

биотическим факторам среды // «Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений» - Петрозаводск, 2008. - Ч.6. - С 7-10.

28. Кондыков И.В. и др. Качество зерна гороха полевого (пелюшки) в аспекте потребительской диверсификации культуры // Аграрный вестник Юго-Востока, 2010. - №2 (5). - С.16-19

29. Соболева Г.В. Использование культуры тканей *in vitro* в селекции гороха / Автореф. дис канд. с.-х. наук. – Орел: ОрелГАУ, 2005. - 21 с.

30. Кондыков И.В., Соболева Г.В. Горох полевой (пелюшка) как специфичная кормовая культура в структуре вида *Pisum sativum* L. // «Корми і кормовиробництво» Міжвідомчий тематичний науковий збірник. - Вінниця, 2010. - Вип. 66. - С. 61-67.

31. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы) теория и практика. М.: ООО «Изд-во Агрорус», 2009 - Т. 2. - 1104 с.

УДК 635.656:581.1:631.527

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ГОРОХА PHYSIOLOGICAL BASES OF SELECTION OF PEAS

А.В. Амелин

A.V. Amelin

ФГБОУ ВПО "Орловский государственный аграрный университет"

E-mail: agroecol@orel.ru

Orel State Agrarian University

В статье представлены результаты многолетних исследований по физиологическому обоснованию приоритетных направлений селекции гороха. Показана роль в продукционном процессе сорта показателей роста и развития растений, фотосинтетической деятельности и компенсаторных механизмов, элементов структуры урожая.

Ключевые слова: физиологические факторы, фотосинтез, селекция, горох, сорт, продуктивность.

В создании более совершенных сортов, способных поднять эффективность сельского хозяйства, особое место отводится физиологии и биохимии растений. Это связано с тем, что генотип реализуется на физиологическом уровне, а возможности селекции, опирающейся на эмпирический опыт и интуицию, исчерпываются - наряду с огромными достижениями (вклад сорта в формирование урожая во многих странах мира стал составлять 30...60% - Созинов А.А., 1988), в ее развитии в последнее время наметились и выраженные отрицательные тенденции, характеризующиеся в частности падением

The paper presents results of long-term researches on physiological substantiation of priority directions of selection of peas. The role of indexes of growth and development of plants, of photosynthetic activity and compensatory mechanisms, of yield elements in production process of a variety was shown.

Key words: physiological factors, photosynthesis, selection, peas, variety, productivity.

устойчивости растений к стрессовым воздействиям среды и ухудшением качества получаемой продукции (Молчан И.М., Ильина Л.Г., Кубарев П.И., 1996). Поэтому, чтобы обеспечить ее дальнейший прогресс в настоящее время кроме традиционных показателей (элементы структуры урожая) необходимо учитывать и множество физиологических свойств и признаков растений (Физиологические основы селекции растений /Под ред. Удовенко В.Г. и Шевелухи В.С., 1995).

В России исследования по морфо-физиологическому обоснованию приоритетных направлений селекции по зернобобовым куль-

турам мало заметны, а в отдельных случаях представлены лишь эпизодично (нут, чина, чечевица, фасоль). По гороху же работы направлены преимущественно на разработку селекционно-генетических программ, в которых физиологическое состояние растений почти не учитывается. В большинстве случаев параметры перспективных сортов здесь не подкреплены результатами специальных исследований по таким важным физиологическим факторам формирования урожая как росту и развитию, устойчивости к полеганию, биотическим и абиотическим воздействиям, а также по фотосинтетической и корневой деятельности. Это сдерживает рост эффективности селекции культуры и повышение рентабельности ее производства в целом. Так, средняя урожайность культуры по основным зерно-производящим регионам находится сейчас на уровне 1,2 -1,6 т/га, что составляет всего 17...20% от максимально возможного. В годы с экстремальной погодой (засуха, избыточное увлажнение) ситуация становится даже критической – снижение урожайности превышает 70%, а дефицит белка 6 млн.т (Терехов А.И., 1982, 1992). Это позволяет лишь обеспечить семенной фонд и то не лучшего качества. Одна из причин сложившегося положения – отсутствие сортов, которые могли бы наиболее полно реализовать биологический потенциал культуры в каждой природно-климатической зоне, формируя высокий и качественный урожай при наименьших энергозатратах производства, сохраняя при этом экологически чистой окружающую среду.

В связи с этим перед специалистами стоит задача: в складывающейся экологической и экономической обстановке разработать для селекции надежную научную базу, новые нетрадиционные подходы и методы отбора перспективных форм, позволяющих существенно снизить себестоимость производства культуры, обеспечить необходимую эффективность отрасли и предотвратить экспансию отечественного рынка зарубежными сортами (Жученко А.А., 2001; Шевелуха В.С., 2001).

В связи с этим, целью настоящей работы являлось установить потенциальные возможности

продукционного процесса и наиболее значимые структурно-функциональные его звенья у разных генотипов гороха и разработать на этой базе физиологические основы, способы и приемы повышения эффективности селекции культуры.

Для достижения поставленной цели нами за годы исследований было оценено свыше 250 коллекционных и селекционных образцов и детально изучено 100 сортообразцов гороха по 40 основным морфологическим, ростовым, фотосинтетическим, продуктивным и репродуктивным признакам растения, включая корневую систему.

Обобщение полученного экспериментального материала и имеющихся по этой проблеме литературных сведений позволило заключить, что физиологической основой селекции сельскохозяйственных культур служит адаптивная система регуляторных механизмов, имеющих компенсаторный характер, позволяющих за счет разной морфофизиологической организации продукционного процесса растений достигать одного и того же результата – повышения продуктивности в различных природно-климатических условиях выращивания.

К примеру, у растений гороха в результате длительного искусственного отбора на высокую семенную продуктивность фотоассимиляционная поверхность листьев, содержание хлорофилла и продолжительность их функционирования уменьшились на 30...40%, но при этом на такую же величину соответственно повысились УПП, ЧПФ и ФВАХ (рис.1). Выявлена четко выраженная причинно-следственная связь, чем меньше листовая поверхность, тем плотнее и толще листовые пластинки и прилистники ($r=+0,98$), за счет развития клеток губчатой паренхимы ($r=+0,94$), тем активнее они фотосинтезируют ($r=+0,70$) и эффективнее обеспечивают семена фотоассимилятами по известному физиологическому принципу дублирования – метаболиты из одного листа одновременно поступают в бобы разных продуктивных узлов, каждый из которых обслуживается не одним, а многими листьями (Бартков Б.И., Зверева Е.Г., 1974), но определяющую роль играют ближе расположенные (Pate Y.S., Flinn A.M., 1977).

Биологический смысл этих взаимосвязей заключается в том, что повышение удельной поверхностной плотности и толщины листьев при уменьшении их ассимиляционной поверхности обеспечивает, более эффективное улавливание квантов света и их использование в фотосинтетической деятельности растений (ФВАХ, ЧПФ),

продолжительность активного периода которой у сортообразцов гороха во многом определяется развитием губчатой паренхимы, служащей местом временного депонирования запасных веществ (крахмал), когда спрос на них со стороны основных потребителей (семян) не большой.

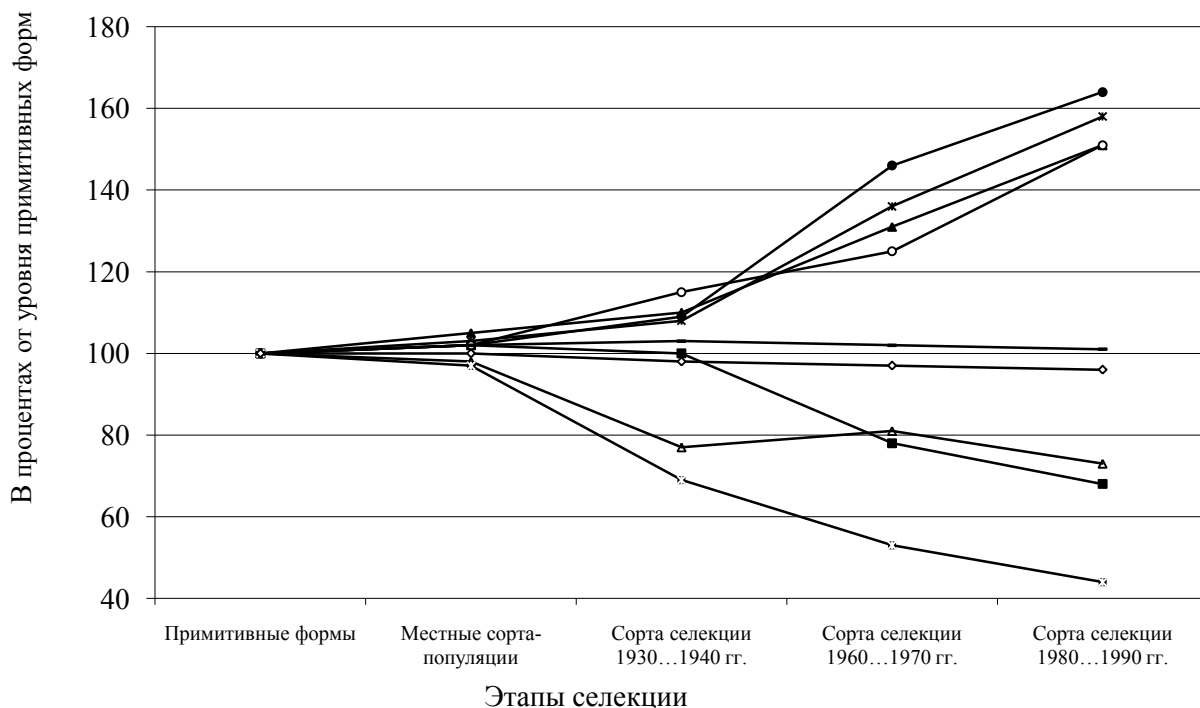


Рисунок 1. Изменения фотосинтетических признаков растений гороха в результате селекции на семенную продуктивность, по данным в фазу плоского боба.

- — Облиственность
- — Толщина губчатой паренхимы
- — ФВАХ листочков
- ⊖ — Фотосинтетический потенциал
- ◇ — ФВАХ нелистовых частей растения
- ▲ — УПП листочков
- ✱ — ЧПФ
- △ — Содержание Хл в листочках
- — ФВПР

При редукции же у растений листочков и прилистников (генотипы *afafStSt* и *afafstst*) происходит усиление фотосинтетической функции и их усиков, черешков, стебля, створок бобов (рис. 2), которые способны осуществлять первичные процессы фотосинтеза с такой же

активностью, как и основные органы, что отмечается также у других сельскохозяйственных культур (Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е., 1980, Чайка М.Т., Ламан Н.А., Гриб С.И., 1988), и дикорастущих видов растений (Юсуфов А.Г., 1996).

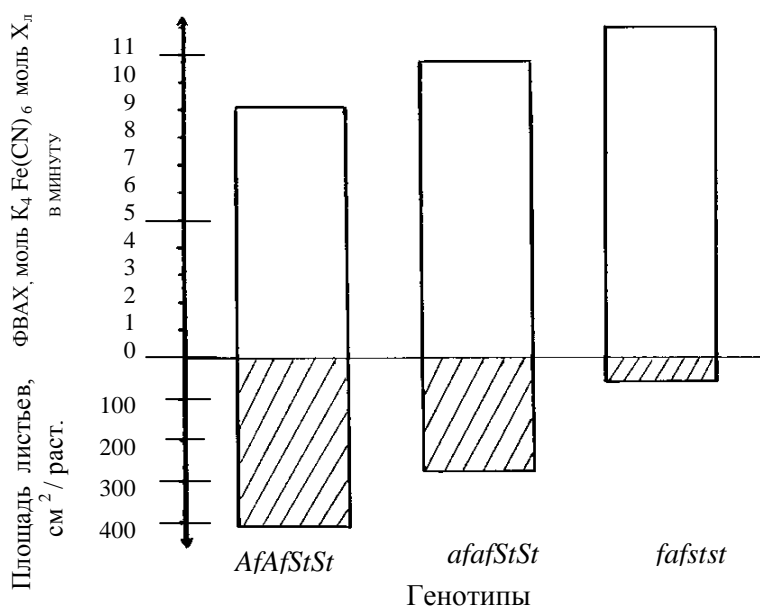


Рисунок 2. Величина ФВАХ при редукции у растений гороха листочков и прилистников.

Аналогичные тенденции проявляются и на уровне структурно-функциональной организации стебля, элементов продуктивности, роста и развития - уменьшение высоты растений в результате селекции физиологически компенсируется в продукционном процессе повышением их устойчивости к полеганию, а также улучшением транспортной и запасующей тканей (рис. 3).

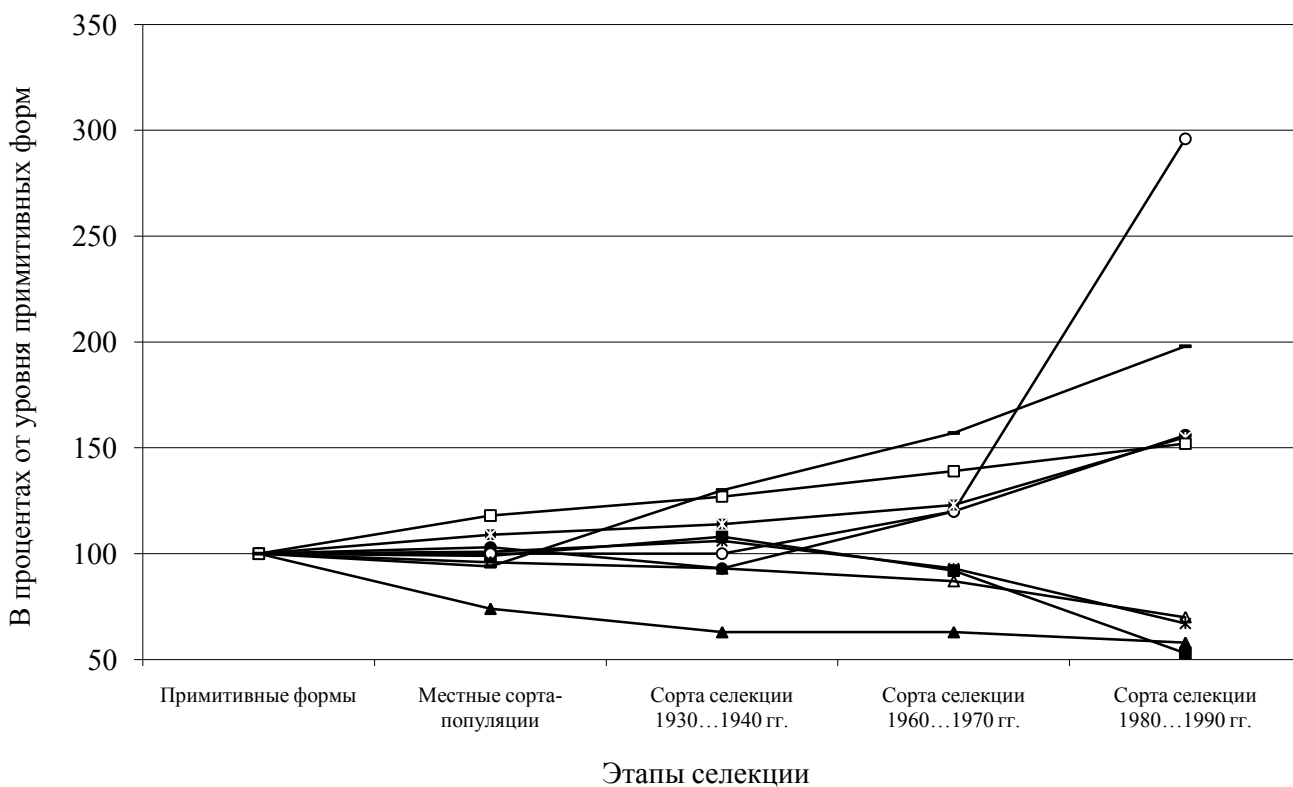


Рисунок 3. Изменение морфологических признаков растений гороха в результате селекции на семенную продуктивность.

- Высота растения
- ЛПС
- Устойчивость к полеганию
- * Толщина междуузлий
- ▲ Число стеблей у растения
- △ Число междуузлий
- Кол-во проводящих пучков
- Толщина коровой паренхимы

Ограничение вегетативного роста (продолжительности периода всходы-бутонизация) и ремонтантности плодообразования (продолжительности фазы цветения) - большим накоплением сухой массы генеративными органами (за счет увеличения продолжительности периода налива семян) и повышением синхронности в их развитии, а сокращение числа бобов и семян - их укрупнением (рис. 4).

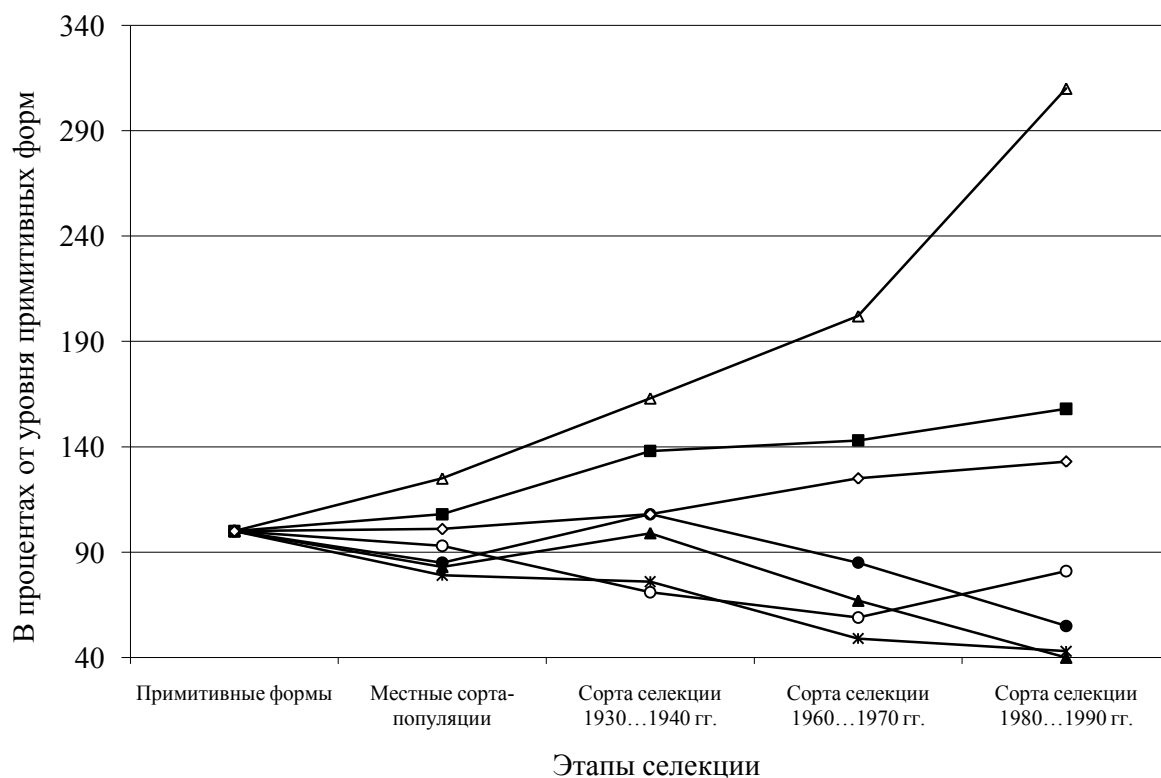


Рисунок 4. Изменение элементов структуры урожая растений гороха в результате селекции на семенную продуктивность.

- Фактическая масса семян в посеве
- Число бобов
- Число семян в бобе
- ◇ Число бобов на продуктивном узле
- ▲ Число продуктивных узлов
- * Число семян
- △ Масса 1000 семян

Благодаря выработанной в ходе эволюции такой морфофизиологической системе генотипов, потенциальные возможности фотосинтетического и продуктивного процессов растений в результате селекции не претерпевают больших изменений и в целом балансируют на определенном для биологического вида уровне. Экспериментально установлено, что у гороха, как и у пшеницы (Берлянд-Кожевников В.М., Дорофеев В.Ф., 1977), растения примитивных форм, местных сортопопуляций, стародавних и современных сортообразцов, существенно различающиеся по размеру и активности ФП, типу развития, продолжительности межфазных периодов, длине стебля, форме листа и структуре урожая, способны

формировать одинаковые по величине фотовосстановительный потенциал, биомассу и семенную продуктивность при оптимальной обеспеченности элементами питания, надежной защите от вредителей и болезней, в отсутствие полегания и ценогического взаимодействия. Причем, величина максимально возможной массы семян у генотипов гороха достаточно высока (свыше 20 г на растение) и превышает фактический ее уровень в агрофитоценозе в 3...10 раз, что указывает на наличие у культуры огромных скрытых резервов. Биологическая сущность этого явления, очевидно, обусловлена эволюционной стратегией растительного мира - за счет высокого репродуктивного потенциала и большого

морфофизиологического разнообразия генотипов обеспечивать широкое распространение, гарантированное выживание и успешное развитие вида в постоянно меняющихся условиях произрастания.

Для достижения этой цели эволюцией выработаны многовариантные физиологические способы, проявляющиеся фактически на всех иерархических ступенях организации биологической системы растений – от ценотического до организменного, внутриклеточного и биохимического (Норин Б.Н., 1987; Игамбердиев А.У., 1988; Юсуфов А.Г., 1996). К примеру, у части ксерофитов интенсивная потеря воды при транспирации компенсируется ее активным поглощением из глубоких слоев почвы с помощью развитой корневой системы (Максимов Н.А., 1952, 1966), в то же время известно, что недостаток воды в окружающей среде может восполняться и за счет образования ее в процессе дыхания (Юсуфов А.Г., 1996). Другим примером может служить тот факт, что корневищные растения в условиях затопления обходятся без O_2 , благодаря включению процессов брожения (Monk L.S. et al., 1984), а при недостатке CO_2 в воздухе используется для фотосинтеза углекислота, выделяемая при дыхании (Семихатова О.А., 1988).

У бобовых видов из всего многообразия адаптивных регуляторных механизмов, имеющих компенсаторный характер, важно отметить, в первую очередь, способность ассимилировать азот, находящийся в окружающей среде в разных химических формах, наличие нитратредуктазной активности во многих органах растений (корни, стебель, листья, бобы, семена) и использование для транспорта азота различных биохимических соединений - аспарагина, глутамина, уреидов и т.д. (Жоливе Э., Моссе Ж., 1986; Измайлов С.Ф., 1986; Брей С.М., 1986; Кретович В.Л., 1987, 1994).

На генетическом же уровне адаптация растений к среде достигается за счет наследственной нестабильности, выраженной в виде множественности копий и повторов, которые составляют около 75% всех последовательностей. За счет этого у растений функционирование одних генов усиливается, а других подавляется в зависимости от условий произрастания, что в

конечном итоге создает нужный для клетки генопродукт (Антонов А.С., 1986).

Для искусственного отбора это означает, что практически любой морфогенотип культуры потенциально может рассматриваться в виде перспективного материала. Однако эффективность выбранного направления в каждом случае будет различна, так как компенсаторные механизмы имеют определенные рамки действия, поэтому не всегда могут обеспечить необходимый уровень прочности биологической системы. У безлисточковых сортов гороха типа *afafstst* в сравнении с обычными сортами (*AfAfStSt*) повышение фотоактивности усиков, черешков, стебля и створок бобов в среднем на 39% не только не компенсирует фотосинтетический потенциал редуцированных листочков и прилистников, но и резко снижает возможности продукционного процесса, особенно в неблагоприятных условиях среды по причине ограниченных внутренних резервов растений и существенной зависимости текущего фотосинтеза от экзогенных факторов.

Известно, что и возможности азотфиксации у растений существенно ниже, чем ассимиляции минерального азота (Львов Н.П., 1989; Проворов Н.А., 1996).

Поэтому в производстве, так же как и в естественной природе, наибольшее распространение получают те генотипы, морфофизиологические параметры которых в большей степени адаптированы к условиям произрастания. В первом случае оба фактора (генотип - среда) в значительной степени формируются целенаправленной деятельностью человека, поэтому только при обоюдном их совершенстве в ходе исторического развития и достигаются наибольшие результаты прогресса производства. Морфофизиологические изменения растений независимо от их целевого использования и биотипа направлены в данном случае на улучшение у вновь создаваемых сортов, прежде всего, агроценологических свойств: гетероморфность в развитии их популяций уменьшается, а устойчивость к полеганию, толерантность к загущению, отзывчивость на внесение минеральных удобрений, хозяйственная эффективность фотосинтетической деятельности повышаются при

оптимизации отдельных периодов роста и развития фотоассимилирующих и запасающих органов. При этом система земледелия, стремясь максимально обеспечить растения элементами питания и защиту от воздействия экстремальных факторов среды, служит основным селективным фоном отбора наиболее перспективных из них, используя в качестве критерия преимущественно величину продуктивности. В результате у сельскохозяйственных культур, в отличие от дикорастущих представителей, наибольшее распространение получают генотипы, способные с относительно высокой эффективностью реализовывать биологический потенциал вида в основном в благоприятных условиях произрастания (погодных и агротехнических), снижая урожайность при их ухудшении. Современные зерновые сорта гороха в сильную засуху и при избыточном увлажнении, при поражении корневыми гнилями, повреждении брuxусом, гороховой плодoжоркой и тлей формируют массу семян на 55...72% меньше, по сравнению с благоприятными условиями. В процессе селекции адаптивные свойства растений к стрессовым факторам среды даже имеют определенную тенденцию к ухудшению, что в ближайшем будущем может стать главной причиной сдерживания дальнейшего прогресса производства данной культуры. Это означает, что и для гороха назрела необходимость перехода к адаптивному характеру отбора новых форм, используя для этого специальные селективные фоны, с одной стороны и нетрадиционные методы и способы – с другой (Жученко А.А., 1981, 1990, 1999).

В последнем случае весьма важным является использование в селекции показателей фотосинтетической деятельности растений, за счет которой создается до 95% сухого вещества. В тоже время нами показано, что фотовосстановительный потенциал растений гороха в результате селекции существенно не меняется, а потому добиться одновременно увеличения урожайности, потребительских качеств семян, устойчивости к экстремальным абиотическим и биотическим факторам среды, для селекции представляется пока проблематичным. Для решения этой задачи

необходим поиск генотипов с повышенным энергетическим потенциалом и вовлечение их в селекционный процесс по созданию сортов нового поколения, отличающихся высоким КПД использования ФАР (до 3% и выше) в продукционном процессе.

Исходя из вышеизложенного, нами в 2010 году совместно с селекционерами ВНИИЗБК в рамках программы ЦКП ОрелГАУ «Генетические ресурсы растений и их использование» были начаты исследования по разработке прогрессивных методов селекции зернобобовых культур на основе показателей фотосинтетической деятельности растений.

Результаты проведенных исследований показали, что в фазу плоского боба интервал генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза листьев растений находится у гороха в диапазоне от 1,17 до 16,57 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$. Сортoвые различия по данному показателю в целом сохраняются, не зависимо от года исследований. С началом роста и развития интенсивность газообмена листьев активно растет, достигая максимума в фазе плоского боба, а затем начинает медленно снижаться, опускаясь до минимальной отметки в период созревания семян. Аналогичным образом меняется и интенсивность транспирации листьев, которая имела высокую положительную корреляцию с интенсивностью их фотосинтеза ($r=0,688-0,697$), и с величиной квантового выхода флуоресценции хлорофилла ($r=0,443$).

При этом фотосинтетическая активность верхних и средних листьев в 2-4 раза выше, чем нижних. То есть, в период формирования урожая, основная плодовая нагрузка у растений ложится на листья, расположенные в генеративной сфере, что согласуется с результатами исследований других исследователей (Бартков Б.И., Зверева Е.Г., 1974).

В целом сделано заключение, что активность световых и темновых реакций фотосинтеза листьев гороха существенным образом зависит от сортoвых их особенностей, места расположения на растении, времени суток, фазы роста и развития, что необходимо учитывать в селекции при отборе исходного материала.