крупность зерна — округлую.

Таким образом, с помощью простого графического метода оценки генотипической устойчивости к стрессу (удаление двух верхних листьев в период выколашивания) по признакам продуктивности в выборке из 45 сортов яровой мягкой пшеницы удалось обнаружить большое генотипическое разнообразие, которое может быть использовано при генетическом улучшении аттрагирующей способности колоса у этой культуры.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Кишинев, 1990.
2. Удовенко Г.В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам. В сб.: Физиологические основы селекции /Под ред. Г.В. Удовенко, В.С. Шевелухи. СПб, 1995, т. 2: 327-352.
3. Сытник К.М. Физиолого-биохимические основы роста растений. Киев, 1966.
4. Шевелуха В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. М., 1992.
5. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб, 2002.
6. Самуилов В.Д., Олескин А.В., Лягунова Е.М. Программируемая клеточная смерть. Биохимия, 2000, 65(8): 1029-1046.
7. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М., 2002.
8. Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных признаков растений. СПб, 2003.

9. Драгавцев В.А. Оценка зерновых культур по адаптивности и другим полигенным системам /Под ред. В.А. Драгавцева. СПб, 2002.
10. Драгавцев В.А. Алгоритмы эколого-генетической инвентаризации генофонда и конструирование сортов сельскохозяйственных растений по урожайности, устойчивости и качеству (Методические рекомендации, новые подходы). СПб, 1994.
11. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1965.
12. Ионов Н.Э., Хохлова Л.П., Валиуллина Р.Н. Роль отдельных органов в продукционном процессе у растений яровой пшеницы разного эколого-географического происхождения. С.-х. биол., 2009, 1: 60-67.
13. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Л., 1987.

<sup>1</sup>Селекционно-семеноводческое хозяйство

Э.Ф. ИONOBA,

422980 Республика Татарстан, г. Чистополь, ул. Валеева, 28, кв. 17;

<sup>2</sup>ФГУО ВПО Казанский (Приволжский)

федеральный университет,

420008 г. Казань, ул. Кремлевская, 18,

e-mail: alekta-meg@list.ru;

<sup>3</sup>ГНУ Агрофизический научно-исследовательский

институт Россельхозакадемии,

195220 г. Санкт-Петербург, Гражданский просп., 14,

e-mail: dravial@mail.ru

Поступила в редакцию

25 февраля 2011 года

## NET PHOTOSYNTHESIS AND EAR GRAIN CONTENT IN THE VARIETIES OF SPRING WHEAT UNDER THE INFLUENCE OF DONOR-ACCEPTOR RELATIONS

E.F. Ionov<sup>1</sup>, N.E. Ionova<sup>2</sup>, V.A. Dragavtsev<sup>3</sup>

### S u m m a r y

With the use of developed graphical method for the estimation of genotypic resistance of plants to stress (factor of stress is the deletion of two upper leaves at the period of ear formation, net photosynthesis was estimated on total air-dry mass of top) from broad spectrum of spring soft wheat varieties the authors isolated the agroecotypes with optimal combination of morphological determinants, permitting to form the increased yield, that can be used for genetic improvement of attract ability of wheat ear.

Адрес сайта журнала в Интернете — [www.agrobiology.ru](http://www.agrobiology.ru)

Статьи, события, информация — 5800 просмотров за месяц

73 % — посетители из России, около 7 % — из США и Канады, 20 % — из других стран

Российская академия сельскохозяйственных наук  
Научно-теоретический журнал

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ  
**БИОЛОГИЯ**  
основан в 1966 году

НОВОСТИ

УСЛУГИ  
РЕКВИЗИТЫ  
ПОДПИСКА

ПАРТНЕРЫ  
АВТОРЫ

КОНТАКТЫ

О ЖУРНАЛЕ  
РЕДСОВЕТ  
ПРАВИЛА

АНОНС  
АРХИВ

КНИГИ  
СОБЫТИЯ

ИСТОРИЯ  
МИССИЯ

КАРТА САЙТА  
НА ГЛАВНУЮ

Предыстория журнала тесно переплелась с наиболее трагическими событиями в истории страны и отечественной биологической науки, достижения которой в конце 19-го — начале 20-го века получили мировое признание. 9 июля 1931 года Комиссариат по сельскому хозяйству принял решение об издании журнала «Бюллетень яровизации» для популяризации работ 34-летнего Т.Д. Лысенко — непримиримого борца против генетики, «менделизма-вейсманнизма-морганизма», «народного академика», которого поддерживал и которому симпатизировал И.В. Сталин. Теперь у Т.Д. Лысенко был свой журнал, ставший одним из основных рычагов давления в последующие 35 лет. В 1935 году после небольшого перерыва журнал выходил под названием «Яровизация», а в 1946 году был переименован в «Агробиологию», которая издавалась до 1966 года — до окончательного развенчания культа личности «вождя все времен и народов» и падения Т.Д. Лысенко.

От эксперимента к практике

Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур