

УДК 633.112:631.52

ОТНОСИТЕЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПРИЗНАКОВ ПРОДУКТИВНОСТИ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ В ПРОЦЕССЕ СЕЛЕКЦИИ*

© 2012 г. П.Н. Мальчиков, М.Г. Мясникова

ГНУ Самарский НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова Россельхозакадемии,
Безенчук, Россия, e-mail: samniish@samtel.ru

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 25 февраля 2012 г.

Приведены данные, показывающие улучшение урожайности твердой пшеницы в зависимости от этапа селекции за 100 лет. Дается относительная характеристика значимости признаков продукционного процесса, продуктивности колоса, ценотических свойств агроценоза и морфофизиологических признаков в процессе селекционно-генетического улучшения адаптивности и урожайности твердой пшеницы. Показана значительная роль на последних этапах селекции признаков продуктивности колоса, длины соломины и доли зерна в надземной биомассе или хозяйственного коэффициента растения (К. хоз. р.) в англоязычной литературе Harvest Index (HI).

Ключевые слова: пшеница твердая, продукционный процесс, фотосинтез, сорт, главная компонента, путевые коэффициенты, морфоструктура, эволюция.

ВВЕДЕНИЕ

Селекция твердой пшеницы в Среднем Поволжье имеет вековую историю. Первые работы с местными сортами-популяциями были проведены под руководством К.Ю. Чеховича начиная с 1912 г. За это время было создано 26 сортов, из них 14 имели коммерческое значение, применялись в сельскохозяйственном производстве в различных регионах СССР и России. Исходный материал в течение всего периода селекции формировался на основе местных сортов-популяций; сортов, полученных отбором из них; образцов твердой пшеницы различного эколого-географического происхождения; скрещивания с представителями других видов из рода *Triticum* (*Triticum aestivum* L., *T. dicocum* Schueb., *T. carthlicum* Nevs., *T. timopheevi* Zhuk., *T. polonicum* L.). Всего было выполнено более 4 тыс. скрещиваний и изучено в селекционных питомниках около 700 тыс. линий. Объединяющей чертой всех созданных в Безенчуке сортов твердой пшеницы является их

общее генеалогическое древо. Эта нить общей родословной тянется от местных сортов-популяций твердой и мягкой пшеницы. Весь вековой непрерывный процесс селекции твердой пшеницы на Безенчукской опытной станции и в Самарском НИИСХ (Ишаков и др., 1924; Благонадеждина, 1968; Варфоломеева, 1968; Артамонов, 1975; Мальчиков, 1998, 2009) можно разделить на 7 этапов. Первый и второй этапы представлены сортами, полученными методами аналитической селекции на основе местных сортов-популяций: Сивоуска 3, Мелянопус 212 и Белотурка 79/111 (первый этап); Гордеиформе 189 и Мелянопус 69 (второй этап). При этом первые три сорта были получены в Безенчуке, последние два – в Красном Куте. На третьем этапе была создана группа сортов, в родословной которых имеется местный сорт, относящийся к виду *T. aestivum* L. (название не сохранилось). Практическое значение имел сорт Леукурум 33, который можно рассматривать как первый значительный успех в селекции твердой пшеницы на адаптивность и урожайность. Четвертый

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

этап связан с созданием сорта Безенчукская 105 и распространением в Среднем Поволжье сорта Харьковская 46. Эти сорта уступали Леукуруму 33 в стабильности урожаев, устойчивости к засухе и толерантности к низкому уровню плодородия почвы, но превосходили его по отзывчивости на высокий уровень агротехники и благоприятные условия среды. Сорт Безенчукская 139, имевший большое практическое значение, представляет пятый этап селекции твердой пшеницы. Созданный в условиях орошения, он характеризуется усилением относительно сортов предыдущего этапа отзывчивости на благоприятные условия выращивания. Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь, относящиеся к шестому этапу, сочетают высокий потенциал продуктивности и отзывчивости на высокий уровень агротехники, достигнутые на предыдущем этапе, с повышенной устойчивостью к стрессовым факторам среды. Наиболее отчетливо это сочетание проявляется у сорта Безенчукская 182, включенного в реестр сортов по 6 регионам РФ и в реестр сортов Республики Казахстан. Седьмой этап представлен широким спектром сортов, включенных в реестр РФ (Безенчукская степная, Безенчукская 205, Марина), переданных в систему Государственного сортоиспытания (Памяти Чеховича, Безенчукская 207, Безенчукская Нива, Безенчукская 209) и ряд перспективных селекционных линий. Для этих сортов характерно усиление комплекса адаптивности при сохранении высокого потенциала продуктивности и отзывчивости, достигнутого на предыдущем этапе при создании сорта Безенчукская 182.

Таким образом, совокупность сортов с общей генеалогией, которая была сформирована в одном селекционном центре в разные периоды и которая несет значительное разнообразие, представляет в методическом отношении ценный материал для изучения особенностей изменения урожайности в процессе селекции и определения тенденций в развитии морфотипа/морфотипов с высоким уровнем адаптивности к экологическим и технологическим условиям региона. Поэтому целью наших исследований было определение в серии экспериментов ведущих признаков продукционного процесса и их вклада в повышение урожайности твердой пшеницы в процессе селекции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 1997–2010 гг. на полях селекционного севооборота Самарского НИИСХ по чистому пару и зерновому предшественнику «овес на зерно» (зябь). Применялась общепринятая агротехника для центральной зоны Самарской области. Посевы опытных массивов, включающие делянки 25 м², проводили рендомизированными блоками в 6 повторностях.

Объектами исследований были сорта и селекционные линии Самарского НИИСХ, сорта других селекционных учреждений России. Вся совокупность изученных генотипов распределяется по этапам селекции: 4, 5, 6 и 7.

Накопление и распределение биомассы по органам изучались по методическим рекомендациям НИИСХ Юго-Востока (Кумаков и др., 1982). Для этого в фазы кущения, трубкования, завершения роста соломины, созревания в каждой повторности отбирали пробу растений (80–100 растений) в трех точках общей площадью 0,6 м². Площадь листьев (ПЛ) определяли расчетным методом, используя данные удельной поверхностной плотности зеленых листьев из каждой пробы и абсолютно сухой массы зеленых листьев на 1 м². Фотосинтетический потенциал (ФП) и чистую продуктивность фотосинтеза (Ф. ч. пр.) в онтогенезе растений рассчитывали, опираясь на значения ПЛ на начало и конец периода, его продолжительность в сутках и на значения прироста биомассы на 1 м². Элементы структуры урожая определяли на выборке 50 растений, случайно отобранных из пробного снопа, взятого в трех местах делянки общей площадью 0,6 м².

Однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализы в рендомизированных блоках проводили по Б.А. Доспехову (1979). Анализ матриц генотипических корреляций проведен по методике Г. Харман (1972). Анализ коэффициентов путей Райта осуществляли по С.П. Мартынову (1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мы не располагаем данными о соотношении урожайности сортов первого и второго этапов селекции. Если принять величину 5,0 % в качестве минимальной для разрешающей

способности полевого эксперимента, то можно предположить, что сорт второго этапа селекции Гордеиформе 189 был на 10 % более продуктивен, чем местные сорта популяции.

Достаточно точно можно измерить генетическую составляющую урожайности, начиная с сортоиспытаний 1930-х гг. с участием сорта Леукурум 33, представляющего третий этап селекции твердой пшеницы в Среднем Поволжье. По данным сортоиспытаний 1930-х годов, разница между Леукурум 33 и Гордеиформе 189 составила +23,6 %. Это соотношение между сортами сохранилось до 1958 г. – последнего года регулярного сортоиспытания Гордеиформе 189. Преимущество Леукурум 33 формировалось за счет числа зерен и количества продуктивных стеблей на единице посевной площади (отчет Безенчукской СХОС, 1935). Приведенные данные демонстрируют первый значительный вклад селекции в повышение адаптивности и урожайности. Сорт Леукурум 33 не был превзойден в сортоиспытаниях 1930–1950 гг. Однако он имел один существенный недостаток для культуры твердой пшеницы – мелкозерность, поэтому в качестве стандарта в сортоиспытаниях 1950–1960 гг. использовался Мелянопус 69 – сорт второго этапа, но более продуктивный и засухоустойчивый, чем Гордеиформе 189.

Изучение в многолетнем эксперименте сортов Мелянопус 69, Харьковская 46, Безенчукская 139, Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь позволило отчетливо по периодам селекции (4–6-й этапы) ранжировать признаки продуктив-

ности и их значимость в зависимости от периода селекции. Для четвертого этапа селекции (внедрение сорта Харьковская 46) характерно увеличение числа продуктивных стеблей на единицу площади относительно сорта Мелянопус 69 (2 этап селекции), изменение остальных компонентов было незначительным (табл. 1).

Пятый этап (создание сорта Безенчукская 139) существенно увеличил число зерен в колосе, а шестой – массу зерновки (получение сортов Безенчукская 182 и Безенчукский янтарь). Причем каждый этап, улучшая новые признаки, не допускал снижения достигнутого уровня признака, улучшенного на предыдущем этапе.

Обнаруженная последовательность изменений признаков в процессе селекции, видимо, не случайна. Коллекционные образцы, не адаптированные к условиям Поволжья, обычно имеют сильную изреженность стеблестоя, особенно в засушливые годы. Это связано с плохой выживаемостью растений, что проявляется уже на первых этапах онтогенеза и является причиной низкой урожайности. Хорошую выживаемость селекционеры используют и как показатель приемлемой адаптивности изучаемого генотипа (Ильин, 1970; Васильчук, 2005). Поэтому процесс увеличения густоты продуктивных стеблей в агроценозе – первый рубеж, который преодолевает селекция на пути повышения адаптивности, после чего появляются перспективы постепенного и эффективного для реальной урожайности улучшения элементов продуктивности колоса.

Таблица 1

Урожайность сортов твердой пшеницы
(элементы урожайности выражены в процентах относительно сорта Мелянопус 69)

Сорт	Год допуска к использованию	Урожай зерна	Масса 1000 зерен	Число зерен/м ²	Прибавка урожая к М69 за счет		Число продуктивных стеблей/м ²	Число зерен в колосе
					массы 1000 зерен	озерненности/м ²		
М69	1929	100,0	100,0	100,0	0,0	0,0	100,0	100,0
Х46	1968	122,7	100,3	122,4	1,2	98,8	117,6	93,8
Б139	1980	139,0	104,2	134,8	25,0	75,0	108,2	110,5
Б182	1993	156,7	113,0	143,6	45,0	55,0	112,9	115,1
БЯ	1995	161,0	111,1	149,8	35,0	65,0	119,2	110,9
НСР _{0,05}		5,8	3,9	8,9			8,1	6,9

Примечание. М – Мелянопус, Х – Харьковская, Б – Безенчукская, Я – Янтарь.

Феномен значительного укрупнения колоса на 5–6-м этапах селекции необходимо объяснить, опираясь на детальные исследования процессов формирования урожайности в онтогенезе.

Урожайность зерновых культур с единицы посевной площади многими исследователями обычно представляется как функция числа растений на единицу площади, числа колосьев на растение, числа зерен в колосе и массы одного зерна (Бороевич, 1984; Майо, 1984). Однако более продуктивные генотипы по результатам оценки их урожая с единицы посевной площади не всегда отличаются повышенными значениями элементарных компонентов урожая. Например, еще в 1959 г. W. Williams (1959) определил, что высокоурожайные гибриды томатов по числу и среднему размеру плодов не отличаются от среднеродительских показателей.

J. Grafius (1960) также обнаружил мультипликативное взаимодействие элементов продуктивности кукурузы (число початков, число рядов зерен в початке, количество зерен в ряду и массы зерна) при отсутствии корреляции между этими компонентами. Автор утверждал, что «не может быть никаких аддитивных, доминантных и сверхдоминантных эффектов, а также никакой наследуемости урожая *per se*, поскольку генетически контролируется не сам урожай, а его компоненты». Однако R.H. Moll с соавт. (1962) показали, что урожай формируется благодаря способности организма производить то или иное количество органического вещества, а гены, контролирующие морфоструктуру растений, не имеют отношения к урожаю, а только перераспределяют его. Ю.Б. Коновалов и В.В. Тарарина (1975, 1989) полагали, что продуктивность генотипов не лимитируется числом зачатков и крупностью зерен, а попытки сочетания большого числа крупных зерен путем подбора контрастных родительских форм малоперспективны на том основании, что реализация такой структуры определяется вегетативной сферой и активностью колоса. Эта точка зрения основана на теории фотосинтетической продуктивности растений (Иванов, 1941; Ничипорович, 1956, 1977, 1982, 1988; Rawson, Evans, 1971; Росс, 1975; Тооминг, 1977; Кумаков, 1982; Мокроносов, 1983). Она рассматривает процесс формирования урожайности в зависимости от варьирования двух групп интегральных

признаков: а) ассимиляции (ассимиляционная поверхность, продолжительность ее функционирования, фотосинтетический потенциал, чистая продуктивность фотосинтеза растений); б) перераспределения продуктов фотосинтеза (морфогенетические особенности, функции роста колоса, доли зерна в надземной биомассе, или хозяйственного коэффициента – К. хоз.). Исследование сортов в системе этих признаков позволяет довольно точно определить в каждом эпизоде группу признаков, лимитирующих продукционный процесс.

Для выявления закономерностей формирования урожая на основе подходов теории фотосинтетической продуктивности в контрастные по гидротермическому режиму 1997 и 1998 гг. были изучены сорта, представлявшие 4–6-й этапы селекции и перспективные в тот период селекционные линии – всего 10 генотипов. В исследовательский процесс были вовлечены 30 признаков, характеризующих динамику продукционного процесса в онтогенезе. Они распределяются по следующим группам: 1) признаки фотосинтетической активности в онтогенезе (надземная биомасса, площадь листьев, чистая продуктивность фотосинтеза), доли зерна в надземной биомассе; 2) особенности потребления и распределения в надземных органах азота и фосфора (вынос агроценозом азота, фосфора в фазы кущения, трубкования, цветения, созревания, азотный уборочный индекс – АУИ, содержание белка в зерне); 3) признаки ростовых процессов (функции роста стебля, боковых побегов, колоса в фазу цветения); 4) урожайность и ее элементы. Для выявления групп тесно коррелирующих признаков применялись статистические методы многомерного анализа. Метод главных компонент предназначен для совместного анализа взаимосвязанных признаков (Харман, 1972). Он позволяет весь комплекс признаков распределить на группы путем нахождения нескоррелированных между собой главных компонент. В процессе их анализа выделяются так называемые гипотетические факторы, представляющие собой сложные системы, отличающиеся глубоким внутренним взаимодействием входящих в них признаков и существенной независимостью от других выделенных систем. Системы, в которых два или более признака связаны между собой обратной

зависимостью, т. е. компенсируют изменение уровней друг друга, являются автокомпенсаторными или обладающими свойством авторегуляции своей эффективности (Осипов, 2000). Группы тесно связанных между собой признаков могут быть выражены как один. При этом часть избыточных признаков отсеивается, что ведет к оптимизации селекционного процесса.

По данным экспериментов определена система взаимодействия признаков, характеризующих продукционный процесс в динамике онтогенеза, с урожайностью зерна (табл. 2). Установлено три уровня взаимосвязи.

Первый уровень включает признаки, объединенные в группу тесной, стабильной и независимой от условий среды взаимосвязью. Второй и третий уровни объединяют признаки, обнаруживающие тесную зависимость в условиях засухи и оптимального гидротермического режима соответственно. На первом уровне взаимосвязи признаков, кроме «урожайности зерна», находятся: «функция роста колоса в фазу цветения»; «доля зерна в надземной биомассе» и «количество поглощенного фосфора в

период трубкование–цветение». По отношению к ним автокомпенсаторным является признак «содержание белка в зерне».

На втором уровне к признакам первой группы, положительно связанным с урожаем зерна, добавляются «число зерен в колосе», «азотный уборочный индекс», «площадь листьев главного побега в фазу кущения» и «количество поступивших в надземную часть в период от цветения до созревания азота и фосфора». Автокомпенсаторными признаками на этом уровне были: «содержание белка в зерне», «функция роста боковых побегов в фазу цветения», «чистая продуктивность фотосинтеза (Ф. ч. пр.) в период «трубкование–колошение». Третий уровень взаимосвязи включает признаки: «число растений/м²», «вынос P₂O₅ и азота в период «кущение–трубкование»; «надземную биомассу в фазу цветения», «площадь листьев главного побега в фазу цветения» и все признаки первой группы. К группе автокомпенсаторных признаков на этом уровне относятся: «содержание белка в зерне»; «вынос азота и P₂O₅ в период «всходы–кущение»; «надземная масса в фазу

Таблица 2

Уровни взаимозависимости урожайности зерна и морфофизиологических признаков
(по результатам факторного анализа)

Уровень	Характер взаимосвязи	Группы признаков	
		основная	автокомпенсаторная к основной
I	Независимый от условий среды	1. Урожай зерна агроценоза 2. Функция роста колоса в фазу цветения 3. К. хоз. 4. Вынос агроценозом P ₂ O ₅ в период трубкование–цветение	1. Содержание белка в зерне
II	Проявляющийся в условиях засухи	Признаки первого уровня, а также 1. Число зерен в колосе 2. Азотный уборочный индекс 3. Площадь листьев главного побега в фазу кущения 4. Вынос агроценозом P ₂ O ₅ и азота в период цветения–созревание	1. Содержание белка в зерне 2. Функция роста боковых побегов в фазу цветения 3. Ф. ч. пр. в период трубкование–колошение
III	Проявляющийся при оптимальном гидротермическом режиме	Признаки первого уровня, а также 1. Число растений на 1 м ² 2. Вынос P ₂ O ₅ и азота в период кущение–трубкование 3. Надземная биомасса в фазу цветения 4. Площадь листьев главного побега в фазу цветения	1. Содержание белка в зерне 2. Вынос азота и P ₂ O ₅ в период всходы–кущение 3. Надземная масса в фазу кущения 4. Площадь листьев главного побега в фазу кущения

кушения»; «площадь листьев главного побега в фазу кушения».

Таким образом, наиболее стабильная взаимосвязь урожайности агроценоза в контрастных условиях среды наблюдается с процессами морфогенеза колоса (функция роста колоса в фазу цветения), выходом зерна из надземной биомассы и выносом фосфора в период «трубкование–цветение». Последнее обстоятельство, возможно, связано с более энергичным ростом корневой системы (образованием корневых волосков) и ее активностью у продуктивных сортов.

Элементы структуры урожайности (число растений/м², число зерен в колосе) входили в число компонентов гипотетических факторов вместе с урожаем зерна с одного м² в зависимости от условий среды. В благоприятных условиях 1997 г. это был признак «число растений/м²», в условиях засухи – «число зерен в колосе». В обоих случаях наблюдалась положительная связь признаков с урожайностью. Условия 1997 г. были исключительно благоприятны для выживаемости растений. Очевидно, что генотипы, толерантные к загущению, имели более плотное стояние растений, они же были и более урожайными. Этот результат показывает положительное воздействие селекции на ценотические свойства сортов, которые, видимо, особенно необходимы для максимально полной реализации ресурсов среды при их избытке. «Масса 1000 зерен» и «урожайность зерна агроценоза» входили в разные системы признаков, обнаруживая независимость при генотипическом варьировании.

«Выносы азота и фосфора» в период «цветение–созревание зерна» в оба года входили в одну систему с признаком «число зерен в колосе», обнаруживая положительную взаимосвязь. Вероятно, отбор адаптированных форм с высокоозерненным, крупным колосом опосредованно приводит к увеличению выноса макроэлементов в репродуктивный период и усилению мощности и активности корневой системы.

«Содержание белка в зерне» и «урожайность зерна агроценоза» являются взаимно компенсаторными признаками. Стабилизация содержания белка в зерне в процессе селекции высокоурожайных адаптированных сортов может быть достигнута путем увеличения АУИ и выноса азота в период «цветение–созревание».

Функция роста боковых побегов к моменту цветения в засушливый год, находясь в основной гипотетической системе признаков, имела обратную связь с урожайностью, числом зерен в колосе, выходом зерна из надземной биомассы растений и функцией роста стебля. В благоприятный год из этих признаков в одном факторе находились только два – «функция роста боковых побегов» и «функция роста стебля в фазу цветения», обнаружившие отрицательный эффект взаимодействия. При отборе высокопродуктивных, среднерослых и короткостебельных сортов необходимо учитывать эти закономерности.

В следующей серии полевых экспериментов, проведенных на двух фонах, сформированных контрастными предшественниками (чистый пар, овес на зерно) в 2004–2010 гг. исследованы сорта 4–7-го этапов селекции. В этом эксперименте были широко представлены сорта 7-го этапа и перспективные селекционные линии, созданные в последние годы, что необходимо для корректной оценки перспектив эволюционных тенденций (каналов) продуктивности, которые были определены на предыдущих этапах.

Гидротермические и фитосанитарные условия среды этого периода были для продукционного процесса твердой пшеницы неблагоприятными. По пару максимальный урожай получен в 2005 г. – 18,7 ц/га, по овсу в 2006 г. – 9,0 ц/га. Очень жесткие условия наблюдались в 2007 г. – сильная весенняя засуха, сопровождавшаяся высокотемпературным стрессом, 2008 г. – эпифитотия листовых пятнистостей и в 2009–2010 гг. – сильная весенне-летняя засуха.

Первоочередная задача этого цикла исследований состояла в том, чтобы на фоне значительной изменчивости урожайности в зависимости от условий среды и сортов определить вклады генотипа, среды и их взаимодействия, соотношения между которыми в данном случае характеризовали бы роль селекции за три последних сортосмены в стабилизации процессов формирования урожайности твердой пшеницы.

В целом тренд урожайности за счет селекции начиная с 4-го этапа, зафиксированный в семилетнем эксперименте, составил: по пару +0,58 т/га или +74,3 %, по зяби +0,23 т/га или +47,6 % (табл. 3).

Если минимальную цифру 30 % взять за основу для расчета степени превосходства по

Таблица 3

Урожайность сортов, принадлежащих к 4–7-му этапу селекции, 2004–2010 гг.

Этап селекции	Урожайность			
	пар		зять	
	т/га	%	т/га	%
4	0,77	100,0	0,46	100,0
5	0,88	114,5	0,48	102,2
6	1,09	140,9	0,57	122,6
7	1,35	174,3	0,69	147,6
НСР _{0,05}	0,12		0,06	

продуктивности сортов Харьковская 46 и Леукурум 33 над местными сортами-популяциями, то общий тренд урожайности зерна за 100 лет селекции составляет 80–100 %, или около 3,1 % в год.

Методом двухфакторного дисперсионного анализа показано, что влияние на дисперсию урожайности генотипа и «генотип-средовых» взаимодействий в благоприятных условиях (по чистому пару) значительно выше, чем в условиях с более широким спектром лимитирующих факторов (предшественник овес на зерно). При этом доля «генотип-средовых» взаимодействий в селекционно значимой изменчивости по зерновому предшественнику возрастает (табл. 4). Суммарная доля селекционно значимой дисперсии (A+A*B) по пару составляет почти 30 %, это означает, что рациональное использование новых сортов повышает надежность получения запланированного урожая в сравнении с сортами, относящимися к 4-му и 5-му этапам

Таблица 4

Эффекты (SS) и доля (%) влияния генотипа, среды и их взаимодействия на урожайность твердой пшеницы, пар, зять, 2004–2009 гг.

Факторы дисперсии	Предшественник			
	пар		зять	
	SS	%	SS	%
Генотип (A)	1589,3	22,1	199,9	7,8
Условия среды (B)	3863,2	53,7	1604,9	62,4
Взаимодействие (A*B)	516,2	7,2	86,6	3,4
Ошибка (Z)	1224,1	17,0	678,8	26,4
Доля (%) дисперсии A*B в суммарной дисперсии A+A*B	–	24,5	–	30,2

селекции, примерно на такую же величину. В условиях зернового предшественника эта цифра уменьшается в 3 раза, причем надежность в ее реализации будет в значительной степени зависеть от эффективного использования системы сортов.

Графический анализ взаимодействий «генотип–среда» на основе смены рангов сортов по градиенту среды показывает, что основной эффект взаимодействия дает группа сортов, относящихся к 7-му этапу селекции (рис.).

Сорта, относящиеся к 4, 5 и 6-му этапам селекции (Х46, Б139 и Б182 соответственно), не меняют рангов относительно друг друга (единственный перекрест наблюдался в 2007 г. у сортов Х46 и Б139) и относительно сортов 7-го этапа селекции. Очевидно, что эффекты

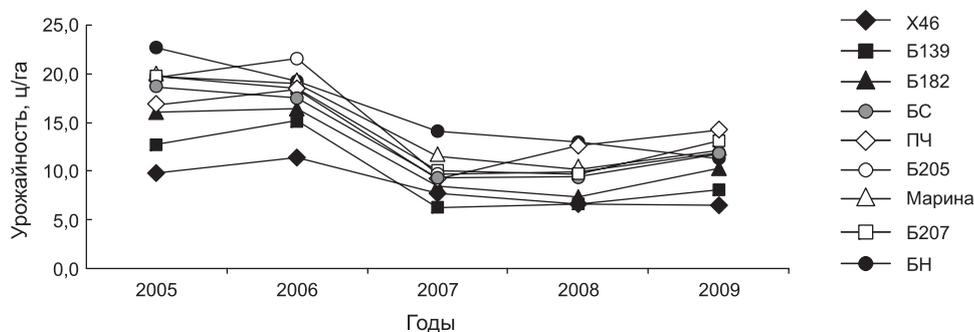


Рис. Динамика средних величин урожайности зерна в зависимости от условий года и сорта.

Х – Харьковская, Б – Безенчукская, ПЧ – Памяти Чеховича, С – Степная, Н – Нива.

взаимодействия «генотип-среда» по такому сложному признаку, как «урожайность зерна», формирующемуся в течение всего онтогенеза, возникают при смене лимитирующих факторов среды в результате включения механизмов переопределения генетической формулы количественных признаков (Драгавцев, Аверьянова, 1983; Драгавцев и др., 1984; Драгавцев, 2005). В связи с этим можно предположить наличие значительных различий в эффектах компонентных признаков по градиенту среды на урожайность. С целью определения этих различий были изучены взаимосвязи 9 признаков, разбитых на три группы: 1) признаки, характеризующие состояние агроценоза: «число растений/м² (ЧР)», «продуктивное кущение (ПК)»; 2) элементы продуктивности колоса: «число колосков в колосе (ЧКК)»; «число зерен в колосе (ЧЗК)»; «число зерен в колоске (ЧЗКК)»; «масса 1000 зерен (М1000)»; 3) морфофизиологические признаки, влияющие на распределение биомассы: «доля зерна в надземной биомассе растения (К. хоз. р.)», «доля зерна в биомассе колоса (К. хоз. к.)» и «длина соломины (ДС)».

Анализ матрицы генотипических корреляций этих признаков с урожайностью зерна в 12 средах показывает значимость на 1,0 и 5,0 %-м уровнях 46 из 108 значений (табл. 5). При этом варьирование первой группы призна-

ков, характеризующих состояние агроценоза, практически не связано с варьированием урожайности.

Вторая группа признаков наиболее часто коррелировала с урожайностью зерна – 24 случая достоверных значений. Признак «ЧКК» в двух случаях имел достоверные положительные коэффициенты корреляции с урожайностью и в одном случае – отрицательный. Последний эпизод имел место в 2010 г. в условиях сильнейшей засухи и высокотемпературного стресса в течение всего периода вегетации твердой пшеницы. В этих условиях более продуктивными были сорта с коротким периодом «всходы–колошение» и меньшими величинами признака «ЧКК».

Положительные корреляции наблюдались в 2007 г. по обоим предшественникам, что было связано с сильной весенней засухой, от которой значительно пострадали скороспелые сорта. Из трех других признаков продуктивности колоса наиболее часто коррелировали с урожайностью «ЧЗКК» (8 случаев) и «масса 1000 зерен» (8 случаев), признак «ЧЗК» имел 6 случаев положительной корреляции с урожайностью, причем теснота взаимосвязи с этим признаком усиливалась в тех ситуациях, где наблюдались положительные корреляции «ЧКК» с «урожаем зерна».

В третьей группе признаков положительные корреляциями с урожаем зерна на достоверном

Таблица 5

Генотипические коэффициенты корреляции урожайности и ее компонентов

Признак	Годы											
	2004		2005		2006		2007		2008		2009	2010
	Пар	Зябрь	Пар	Зябрь	Пар	Зябрь	Пар	Зябрь	Пар	Зябрь	Пар	Пар
ПК	-0,01	0,10	-0,39	0,21	-0,36	-0,21	0,42	0,38	0,12	0,21	-0,43	-0,41
ЧР	-0,11	-0,23	0,48	0,00	0,23	0,19	-0,31	-0,11	0,03	0,44	0,33	-0,07
ЧКК	-0,09	0,19	-0,23	0,33	0,20	0,39	0,75	0,50	0,08	-0,06	-0,10	-0,54
ЧЗК	0,14	0,70	0,41	0,47	0,29	0,81	0,86	0,67	0,60	0,39	0,45	0,58
ЧЗКК	0,12	0,52	0,65	0,40	0,24	0,81	0,70	0,54	0,69	0,49	0,57	0,66
М1000	0,57	0,67	0,84	0,18	0,75	0,73	0,43	0,37	0,78	0,51	0,44	0,71
ДС	-0,53	-0,78	0,21	-0,35	-0,25	-0,35	-0,30	-0,26	-0,66	-0,45	-0,25	-0,26
К. хоз. р.	0,51	0,79	0,80	0,58	0,53	0,82	0,62	0,62	0,91	0,66	0,81	0,71
К. хоз. к.	0,32	0,53	0,57	0,43	0,16	0,72	0,33	0,42	0,76	0,47	0,71	0,73

Примечание. Жирным выделены значения, достоверные на 1,0 %-м и 5,0 %-м уровнях. Сокращения: ПК – продуктивное кущение; ЧР – число растений/м²; ЧКК – число колосков в колосе; ЧЗК – число зерен в колосе; ЧЗКК – число зерен в колоске; М1000 – масса 1000 зерен; ДС – длина соломины; К. хоз. р. – доля зерна в надземной биомассе растения; К. хоз. к. – доля зерна в биомассе колоса.

уровне во всех средовых ситуациях наблюдались для признака «К. хоз. р». Признак, характеризующий микрораспределение ассимилятов между колосом и зерном – «К. хоз. к.», проявляет положительную взаимосвязь с урожаем зерна в 6 случаях, причем это те ситуации, в которых наблюдается значимая связь урожая зерна с признаком «ЧЗКК». Длина соломины в большинстве экспериментов отрицательно коррелировала с урожаем зерна, в 3 случаях эта зависимость была достоверной. Это является доказательством положительного влияния снижения высоты растений и изменения морфофизиологических корреляций на урожайность зерна твердой пшеницы.

В дополнение к полученным данным и для более корректной оценки причин и следствий в системе взаимосвязанных признаков был проведен анализ путевых коэффициентов Райта, характеризующих пути формирования корреляций с урожайностью. Полученные данные в целом подтвердили результаты корреляционного анализа групп признаков (табл. 6). Группа ценотических признаков не оказывала значимого влияния на формирование генотипической дисперсии

урожайности, за исключением одного эпизода (2007 г., зябрь), где признак ПК в основном за счет косвенных эффектов имел существенное влияние в этом процессе. Группа «элементы продуктивности колоса» наиболее часто (19 из 29 случаев) оказывала существенное влияние в причинно-следственных связях исследуемого набора признаков с урожаем зерна. Здесь особенно выделяются признаки «озерненность колоса и колоска», что, очевидно, связано с высокой жаростойкостью процессов гаметогенеза и устойчивостью к листовым пятнистостям сортов 7-го этапа селекции.

Признаки третьей группы только в 9 случаях из 29 вносили наиболее существенные эффекты в причинно-следственные связи всего комплекса признаков с урожайностью. Стабильные и высокозначимые корреляции с урожайностью наиболее важного из этой группы показателя – «доли зерна в надземной биомассе растения (К. хоз. р)», обеспечивались в половине эпизодов косвенными эффектами других признаков – в основном из 2-й группы, в двух случаях они были обеспечены сильными косвенными эффектами признака «ДС».

Таблица 6

Группы признаков, имеющих наиболее сильные прямые и косвенные эффекты на взаимосвязь всего комплекса признаков с урожайностью

Год эксперимента	Предшествующий	Группы признаков								
		Признаки ценоза		Элементы продуктивности колоса				Морфофизиологические признаки		
		ЧР	ПК	ЧКК	ЧЗК	ЧЗКК	М1000	К. хоз. раст.	К. хоз. кол.	ДС
2004	пар зябрь				+		+	+		+
2005	пар зябрь			+			+	+		
2006	пар зябрь					+	+			
2007	пар зябрь		+	+	+			+		
2008	пар зябрь				+	+	+			+
2009	пар				+	+			+	
2010	пар				+			+		

Примечание. + Отмечены признаки, вносящие наиболее существенные вклады в причинно-следственные связи с урожайностью. Сокращения см. в табл. 5.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вековая селекция твердой пшеницы в Среднем Поволжье прошла 7 этапов со скоростью один этап за 14 лет. Это укладывается в среднестатистические темпы создания сорта с момента гибридизации. Первые два этапа представляют сорта аналитической селекции. Наиболее существенное значение имели сорта третьего этапа – Леукурум 33 (Л33) и его сестринские линии. Сорт Л33 был на 30 % более продуктивен, чем популяции местных сортов. Преимущество этого сорта обеспечивалось за счет высокой выживаемости и сохранности растений в агроценозе. Эта тенденция получила продолжение в сортах четвертого этапа селекции – Х46 и Б105. Затем начиная с 5-го этапа (сорт Б139) идет совершенствование элементов продуктивности колоса; с 6-го этапа (сорт Б182) происходят изменения в морфофизиологической структуре растений. Увеличение в процессе селекции функции роста колоса, доли зерна в надземной биомассе растения, числа зерен в колосе и крупности зерна привело к существенным изменениям в активности ассимиляционных процессов, поглощении элементов минерального питания и общей адаптивности. Общий тренд в повышении урожайности от местных сортов популяций и до современных сортов 7-го этапа составляет 80–100 % в зависимости от интенсивности агрофона. Несмотря на увеличение стрессовых нагрузок условий среды, на 7-м этапе селекции продолжилось совершенствование признаков продуктивности колоса и морфоструктуры. Обнаруживается существенное положительное влияние уменьшения длины стебля и увеличения К. хоз. р. При этом современные сорта в отдельных эпизодах способны включать механизмы ценотического регулирования в эффективности потребления ресурсов среды.

Таким образом, все процедуры отбора на 5–7-м этапах селекции, которые селекционеры выполняли с учетом засухоустойчивости, жаростойкости, устойчивости к болезням, морфофизиологических особенностей, по совокупности эффектов в значительной степени сфокусированы в параметрах продуктивности колоса. Отбор по колосу, поскольку он осуществляется на фоне влияния всего множества

лимитирующих факторов среды, действующих на протяжении всего цикла создания сорта, приводит к повышению стабильности продукционного процесса и не приводит к чрезмерному укрупнению колоса, поскольку его эффекты ограничиваются адаптивной реакцией. Он опосредованно влияет на способность создаваемых сортов регулировать параметры агроценоза (продуктивное кущение, число растений/м²), что позволяет им максимально эффективно использовать благоприятные ресурсы среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Аргамонов В.Д. Исходный материал и результаты селекции яровой пшеницы в условиях орошения. Наука и эффективность сельскохозяйственного производства: Сб. науч. тр. Куйбышевской с.-х. опыт. ст. Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во, 1975. С. 136–137.
- Благонадеждина О.А. Результаты работы по селекции яровой твердой пшеницы в условиях сухого земледелия // Сб. НИР Куйбышевской (Безенчукской) с.-х. оп. ст. Куйбышев, 1968. С. 24–30.
- Бороевич С. Принципы и методы селекции растений. М.: Колос, 1984. 344 с.
- Варфоломеева А.М. Селекция яровой пшеницы при орошении // Сб. НИР. Куйбышевская (Безенчукская) обл. с.-х. опыт. ст. Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1968. С. 13–23.
- Васильчук Н.С. Результаты селекции яровой твердой пшеницы на адаптивность // Селекция и семеноводство. 2005. № 4. С. 2–6.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.
- Драгавцев В.А. Новый метод генетического анализа полигенных количественных признаков растений // Идентифицированный генофонд растений и селекция: Сб. науч. тр. к 110-летию ВИР им. Н.И. Вавилова. 2005. С. 20–35.
- Драгавцев В.А., Аверьянова А.Ф. Переопределение генетических формул количественных признаков пшеницы в разных условиях среды // Генетика. 1983. Т. 19. № 11. С. 1811–1817.
- Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 230 с.
- Иванов Л.Н. Фотосинтез и урожай // Сб. работ по физиологии растений памяти К.А. Тимирязева. М.; Л., 1941. С. 12–25.
- Ильин В.А. Селекция проса / В.А. Ильин // Науч. тр. НИИСХ Юго-Востока. 1970. Вып. 27. С. 144–179.
- Ишаков И.И., Тулайков С.М., Федоров П.Р., Щукин Д.М. Краткая сводка результатов полевых опытов опытных учреждений областей Среднего Поволжья. 1924. № 104. С. 48–57.
- Коновалов Ю.Б. Аттрагирующая способность развивающихся плодов и семян и перспективы использования ее в качестве селекционного признака // Физиологи-

- генетические основы повышения продуктивности зерновых культур. М.: Колос, 1975. С. 34–43.
- Коновалов Ю.Б., Тарарина В.В. Потенциальные и реальные показатели продуктивности колоса у яровой пшеницы различных лет селекции // Изв. ТСХА, 1989. Вып. 2. С. 42–49.
- Кумаков В.А., Игошин А.П., Синяк В.М. и др. Методические указания по определению некоторых физиологических показателей растений пшеницы при сортоизучении. М.: Колос, 1982. 28 с.
- Майо О. Теоретические основы селекции растений. М.: Колос, 1984. 295 с.
- Мальчиков П.Н. Эволюция продуктивности и адаптивности твердой пшеницы в процессе селекции в условиях Среднего Поволжья / П.Н. Мальчиков, А.А. Вьюшков // Научные проблемы создания новых сортов с.-х. культур, адаптированных к современным условиям производства и переработки. СПб., 1998. С. 89–91.
- Мальчиков П.Н. Селекция яровой твердой пшеницы в Среднем Поволжье: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Безенчук, 2009. 57 с.
- Мартынов С.П. Применение путевого и дискриминантного анализов для оценки селекционной значимости компонентов урожая // Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1978. С. 52–56.
- Мокронос А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 53 с.
- Ничипорович А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 54 с.
- Ничипорович А.А. Теория фотосинтетической продуктивности растений // Физиология растений. Т. 3. Теоретические основы повышения продуктивности растений. М.: Наука, 1977. С. 11–54.
- Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 7–33.
- Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений как основа их продуктивности в биосфере и земледелии // Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988. С. 5–28.
- Осипов Ю.Ф. Физиолого-биохимические и агрофитоценологические особенности формирования продуктивности, зимо-засухоустойчивости и качества зерна озимой пшеницы в условиях Северного Кавказа: Автореф. дис. д-ра биол. наук. М., 2000. 61 с.
- Отчет Безенчукской СХОС, 1935.
- Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 342 с.
- Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 200 с.
- Харман Г. Современный факторный анализ. М.: Статистика, 1972. 489 с.
- Evans L.T. Physiological aspect of varietal improvement // Gene Manipulation in Plant Improvement. N.Y.; L., 1984. P. 121–146.
- Grafius J.E. Does overdominance exist for yield in corn? // Agronomy J. 1960. V. 52. No. 6. P. 361.
- Moll R.H., Kojima K., Robinson H.F. Components of yield and overdominance in corn // Crop Sci. 1962. V. 2. No. 1. P. 78–79.
- Rawson H.M., Evans L.T. The contribution of stem reserves to grain development in a range of cultivars of different height // Austral. J. Agric. Res. 1971. V. 73. No. 6. P. 851–863.
- Williams W. Heterosis and the genetics of complex characters // Nature. 1959. V. 184. No. 4685. P. 527–530.

RELATIVE DEVELOPMENT OF PRODUCTIVITY TRAITS DURING THE BREEDING OF DURUM WHEAT

P.N. Mal'chikov, M.G. Myasnikova

Tulaikov Samara Research Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia,
e-mail: samniish@samtel.ru

Summary

We present data illustrating the improvement of durum wheat yield depending on the stage of breeding within 100 years. The relative importance of characteristic features of the production process, ear productivity, coenotical properties, and morphophysiological traits in the process of the genetic improvement of adaptability and yield of durum wheat are considered. Significant roles of spike productivity, culm length, grain proportion in the above-ground biomass, and harvest index at final breeding steps are demonstrated.

Key words: durum wheat, production process, photosynthesis, varieties, the principal component, travel rates, morphophysiological traits, evolution.