ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ Н. В. ПАРАХИНА»

На правах рукописи

ИКУСОВ РОМАН АЛЕКСАНДРОВИЧ

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПЕРСПЕКТИВНОГО СОРТА ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОГО РЕГИОНА РОССИИ

06.01.05 – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:
доктор сельскохозяйственных
наук, профессор
Амелин А.В.

Орел – 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……4
ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ……...9
1 ЗНАЧЕНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО-ПОЛЕЗНЫХ ПРИЗНАКОВ И СВОЙСТВ РАСТЕНИЙ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ПАРАМЕТРОВ ПЕРСПЕКТИВНОГО СОРТА……..9
1.1 Современное состояние селекции и ее особенности у яровой пшеницы……9
1.2 Модели и принципы их разработки применительно к селекции яровой пшеницы……14
1.3 Биология культуры и природно-климатические условия зоны возделывания……18
1.4 Значение морфологических и физиологических признаков растений в селекции яровой пшеницы……23
1.4.1 Фотосинтетические параметры растений……...23
1.4.2 Корневая система растений……...33
1.4.3 Рост и развитие……35
1.4.4 Урожайность и составляющие ее элементы……..38
1.4.5 Биохимические показатели качества зерна……43
1.4.6 Устойчивость растений к засухе……45
2 МЕСТО, МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ……49
2.1 Место проведения исследований…….....49
2.2 Объект исследований……...49
2.3 Методы учетов и наблюдений……..……51
2.4 Погодные и агротехнические условия проведения опытов……56
3 УРОЖАЙНОСТЬ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕСТВА ЗЕРНА У СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ……..……60
3.1 Урожайность и составляющие ее элементы…….....60
3.2 Биохимические показатели качества зерна ……..67

4 ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ И ТРАНСПИРАЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ У СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ УРОЖАЙНОСТЬЮ……76
4.1 Структурно-функциональные показатели листовой системы растений ……...76
4.2 Транспирационная активность листьев растений ……...96
5 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УРОЖАЙНОСТИ……...102
5.1 Особенности начального линейного роста ……102
5.2 Особенности накопления и распределение сухой массы по органам растений……107
5.2.1 Особенности накопления сухого вещества на ранних этапах развития растений……..……..…….108
5.2.2 Особенности накопления сухого вещества на поздних этапах развития растений……111
5.3 Устойчивость к засухе современных сортов яровой пшеницы……....118
6 МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПЕРСПЕКТИВНОГО СОРТА (ЗАКЛЮЧЕНИЕ).……..……..…..…125
ВЫВОДЫ……...……...……...131
ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ……...……...……133
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ……...……134
ПРИЛОЖЕНИЯ……...……...…….171

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Импортозамещение на агропродовольственном рынке России рассматривается в настоящее время одной из важнейших Государственных задач в обеспечении национальной безопасности. Яровая пшеница – одна из ведущих зерновых культур, играющих в этом важную роль. Но урожайность и качество зерна очень часто не отвечают требуемым стандартам и его приходится использовать в большом объеме на технические и кормовые цели (Мартьянова, 2003). В решении данной проблемы огромная роль отводится сорту, ставшему в последние десятилетия определяющим биологическим фактором в прогрессе сельскохозяйственного производства. Его вклад в формирование урожая пшеницы в развитых странах мира стал составлять 50% и более (Созинов, 1988). Поэтому необходимо, чтобы отечественные сорта были высококонкурентоспособными и не только не уступали зарубежным аналогам, а существенно их превосходили даже при неблагоприятных условиях среды, негативное влияние которых только усиливается в связи с глобальным изменением климата (Обаси, 2002; Новикова, 2018).

Одним из наиболее эффективных способов решения этой задачи является моделирование параметров перспективных сортов, которое позволяет с высокой точностью ориентировать селекцию на ближайшие 10-15 лет (Кумаков, 1985).

Степень разработанности темы исследований. Вопрос о сортовом идеале в нашей стране впервые рассмотрен в 1935 году Н.И. Вавиловым, а несколько позже и И.В. Красовской (1947), которая реализовала его практически. Масштабные же работы по моделированию оптимальных параметров сортов зерновых культур, широко начали проводиться со второй половины XX столетия как в бывших странах Советского союза (Кумаков, 1980, 1985; Бабаенко, и др., 1983; Шевцов, 1984; Осипов, 2000), так и за рубежом (Donald, 1968; Finley, 1968; Martinic, 1973; Borojevic, 1975; Davies, 1977; Foltyn, 1977; Snoad, 1985). Анализ показывает, что большинство из них имеют незаконченный характер. Для многих культур нет полного охвата физиологических признаков растений, тем более в рамках разных зон. Имеющиеся модели, как правило, представляют собой

перечень хозяйственно-ценных признаков и их допустимую изменчивость, без указания способов достижения. В большинстве случаев они не имеют научного обоснования по таким важным параметрам растений, как фотосинтетическая и корневая деятельность, транспирационная и ростовая активность. Исключением можно считать установленные В.А. Кумаковым (1980, 1985) морфофизиологические параметры перспективного сорта яровой пшеницы для условий степной зоны Поволжья. Для европейской части России этот вопрос у культуры является не проработанным. Его решению и посвящена настоящая диссертационная работа.

Цель исследований: определить морфофизиологические параметры перспективного сорта яровой пшеницы как цели селекции в условиях Центрально-Черноземного региона Российской Федерации и дать им научное обоснование.

Задачи исследований:

1. Изучить полиморфизм морфофизиологических признаков растений у современных сортов яровой пшеницы.
2. Определить фотосинтетические и транспирационные параметры листьев растений.
3. Изучить накопление и распределение сухой массы по органам растений.
4. Выявить генотипические особенности начального роста у растений культуры.
5. Определить устойчивость современных сортов яровой пшеницы к экстремальным факторам погоды.
6. Установить биохимические показатели качества зерна у опытных сортов.
7. Выявить характер взаимосвязей между морфологическими и физиологическими признаками растений.
8. Выделить источники ценных морфофизиологических признаков растений для создания перспективных сортов яровой пшеницы.

Научная новизна исследований. Впервые дано научное обоснование морфофизиологическим параметрам перспективного сорта яровой пшеницы для

условий Центрально-Черноземного региона России на основе полученных новых физиологических знаний о продуктивных, фотосинтетических и средообразующих возможностях растений современных сортов культуры, формирующих различную урожайность зерна.

Теоретическая значимость работы. Установлен полиморфизм современных сортов яровой пшеницы по показателям начального роста, фотосинтетической и транспирационной активности листьев, элементам структуры урожая и качества зерна, устойчивости к абиотическим факторам; выявлена генотипическая специфика зависимости активности фотосинтеза от условий вегетации, фазы роста, ярусного расположения листьев и дневного времени функционирования; определены морфофизиологические различия между современными сортами яровой пшеницы, формирующие разную урожайность зерна; выявлена взаимосвязь урожайности с элементами структуры и биохимическими показателями качества зерна, начальным ростом, интенсивностью фотосинтеза и транспирацией листьев; установлено влияние донорно-акцепторных отношений на активность фотосинтеза и формирование урожая зерна.

Практическая значимость исследований. Для повышения эффективности селекции яровой пшеницы в условиях Центрально-Черноземного региона России предложены морфофизиологические параметры перспективного сорта и выделены ценные источники их достижения по интенсивности фотосинтеза (Донэла М, Черноземноуральская 2), устойчивости к засухе (Аль Варис, Хуторянка, Тулайковская Надежда и Воронежская 20), высокой урожайности и качества зерна (Рима, Мелодия Дона, Воронежская 13, Ульяновская 105, Черноземноуральская 2, Бурлак).

Методология и методы диссертационного исследования. Исследования проведены с учетом системного подхода в селекции и основных принципов моделирования морфофизиологических параметров у идеатипа.

Положения, выносимые на защиту:

1. Параметры морфофизиологических и хозяйственно-полезных признаков растений у перспективного сорта яровой пшеницы как цели селекции в условиях Центрально-Черноземного региона России.

2. Полиморфизм морфофизиологических признаков растений у современных сортов яровой пшеницы как основа отбора перспективного исходного материала.

3. Источники ценных хозяйственно-полезных и физиологических признаков для создания сортов яровой пшеницы, отвечающих требованиям перспективного сорта Центрально-Черноземного региона России.

Степень достоверности и апробации результатов исследований. Достоверность результатов и выводов в диссертационной работе подтверждается высоким методическим уровнем проведённых исследований с использованием современных приборов и оборудования, а также результатами статистической обработки полученных данных и широкой их апробацией на международных, всероссийских и региональных конференциях, круглых столах и совещаниях.

Апробация работы. Основные положения и результаты диссертационной работы докладывались и обсуждались на Всероссийском конкурсе на лучшую научную работу Минсельхоза РФ (Тверь, Оренбург 2018 г.; Брянск, Краснодар, 2020 г.); конкурсе ко Дню Российской науки среди студентов, аспирантов и молодых ученых на лучшую научно-исследовательскую работу Орловского ГАУ «Инновации молодых ученых – в АПК» (Орел, 2019 г., 2020 г.); Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Фундаментальные основы управления продукционным процессом для повышения экономической и энергетической эффективности АПК» (Орел, 2018 г.); Региональной научной конференции «Механизмы устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды: от молекул до экосистем» (Орел, 2018 г., 2019 г.); VI Всероссийской научно-практической конференции «Нормативно-правовые и методологические основы селекции, системы семеноводства, производства, контроля качества семян сельскохозяйственных и лесных древесных растений в интересах продовольственной безопасности страны» (Ялта, 2020 г.); Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции «Продовольственная безопасность, как фактор повышения качества жизни (Орел, 2021 г.); Международной научной конференции «Механизмы регуляции

продукционного процесса растений: от молекул до экосистем» в рамках V Ефремовских чтений (Орел, 2021 г.).

Публикации. Основные научные результаты опубликованы в 21 печатной работе, в том числе 8 – в изданиях, рекомендованных ВАК, 1 – в международных изданиях из библиографической и реферативной базы данных SCOPUS.

Личный вклад. Автор лично проводил анализ литературных сведений по теме работы; участвовал в выборе методов исследований, их планировании и проведении; осуществлял текущие учеты и наблюдения, статистическую обработку, анализ и обобщение полученных экспериментальных данных; готовил научные статьи для публикации, доклады выступлений на научных конференциях, круглых столах, кафедральных отчетах и семинарах.

Соответствие диссертации паспорту научной специальности. Исследования выполнены в соответствии с Паспортом специальностей ВАК Министерства науки и высшего образования РФ по специальности 06.01.05 – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 170 страницах основного текста и включает обзор литературы, экспериментальную часть из 5 глав, выводы, предложения по использованию результатов исследования, список литературы и 18 приложений. В работе содержится 19 таблиц и 81 рисунок. Список литературы включает 367 литературных источников, из которых 67 на иностранных языках.

***

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю,
доктору сельскохозяйственных наук Амелину Александру Васильевичу
за ценные консультации в проведении исследований и подготовки диссертации.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1 ЗНАЧЕНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО-ПОЛЕЗНЫХ ПРИЗНАКОВ И СВОЙСТВ РАСТЕНИЙ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ПАРАМЕТРОВ ПЕРСПЕКТИВНОГО СОРТА

Особенностью современного развития сельского хозяйства является глубокая его диверсификация, что позволяет добиваться существенного повышения эффективности как отрасли в целом, так и составляющих ее звеньев, в частности (Смирнов, Суслов, 2013). В этом отношении большой интерес для производства представляет яровая пшеница, зерно которой содержит от 9 до 16% белка с усвояемостью до 95%; от 11 до 58% – клейковины (Жученко, 2004); от 56 до 69% – крахмала (Кондратенко и др., 2016) и от 1,3 до 2,3% – жира (Щукин, 2018). В силу этого она является важной и продовольственной, и технической культурой многих стран мира (Жученко, 2004). Из зерна получают не только хлеб и другие мучные изделия, но и крахмал, спирт, пиво (Макаренко, 2011). То есть, яровая пшеница обеспечивает население продовольствием, промышленность – сырьем, а отрасль животноводства – кормами (Смирнов, Суслов, 2013).

Поэтому весьма актуально проводить регулярную работу, направленную на повышения эффективности ее производства. Значительная роль в этом отводится селекции (Шевелуха, 1995; Жученко, 2001).

1.1 Современное состояние селекции и ее особенности у яровой пшеницы

Характерной особенностью современных сортов основных зерновых культур, включая яровую пшеницу, является их способность наиболее полно реализовать свой генетический потенциал в благоприятных погодных условиях при использовании больших доз удобрений и специальных средств защиты, а при их ограничении или отсутствия резко снижать урожайность и ее качество (Неттевич, 1986; Климашевский, 1991; Амелин и др., 2013). Поэтому считается весьма важным переходить в настоящее время от максимальной урожайности к

устойчивому получению высококачественного урожая, за счет повышения ресурсоэнергосберегающей и природоохранной функции сортов и гибридов, их большей приспособленности к конкретным условиям выращивания (Жученко, 2004).

Известно, что успех этой работы во многом зависит от правильного подбора и создания исходного материала (Вавилов, 1935). Практика селекционной работы показала, что чем лабильней условия внешней среды, тем выше роль исходного материала в практической селекции. Это особенно относится к подбору в качестве исходного материала местных форм, наиболее приспособленных к неблагоприятным факторам среды (Зыкин, 1977).

В качестве исходного материала часто выступают иностранные сорта, которые, по мнению Е.И. Малокостовой (2002), представляют ценность для селекции прежде всего как доноры недостающих в местном материале качественных показателей – устойчивости к болезням, полеганию, засухе.

Селекция сельскохозяйственных растений на увеличение продуктивности пшеницы имеет два ограничения. Первое заключается в том, что генетический материал для дальнейшего улучшения пшеницы практически исчерпан – в последние годы генетическое разнообразие пшеницы резко сократилось (Антошина, 2000). Это вынуждает селекционеров применять различные методы, позволяющие увеличивать генотипическую изменчивость в популяциях. Основным из них является гибридизация (Дорофеев и др., 1987). Данный метод не утратил своего значения и сейчас. Внутривидовая гибридизация в сочетании с последующим отбором лучших гибридных растений по-прежнему остается основным методом селекции пшеницы в условиях ЦЧР (Павлюк, Лаврова, 2002).

В.Т. Городову и др. (2002) удалось получить методом отбора из внутривидовых гибридных комбинаций ценный исходный материал для использования в селекции. В конкурсном сортоиспытании выделены сорта мягкой и твердой пшеницы, не уступающие стандартам по урожайности, но превосходящие их по качеству зерна (Городов и др., 2003).

А.В. Титаренко и Л.П. Титаренко (2002) обращают внимание на тот факт, что однообразие генофонда современных сортов зерновых культур является одной из причин их уязвимости к экстремальным факторам среды, снижения генетической стабильности и продуктивности. Наиболее эффективным способом решения данной проблемы, по мнению авторов, может быть интрогрессия генетического материала родственных видов и родов дикорастущих сородичей.

С помощью межвидовой гибридизации твердой яровой и мягкой озимой пшеницы создано 3 сорта твердой яровой пшеницы: Степь 3, внесенный с 1998 года в Госреестр по 5, 7, 9, 11 регионам РФ; Степь 37, проходящий с 1999 года Государственное сортоиспытания и Степь 5 (Титаренко и др., 2003).

Предложен способ реконструкции генетической изменчивости пшеницы путем скрещивания её с дикорастущими сородичами, так как многие из них обладают высокой степенью устойчивости к различным неблагоприятным условиям, иммунитетом к грибным заболеваниям, высокой продуктивностью и качеством зерна (Городов и др., 2003). Цикл последовательных скрещиваний стародавних и селекционных сортов мягкой пшеницы с тетраплоидными и другими видами этого рода показал, что у гибридов положительно совмещаются основные признаки и свойства исходных компонентов, происходит обмен отдельными генами (Наскидашвили, 1987).

Очевидно, что отдаленная и межвидовая гибридизация останутся важнейшим методом повышения адаптивного потенциала растений и, в первую очередь, экологической устойчивости сортов и гибридов в современной и будущей селекции пшеницы. Об этом также свидетельствует тот факт, что в 1983 г. на VI Международном симпозиуме по генетике культуры был представлен список линий мягкой пшеницы, включающих чужеродные дополнения хромосом 18 видов, тогда как в 1988 году на VII Международном симпозиуме – 24 видов (Жученко, 2001).

Принципы подбора родительских пар для скрещивания. При создании новых сортов пшеницы в каждой конкретной экологической зоне определяются

основные хозяйственно-ценные признаки и свойства растений, которые обеспечивают высокую приспособляемость и максимальную продуктивность (Кривобочек, 2004). Для современного этапа деятельности крупных селекционных центров характерна агроэкологическая и технологическая адресность селекционных программ (Жученко, 2001).

В селекционной практике существует 4 метода подбора исходных родительских форм для скрещивания: множественный анализ, то есть подбор пар на основе генетической дивергенции; выбор с учетом географической удаленности; подбор на основе того, что один из родителей местный или районированный сорт, а второй имеет комплементарные признаки, которые соответствуют слабым признакам первого; и случайный подбор родительских пар. Сравнение этих методов показало, что наибольший эффект получается при использовании первого метода, а второй, третий и четвертый методы менее эффективны (Животков и др., 1989; Голик, 1986; Мухордова, 2000).

Согласно С. Бороевичу (1973), существует три концепции подбора родительских пар для скрещивания: концепция сорта (использование большого числа комбинаций скрещиваний), концепция признака (подбор родительских пар для скрещивания на основе знания признаков родителей, которые хотят объединить в новых сортах), концепция гена (подбор родительских пар для скрещиваний на основе знания генетической структуры признаков, по которым ведется селекция). Ученый заключает, что, где возможно, подбор родительских пар для скрещивания необходимо проводить на основе концепции гена, что представляется наиболее надежным и доступным средством.

При подборе компонентов гибридизации Л.А. Животков и др. (1989) руководствуются следующими принципами: 1) для получения положительных трансгрессий по одному или нескольким признакам в гибридизацию вовлекаются генотипы с различными генетическими системами контроля конкретных признаков; 2) для получения ценного селекционного материала с широкими адаптивными возможностями в качестве одного из родителей должен быть сорт, хорошо приспособленный к почвенно-климатическим

условиям зоны деятельности селекционеров; 3) при подборе пар для скрещиваний необходимо отдавать преимущество тем сортам и формам, которые обладают наименьшим количеством отрицательных свойств и признаков (Животков и др., 1989).

Обобщение этого и другого имеющегося в литературе материала позволило установить некоторые закономерности формообразовательных процессов и разработать методы подбора родительских форм для скрещивания. Эту селекционную работу осуществляют на основе эколого-географического принципа по элементам структуры урожая, по продолжительности отдельных фаз вегетации, на основе различий в устойчивости к болезням, комбинационной способности форм и т.д. (Максимов, 1981; Малокостова, 2002).

Преимущество скрещиваний географически-отдаленных форм перед скрещиванием сортов одного места происхождения отмечают и другие исследователи (Зыкин, 1977; Пономаренко, Городов, 1999). На основании многолетних исследований обширного селекционного материала по яровой и озимой пшенице Э. Д. Неттевич (1974) пришел к выводу, что наибольшее число ценных комбинаций получается при скрещивании генетически различающихся между собой урожайных сортов и линий в местных условиях. При этом академик А.А. Жученко (2008) замечает, что, несмотря на то, что в рабочих коллекциях селекционеров обычно имеется большое число старых и местных сортов, а также диких образцов, в скрещивания обычно вовлекают только лучшие коммерческие сорта, а доля старых и местных образцов не превышает 5-7%.

Таким образом, проведенный анализ научной литературы по состоянию селекции яровой пшеницы в России позволяет заключить, что для обеспечения продовольственной безопасности и импортозамещения весьма важно, чтобы отечественные сорта были высоко конкурентоспособными. Одним из наиболее эффективных способов решения этой задачи является моделирование параметров перспективных сортов, позволяющее с высокой точностью делать научный прогноз селекции на ближайшие 10-15 лет (Кумаков, 1985).

1.2 Модели и принципы их разработки применительно к селекции яровой пшеницы

Вопрос о сортовом идеале в нашей стране был впервые рассмотрен в 1935 году Н.И. Вавиловым, а несколько позже и И.В. Красовской (1947), которая не только считала физиологическое обоснование перспективных типов сортов первоочередной задачей, но и реализовала ее практически, дав первое такое обоснование для сорта яровой пшеницы в условиях Юго-Востока европейской части СССР. Позже эту работу достаточно полно развил В.А. Кумаков (1985), который предложил идеотип сорта рассматривать как сорт будущего, способный давать предельно возможные урожаи при лучшем сочетании всех других, требуемых производством качеств. Модель, наиболее полно отражающая параметры такого сорта, по существу и является идеотипом, то есть в данном случае эти два понятия отождествляются (Foltyn, 1977).

Работы по моделированию оптимальных параметров сортов зерновых культур широко начали проводиться со второй половины прошедшего столетия как в бывших странах Советского союза (Кумаков, 1980, 1985; Бабаенко и др., 1983; Шевцов, 1984; Осипов, 2000), так и за рубежом (Donald, 1968, 1968a; Finley, 1968; Martinic, 1973; Borojevic, 1975; Davies, 1977; Foltyn, 1977; Snoad, 1985).

По мнению В.А. Кумакова (1985), следует различать селекционно-генетический, статистический, математический и физиологический подходы в решении поставленной проблемы. Особенности этих подходов заключаются в следующем: с*елекционно-генетический подход* основан на обобщении опыта производства, селекции и сортоизучения, экстраполяции имеющихся тенденций развития признаков на перспективу и соотнесен с разработкой программ селекционеров (Созинов, 1972; Бороевич, 1973); *математическое моделирование* продукционного процесса применяется как средство, позволяющее устанавливать закономерности, которые изучить в полевых условиях сложно (Галямин, 1974; Бихеле и др., 1980; Образцов, 1984; Кан, 1989 и др.); с*татистический способ* прогноза развития того или иного признака при обосновании модели сорта в

основном связан с анализом корреляционных связей различных признаков между собой и с продуктивностью растений (Методические указания по программированию селекции сортов озимой мягкой пшеницы интенсивного типа – ВИР, 1976); *физиологический подход* в решении модели сорта в большей степени основывается на экспериментальных физиолого-биохимических знаниях отдельных признаков и свойств растений (Шевелуха, Донвар, 1976; Мамонов, 1979; Кумаков, 1980, 1985; Бабенко и др., 1983; Мошков, Иоффе, 1983; Насыров и др., 1987; Казакова, 1997; Маймистов, 2000).

Анализ этих работ показывает, что разработанные с помощью данных методов модели сорта имеют незаконченный характер. Для большинства культур в них нет полного охвата физиологических признаков растений, тем более в рамках разных зон. А.А. Жученко (2009) считает, что в них недостаточно проработаны и теоретические основы создания оптимальной генетической структуры сорта в зависимости от метода селекции, способа размножения, предполагаемых зон возделывания (сорта широкого или узкого ареала), изменчивости факторов среды в регионе и потребностей рынка. В большинстве случаев модели сортов представляют собой перечень хозяйственно-ценных признаков и их допустимую изменчивость. Но способы достижения оптимальных параметров модели сорта не указываются.

В данном случае исключением, видимо, можно считать установленные В.А. Кумаковым (1980, 1985) морфофизиологические параметры перспективного сорта яровой пшеницы для условий степной зоны Поволжья. Он сформулировал 5 основных принципов, чтобы добиться ощутимого результата.

Первый принцип – зональность. Он гласит, что типы растения и его модели не могут быть одинаковыми для всех почвенно-климатических зон и для разных уровней развития производительных сил. Его предлагается понимать как рациональное сочетание экологически значимых признаков, требуемых условиями зоны, с максимально возможной, но реально достижимой, не идущей в ущерб устойчивости потенциальной продуктивностью и отзывчивостью на высокие агрофоны (Гончаров, 1981).

Второй принцип – множественность и единство моделей. Опыт селекции и результаты естественного отбора показывают, что один и тот же результат может быть достигнут разными путями. Важную роль в этом играют явления компенсации, благодаря которым худшее развитие одних признаков, свойств, элементов продуктивности компенсируется лучшим развитием других, и один и тот же уровень продуктивности достигается при разном сочетании признаков (Foltyn, 1977, Амелин, 2001).

Третий принцип – ориентация на типичное (среднестатическое) растение и лучшие районированные сорта. Окончательные рекомендации по модели должны обосновываться результатами опытов, проводимых в условиях, максимально приближенных к производственным. Изучение их в условиях, отдаленных от реальной производственной обстановки, может привести к ошибочным выводам и заключениям.

Четвертый принцип – выход на статические признаки. Большинство методов количественной оценки физиологических признаков трудоемко, нередко технически сложно. В данном случае необходимо найти связь динамических признаков с другими, легче определяемыми, лучше всего с морфологическими признаками (Бороевич, 1973).

Пятый принцип – это использование ретроспективного анализа физиологических признаков в процессе селекции, который дает очень ценный материал для прогнозирования необходимости и возможности дальнейшего изменения отдельных признаков.

Исходя из задач адаптивного растениеводства, академик А.А. Жученко (2004) считает, что зональные модели сортов и гибридов являются обязательным компонентом адаптивной системы селекции растений, ориентированной на сочетание высокой потенциальной урожайности и экологической устойчивости. При этом каждый сортовой агроэкотип должен обеспечить во времени и пространстве наиболее эффективную утилизацию благоприятных естественных и техногенных факторов внешней среды и одновременно обладать способностью

противостоять действию абиотических и биотических стрессоров за счет наиболее ресурсоэнергоэкономных адаптивных реакций.

Также он отмечает, что с эколого-генетической позиций, любой признак продуктивности растения есть не столько продукт действия генов, сколько результат взаимодействия лимитирующих факторов внешней среды с системами генных комплексов. Без количественного описания всей сложной эколого-генетической «конструкции» признака продуктивности невозможно однозначно и строго подобрать именно ту пару родителей, в гибридном потомстве которых появится трансгрессия по продуктивности (Бободжанов и др., 2002).

С. Бороевич (1973) особое внимание уделяет селекции на высокую эффективность фотосинтеза, показателям индекса урожайности, эректоидному положению листьев, продолжительному сохранению листовой поверхности, длительности налива зерна и пр.

По мнению А.А. Жученко (2004а), для каждой культуры в конкретном регионе следует определить преимущества той или иной фотосинтезирующей «архитектуры» растения и соответствующего агроценоза. Необходимость учета агроэкологической адаптированности фотосинтеза особенно велика при изменении традиционной географии размещения культур (например, их «осеверения»), а также при сортосмене. Одновременно большее внимание должно быть уделено динамике донорно-акцепторных отношений в морфофизиологических моделях сортов пшеницы. Это тем более важно, поскольку индекс урожая, или уборочный индекс, у разных сортов пшеницы стал превышать 50%.

Наряду со специфичными агроэкологическими характеристиками региональные модели могут включать и такие показатели, как способность корневой системы поглощать и быстро редуцировать NPK при минимальных их потерях (Климашевский, 1991).

В целом, в основу формирования региональных моделей сортов и гибридов должно быть положено соответствие конститутивных и приспособительных возможностей той или иной культуры (соответствующего набора сортов и

гибридов) агроэкологическим особенностям конкретных макро-, мезо- и даже микрозон. В пределах одного и того же региона должно быть одновременно использовано несколько моделей, важнейшими составляющими которых являются варианты наиболее эффективного прохождения продукционного процесса и защитно-компенсаторных реакций (Жученко, 2004).

При этом в каждой зоне должны быть указаны главные абиотические и биотические факторы, лимитирующие величину и качество урожая с учетом временной и пространственной специфики их проявления, а также особенностей потенциала онтогенетической и филогенетической адаптации каждого культивируемого вида растений. В данном случае большой интерес представляют знания о биологии культуры и природно-климатических условиях зоны ее возделывания.

1.3 Биология культуры и природно-климатические условия зоны возделывания

Распространение и успех возделывания любой культуры в значительной степени определяются ее биологическими особенностями и природно-климатическими условиями зоны возделывания (Сапожникова, 1974; Кулик, 1976; Гулинова, 1978; Пасов, 1978).

Создание всемирно известных сортов озимой пшеницы Безостая I, Краснодарская 39 академиком П.П. Лукьяненко (1973) и сорта Мироновская 808 академиком В.Н. Ремесло (1964) убедительно доказывает, что с помощью совмещения в одном генотипе важнейших хозяйственно-биологических свойств и признаков можно не только получить существенные и стабильные прибавки урожая, несмотря на сложные метеоусловия, но и значительно расширить зону производства культуры.

В тоже время влияние условий произрастания на урожайность может быть значительным и даже обусловливать полную гибель посевов (Koppen et al., 1985; Wurbs, 1986; Hoffman, Ulbrich, 1986). Следовательно, недооценка какого-то из

факторов может привести к неправильным выводам и рекомендациям, а в конечном итоге – к негативным последствиям.

Экспериментальные данные показывают, что в благоприятные по увлажнению годы основными факторами, лимитирующими продуктивность сельскохозяйственных культур, является недостаток света, а в сухие – низкий запас влаги в почве и высокая поражаемость растений вредителями (Пасечнюк, 1986).

Пшеница яровая достаточно требовательная культура к режиму увлажнения. Для прорастания семян мягкой пшеницы требуется 50-60% воды от массы сухого зерна; семенам твердой пшеницы необходимо воды на 5-7% больше, так как они содержат больше белка. Транспирационный коэффициент мягкой пшеницы равен примерно 415, а твердой – 406.

По данным кафедры растениеводства Алтайского СХИ, корневая система твердой пшеницы к концу колошения и началу налива зерна составляет около 80% корней мягкой пшеницы. Корни твердой пшеницы незначительно превосходят по глубине проникновения корни мягкой, но уступают последней по общей длине и массе. Твердая пшеница в начальный период развития уступает мягкой по рабочей поглощающей поверхности корней, но во второй период превосходит ее на 0,18 $м^2$/г. Эти различия в значительной степени обусловливают меньшую чувствительность твердой пшеницы к почвенной засухе, она лучше переносит и воздушную засуху, особенно в период формирования и налива зерна.

Потребление воды по фазам развития яровой пшеницы распределяется в следующем порядке: в период всходов – 5-7% общего потребления воды за весь период вегетации, в фазе кущения – 15-20, выхода растений в трубку и колошения – 50-60, молочного состояния зерна – 20-30 и восковой спелости – 3-5%. Период кущения и выхода растений в трубку – критический для яровой пшеницы. Недостаток влаги в почве в это время увеличивает количество бесплодных колосков, что часто наблюдается в районах Западной и Восточной Сибири. Последующие, даже обильные, осадки не могут исправить положение. В таких условиях пшеница ускоренно переходит от одной фазы развития к другой, и урожай резко снижается. В европейской части РФ при ранних сроках посева

критический период проходит в более благоприятных условиях, а в районах Среднего и Южного Поволжья, наоборот, при более поздних сроках посева создаются лучшие условия для роста и развития. Наиболее благоприятна для растений влажность почвы в пределах 70-75% наименьшей влагоемкости.

Центрально-Черноземный регион России по условиям увлажнения считается умеренно влажным. В силу этого здесь имеются относительно хорошие условия для формирования высокой продуктивности влаголюбивыми растениями яровой пшеницы. В данном регионе получено ряд значимых коэффициентов корреляции урожайности с осадками за май-июнь (Пасечнюк, 1986). Однако наличие в отдельные годы засушливой и дождливой погоды во время вегетации растений уменьшает возможности получения в данной зоне стабильной урожайности (Монов, 1978). Следовательно, при выведении перспективных сортов яровой пшеницы для данного региона является необходимым учитывать отзывчивость культуры на увлажнение.

Множеством работ показана существенная зависимость формирования урожая и от света (Полонский, 1977; Лисовский, Долгушев, 1986 и др.).

Центральные области России расположены с севера на юг в основном между 52° и 70° параллелью северной широты. По данным Р.А. Мамонтовой (1986), продолжительность светового дня в пределах 60-65° северной широты составляет 18-22 часа, а на юге зоны – 15-16 часов, что благоприятствует хорошему развитию светолюбивых растений пшеницы. Суммарная радиация с севера на юг растет от 65,0 до 86 ккал/см^2, а физиологически активная радиация (ФАР) – от 29 до 36,0 ккал/см^2. В годовом ходе максимум значений суммарной и фотосинтетически активной радиации приходится на июнь (Мамонтова, 1986). Отмечается, что валовый выход растениеводческой продукции или урожая групп культур существенно зависит в этой зоне от продолжительности солнечного сияния за июнь-июль – r=+0,35 (Беликов и др., 1961).

Яровая пшеница относится к светолюбивым культурам. Растения заметно реагирует не только на длительность, но и на интенсивность освещения (Еременко, 1960; Ржанова и др., 1963). Вероятно, преимущества в формировании

урожая в Центральном и Центрально-Черноземном регионах России будут иметь те сорта культуры, у которых образование и развитие генеративных органов будет приходиться на июнь и первую половину июля, когда наступают самые длинные световые дни с максимальным приходом ФАР, оптимальной обеспеченностью влагой и теплом.

При изучении влияния факторов среды на продукционный процесс растений была установлена прямолинейная зависимость между урожайностью групп культур с суммами температур воздуха (Пасечнюк и др., 1986). Среднесуточная температура воздуха в Центральном и Центрально-Черноземном регионах России за вегетационный период, начиная с мая, повышается с 12,9°С и достигает максимума в июле 18,9°С, снижаясь затем в августе до 17,5°С. Однако в отдельные годы ее фактическая величина в определенные периоды развития, чаще во время формирования и налива зерновок, может превышать 30°С. (По многолетним данным АГСМ г. Орла).

Семена яровой пшеницы могут прорастать при температуре 1-2°С, а жизнеспособные всходы появляются при 4-5°С. Однако процессы прорастания и появления всходов при этих температурах протекают очень медленно (Вавилов, 1986). При температуре почвы на глубине заделки семян 5°С всходы появляются на 20-й день, при 8°С – на 13-й, при 10°С – на 9-й, при 15°С – на 7-й день. Сумма активных температур за период посев-всходы составляет 100-130°С. Всходы переносят непродолжительные заморозки до 10°С. Наибольшую устойчивость к низким температурам яровая пшеница проявляет в самые ранние фазы. В период прорастания зерна она переносит заморозки до 13°С, в фазе кущения – до 8-9°С, но во время цветения и налива зерна повреждается заморозками в 1-2°С.

Кущение яровой пшеницы лучше проходит при температуре 10-12°С. Пониженная температура почвы в этот период положительно влияет на образование и развитие узловых корней, а тем самым и на высоту урожая пшеницы. В фазе колошения и молочного состояния зерна наиболее благоприятна температура 16-23°С. Высокие температуры переносит плохо, при 38-40°С через 10-17 ч наступает паралич устьиц. Наиболее выносливы к высоким температурам

и весенним заморозкам сорта мягкой пшеницы, чем твердой. В фазу кущения мягкая пшеница легко переносит заморозки до 5-8°С, тогда как твердая пшеница повреждается уже при температурах от +1 до -2°С. (Вавилов, 1986).

Сумма активных температур за период всходы – колошение составляет 800-900°С, а колошение – созревание – 650-700°С.

Отсюда можно сделать вывод, что температурные условия Центрально-Черноземного региона в целом благоприятствуют росту и развитию растений яровой пшеницы. Лимитировать могут лишь проявляющиеся нередко высокие температуры (более 30°С) в период генеративного развития, что следует учитывать при создании новых сортов культуры, адаптивных к условиям региона.

Доказано, что степень реализации потенциальной продуктивности значительным образом зависит и от уровня плодородия почв (Образцов, Ковалев, 1982). В Центральных областях России в основном расположены серые лесные почвы и подзолистые черноземы, залегающие на лессовидных суглинках. Здесь могут встречаться как богатые гумусом, так и бедные почвы. Во многих случаях почвы этой зоны тяжелые, с высокой кислотностью и низким содержанием доступного фосфора и калия (Монов и др., 1978).

Яровая пшеница требовательна к наличию в почве легкодоступных питательных веществ, что объясняется ее сравнительно коротким периодом вегетации и пониженной усвояющей способностью корневой системы. Ход потребления яровой пшеницей питательных веществ аналогичен потреблению растениями воды (Вавилов, 1986).

Наиболее высокие требования к плодородию почвы предъявляет твердая пшеница, которая лучше удается на почвах черноземных и каштановых; для мягкой пшеницы особенно благоприятны все виды черноземов, каштановые, средне- и слабоподзолистые почвы, но высокие урожаи ее можно получить лишь на слабокислых и нейтральных почвах (Вавилов, 1986).

Эти данные указывают на то, что плодородие и кислотность почв могут быть одними из лимитирующих факторов высокой продуктивности сортов яровой пшеницы в Центральных областях России.

Таким образом, природно-климатические ресурсы Центрально-Черноземного региона России в целом позволяют культуре яровой пшеницы относительно полно раскрывать свой биологический потенциал. Причиной низкой продуктивности растений в основном могут быть: дефицит влаги в мае-июне, высокая температура воздуха в конце июня и в июле, а также высокая кислотность почв, что необходимо учитывать в селекции. Для ее эффективного проведения весьма важно определить значимость отдельных морфологических и физиологических признаков в продукционном процессе растений и установить их оптимальное соотношение, ориентирующее на отбор форм, наиболее приспособленных к условиям региона возделывания.

1.4 Значение морфологических и физиологических признаков растений в селекции яровой пшеницы

Общеизвестно, что в ходе многовековой эволюции и селекции у культурных растений, включая пшеницу, существенно изменились морфология растений, фотосинтетическая и корневая системы, соотношение вегетативных и репродуктивных органов, интенсивность ростовых и продукционных процессов, что способствовало заметному расширению ареалу их произрастания и повышению урожайности (Кумаков, 1985). В данном случае весьма актуально знать, какую роль играют изменения тех или иных признаков и свойств при создании новых сортов и формировании ими урожайности.

1.4.1 Фотосинтетические параметры растений

Площадь листьев. В литературе приводятся противоречивые данные о связи листовой поверхности с конечной урожайностью сорта (Ничипорович и др., 1961; Плищенко, 1971; Васякин, 1973; Васаев, 1977). Отмечается, что в процессе селекции у растений пшеницы увеличилась листовая поверхность, особенно верхних листьев (Kranz, 1966; Evans, Dunstone, 1970, 1974). Эти изменения

сопровождались снижением содержания азота как в зерновках, так и в листьях (Evans, Dunstone, 1974; Khan, Tsunoda, 1970). Последнее обстоятельство было одной из причин снижения интенсивности фотосинтеза в расчете на единицу листовой поверхности и фотохимической активности хлоропластов у культурных тетра- и гексаплоидов по сравнению с диплоидными пшеницами (Evans, Dunstone, 1970; Khan, Tsunoda, 1970). В результате количество биомассы, накапливаемой за вегетацию на единицу листовой поверхности у культурных тетра- и гексаплоидов, меньше, чем у примитивных пшениц (Khan, Tsunoda, 1970). При этом наблюдается увеличение оттока ассимилятов в колос при уменьшении оттока в стебель и корни (Evans, Dunstone, 1970), смещение максимума фотосинтетической активности на более поздние фазы развития растений (Sinha, Renu, 1972).

Подчеркивается, что связь ассимиляционной поверхности с хозяйственным урожаем сохраняется лишь до определенных размеров (Устенко, 1963; Довнар, 1970). Вследствие этого ставится задача по выявлению необходимой площади листьев и ее структуры для каждой культуры и сорта в конкретной природно-климатической зоне их возделывания, так как оптимальная структура посевов обеспечивает возможность избежать потери солнечной энергии и является одним из основных путей повышения продуктивности фотосинтеза и, в конечном счете, урожая (Шульгин, 1973; Росс, 1975; Тооминг, 1977; Беденко, 1980). Аналогичного мнения придерживаются ученые и за рубежом (Роджер, 1987).

Под оптимальной площадью листьев принято понимать ту величину, при которой фотосинтетическая деятельность посева обеспечивает максимальный выход действительно возможного урожая (Тооминг, Тамметс, 1984). Увеличение площади листьев выше оптимального предела ухудшает световой и аэродинамический режим посева, приводит к снижению фотосинтетической активности растений и, как следствие, урожая (Ничипорович и др., 1961; Насыров и др., 1987).

В настоящее время для многих сельскохозяйственных культур в основных зонах их производства оптимальный размер листовой поверхности уже определен (Корнилов, 1971; Амелин и др., 1994). По расчетам некоторых исследователей, ее

величина у высокоурожайных сортов должна составлять: у озимой пшеницы – 30-50 тыс. м^2/га, у кукурузы – 50-70 тыс. м^2/га; у гороха – 80-100 тыс. м^2/га в зависимости от зоны выращивания и сорта (Корнилов, 1971; Васякин, 1973). Размер листовой поверхности у перспективного сорта яровой пшеницы в условиях Среднего Поволжья (Саратовская область) должен находится в пределах 40-50 тыс. м^2/га (Кумаков, 1985).

Однако необходимо учитывать, что площадь листьев различных культур признак лабильный и существенно зависит от условий выращивания (Scott, Batchelor, 1979; Beaver, Coopen, 1982; Саранин, Старовойтов, 1982; Медведев, Разумова, 1986). В зависимости от погодных и агротехнических условий ее величина варьирует в диапазоне от 5-7 до 40-50 тыс. м^2/га (Ничипирович и др., 1961) и во многом определяется генотипическими особенностями сорта. В.А Кумаков (1982) считает правильным, если в каждой природно-климатической зоне определять оптимальный размер площади листьев эмпирически, путем сравнивания новых форм со стандартами, что позволит сделать выводы о необходимости изменения данного признака до определенных размеров, ориентирующих селекцию.

При этом большое внимание уделяется и увеличению доли фотосинтетического потенциала в период формирования и налив зерна (Кумаков, 1971, 1974; Шатилов, Шаров, 1978), а также учету удельной поверхностной плотности листьев (УПП), ввиду наличия между этими показателями обратной зависимости (Notton et al., 1979).

Удельная поверхностная плотность листьев – УППЛ. Этот показатель тесно связан с радиационной приспособленностью растений и во многом определяет эффективность использования фотосинтетической активной радиации (ФАР), что служит важным условием формирования высокой и стабильной продуктивности (Тооминг, 1977, 1983). Биологическая сущность этих взаимосвязей обусловлена тем, что величина УППЛ у растений отражает характер структурно-функциональной организации фотосинтетической системы листьев. У большинства видов УПП листьев пропорциональна их толщине, которая

находится в определенном соотношении с силой падающего света: она убывает при его ослаблении и возрастает при усилении (Любименко, 1963; Ходоренко, 1968; Буткус, Буткене, 1984; Власова, Николаева, 1984).

Увеличение УППЛ у растений в известной степени отражает и количество хлоропластов с содержанием хлорофилла на единицу листовой поверхности (Kban, Tsunoda, 1974; Некрасова, 1978; Мокроносов, 1981; Алиев, Акперов, 1985). Растения с более высоким уровнем УПП эффективнее поглощают солнечную энергию и отличаются высокой интенсивностью фотосинтеза на единицу поверхности (Ojima, 1972; Lugg, Sinclair, 1981; Тооминг, Тамметс, 1984; Расулов, Асроров, 1982). В опытах Ю.С. Насырова (1982), коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и УППЛ достигал +0,89. Исходя из этого, показатель УППЛ многие исследователи (Каллис и др., 1974; Delaney, Dobrenz, 1974; Насыров, 1982; Амелин, 1990) рекомендуют в качестве критерия в оценке исходного материала на высокую фотосинтетическую продуктивность.

Отборы по УПП листа были проведены, в частности, у канареечника тростниковидного с широкой базой источников. Были выделены две популяции по 48 растений, отличающиеся высокой и низкой УПП. У первой она оказалась на 11% выше, а у второй — на 10% ниже уровня исходной популяции. Интенсивность фотосинтеза в первой группе также оказалась выше (Кошкин Е.И., 2014).

Следовательно, изучение генетических аспектов формирования этого показателя представляет большой интерес для селекции, так как от него напрямую зависит не только оптимальный размер, но и фотосинтетическая активность листьев (Dornhoff, Shibles, 1970; Lugg, Sinclair, 1981; Тооминг, 1983).

Фотосинтетическая активность листьев. Проблема повышения у пшеницы активности и эффективности фотосинтеза в последние десятилетия не только активно обсуждается (Шмелева и др., 1983; Зеленский, 1995; Миракилов и др., 2009; Simkin et al., 2017), экспериментально исследуется (Reynolds et al.,1994; Reynolds et al., 1999; Sadras, 2011; Моргун, Прядкина, 2014; Дёмина, Кривобочек, 2018), но и прорабатывается селекционными методами (Xin-Guang et al., 2010;

Городов и др., 2020). Это обусловлено тем, что интенсивные сорта культуры формируют высокий и стабильный урожай лишь в благоприятных погодных условиях и высоком уровне культуры земледелия. Многие из них в сильной степени поражаются болезнями и повреждаются вредителями (Неттевич, 1979). В результате сельское хозяйство по-прежнему имеет химико-техногенный вектор развития, несмотря на возрастающий запрос экологически чистого производства (Жученко, 1999; Жученко, 2010).

Согласно исследованиям А.В. Амелина (2001), проведенным на горохе, основная причина заключается в том, что в результате селекции фотоэнергетический потенциал растений не увеличивается, а фактически остается на достигнутом в ходе эволюции уровне. И очевидно его возможностей в настоящее время уже не хватает, чтобы одновременно обеспечить получение высокого, качественного и стабильного урожая, так как для этого требуется значительно больше энергии, чем ее усваивают современные культурные растения. Поэтому и предлагается проводить целенаправленную работу на повышение активности и эффективности фотосинтеза (Амелин, Чекалин, 2015).

Схожего мнения придерживаются и другие исследователи, не только отечественные (Зеленский, 1995), но и ближнего (Миракилов и др., 2009; Моргун, Прядкина, 2014) и дальнего зарубежья (Xin-Guang et al., 2010; Sadras, 2011; Slattery, Ort, 2015).

Доказано, что фотосинтетической активностью фактически обладают все хлорофилл имеющие органы растений (Porter et al., 1950; Watson, Thorne, 1958; Митрофанов, 1969; Кандауров, Мовчан, 1970), в том числе и у яровой пшеницы (Березина, 1989; Можайская, 1997). Эффективность их фотосинтетической деятельности определяется сложной системой кооперативных связей со всеми другими функциями органов растения (Мокроносов, 1983, 1988). Но при формировании урожая основная фотосинтетическая нагрузка в системе целого растения приходится все же на листья (Frey-Wyssling, Buttrose, 1959; Анпилогова, Лимарь, 1979). У яровой пшеницы их вклад может достигать 82% (Кумаков, 1982; Игошкин, Кумаков, 1982). Фотосинтетическая роль других органов (стебель,

колос) существенно возрастает на завершающих этапах развития растений культуры (Чиков и др., 1977; Игошин, Кумаков, 1982).

Поэтому научное обоснование, прежде всего структурно-функциональных параметров листьев у перспективного сорта, имеет для селекции приоритетное значение. Одним из важнейших показателей фотосинтетической активности является интенсивность фотосинтеза (ИФ).

Интенсивность фотосинтеза характеризует активность темновой фазы процесса. О селекционной значимости этого показателя нет единого мнения, поскольку получены противоречивые результаты. При масштабном изучении разных видов пшеницы (диплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных) П.С. Беликовым с сотрудниками (1961) показано, что в широком диапазоне условий существенные видовые различия в интенсивности видимого фотосинтеза не проявляются. Высказано предположение: если условия роста и развития растений оптимальны, то интенсивность фотосинтеза у различных видов пшеницы будет одинаковой, что может быть связано с относительной устойчивостью структуры и функционирования фотосинтетического аппарата растений (Беликов и др., 1961).

По результатам же других исследований, интенсивность фотосинтеза листьев растений характеризуется значительной межвидовой изменчивостью (Khan, Tsunoda, 1970; Evans, Dunstone, 1974). В частности, установлено, что диплоидный вид *T. monococum* имеет самую высокую интенсивность фотосинтеза (38,7-45,7 мг CO_2/дм^2-ч) и наименьшую площадь флагового листа, а гексаплоидные виды пшеницы, напротив, характеризуются меньшим значением ассимиляции CO_2 (27-31 и 21-27 мг CO_2/дм^2 -ч соответственно), но наибольшей площадью флагового листа (Khan, Tsunoda, 1970; Evans, Dunstone, 1974).

По данным В.М. Берлянд-Кожевникова и В.Ф. Дорофеева (1977), гексаплоидные пшеницы обладают большими адаптивными возможностями, что и явилось одной из причин столь широкого распространения *T. aestivum L.*

Имеются сведения, что интенсивность фотосинтеза может существенно изменяться (от 17 до 44 мг CO_2/дм^2 -ч) и в пределах вида в зависимости от формы

листовой пластинки (Абдуллаев, 2001), а также при геномных и пластомных мутациях (Насыров, 1975).

Кроме того, на активность фотосинтеза значимое влияние оказывают условия внешней среды: режим освещения, температура, увлажнение и минеральное питание растений (Тарчевский, 1964; Осипова и др., 1971; Ничипорович, 1977; Чернышева, 1984). У видов хлопчатника в условиях дефицита влаги диапазон изменчивости интенсивности фотосинтеза составлял 34-51 мг CO_2/дм^2-ч, тогда как при оптимальном водообеспечении он находился в интервале от 17 до 38 мг CO_2/дм^2-ч (El-Sharkawy et al., 1961).

У зернобобовых и крупяных культур установлена высокая зависимость интенсивности фотосинтеза от режима освещения. К примеру, у сортов зернового гороха увеличение инсоляции с 300 до 1500 мкмоль (фотонов)/м^{2}с приводило к росту активности фотосинтеза листочков и прилистников растений в 1,86 раза, а при повышении ее с 1500 до 2000 мкмоль (фотонов)/м^{2}с интенсивность фотосинтеза листьев, наоборот, резко снижалась – в среднем на 37,8% (Чекалин и др., 2018).

В онтогенезе этих культур наиболее высокая интенсивность фотосинтеза листьев проявляется, как правило, в период массового плодообразования и налива семян, когда спрос на фотоассимиляты со стороны основных аттрагирующих центров (генеративных органов) растений резко возрастает (Амелин и др., 2011, 2011а).

В течение дня максимальные ее значения отмечаются преимущественно с $8^{\underline{00}}$ до $11^{\underline{00}}$ часов, когда тургор клеток листьев еще высокий, температура воздуха не превышает 25°С, а солнечный свет становится насыщающим. После $11^{\underline{00}}$ часов фотосинтетическая активность листовой поверхности у растений начинает медленно снижаться, очевидно, по причине выраженного роста температуры воздуха. В результате к $13^{\underline{00}}$ ее величина становится в 1,5 раза меньше, достигая минимальных значений к $17^{\underline{00}}$ (Амелин и др., 2011, 2011а).

На фотосинтетическую активность растений сельскохозяйственных культур значительное влияние оказывают и донорно-акцепторные отношения

(Мокроносов, 1983). Отмечается, что потенциал хлоропласта достаточно высокий, чтобы давать устойчивое увеличение фотосинтетической активности на фенотипическом уровне даже при естественной концентрации CO_2, а создание сортов с высоким $К_{хоз}$ неизбежно включает интенсификацию фотосинтеза на генетическом уровне (Мокроносов, 1983).

Подтверждением тому является, например, озимая пшеница, у которой в результате селекции на повышение Кхоз, существенно повысилась активность фотосинтеза листьев (Blum, 1990; Morgan et al.,1993; Reynolds et al.,1994; Reynolds et al., 1999; Sadras, 2011). У современных сортов этой культуры интенсивность фотосинтеза на единицу площади листа на 44% выше, чем у созданных в 1950-е годы. Причем, для шести фенологических фаз (в течение периода от выхода в трубку до молочной спелости зерна) выявлена тесная корреляционная зависимость величины урожая от интенсивности фотосинтеза листьев (r = 0,61) и проводимости устьиц (r = 0,67) (Jiang et al., 2003).

Тем не менее следует заметить, что увеличение Кхоз. в результате селекции не всегда сопровождается соответствующим ростом фотосинтетической активности. К примеру, у яровой пшеницы данный признак консервативен и слабо поддается изменению, что было показано В.А. Кумаковым (1985) при изучении изменений величины чистой продуктивности фотосинтеза листьев, произошедшие за 45 лет ее селекции (1924-1970) в Среднем Поволжье.

Е.И. Кошкин (2014) в своей монографии «Физиологические основы селекции растений» отмечает, что различия в ИФ у высоко- и низкопродуктивных генотипов зерновых и зернобобовых культур в оптимальных условиях выращивания в фазе вегетативного развития практически отсутствуют, но сохраняются в пользу первых в фазе генеративного развития, что объясняется большой напряженностью донорно-акцепторных отношений. Для доказательства данного вывода он ссылается на тот факт, что озерненность колоса ячменя и пшеницы резко снижается при уменьшении фотосинтетической активности под влиянием затенения растений за 10-12 суток до колошения. Обогащение воздуха углекислым газом в этот период, напротив, стимулирует фотосинтез и

увеличивает число зерен в колосе. При этом масса 1000 зерен стабильно коррелирует с ИФ флагового листа как в естественных полевых условиях, так и в экспериментах с искусственным понижением фотосинтеза посредством затенения (Кошкин Е.И., 2014).

О влиянии донорно-акцепторных отношений на фотосинтетическую активность листьев, по его мнению, указывает и тот факт, что у продуктивных мягких пшениц ИФ низка в начале вегетации и повышается к фазе цветения, тогда как у видов *T. monococcum* и *T. dicoccum* на начальных этапах развития (всходы – выход в трубку), напротив, проявляются высокие пики ИФ, совпадающие по времени с закладкой продуктивных побегов кущения. У вида *T. durum*, известного слабым продуктивным кущением и высокой массой 1000 зерен, обнаруживается низкая фотосинтетическая активность в начале вегетации и продолжительный пологий максимум в период после цветения. Предполагается, что это имеет общий характер для зерновых культур, так как попарные соответствия между уровнями фотосинтеза и элементами структуры урожая наблюдались также у ячменя, риса, кукурузы (Кошкин Е.И., 2014).

Делается заключение, что у растений пшеницы, начиная с фазы третьего листа, фотосинтетическая активность оказывает влияние на элементы структуры урожая через изменение напряженности донорно-акцепторных отношений вследствие изменений условий выращивания. Поэтому корреляции между средним за сезон фотосинтезом и урожайностью не могут быть стабильными (Зеленский, 1995). Вследствие чего в селекции зерновых культур на урожайность отбор генотипов по онтогенетическим средним фотосинтетической активности представляется малоперспективным. Более успешными могут быть отборы по частным, поэтапным уровням активности, обеспечивающим формирование того компонента урожайности, улучшение по которому представляется желательным. В частности, особое значение может иметь отбор, обеспечивающий стабильность такого показателя, как масса зерна с колоса, существенно связанного с высоким значением фотосинтетической активности перед колошением. Также может оказаться полезным подбор образцов, у которых типичная ритмика

онтогенетической динамики фотосинтеза согласуется со средним многолетним трендом прихода ФАР в онтогенезе культуры (Кошкин Е.И., 2014).

То, что эта работа может быть эффективной указывает множество фактов. К примеру, на кукурузе после шести циклов косвенного отбора перспективных форм по толщине стебля были получены две контрастные линии, различающиеся между собой на 15-30% по интенсивности фотосинтеза и фотовосстанавливающей активности хлоропластов (Зеленский, 1995).

По сведениям Е.И. Кошкина (2014), интенсивность фотосинтеза листа, удельная скорость фотосинтеза и устьичная проводимость CO_2 тесно связаны с высотой растений – у полукарликовых форм озимой пшеницы они более высокие. Их листья характеризуются уменьшенными размерами клеток, большей частотой устьиц, повышенной концентрацией хлорофилла и РБФ-карбоксилазы (Кошкин, 2014).

В большинстве моделей продукционного процесса в качестве главного фактора, детерминирующего урожайность, рассматривается ресурс ассимиляционной поверхности в период после цветения и его составляющие – площадь флагового листа и продолжительность его функционирования, а не ИФ. Согласно результатов исследований В.А. Кумакова (1985), основной прирост урожайности саратовских сортов яровой пшеницы конца прошлого столетия по сравнению с ранними сортами и исходным местным сортом Полтавка был связан с увеличением площади верхнего листа, но не ИФ. Селекция сортов с более продолжительным активным функционированием верхних листьев в Англии также привела к повышению урожайности пшеницы. Однако введение этого признака обычно сопровождается увеличением продолжительности вегетации сорта, что неблагоприятно сказывается на условиях уборки во многих климатических зонах. Решение этой задачи тесно связано с корневой деятельностью растений, ввиду важной ее роли в жизнедеятельности растений (Сабинин, 1955; Колосов, 1962; Иванов, 1973; Atkin et al., 1973).

1.4.2 Корневая система растений

Известно, что она выполняет целый ряд важных и незаменимых функций у растений (Сабинин, 1955; Колосов, 1962; Рубин, Германова, 1958; Иванов, 1973; Курсанов, 1984; Atkin et al., 1973; Cram, Pitman, 1972). В силу этого оказывает существенное влияние не только на общее физиологическое состояние растений, но и на отдельные их хозяйственно-ценные свойства – устойчивость к неблагоприятным факторам среды (Максимов, 1966), эффективность использования элементов минерального питания (Климашевский, 1986, 1990, 1991), величину продуктивности (Ротмистров, 1939). Поэтому знания о генотипических закономерностях формирования и функционирования корневой системы культурных растений, как и о фотосинтезе, имеют исключительно важное значение для селекции.

В тоже время в существующих моделях фактически отсутствуют параметры морфологической структуры и физиологической активности корневых систем, что снижает их эффективность использования в селекции. Как замечает Э.Л. Климашевский (1991), большинство существующих моделей являются моделями выше «пояса», а что ниже его – неизвестно.

При определении параметров корневой системы у перспективного сорта большое внимание предлагается уделять особенностям формирования ее габитуса и мощности, количеству зародышевых корешков, колеоптильных и узловых корней, глубине их проникновения, общей сухой массе корней, их поглощающей поверхности, донорно-акцепторным отношениям в системе «лист – корень» и др.) (Жученко, 2004а).

Показано, что в первый период жизни корни мягкой пшеницы быстрее распространяются в ширину, а у твердой пшеницы они энергично проникают вглубь почвы. На глубину проникновения корней яровой пшеницы сильно влияет тип почвы. Масса ее корней в фазе восковой спелости в дерново-подзолистой почве на глубине 20 см составляла 68% их общей массы, в темно-каштановой –

52, в южном черноземе – 40%. При недостатке влаги в нижних слоях почвы рост корней в глубину приостанавливается

Узловые корни у яровой пшеницы хорошо развиваются только при наличии влаги на глубине узла кущения. В основных районах ее возделывания ранневесенние засухи иссушают верхний слой почвы, вследствие чего могут недостаточно развиваться не только узловые, но и зародышевые корни, что снижает урожаи (Вавилов, 1986).

Также установлено, что по числу корней, образовавшихся на одно растение и один стебель, некоторые дикие виды находятся на уровне культурной мягкой пшеницы. Такие пшеницы, как *T. monococcum* L. и *T. macha Dek. et men*., имеют меньше корней, но они толстые и глубоко проникающие. Однако адсорбирующая поверхность корней у них намного меньше, чем у культурных сортов мягкой и твердой пшеницы (Устименко и др., 1975; Кумаков, 1985).

Во многом схожие результаты получены и зарубежными исследователями (Robertson, Weines, Giil, 1979). При изучении ими числа зародышевых корней у 143 образцов 15 видов пшениц выявилось значительное его варьирование в пределах каждой группы плоидности и каждого вида при общей тенденции к превосходству культурных пшениц над дикими по этому признаку.

Однако эти разработки желаемых практических результатов для селекции не принесли, что, по-видимому, связано с недостаточной надежностью и высокой трудоемкостью в их использовании. В них слабо отражены, в частности, сортовые особенности минерального питания. В тоже время доказано, что из-за несовершенства системы корневого питания производитель не добирает около 50% продукции, а агрохимически эффективные сорта обеспечивают прибавку урожая от действия туков в 3-4 раза более высокую, по сравнению с агрохимически неэффективными (Климашевский, 1991). Это позволило рассматривать эффективность взаимодействия «генотип – уровень минеральной обеспеченности» доминирующим фактором в определении продуктивности сельскохозяйственных культур (Климашевский, 1986, 1990, 1991).

1.4.3 Рост и развитие

Из отрицательных свойств яровой пшеницы прежде всего следует отметить низкую дружность и изреженность всходов. Вследствие замедленного развития всходов и слабого кущения, особенно твердых пшениц, посевы культуры часто угнетаются сорняками.

Понятие о росте. Основоположник учения о росте растений Ю. Сакс (1882) понимал под этим процессом увеличение объема растений, обусловленное изменением их формы.

Отечественные исследователи под ростом понимают процесс новообразования метамерных (повторяющих) элементов структуры организма, а развитие рассматривают как процесс их качественно изменения. Рост – это движение по прямой линии, развитие – движение во всем объеме генетически детерминированного пространства (Реймерс, 1957; Чайлахян, 1958; Шитт, 1958; Гребинский, 1961, 1969; Молотковский, 1961).

В современных определениях роста трудности связаны с попыткой четко разграничить во времени и в пространстве три основных процесса онтогенеза растений – рост, развитие и формообразование. Возможно, что именно ослабление внимания исследований к изучению общих закономерностей роста растений на организменном уровне и явилось причиной того, что ни в одном из определений роста, имеющихся в литературе, не учтено такое весьма существенное его свойство как участие в распределении и перераспределении первичных ассимилятов и продуктов метаболизма по тканям и органам растений, определяющее в итоге величину и структуру хозяйственно-ценной части урожая. Именно это свойство роста выходит на первый план при разработке методов моделирования, программирования и прогнозирования урожая сельскохозяйственных растений.

Регуляторные функции роста вегетативных и генеративных органов растений. Растущие органы растений создают мощные центры мобилизации и потребления веществ и оказывают большое влияние на интенсивность

фотосинтеза, скорость поглощения воды и элементов минерального питания, на направление и скорость передвижения пластических веществ в организме. В опытах М.Х. Чайлахяна н Р.Г. Бутенко (1957) при изучении перемещения радиоактивного углерода после его фиксации в зеленом листе было установлено, что наибольшее количество ^{14}C направлялось в верхушечные, наиболее активно растущие участии стебля и в распускающиеся листья, несколько меньше его обнаруживалось в корнях, а в зрелых листьях ^{14}C практически отсутствовал.

Особенно велико при этом мобилизующее действие растущих плодов, что вызывает иногда движение веществ в растении против видимого градиента концентрации (Mac Collum, Skok, 1960; Khan, Sagor, 1967).

Весьма ценны в этом отношении результаты опытов R. King, I. Wardlow, L. Ewans (1967), в которых на 10-12-й день после цветения у растений пшеницы удалялись боковые побеги и оставлялись центральный с колосом и два боковых – без колосьев. Через 3-15 ч после удаления колосьев интенсивность фотосинтеза уменьшалась на 50% и несколько ослаблялось дыхание. При наличии колосьев в них поступало 45% ассимилятов, 11% – в корни и 28% – в молодые побеги. При удалении колосьев большая часть ассимилятов оставалась в листьях, что вызывало депрессию фотосинтеза. Блокирование передвижения ауксинов по стеблю с помощью наложения линолиновой насты с 2-, 3-, 5-триодбензойной кислотой не меняло интенсивности фотосинтеза. Исследователи пришли к выводу, что отток (мобилизация) ассимилятов оказывает прямое влияние на фотосинтез, а ростовые вещества – лишь косвенное.

О регуляторной функции ростовых процессов в интенсивности фотосинтеза, направленности потоков ассимилятов и их использовании в растениях можно судить также по результатам опытов Ю.Б. Коновалова (1981), в которых удаление завязей и различных колосков в колосе пшеницы и ячменя увеличение массы оставшегося зерна не компенсировало потерь, обусловленных пинцировкой, а общая масса подопытных растений была меньше, чем контрольных.

Во многом схожие данные были получены и другими исследователями в опытах, в которых кастрация пыльников, а также удаление завязей и пыльников

растений сокращали прирост колосоносного междоузлия на 43-45% и не влияли на длину нижних и средних междоузлий, так как их рост в период кастрации пыльников уже прекращался. Кастрация пыльников вызывала такой же ростовой эффект, как удаление всего колоса. Удаление половины колоса уменьшало прирост верхнего междоузлия только на 11%, а удаление всех листьев или верхнего яруса сокращало темпы роста стебля озимой пшеницы на 8-12% и яровой – на 15% (Чайлахян, Бутенко, 1957).

Из вышесказанного можно сделать вывод о четком проявлении регуляторной функции ростовых процессов в интенсивности и направленности образования, передвижения и использования продуктов фотосинтеза и метаболизма в растении.

Значительно возрастает в связи с этим роль исследований по изучению корреляций между органами растений в процессе онтогенеза как внешнего проявления их внутреннего взаимодействия при формировании урожая.

Весьма актуальной остается задача изучения закономерностей взаимосвязи между процессами роста и фотосинтеза в ходе накопления урожая посевами. Интенсивность фотосинтеза еще не определяет уровня накопления урожая, а создает лишь необходимые предпосылки для этого. Ход накопления биомассы в конечном итоге определяется не истинным фотосинтезом, а его продуктивностью, т.е. продуктивным ростом, фактическим накоплением сухих веществ в единицу времени, что хорошо показано в работах А.А. Ничипоровича, его учеников и последователей (Ничипорович, 1956, 1963, 1975, 1975а; Ничипорович и др., 1961; Ничипорович, Малофеев, 1965).

В этой связи одна из важнейших задач агротехники – обеспечение такой интенсивности, масштабности и направленности ростовых процессов в растениях и посевах, при которых достигалось бы наиболее рациональное с точки зрения потребностей производства распределение по органам растений продуктов фотосинтеза и метаболизма.

Таким образом, формирование урожая -–сложнейший биологический процесс, в основе которого лежит постоянное взаимодействие растительного организма и среды. В этой связи рост растений как физиологический процесс

выдвигается на первый план при организации агрономического контроля за ходом формирования урожая. Как интегральный процесс он обладает высокой чувствительностью и лабильностью к изменению и напряженности внутренних и внешних факторов, что обусловливает неравномерность его хода во времени – в онтогенезе и суточном проявлении.

Рост выполняет и регуляторную нагрузку в растении. Растущие и запасающие органы – мощные центры потребления и мобилизации веществ в растении. С учетом регуляторной функции рост можно определить, как процесс дифференцировки структуры организма за счет образования его новых и увеличения старых элементов (молекул, органелл, клеток, тканей и органов), оказывающий решающее влияние на распределение и перераспределение образующихся при фотосинтезе и метаболизме органических веществ, поглощенной воды, а также минеральных солей, идущих на образование органов и тканей, их регенерацию и на запасные отложения.

1.4.4 Урожайность и составляющие ее элементы

Под урожайностью принято понимать количество полезной продукции, получаемой с единицы площади в результате возделывания сельскохозяйственных культур, а под продуктивностью – среднюю её величину на одного растение (Сельскохозяйственный энциклопедический словарь, 1989; Реймерс, 1991). То есть, урожайность является важнейшей характеристикой организации биологической системы на уровне агрофитоценоза, а продуктивность – индивидуума. Поэтому их количественные выражения не всегда совпадают. В связи с этим отбор генотипов по продуктивности рекомендуется проводить преимущественно на первых этапах селекции при густоте посева, оптимальной для данной культуры в данной зоне, а дальнейшую оценку их сортовых достоинств осуществлять по урожайности (Образцов, 1981).

В зависимости от целей селекции, учитывают урожайность общей биомассы (укосное и кормовое использование сортов) и зерновой ее части (сорта

зернофуражного и продовольственного использования). Но в обоих случаях ее величина определяется видовыми и генотипическими особенностями растений, с одной стороны, и условиями их произрастания – с другой (Тооминг, 1977). Поэтому по уровню урожайности культуры можно судить об эффективности и селекции, и технологии, и сельскохозяйственного производства в целом. Для этого Ю.В. Сепп и Х.Г. Тооминг (1982) предложили различать урожай потенциальный (ПУ), действительно возможный (ДВУ) и фактический в производстве (УП). По их мнению, под потенциальным или биологически предельном урожае следует понимать то количество продукции, которое можно получить в условиях приближенным к идеальным при максимальной реализации продуктивных возможностей культуры. Он определяется в основном величиной ФАР, биологическими свойствами и возможностями сортов. Научно-практический интерес изучения этого вопроса для селекции заключается в выявлении биологической сущности скрытых резервов культуры и в определении способов и приемов наиболее полного и рационального их использования (Тооминг, 1982). С этой целью некоторыми исследователями рекомендуется оценивать величину ПУ по количеству цветковых бугорков, заложившихся у растений на VII и VIII этапах органогенеза (Куперман и др., 1975). Однако этот метод больше подходит для оценки потенциального плодо- и семяобразования сорта, а не его урожайности, так как не учитывает массу 1000 семян, являющуюся важным составным ее элементом. В этом отношении более объективные знания о биологическом потенциале продуктивности дает метод пинцировки генеративных органов, позволяющий не только оценить крупность семян, но и внутренние физиологические резервы растений по обеспечению их ассимилятами (Коновалов и др., 1993). Но из-за искусственного нарушения целостности растений, а также недостаточного учета роли погодных факторов и агрофитоценоза в их росте и развитии, он существенно сужает представления об истинных биологических возможностях культуры.

Поэтому потенциал продукционного процесса сорта предлагается учитывать с помощью модельных полевых опытов, при максимальном обеспечении

растений элементами питания и устранении полегания, воздействия сорняков, болезней и вредителей (Образцов, 1990). Благодаря таким приемам установлено, что потенциальная урожайность сельскохозяйственных культур достаточно высока, и по сведениям А.Г. Жакотэ (1984), составляет 5,2-8,3 т/га для севера Европы, 12,5-13,2 т/га – для южных ее регионов и 28,0 т/га – в зоне устья реки Нила.

Однако достичь такой урожайности в реальных производственных условиях представляется проблематичной задачей, хотя бы по той причине, что многие природно-климатические факторы не контролируются человеком, к примеру ФАР. Поэтому для искусственного отбора большую значимость представляют знания не о предельной, а о максимально возможной урожайности в конкретных природно-климатических и производственных условиях произрастания, так как они позволяют программировать новые сорта с учетом генетических возможностей культуры и биоклиматического потенциала зоны ее возделывания. Максимально возможный урожай показывает к какому уровню урожайности должен стремиться селекционер при выведении новых сортов.

Но и в данном случае получить урожайность такого уровня в условиях реального производства задача не простая, поскольку продукционный процесс является наиболее сложной и интегрированной функцией зеленых растений, в основе которой лежат генетически детерминированные процессы роста, морфогенеза, генеративного развития и старения (Куперман, Хитрово, 1977; Семихатова, 1988; Чмора, Слободская, 1988). Управлять таким процессом весьма сложно, учитывая к тому же воздействие на него окружающей среды. Поэтому неслучайно фактический урожай сельскохозяйственный культур составляет пока 10-20%, в лучшем случае 30-40% от максимально возможного.

При планировании урожайности сорта весьма важно знать и за счет каких составляющих элементов ее следует достигать, так как от этого во многом зависит эффективность производства (Гордей, Гордей, 1984; Кумаков, 1985; Давыдова, 2018).

Основными элементами структуры урожая у сортов яровой пшеницы являются: число растений на единице площади, продуктивная кустистость,

озерненность колоса, масса 1000 зерен, масса зерна с колоса, масса зерна с растения (Писарев, 1964). П.П. Лукьяненко (1973) считал наиболее важным элементом продуктивности озимой пшеницы массу зерна с одного колоса.

У яровой пшеницы число зерен в колосе в острозасушливых условиях Саратовской области колеблется от 18 до 41, а снижение продуктивности в сухие годы идет только за счет массы зерновок, в чем и состоит главное преимущество пшеницы саратовской селекции (Васильчук, 2001). В то же время в Сибири и Казахстане на фоне весенних засух и при лучшем увлажнении в период налива зерна главную роль играет озерненность колоса, в том числе колосков (Игошин, Кумаков, 1982).

А.А. Жученко (2004) указывает, что у пшеницы из элементов структуры урожая наиболее вариабельными признаками (коэффициент вариации V > 20%) являются общая и продуктивная кустистость, число зерен и масса зерна с растения, а наименее изменчивы (V < 20%) – длина и озерненность главного колоса, масса зерна главного колоса, высота растений. Исходя из этого, для слабо- и средневариабельных признаков в селекционной практике рекомендуется применять достоверность оценки признака 5%, для сильно изменчивых – 10%. В первом случае для структурного анализа необходимо брать не менее 10 растений, во втором – не менее 25.

Отмечается, что количественные признаки продуктивности растений пшеницы определяются полимерными генами и характеризуются широким спектром изменчивости под влиянием условий среды. Поэтому важно знать как наследуются в гибридах хозяйственно-ценные признаки родительских форм (Гамзикова, Калашник, 1988; Драгавцев и др., 1984; Цильке, 1978).

Продуктивная кустистость – сильно модифицирующий признак, имеющий низкий коэффициент наследуемости (Писарев, 1964). По его использованию в селекции высказываются различные точки зрения. По мнению одних исследователей (Jedynski, 1988), доминантность и неаллельные взаимодействия, а также высокая модифицирующая способность признака сильно затрудняют его оценку на первичных этапах селекционного процесса. В

то же время другие ученые (Козлов, Мордвинцев, 1985) считают возможным отбор по этому признаку в ранних поколениях.

Озерненность колоса. Отмечается промежуточное наследование признака (Корнева, 2004; Трущенко, 2002) и доминирование лучшего или худшего родителя (Наумова, 1980; Гамзикова, Калашник, 1988). Наблюдаемая лабильность по характеру наследования в основном связана с тем, что гибриды первого поколения и родительские формы сильно зависят от условий года вегетации.

Масса 1000 зерен имеет наиболее высокий коэффициент наследуемости (Бояджиева, 1987; Середа, 1989). Признак контролируется большим числом генов с разным типом действия и взаимодействия, особенно отчетливо проявляется в разной степени доминирование и сверхдоминирование (Бородулина, 1966). Поэтому отмечается высокая эффективность отбора по крупности зерна в расщепляющихся поколениях (Мамонов, 1970; Рейтер, Леонтьев, 1972).

Масса зерна с колоса – этот признак контролируется в основном генами с аддитивным действием, а гены с доминантным и сверхдоминантным эффектами играют меньшую роль. Подчеркивается, что доминирование и сверхдоминирование оказывают существенное влияние на выраженность признака у гибридов. По некоторым гибридным комбинациям наблюдалось трансгрессивное расщепление в F1 по продуктивности колоса (Цильке, 1978).

Масса зерна с растения контролируется сложной генетической системой со всеми известными действиями и взаимодействиями генов, локализованных во всех хромосомах. Этот признак считается сложным и наиболее модифицируемым (Гуляев, Кочетыгова, 1971; Калашник, Молин, 1975; Рутц, Храмцова, 1976).

Условия внешней среды могут в значительной мере изменять эффекты генов, их экспрессивность, вследствие чего продуктивность растения варьирует в довольно широких пределах, что осложняет селекционный процесс (Запрянов, 1968).

1.4.5 Биохимические показатели качества зерна

В последние десятилетия особую актуальность приобретает оценка генетических ресурсов (Конарев, Чмелева, 1993; Корнева, 2004) и создание сортов яровой пшеницы по биохимическим показателям качества зерна (Боровик и др., 2013; Мудрова и др., 2019). Это обусловлено тем, что современные сорта культуры очень часто формируют высокий урожай зерна с низкими продовольственными качествами из-за чего приходиться его использовать на фуражные и технические цели (Мартьянова, 2003). Эта тенденция в результате селекции только усиливается (Ильина, 1970; Кумаков, 1985). Поэтому очень важно в каждом природно-экономическом регионе страны определить приоритетные пути преодоления этой проблемы.

Основными биохимическими показателями качества урожая пшеницы являются: содержание в зерне белка, клейковины, крахмала, воды и седиментация, которые выборочно учитываются в селекции, в зависимости от целевого назначения создаваемого сорта. Наиболее определяемыми из них являются:

1. *Количество и качество белка* – это основной показатель в селекции сортов на продовольственные цели. Данные по наследуемости белка противоречивы. В одних работах установлена хорошая наследуемость, в других – плохая. В основном отмечается промежуточный тип наследования с отклонением в сторону малобелкового родителя, при этом отмечены случаи положительной трансгрессии (Лелли, 1980; Бебякин и др., 1977; Orth, 1972).

2. *Содержание клейковины* – является генетически обусловленным признаком, хотя сильно изменяется и под влиянием условий среды. По мнению В.М. Бебякина и др. (1977, 1977а), качество клейковины наследуется промежуточно с уклонением в сторону лучшего родителя. Это рецессивный признак, отбор по нему можно начинать с F1-F2 (Животков и др., 1989).

3. *Седиментация* – этот показатель наследуется в основном промежуточно, но в ряде случаев наблюдается и трансгрессивное расщепление (Тарасенко, Казарцева, 1975).

В селекции яровой пшеницы на качество зерна широко применяют яровo-озимые скрещивания. Обычно скрещивают районированные и перспективные сорта яровой пшеницы местной селекции, отличающиеся высокой экологической пластичностью и приспособленностью к почвенно-климатическим особенностям зоны, с такими высокопродуктивными сортами озимой пшеницы, как Безостая 1, Скороспелка 35 и др. (Гуляев, 1987).

Многие исследователи проявляют интерес к диким видам пшеницы как источникам высокого содержания белка в зерне (Якубцинер, Дорофеев, 1969; 1983). Известный селекционер П.П. Лукьяненко считал (1973), что резкого повышения белка в зерне пшеницы можно добиться только методом отдаленных межвидовых и межродовых скрещиваний, особенно с дикими видами пшеницы. По данным И.Л. Максимова и В.И. Пономарева (1981), источниками повышенного содержания белка для сортов мягкой пшеницы интенсивного типа могут служить *T.dicoccum, T. sphaerococcum*, пырей. При скрещивании дикой полбы палестинского происхождения с твердой пшеницей отмечено возрастание количества триптофана и лизина в зерне с увеличением в нем белка (Покровская, 1976).

По данным Н.М. Нечаевой и М.И. Павлова (2003, 2005), привлечение в скрещивание с яровой твердой пшеницей полбы обыкновенной приводит к увеличению содержания белка в зерне твердой пшеницы до 14,0-16,0%.

Результаты селекции высококачественных сортов яровой твердой пшеницы на Кубани показывают, что целенаправленная работа в этом направлении вполне может быть эффективной (Боровик и др., 2013; Мудрова и др., 2019).

Обнаружена высокая положительная корреляция между содержанием белка в листе (СБЛ) и его содержанием в зерне пшеницы и риса, в связи с чем рекомендовано вести селекцию на высокое СБЛ, что редко практикуется. При

этом генотипы пшеницы, отличающиеся повышенным содержанием белка в листе, выделяются также и высокой интенсивностью фотосинтеза, что дало основание предложить использовать СБЛ как косвенный тест для оценки фотосинтетической активности растений (Кошкин, 2014).

Сравнительное изучение фотосинтетической активности и содержания белка в зерне в наборе 32 образцов мягкой яровой пшеницы показало, что между содержанием белка и фотовосстанавливающей активностью хлоропластов тоже существует положительная коррелятивная связь (r= +0,46) (Кошкин, 2014). То есть для поддержания высокой белковости зерна у яровой пшеницы важное значение имеет фотосинтетическая активность листьев.

1.4.6 Устойчивость растений к засухе

По мнению ученых, земледелие в целом, и селекция в частности, направленные главным образом на достижение максимальной продуктивности, существенно ослабевают защитные системы растений и, как следствие, снижают их устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды (Неттевич, 1957; Шевелуха, 1993; Жученко, 2004). Поэтому в селекции культурных растений все более актуальной становится задача по созданию адаптивных сортов (Жученко, 1990).

Необходимость выведения для производства России адаптивных сортов определяется контрастностью ее природно-климатических условий (Жученко, 2001) и возрастающей непредсказуемостью погоды как в целом на планете (Обаси, 2002), так и в отдельных ее регионах, в частности (Амелин, Петрова, 2006; Парахин, Амелин, 2014; Алейник, 2015).

Эта задача достаточно значима и для яровой пшеницы (Давыдова и др., 2021), широко востребованной не только на российском, но и на мировом агропродовольственном рынках в силу своих потребительских достоинств (Жученко, 2004; Макаренко, 2011; Смирнов, Суслов, 2013; Кондратенко и др., 2016; Щукин, 2018).

Наиболее актуальным вопросом в данном случае является повышение у новых сортов устойчивости к засухе, которая наносит огромный, а иногда непоправимый ущерб производственным посевам культуры (Жученко, 1989).

Показано, что на вариабельность величины и качества урожая существенное влияние оказывает не только количество, но и режим выпадения осадков. В частности, для яровых зерновых культур большую роль играют весенне-летние дожди (Пасов, 1993). И все же решающее значение в обеспечении устойчивого роста продуктивности агроценозов в этих условиях имеет устойчивость сорта (Жученко, 2009).

Необходимость повышения засухоустойчивости возделываемых сортов яровой пшеницы особенно возросла в последний период, что связано, в первую очередь, с процессами глобального потепления и аридизацией климата. Доля мировой площади пшеницы, подверженной засухам, увеличилась с 40 до 55% (Жученко, 2009). Весьма актуальна эта проблема и в условиях Центрального Нечерноземья России (Давыдова и др., 2021).

Проблема для селекции яровой пшеницы состоит в том, что засухоустойчивость является комплексным признаком, контролируемым многими генами. При этом, как правило, наблюдается обратная корреляция между устойчивостью к засухе и продуктивностью растений (Ильина, 1970; Кумаков, 1985).

В тоже время А.А. Жученко (2009) отмечает, что есть сорта, которые обеспечивают высокую урожайность как в условиях оптимума, так и дефицита влаги. Из чего делается вывод, что гены отзывчивости на достаточную водообеспеченность и адаптации к засухе находятся в одной и той же генетической системе.

Генетические различия между видами и сортами культивируемых растений по засухоустойчивости могут быть обусловлены особенностями функционирования механизмов избегания, дегидратации, осмотического регулирования, стабильности клеточных мембран, толерантности фотосинтетической системы или ее компонентов, регенерации, развития морфоанатомических признаков и структур и т.д. (Жученко, 2004, 2009).

Применение этих знаний в селекции нередко приносит положительный результат. В частности, показано, что ксероморфные признаки, свидетельствующие о большей устойчивости растений к засухе, обычно имеют высокую наследуемость, поэтому отбор по ним в условиях водного стресса может быть весьма успешным (Quisenberry, 1982*).* Подмечено, что и за счет образования воскового налета, вертикального расположения листьев, большей волосистости, изменения структуры и числа устьиц также удается повысить засухоустойчивость растений. Визуальное определение относительной степени скручивания листьев в условиях стресса, вызываемого недостаточной влажностью почвы, является самым реальным и быстрым критерием отбора для избегания обезвоживания (O'Toole, Chang, 1979).

Остистость, а также эрриктроидность, матовость и восковой налет листьев, особенно в южных широтах, могут, путем повышения площади отражающей поверхности, заметно увеличить диссипацию избыточной солнечной энергии, снижая таким образом температуру фотосинтезирующих тканей (Richards, 2000).

Установлено, что как только листья обезвоживаются и закрываются устьица, температура листьев повышается. Поэтому температура листовой поверхности может тоже служить показателем водного режима листьев (Jackson et al., 1977). А поскольку температура лиственного покрова может быть быстро измерена с помощью инфракрасного термометра, последний оказывается возможным использовать для отбора генотипов пшеницы, избегающих обезвоживания (Blum et al., 1982). Избегание обезвоживания в продуктивных генотипах культурных растений связано с сохранением открытости устьиц в условиях стресса. Из этого следует, что отбор на сравнительно более высокую открытость устьиц в условиях водного стресса должен изменить и структуру популяции в сторону ее более высокой продуктивности при засухе. Выявлена достаточно тесная корреляционная связь между урожайностью зерна пшеницы и устьичной проводимостью (Кошкин, 2014).

Толерантность растений к контролируемым уровням водного стресса может быть оценена и по росту разных органов растения. Показано, например, что сорт яровой пшеницы Саратовская 29 отличается лучшим развитием корневой системы и

ее большей активностью. В то же время для сорта Альбидум 43 типичен экономный режим дневной транспирации за счет ее депрессии (Игошин, Кумаков, 1982).

Продуктивность транспирации рассчитывается отношением общей сухой биомассы растения (посева) к суммарным потерям воды за счет ее испарения листьями или с поверхности почвы. Этот показатель можно улучшить селекционным путем. К примеру, любое повышение всхожести и силы начального роста, а также по возможности более раннее формирование стеблестоя снижают неэффективные потери воды при испарении с поверхности в почвы. При этом полукарликовые сорта пшениц обладают генетически детерминированной низкой силой роста в сравнении с высокорослыми генотипами (Richards, 1992) и более коротким колеоптилем. Большого прогресса в данном направлении можно достичь, используя в гибридизации родителей, чувствительных к ГК при сохранении короткостебелъности (Rebetzke, Richards, 1999). Подобные генотипы будут иметь колеоптиль почти в 2 раза длиннее, чем полукарликовые формы, что обеспечит большие силу роста, всхожесть, площадь листьев и быстрое смыкание междурядий в посеве (Кошкин, 2014).

Использование запасных веществ стебля для налива зерна при стрессе также способствует лучшей адаптации сортов яровой пшеницы к засухе и увеличению потенциала урожайности (Кумаков, 1985; Shearman et al., 2005).

При отборе исходного материала на засухоустойчивость применяют и такие оценочные показатели, как всхожесть семян и выживаемость проростков после прогрева, водоудерживающая способность тканей, проницаемость клеточных мембран для электролитов, образование пролина (ГОСТ Р 54947-2012).

В селекции яровой пшеницы очень часто используется экологическая оценка стабильности и пластичности сортов культуры (Давыдова и др., 2020).

Таким образом, адаптивный потенциал генотипов обеспечивается за счет разных механизмов. Комбинируя их при гибридизации и проводя комплексную оценку исходного материала на устойчивость к экстремальным абиотическим факторам среды, вероятно можно добиться удачного сочетания в совокупности с необходимым уровнем продуктивности в новом генотипе.

2 МЕСТО, МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Место проведения исследований

Научно-исследовательская работа выполнялась на материально-технической базе ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» в период с 2016 по 2021 годы в рамках тематического плана центра и кафедры растениеводства, селекции и семеноводства ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина» и Договоров о совместной научной деятельности с ФГБОУ ВО «Белгородский государственный аграрный университет имени В.Я. Горина» и ФГБНУ ФНЦ зернобобовых и крупяных культур.

2.2 Объект исследований

Объектом исследований служили современные сорта яровой пшеницы из ведущих селекционных центров России, которые были условно разделены на три опытных группы: высокоурожайные, средне- и низкоурожайные (табл. 1).

Таблица 1 – Характеристика основного опытного материала

Название сорта	Год районирования	Оригинатор сорта	Регион допуска
1	2	3	4
Высокоурожайные сорта			
Бурлак	2019	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	3, 7
Воронежская 13	Перспективный сорт		
Воронежская 18	2017	НИИСХ Центрально-Черноземной полосы им. В.В. Докучаева	5
Донэла М*	Перспективный сорт		
Мелодия Дона*	2014	ФГБНУ Федеральный Ростовский аграрный научный центр	6,7, 9
Рима	2017	ФГБНУ Федеральный научный агроинженерный центр ВИМ	3
Ульяновская 105	2017	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	4, 7, 9
Черноземноуральская 2	2013	НИИСХ Центрально-Черноземной полосы им. В.В. Докучаева	4, 5, 7
Среднеурожайные сорта			
Безенчукская 210*	2015	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	7, 9
Воронежская 20	Перспективный сорт		

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4
Донская Элегия*	2009	ФГБНУ Федеральный Ростовский аграрный научный центр	5, 6, 7, 8, 9
Лиза	Перспективный сорт		
Тулайковская Надежда	2017	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	7
Хуторянка	Перспективный сорт		
Юбилейная 80	Передан в государственное сортоиспытание		
Низкоурожайные сорта			
Арсея	2020	ФГБНУ «Федеральный научный агроинженерный центр ВИМ»	3
Аль Варис	2019	ФГБУН ФИЦ «Казанский научный центр РАН»	7
Безенчукская Нива*	2012	ФГБУН Самарский ФИЦ РАН	7, 9
Злата	2009	ФГБНУ ФИЦ «Немчиновка», ФГБНУ «Верхневолжский ФАНЦ»	1, 2, 3, 4, 7
Радмира	2020	ФГБНУ ФИЦ «Немчиновка»	4

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Опытный материал подбирался исходя из основных принципов моделирования параметров перспективного сорта, сформулированных В.А. Кумаковым (1985) для яровой пшеницы: зональность, ориентация на типичные производственные условия и на лучшие районированные сорта, учет изменений растений, происходящих в результате селекции.

Среди районированных в Центральном и Центрально-Черноземном регионах РФ, было 4 сорта высокоурожайных, 2 – среднеурожайных, 2 – низкоурожайных, один сорт твердой яровой пшеницы (Донская Элегия).

Сорта, высевались на опытном поле Шатиловской СХОС и НОПЦ «Интеграция» Орловского ГАУ. Площадь делянки составляла 25 м^2 и 10 м^2 соответственно, размещение – систематическое со смещением, повторность 4-х кратная (рис. 1).



Рисунок 1 – Общий вид делянок опытных сортообразцов яровой пшеницы в НОПЦ «Интеграция» Орловского ГАУ, 2020 г.

В вегетационных опытах выращивание растений осуществлялось методом почвенной культуры с использованием полимерных сосудов емкостью 5 кг сухой почвы. Изучались 4 сорта: Дарья, Кинельская Нива, Курьер и Любава (рис. 2).



Рисунок 2 – Общий вид вегетационного опыта, 2017 г.

Почва использовалась из пахотного горизонта опытного участка, просеянная через сито с отверстиями 10 мм. Удобрения вносили из расчета: азота 0,10 г, фосфора 0,15 г и калия 0,10 г на 1 кг почвы. Сосуды были снабжены трубками для нижнего полива. Перед посевом их доводили до поливного веса – из расчета 70% от полной влагоемкости почвы. Для посева отбирали хорошо развитые, неповрежденные семена, предварительно проросшие в чашках Петри на фильтровальной бумаге. Через 5-6 дней после появления всходов проводили прореживание, оставляя в сосуде по 5 растений (Гаврикова, Лаханов, 1981).

2.3 Методы учетов и наблюдений

В опытах учитывались:

1. Накопление сухого вещества по органам растения – методом взятия растительных проб в количестве 5-10 растений с каждой делянки сорта с последующим высушиванием сырой массы органов при температуре 105°С в сушильном шкафе марки СМ 50/250 – 1000 ШС. Повторность 4-х кратная.

2. Элементы структуры урожая определялись прямым подсчётом у 20 отобранных растений с учетной площади, повторность 4-х кратная.

3. Масса 1000 зерен находилась взвешиванием 500 семян в 2-х кратной повторности по сорту, согласно ГОСТу № 12 042-80.

4. Биохимические показатели зерна определялись по оригинальной методике фирмы FOS с помощью прибора марки Infratek 1241 (Швейцария), который позволяет на цельных семенах выявить содержание белка, крахмала, клейковины, седиментацию. Принцип работы прибора основан на инфракрасном сканировании семян у 10 автоматически отобранных опытных проб по каждому сорту (рис. 3).



Рисунок 3 – Анализатор зерна и семян марки «Infratek 1241»

5. Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) оценивали по оригинальной методике немецкой фирмы Heinz Walz GmbH с помощью переносного газоанализатора марки GFS-3000 FL (рис. 4).



Рисунок 4 – Внешний вид портативного газоанализатора марки GFS-3000 FL немецкой фирмы Heinz Walz GmbH

Учет осуществлялся на интактных растениях в режиме реального времени в основные фазы роста (кущение, выход в трубку, колошение, цветение, начало налива, молочно-восковая спелость) на листьях разных ярусов растений: 2-м снизу, предфлаговом и флаговом с $9^{\underline{00}}$ до $11^{\underline{00}}$ часов по московскому времени. В прикрепленной к листьям измерительной камере прибора интенсивность света поддерживалась на уровне 1000 мкмоль (фотонов)/м^{2}с, а температура воздуха – не выше 25°С. Дневной ход активности фотосинтеза изучался с $6^{\underline{00}}$ и до $19^{\underline{00}}$ часов на флаговых листьях 5-7 типичных растений для сорта. Для выявления реакции фотосинтетической системы сорта на интенсивность инсоляции измерительную камеру прибора прикрепляли к листу растения, поочередно устанавливая в ней разные режимы освещения: 300, 700, 1000, 1500, 2000 мкмоль (фотонов)/м^{2}с. Замеры проводили на 5-ти типичных растениях каждого сорта.

6. Эффективность использования воды (ЭИВ) растениями оценивали по отношению интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации (АТО).

7. Модельные опыты по изучению влияния донорно-акцепторных отношений на фотоактивность листьев растений проводились на 4-х сортах культуры (Арсея, Воронежская 20, Лиза, Триада), которые различались величиной уборочного индекса. В фазу колошения у 30 растений каждого сорта искусственным путем были удалены в определенной последовательности отдельные листья и колос (табл. 2).

Таблица 2 – Схема опыта по изучению влияния донорно-акцепторных отношений на интенсивность фотосинтеза листьев яровой пшеницы

№ п/п	Вариант	Интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов, мкмоль CO_2/м^{2}с		
		верхний (флаговый)	средний (предфлаговый)	нижний
1	Интактные растения – контроль	+	+	+
2	У растений только флаговый лист	+	-	-
3	У растений только флаговый и предфлаговый листья	+	+	-
4	У растений только предфлаговый и 3-й лист сверху	-	+	+
5	У растений отсутствует колос	+	+	+

По истечении 3-х дней с использованием переносного газоанализатора GFS-3000 FL на опытных растениях в режиме реального времени осуществляли учеты показателей активности фотосинтеза. Контролем служили интактные растения, произрастающие в середине делянки, у которых листья не имели повреждений вредителями и поражений болезнями.

8. Площадь листьев находили весовым методом (Корнилов, 1971) с использованием фотопланиметра LI-3000C американской фирма LI-COR (рис. 5).



Рисунок 5 – Внешний вид портативного фотопланиметра LI-3000C американской фирмы LI-COR

9. Изучение начального роста семян у опытных сортообразцов осуществляли в лабораторных условиях методом их проращивания в рулонах по ГОСТу 12038-84. По 50 зерновок раскладывали на смоченной водой фильтровальной бумаге шириной 30 см и длиной 40 см, сверху их закрывали узкой увлажненной полоской фильтровальной бумаги и сворачивали в рулон. Рулоны ставили в сосуд, заполненный на 1/3 водопроводной водой. На 7-е, 14-е и 21-е сутки проводили замеры длины стебля и корешка, а также определяли их сухую массу, повторность по сорту 4-х кратная (рис. 6).



Рисунок 6 – Учет показателей начального линейного роста методом рулонов

10. Выявление адаптивных возможностей генотипов осуществлялось на основе специальных полевых, вегетационных и лабораторных экспериментов с использованием портативного газоанализатора марки GFS – 3000 FL и климатической камеры «СМ/75-1000 ТВХ», позволяющей моделировать условия внешней среды: освещенность – от 2 до 100 тыс. люкс; относительную влажность воздуха – от 30 до 90% и температурный режим – от (-35) до +75°С (рис. 7).



Рисунок 7 – Изучение адаптивных возможностей генотипов яровой пшеницы с использованием климатической камеры «СМ/75-1000 ТВХ»

11. Засухоустойчивость сортов оценивали путем сравнительного морфофизиологического анализа растений при произрастании их в поле и вегетационных сосудах в условиях ограниченного и умеренного увлажнения, а также в лаборатории по прорастанию семян на осмотическом растворе маннита (Кожушко, 1988). Проращивание осуществлялось в чашках Петри и рулонным методом, адаптированным к яровой пшенице (ГОСТ 12038-84). В каждую чашку помещали по 100 семян и заливали 10 мл воды (контроль) или раствора маннита с осмотическим давлением 18 атм (опыт), повторность по сорту 8-и кратная (рис. 8).



Рисунок 8 – Определение устойчивости сортов яровой пшеницы к засухе по прорастанию семян в чашках Петри на осмотическом растворе маннита

Для предотвращения развития грибковой инфекции в раствор добавляли нистатин в количестве 1 таблетка на 1 л раствора. На 7-е сутки подсчитывали проросшие семена. Относительную засухоустойчивость (ОЗ) рассчитывали по формуле:

$$ОЗ = \frac{\text{(всхожесть семян в растворе маннита) х 100\%}}{\text{всхожесть семян в воде}}$$

Математическую обработку полученных экспериментальных данных проводили методами корреляционного, дисперсионного и вариационного анализов по Б.А. Доспехову (1985), с использованием компьютерных программ.

2.4 Погодные и агротехнические условия проведения опытов

Метеорологические условия в годы исследований (2016-2020 гг.) были разными, что проявлялось в неравномерном распределении осадков и температуры воздуха (прилож. 1).

В 2016 году апрель характеризовался очень влажной и теплой погодой: температура воздуха и количество осадков были соответственно на 2,9°С и на 32,6 мм выше среднемноголетней нормы. Температура воздуха в мае была на уровне среднемноголетней, а количество осадков во 2-й и 3-й декадах месяца на 24% ее больше. Во многом схожая погода отмечалась и в 1-й, и 2-й декадах июня, тогда как 3-я декада месяца, когда у растений активно формировались зерновки, характеризовалась сухой и жаркой погодой: осадков почти не было, а температура воздуха превышала среднемноголетнюю норму на 6,3°С. Достаточно жарким был и весь июль, при этом и дождливым (рис. 9).

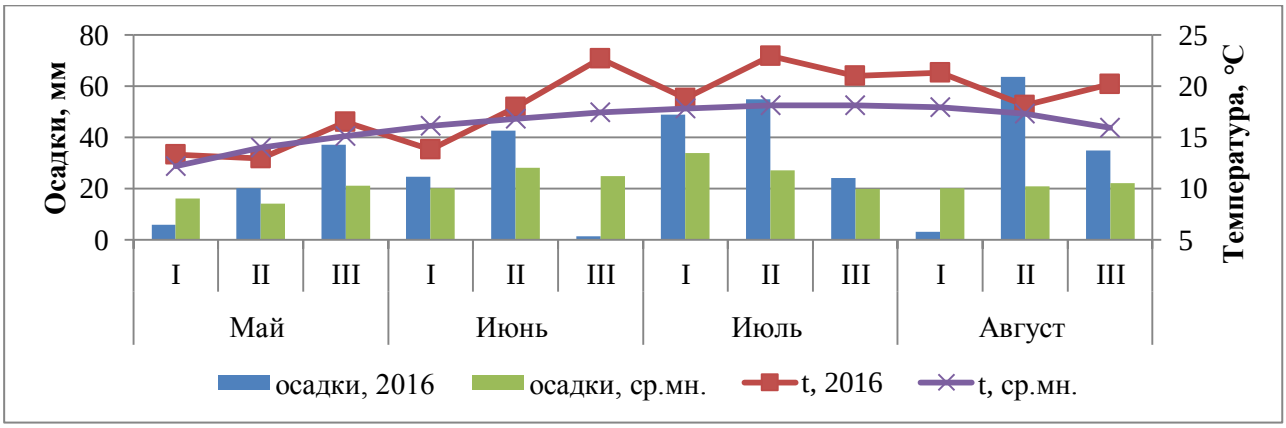


Рисунок 9 – Метеорологические условия вегетационного периода яровой пшеницы 2016 года (данные ОГМС при ФНЦ ЗБК, Орловский район)

В 2017 году третья декада апреля была холоднее на 4°С, а осадков выпало на 34% меньше среднемноголетней нормы. В 1-й и 3-й декадах мая температура воздуха была близка среднемноголетнему значению, а количество осадков ниже ее на 26%, тогда как 2-я декада характеризовалась не только большим количеством осадков, но и пониженной (в среднем на 2,6°С) температурой воздуха. Во многом схожая погода отмечалась и в 1-й декаде июня. В тоже время во 2-й и 3-й декадах месяца и 1-й декаде июля количество осадков было существенно ниже средней многолетней нормы, а температура воздуха близка к ней. В этот период у растений формировались зерновки и происходил активный их налив. Но 2-я декада и в особенности 3-я декады месяца, когда у растений шло созревание зерновок, наоборот, отмечались избыточным количеством осадков по отношению к среднемноголетней норме и относительно высокой температурой воздуха (рис. 10).

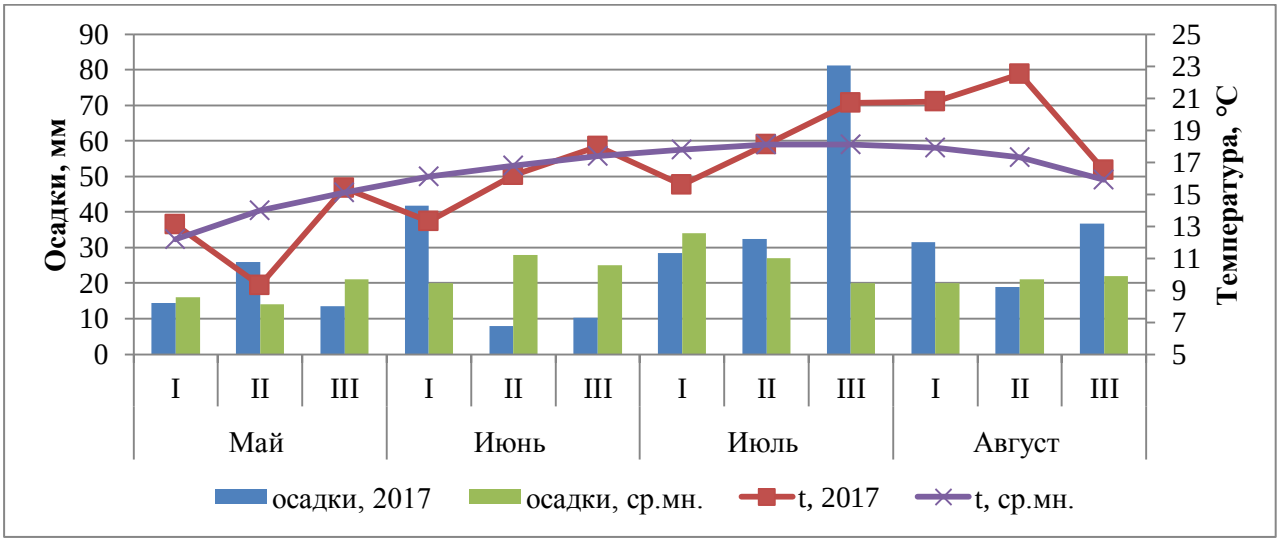


Рисунок 10 – Метеорологические условия вегетационного периода яровой пшеницы 2017 года (данные ОГМС при ФНЦ ЗБК, Орловский район)

В 2018 году апрель характеризовался относительно засушливой и прохладной погодой: температура воздуха и количество осадков были ниже среднемноголетней нормы соответственно на 2,1°С и 24%. Еще более засушливыми были все декады мая, а особенно июня и 1-й декады июля: в мае температура превышала среднемноголетнее значение на 3,2°С, а количество осадков отмечалось меньше

нормы на 38%; в июне температура воздуха была выше на 1,2°С, а количество осадков на 76% ниже среднемноголетних значений. Аналогичная погода наблюдалась и в 1-й декаде июля. В тоже время 2-я и 3-я декады месяца характеризовались частыми дождями и высокой температурой (рис. 11).

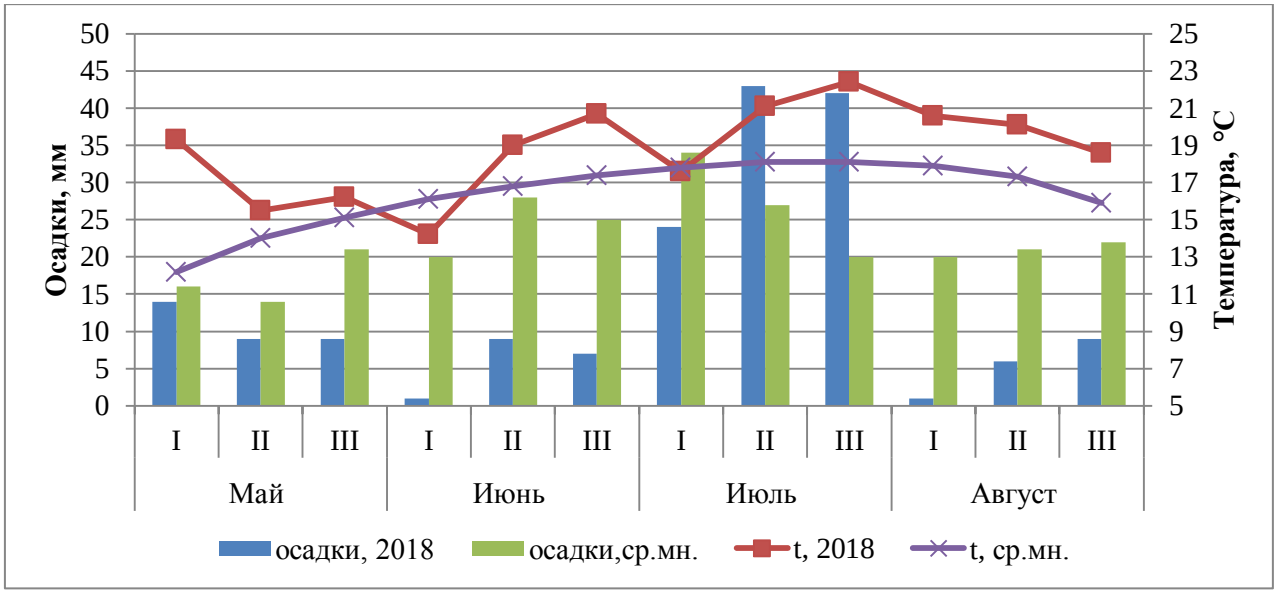


Рисунок 11 – Метеорологические условия вегетационного периода яровой пшеницы 2018 года (данные ОГМС при ФНЦ ЗБК, Орловский район)

То есть, в 2018 году фактически весь период вегетации растения яровой пшеницы сопровождался высоким температурами воздуха и ограниченным количеством осадков. Лишь на последних этапах развития (созревание) высокая температура воздуха сопровождалось обилием осадков в виде дождей.

В 2019 году в мае температура воздуха была выше в среднем на 2,4°С, а количество осадков в 1-й и 2-й декадах месяца на 49%, по сравнению со среднемноголетней нормой. Тогда как 3-я декада месяца и первые 2 декады июня характеризовались не только высокими температурами, но и ограниченным количеством осадков. Третья декада июня и все декады июля по погодным условиям были более благоприятными для роста и развития растений: температура значимо не превышала среднемноголетнее значение, а количество осадков было на ее уровне (3-я декада июня), несколько меньше (1-я и 2-я декады июля) или выше (3-я декада июля) (рис. 12).

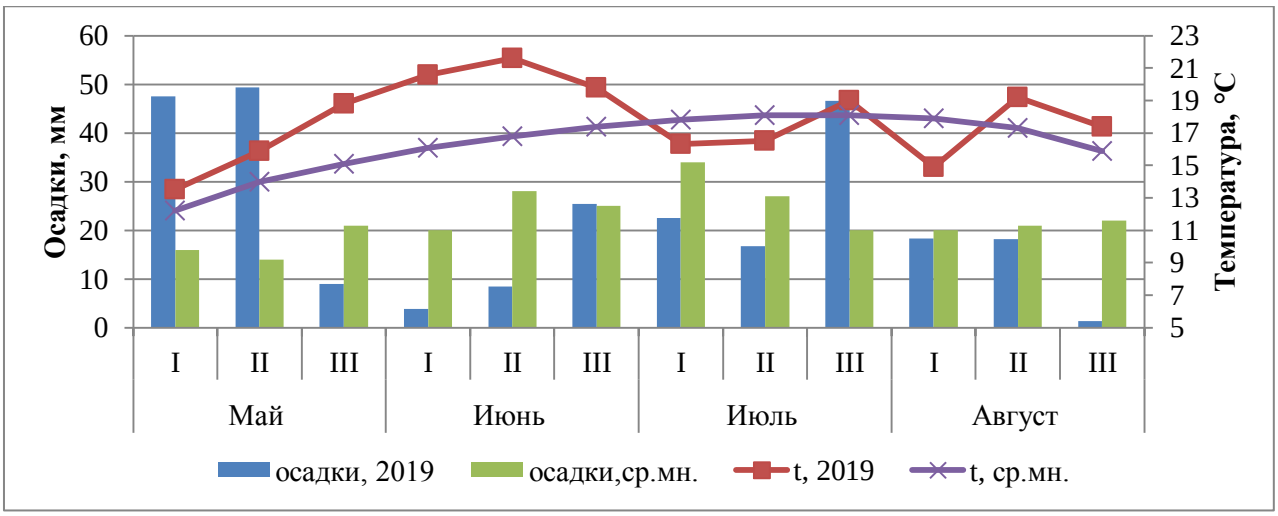


Рисунок 12 – Метеорологические условия вегетационного периода яровой пшеницы 2019 года (данные ОГМС при ФНЦ ЗБК, Орловский район)

Метеорологические условия вегетационного периода в 2020 году имели отклонения по количеству осадков и температуре воздуха от среднемноголетних условий. Количество осадков было выше на 18,6, а температура воздуха на 0,7°С (рис. 13).

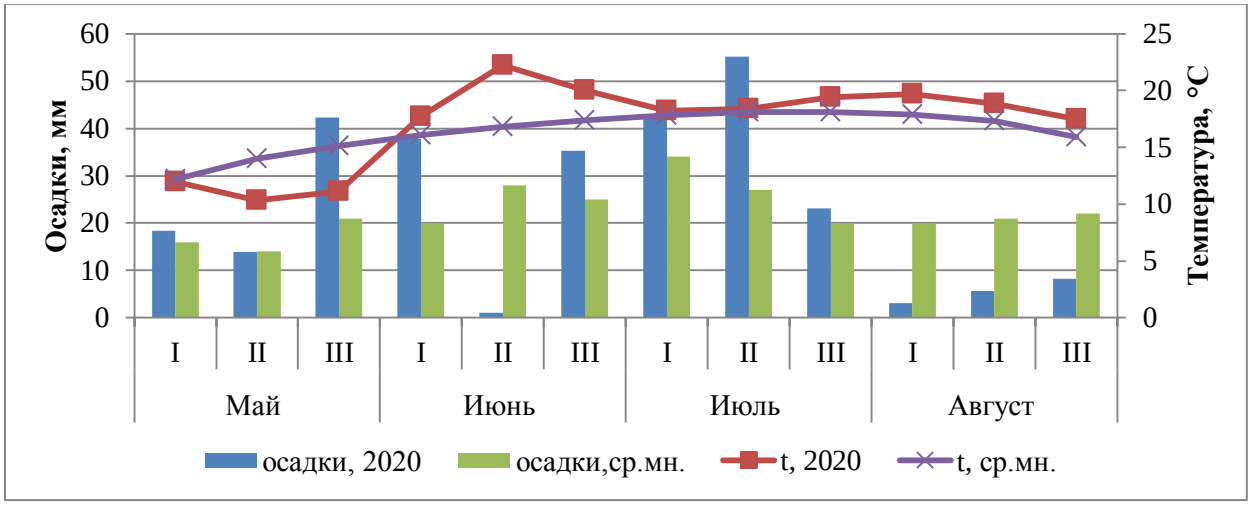


Рисунок 13 – Метеорологические условия вегетационного периода яровой пшеницы 2020 года (данные ОГМС при ФНЦ ЗБК, Орловский район)

Почва опытного участка характеризовалась как темно-серая лесная. Содержание гумуса – 6,6%, доступного фосфора (P_2O_5) – 8,1, а обменного калия (K_2O) – 10 мг/100 г почвы.

Уход за посевами выполняли в соответствии с зональной агротехнологией.

3 УРОЖАЙНОСТЬ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КАЧЕСТВА ЗЕРНА У СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

По экспериментальным данным Ю.Б. Коновалова (1981), Н.Т. Ниловской и Т.А. Разореновой (1977), репродуктивный потенциал яровой пшеницы способен обеспечить формирование урожайности зерна от 20,0 до 30,0 т/га, если создать все необходимые условия для его реализации. В тоже время фактическая ее величина по основным зернопроизводящим регионам России составляет в настоящее время в среднем 1,9 т/га, то есть 10-20% от максимально возможного. Одна из причин – несовершенство возделываемых сортов.

3.1 Урожайность и составляющие ее элементы

Результаты наших исследований показали, что у районированных в настоящее время сортов яровой пшеницы одной из главных причин большого разрыва между потенциальной и фактической урожайностью является низкая адаптивная способность растений. Современные сорта культуры в благоприятных погодных условиях Орловской области формируют урожайность зерна в среднем 3,55 т/га, а лучшие из них – до 4,27 т/га и более. Тогда как максимальная ее величина составляет 6,54 т/га, то есть в 2,1 раза выше средней в годы исследований (рис. 14).

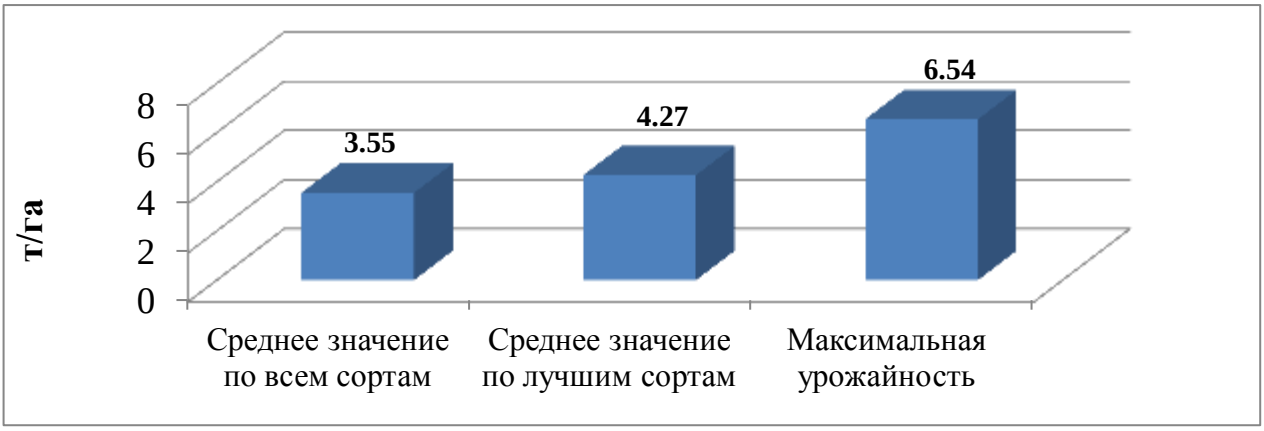


Рисунок 14 – Урожайность зерна яровой пшеницы, сформированная опытными сортами в условиях экологического испытания Шатиловской СХОС, среднее за 2016-2020 гг.

Формируемая урожайность зерна существенно зависела от погодных условий вегетации растений. Ее средняя величина по годам исследований варьировала от 2,10 до 4,55 т/га. Наиболее высокая масса семян на единицу площади (в среднем 4,47 т/га) формировалась у опытных сортов яровой пшеницы в 2019 и 2020 годах, а наименьшая – в 2018 году: ее величина в этот год была в среднем на 53,0% меньше по сравнению с 2019 и 2020 годами, и в среднем на 42,8% меньше, чем в 2016 и 2017 годы (рис. 15).

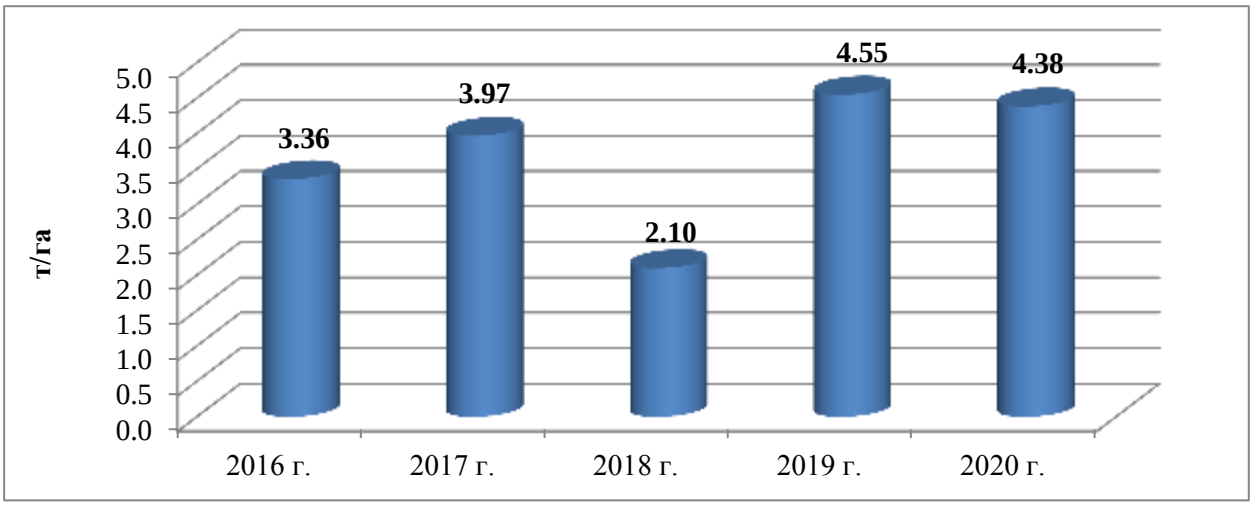


Рисунок 15 – Урожайность зерна яровой пшеницы в среднем по изученным сортам в годы исследований

У высокоурожайных сортов масса зерна на единицу площади составляла 2,14-5,03 т/га; у среднеурожайных – 2,03-4,40 т/га; у низкоурожайных – 2,14-4,00 т/га. Превосходство высокоурожайных сортов над низкоурожайными в среднем достигала 1,2 т/га и достоверно проявлялось в основном в годы с относительно благоприятными метеоусловиями для вегетации растений (2017, 2019, 2020), тогда как в погодных условиях близким к экстремальным, особенно в период формирования и налива зерновок (2018), генотипические различия по урожайности нивелировались (рис. 16).

Среди высокоурожайных сортов наиболее высокую массу зерна на единицу площади посева в среднем за годы исследований (от 4,16 до 4,27 т/га) формировали Донэла М, Воронежская 18, Бурлак. Значимых различий между сортами мягкой и твердой пшеницы не наблюдалось (прилож. 2).



Рисунок 16 – Урожайность зерна современных сортов яровой пшеницы в годы экологического испытания, в среднем по группам (*$НСР_{05}$ в 2016 г. составляла 0,22; в 2017 г. – 0,30; в 2018 г. – 0,25; в 2019 г. – 0,21; в 2020 г. – 0,29 т/га)

Итак, можно констатировать, что у современных сортов яровой пшеницы, по-прежнему, сохраняется высокая зависимость урожайности от условий вегетации, несмотря на то, что за период научной селекции у культуры был достигнут огромный прогресс: благодаря созданию селекционером Н. Барлаугом мексиканских сортов пшеницы интенсивного типа, урожайность культуры в западной Европе выросла с 3,0 до 5,0 т/га (Прянишников, 1945).

Заметным был рост урожайности яровой пшеницы и в Канаде: за 60 лет селекции (1911-1971) составил более 40% (Dubetz, Oosterveld, 1979).

Во многом схожие достижения селекции культуры отмечены в условиях Среднего Поволжья (Кумаков, 1985).

Следовательно, для решения существующей проблемы необходимо активно работать над увеличением адаптивного потенциала новых сортов. Селекционная работа в данном направлении вполне может быть успешной, так как влияние генотипа на величину урожайности яровой пшеницы более весомо, чем метеоусловий. В 2016 году интервал генотипического варьирования урожайности зерна у сортов яровой пшеницы находился в диапазоне от 3,00 до 3,70 т/га, в 2017 – от 2,90 до 5,10 т/га, в 2018 г. – от 1,62 до 3,01 т/га, 2019 г. – от 3,80 до 5,60 т/га, в 2020 г. – от 2,96 до 6,54 т/га (прилож. 2).

Современные сорта яровой пшеницы существенно отличались не только по урожайности, но и по ее структуре. Интервал генотипического варьирования массы семян с растения в среднем по группам составлял: в 2017 году – от 0,61 до 0,99 г; в 2018 году – от 0,59 до 1,11 г; в 2019 году от 1,22 до 2,05 г и в 2020 году – от 0,67 до 1,48 г (рис. 17).

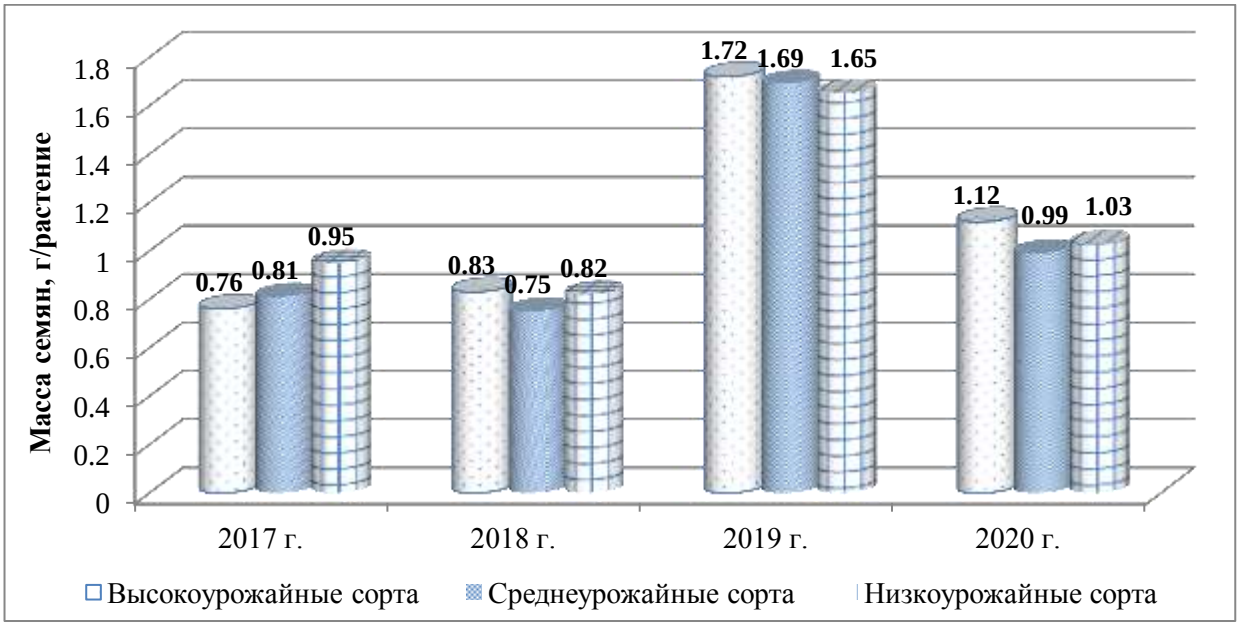


Рисунок 17 – Семенная продуктивность растений у опытных групп сортов яровой пшеницы в годы исследований

Связь семенной продуктивности растений с урожайностью была положительной и определялась как озерненностью колоса, так и крупностью образующихся зерновок. Коэффициент корреляции между массой и количеством зерен в колосе составлял в среднем +0,62, а с массой 1000 зерен +0,47. Причем в годы (2017, 2018) с жесткими по увлажнению и температуре воздуха условиями в период генеративного развития, урожайность современных сортов яровой пшеницы в большей степени коррелировала с количеством зерен в колосе (r =0,55…0,64), тогда как в более благоприятных погодных условиях (2019, 2020) – с массой 1000 зерен (r =0,59…0,72) (рис. 18).

По данным В.А. Кумакова (1985), в результате многолетней селекции в условиях Среднего Поволжья у яровой пшеницы существенно возросли масса зерна с колоса, общий объем зерновок, продолжительность и интенсивность их налива. В

зерновках увеличились число клеток эпидермиса и размеры клеток алейронового слоя. По его мнению, дальнейший прогресс селекции яровой пшеницы на продуктивность должен идти как в направлении повышения величины колоса и крупности зерна, так и за счет увеличения числа зерен и массы зерна с растения.

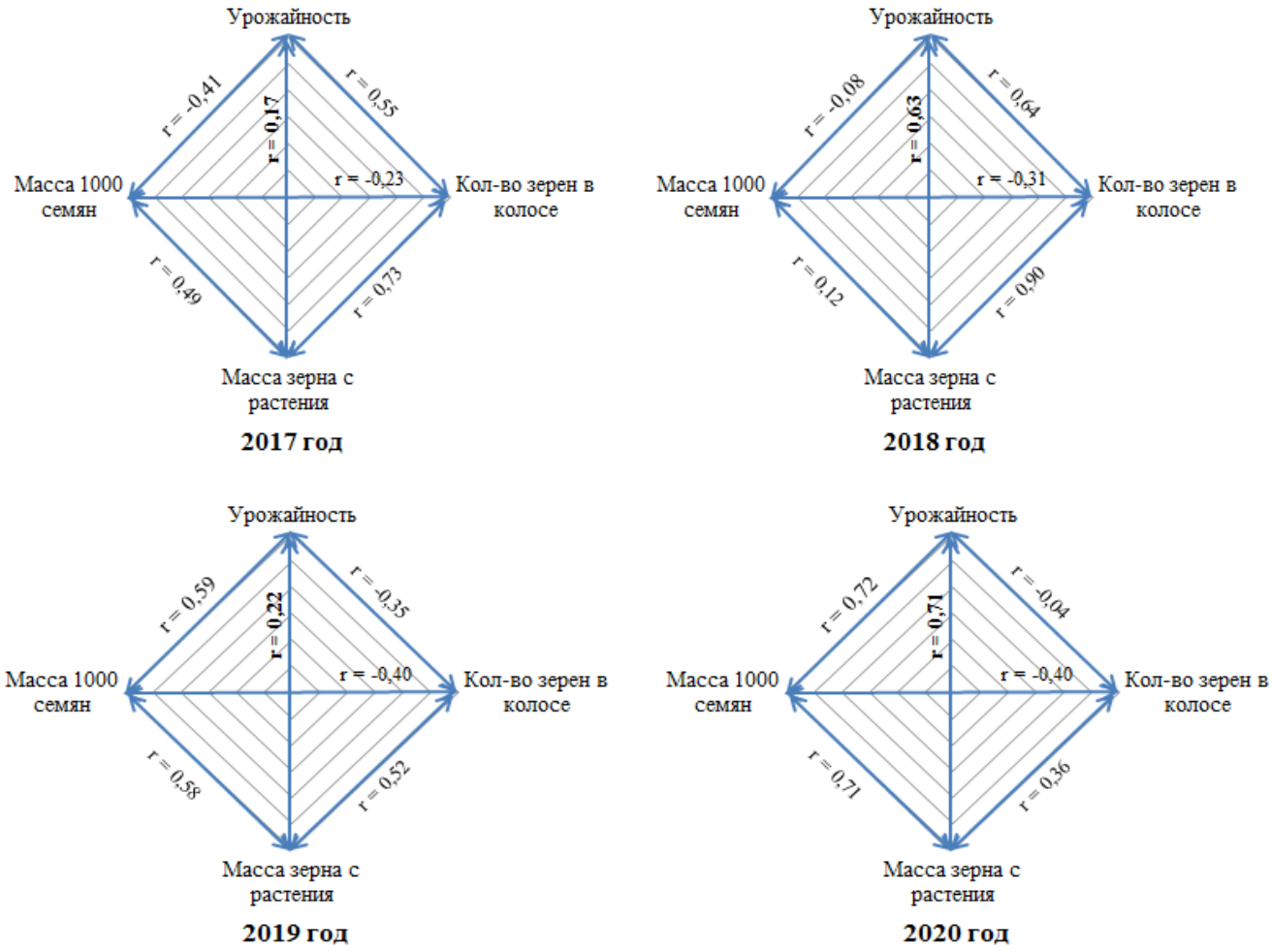


Рисунок 18 – Связь урожайности с семенной продуктивностью растений, количеством зерен и их крупностью

У изученных современных сортов культуры в условиях Орловской области, относящейся к Центрально-Черноземному региону России, в среднем за годы исследований количество колосков в колосе варьировало в диапазоне от 11,2 до 16,1 шт., зерен в колосе – от 25,0 до 39,2 шт.; масса 1000 зерен – от 29,3 до 44,4 г. Между сортами мягкой и твердой пшеницы существенных различий не выявлено. В каждой опытной группе имелись сорта, как с высокой озерненностью колоса и массой 1000 зерен, так и относительно небольшими значениями данных

признаков. Однако прослеживается определенная тенденция, проявляющаяся в том, что высокоурожайные сорта культуры характеризуются, как правило, более крупными зерновками, а низкоурожайные выделяются большим количеством зерен в колосе (рис. 19 и 20).

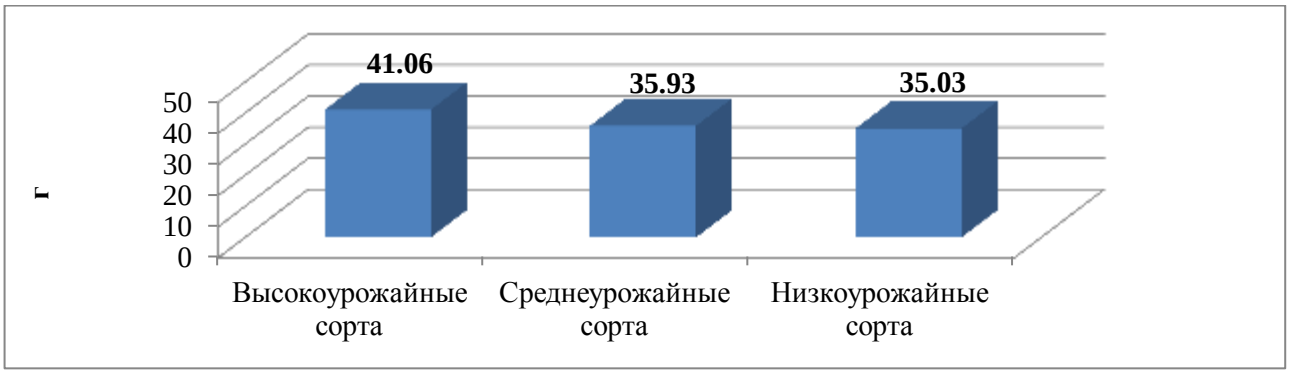


Рисунок 19 – Масса 1000 зерен* у изученных групп современных сортов яровой пшеницы в среднем за годы исследований (*$НСР_{05}$=0,73)

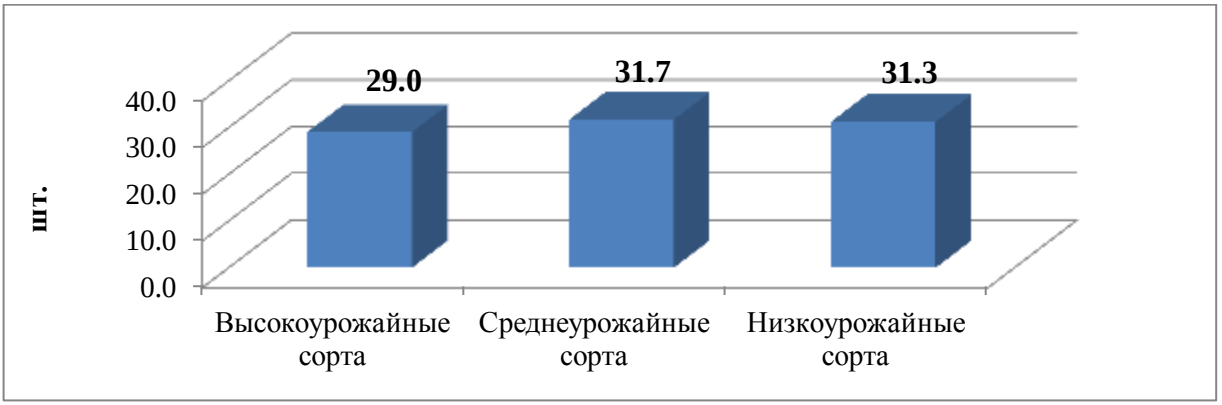


Рисунок 20 – Озерненность колоса* растений у изученных групп современных сортов яровой пшеницы в среднем за годы исследований (*$НСР_{05}$=1,2)

То есть, формирование повышенной урожайности зерна достигается у современных сортов культуры преимущественно за счет массы 1000 зерен, а количество зерновок при этом остается без изменения или же снижается. Среди высокоурожайных сортов наибольшей сбалансированностью элементов структуры урожая характеризуются Бурлак, Воронежская 13, Донэла М и Мелодия Дона, которые могут быть использованы в качестве ценного исходного материала при создании перспективных сортов в Центрально-Черноземном регионе России Сортам твердой пшеницы было присуще формирование небольшого количество колосков, но с лучшей озерненностью и крупностью (табл. 3).

Таблица 3 – Показатели структуры урожая у сортов яровой пшеницы, различающихся уровнем продуктивности, среднее за 2017-2020 гг.

Сорт	Масса зерна		Количество, шт./растение			Масса 1000 зерен, г
	с единицы площади, т/га	с растения, г	колосков	зерен в колосе	зерен в колоске	
Высокоурожайные сорта						
Бурлак	4,16	1,23	15,35	29,77	1,94	40,55
Воронежская 13	4,01	1,27	12,83	29,69	2,31	43,28
Воронежская 18	4,20	1,09	14,43	29,57	2,05	41,39
Донэла М*	4,27	1,18	11,19	25,84	2,31	44,26
Мелодия Дона*	4,00	1,20	11,39	26,63	2,34	44,37
Рима	4,06	1,38	15,29	34,45	2,25	39,11
Ульяновская 105	3,99	1,08	14,45	29,32	2,03	38,11
Черноземноуральская 2	3,37	0,85	13,51	26,99	2,00	37,40
Среднее значение	4,01	1,16	13,56	29,03	2,15	41,06
Среднеурожайные сорта						
Безенчукская 210*	3,23	1,08	11,78	24,98	2,12	42,55
Воронежская 20	3,17	1,06	14,76	29,24	1,98	35,62
Донская Элегия*	3,43	1,08	11,64	27,36	2,35	39,08
Лиза	3,20	0,96	13,87	32,81	2,37	29,27
Тулайковская Надежда	3,33	1,20	14,13	33,29	2,36	37,24
Хуторянка	3,25	1,15	13,98	35,00	2,50	32,76
Юбилейная 80	3,37	1,39	16,07	39,24	2,44	35,01
Среднее значение	3,28	1,13	13,75	31,70	2,30	35,93
Низкоурожайные сорта						
Аль Варис	3,34	0,96	16,06	33,33	2,08	30,04
Арсея	3,06	1,14	14,70	32,85	2,23	34,67
Безенчукская Нива*	3,24	1,16	12,64	27,59	2,18	36,72
Злата	3,13	1,05	12,86	27,03	2,10	38,57
Радмира	3,25	1,27	15,63	35,48	2,27	35,14
Среднее значение	3,20	1,12	14,38	31,25	2,17	35,03
$НСР_{05}$	0,11	0,07	-	1,17	-	0,73

Примечание: *– сорта твердой яровой пшеницы.

Использование в селекции зерновых культур элементов структуры урожая, в качестве основных критериев оценки и отбора исходного селекционного материала, с одной стороны, обусловлено простотой их учета и высокой наследуемостью, с другой – производственной ценностью для сорта (Васильчук, 2001; Драгавцев, 2003). К примеру, укрупнение семян положительно влияет на интенсивность начального роста и урожайность сорта, но, как правило, приводит к снижению его качества, увеличению выхода колотого зерна и нормы высева (Багавиева, Василова, 2009). Исследования показывают, что наиболее

продуктивные сорта обладают более сбалансированным развитием признаков структуры урожая (Кумаков и др., 1994; Прянишников, 2018).

Таким образом, у вновь создаваемых сортов яровой пшеницы дальнейшего роста урожайности можно добиваться как за счет увеличения количества зерновок в колосе, так и их крупности, или посредством того и другого признака одновременно, учитывая их целевое использование. Генофонд культуры располагает для этого необходимым полиморфизмом, чтобы проводить целенаправленную селекцию.

При этом важно добиваться не только сбалансированности развития элементов структуры урожая, но и получения качественного урожая зерна, учитывая, что яровая пшеница является важной продовольственной культурой России и многих стран мира (Макаренко, 2011; Смирнов, Суслов, 2013).

3.2 Биохимические показатели качества зерна

Показано, что в Центральных областях России, как и других регионах страны (Дегтярев, 1981; Зверева и др., 2013; Прянишников, 2018; Бекетова и др., 2018), погодные условия вегетации растений оказывают заметное влияние не только на величину урожая современных сортов яровой пшеницы, но и его качество. В годы исследований содержание белка в их зерне варьировало в диапазоне от 13,3 до 15,8%, клейковины – от 21,9 до 28,9%, крахмала – от 62,9 до 65,0%, а седиментация – от 44,4 до 59,4%. Наиболее стабильным в меняющихся метеоусловиях произрастания был крахмал, а лабильными – белок, клейковина и седиментация, содержание которых в зерне было особенно высоким в 2018 году, в условиях ограниченного увлажнения и повышенной температуры воздуха в период массового образования и налива зерновок. Тогда как в относительно благоприятных условиях вегетации для растений (2019 и 2020 гг.), значение этих показателей были минимальны (рис. 21).

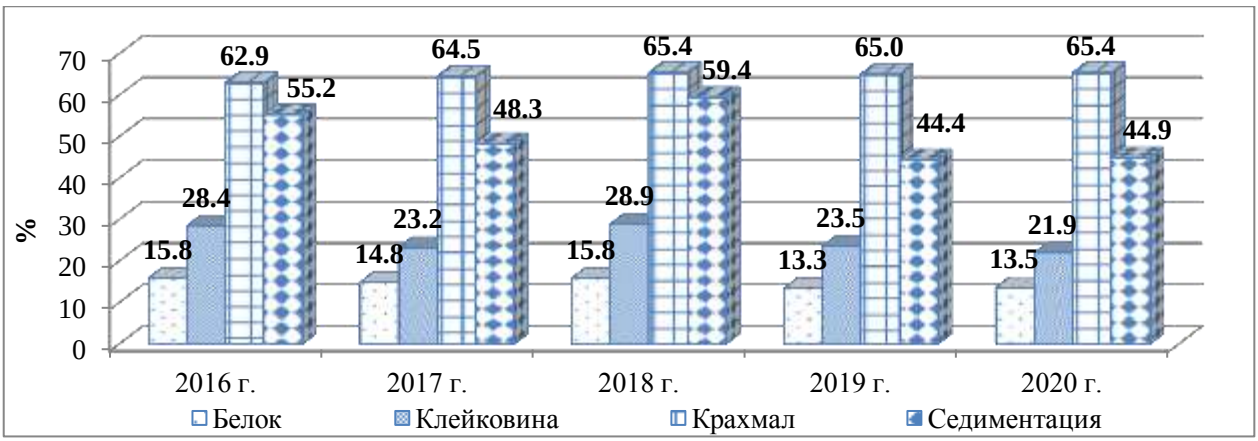


Рисунок 21 – Средние значения биохимических показателей качества зерна у изученных сортов яровой пшеницы в годы исследований

Во многом схожие экспериментальные данные получены и у других групп сортообразцов яровой пшеницы, отличающихся количественным и качественным составом генотипов (табл. 4, прилож. 3-7).

Таблица 4 – Средние значения биохимических показателей качества зерна у изученных сортов яровой пшеницы в годы исследований

Год	Кол-во изучен. сортов	Биохимические показатели, %			
		белок	крахмал	клейковина	седиментация
2016	36	16,1 ±0,29	62,7 ±0,47	28,2 ±0,76	55,3 ±0,90
2017	15	14,7 ±0,53	64,3 ±0,39	22,7 ±0,87	47,6 ±0,89
2018	30	16,1 ±0,22	62,5 ±0,23	28,9 ±0,65	59,1 ±0,72
2019	26	13,2 ±0,27	65,0 ±0,31	23,1 ±0,73	43,6 ±0,77
2020	19	13,3 ±0,18	65,1 ±0,32	21,7 ±0,43	44,7 ±0,72

Известно, что высокая влажность и низкие температуры, в большинстве случаев, снижают качество клейковины, в тоже время аридные условия способствуют образованию ее более сильной, что в наибольшей степени проявляется на заключительных этапах развития (Асеева, 2016; Прянишников, 2018).

Подтверждается вывод и о том, что между величиной урожайности и показателями хлебопекарных качеств зерна проявляется выраженная обратная связь (Волкова, 2016).

В годы исследований коэффициент корреляции урожайности с содержанием белка достигал значения (-0,87), а с содержанием клейковины (-0,85). Наиболее заметно отмеченная связь проявлялась 2018 году, когда во время формирования и налива зерновок отмечались повышенная температура воздуха и ограниченное количество осадков.

В тоже время связь урожайности с содержанием крахмала в основном была положительной. Величина коэффициента корреляции между показателями изменялась в годы исследований от 0,16 до 0,52. Существенной она была в годы (2017, 2019, 2020), когда формировалась повышенная урожайность зерна.

Корреляция между содержание белка и клейковиной была положительной и наиболее значимой (0,91…0,93…0,96…0,98), а с крахмалом отрицательной: ее значение в годы исследований варьировало от (-0,41) до (-0,86) (рис. 22).

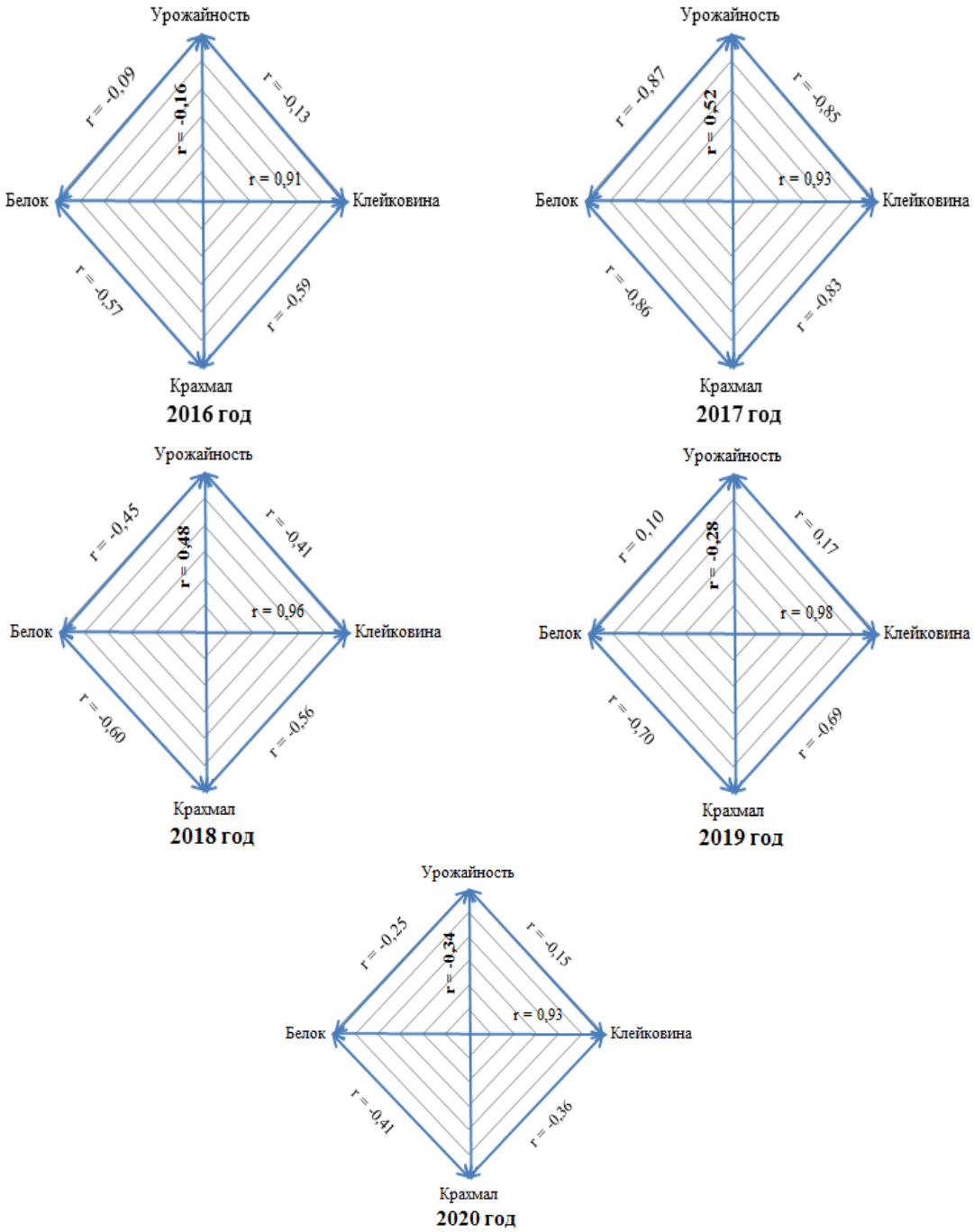


Рисунок 22 – Связь урожайности с биохимическими показателями зерна яровой пшеницы в годы исследований

Известно, что в результате селекции рост урожайности у зерновых культур в основном достигается за счет нарастания углеводной части (увеличения содержания крахмала), при выраженной тенденции снижения в нем доли белка, то есть посредством синтеза наименее энергоемких органических соединений (Ильина, 1970).

В определенной степени это подтверждается и результатами наших опытов. В годы исследований современные крупнозерные высокоурожайные сорта яровой пшеницы в целом по группе превосходили низкоурожайные по содержанию в зерне крахмала в среднем на 0,7%, а по содержанию белка и клейковины на столько же им уступали. Особенно значимые различия наблюдались по седиментации: высокоурожайные сорта по величине этого показателя уступали средне- и низкоурожайным в среднем на 2,3 и 5,7% соответственно (рис. 23).

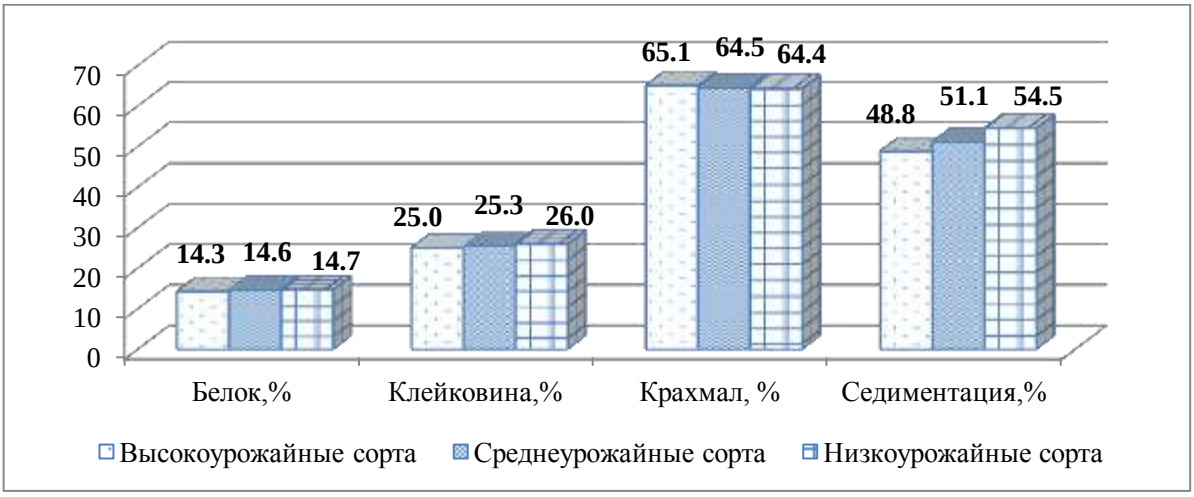


Рисунок 23 – Значения биохимических показателей качества зерна у изученных групп сортов яровой пшеницы, в среднем за 2016-2020 гг.
(ср. откл.: белок – ±0,30; клейковина – ±0,40; крахмал – ±0,53; седиментация – ±0,80)

Следует обратить внимание на то, что невысокой седиментацией (качеством клейковины) отличались и многие опытные сорта твердой пшеницы – Донэла М, Безенчукская 210, Безенчукская Нива (прилож. 3-7). Вероятнее всего это связано с определенным несоответствием природно-климатических условий Центрально-Черноземного региона их сортовым особенностям, которые ориентированы в большей степени на южные территории возделывания.

Итак, можно констатировать, что по мере роста урожайности у современных сортов яровой пшеницы, по-прежнему, сохраняется тенденция к снижению содержания в зерне белка, клейковины и седиментации. По нашему мнению, это происходит потому, что в результате селекции фотоэнергетический потенциал растений не увеличивается, а фактически остается на достигнутом в ходе эволюции уровне (Амелин, 2001). И, очевидно, его возможностей в настоящее время уже не хватает, чтобы одновременно обеспечить получение высокого, качественного и стабильного урожая, так как для этого требуется значительно больше энергии, чем ее усваивают современные культурные растения (Амелин, Чекалин, 2015). Поэтому повысить средствами селекции в зерне яровой пшеницы содержание крахмала, очевидно, будет намного проще, чем обеспечить рост белка, на образование которого требуется гораздо больше (где-то в 5 раз) энергетических затрат, чем на углеводы.

Однако наличие современных сортов, формирующих высокую урожайность с высоким содержанием белка и клейковины (Рима – 4,1 т/га, 15,1% и 27,3%; Мелодия Дона – 4,0 т/га, 15,0% и 25,1%; Ульяновская 105 – 4,0 т/га, 15,3% и 26,9%; Черноземноуральская 2 – 3,4 т/га, 14,5% и 26,5%), указывает на то, что селекция в этом направлении не безнадежна, а может быть эффективной, если к тому же учитывать, что эти хозяйственные показатели сорта имеют широкий генотипический интервал изменчивости. В годы исследований в зерне высокоурожайных сортов белка содержалось от 12,2 до 15,3%, клейковины – от 19,1 до 27,7%, крахмала – от 64,0 до 66,6%, а седиментация варьировала от 36,9 до 57,4%.

В данном случае следует обратить особое внимание, прежде всего, на седиментацию (набухаемость) муки, которая характеризует качество клейковины. (Дорохов, Пшеничная, 2014). По литературным данным, седиментация имеет среднюю вариабельность по годам (Сандухадзе и др., 2005) и высокую наследственную обусловленность (Нецветаев, 2009). Поэтому на первых этапах селекции при наличии небольшого количества зерна, оценку его качества у селекционного материала рекомендуется проводить по величине седиментации (Нецветаев, 2009).

В годы исследований наиболее высокой седиментацией, а также содержанием клейковины и белка характеризовались высокоурожайные сорта Черноземноуральская 2, Ульяновская 105, Рима и твердая пшеница Мелодия Дона, которые несомненно представляют большой интерес для селекции (табл. 5).

Таблица 5 – Значение биохимических показателей качества зерна у изученных сортов яровой пшеницы в условиях экологического испытания на Шатиловской СХОС, среднее за 2016-2020 гг.

Сорт	Среднее значение, %			
	белок	клейковина	крахмал	седиментация
Высокоурожайные сорта				
Бурлак	12,2	22,4	66,3	36,9
Воронежская 13	14,5	27,7	66,6	48,2
Воронежская 18	13,8	23,3	65,3	46,9
Донэла М*	13,9	24,2	64,0	43,4
Мелодия Дона*	15,0	25,1	64,5	50,2
Рима	15,1	27,3	64,2	51,8
Ульяновская 105	15,3	26,9	64,3	55,6
Черноземноуральская 2	14,5	26,5	65,5	57,4
Среднеурожайные сорта				
Безенчукская 210*	14,0	22,2	64,1	42,8
Воронежская 20	14,4	24,2	64,9	49,0
Донская Элегия*	14,6	26,3	63,9	49,4
Лиза	14,1	24,6	65,5	49,5
Тулайковская Надежда	14,3	23,4	64,1	50,2
Хуторянка	14,8	26,6	64,7	54,8
Юбилейная 80	16,1	29,6	64,2	62,1
Низкоурожайные сорта				
Арсея	14,6	25,6	65,4	59,8
Аль Варис	14,2	25,0	64,9	50,8
Безенчукская Нива*	14,3	24,0	63,8	48,1
Злата	15,9	29,1	64,1	59,4
Радмира	14,5	26,4	63,6	54,8
$НСР_{05}$	0,5	0,7	0,6	1,3

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Развитие элементов структуры урожая оказывало как положительное, так и отрицательное значение, в зависимости от условий вегетации растений. К примеру, в жестких погодных условиях 2018 года, когда формировалась самая низкая урожайность, коэффициент корреляции между количеством зерен и биохимическими показателями их качества в основном был положительным и составлял: с содержанием клейковиной 0,27; с седиментацией 0,67; с содержанием крахмала 0,20 (рис. 24).

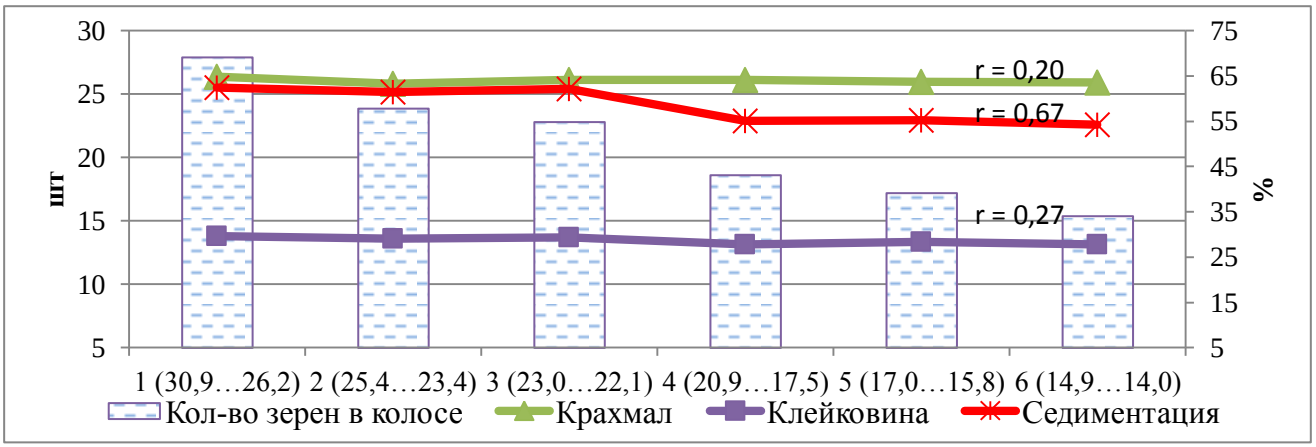


Рисунок 24 – Связь биохимических показателей качества зерна с озерненностью колоса у изученных сортов яровой пшеницы в погодных условиях вегетации 2018 г.

Однако в погодных условиях 2019 года его значение было достоверным только с содержанием крахмала – r= 0,31 (рис. 25).

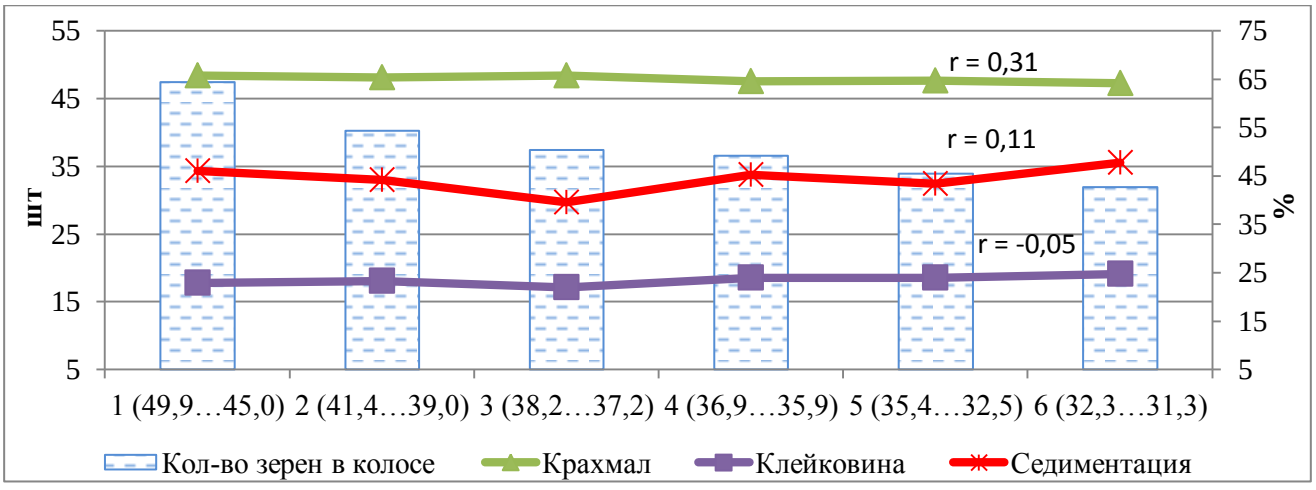


Рисунок 25 – Связь биохимических показателей качества зерна с озерненностью колоса у изученных сортов яровой пшеницы в погодных условиях вегетации 2019 г.

В тоже время укрупнение зерновок в жестких условиях произрастания растений, в большей степени, оказывало отрицательное влияние на многие биохимические показатели качества урожая, по причине изменения соотношения синтезируемых органических веществ в зерновках в пользу углеводных соединений – крахмала. В 2018 году значение коэффициента корреляции между массой 1000 зерен и содержанием клейковины составляло (-0,11), а с седиментацией (-0,62), на что следует обратить особое внимание при подборе перспективного исходного материала в селекции на качество (рис. 26).

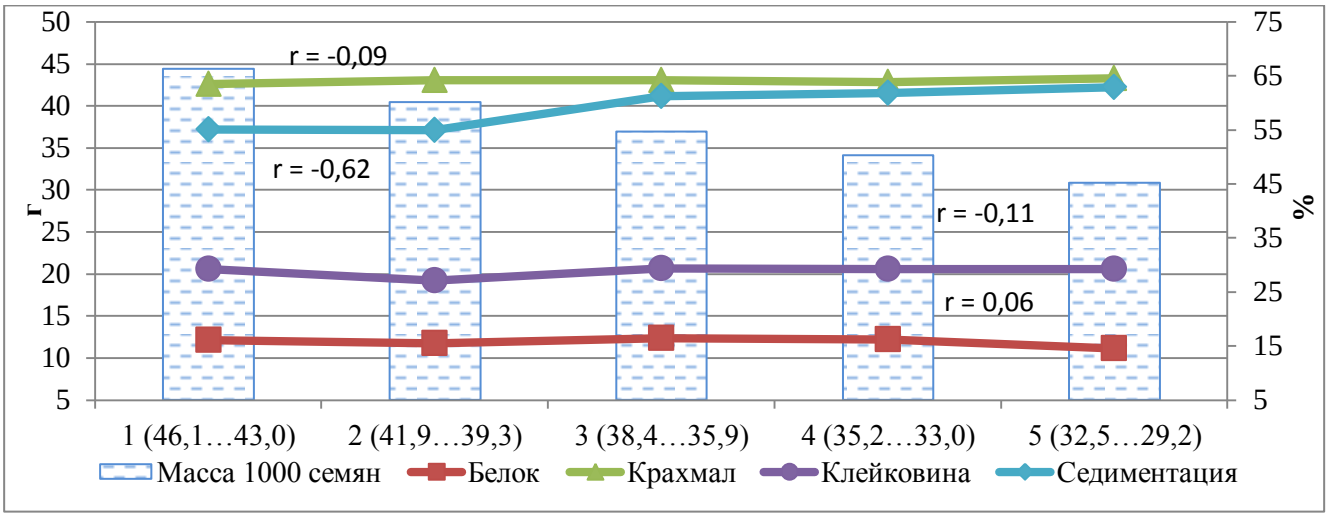


Рисунок 26 – Связь массы 1000 зерен с биохимическими показателями их качества у изученных сортов яровой пшеницы в условиях вегетации 2018 г.

Это означает, что при создании сортов пшеницы яровой на продовольственное использование предпочтение, очевидно, следует отдавать отбору форм с повышенным количеством зерновок в колосе, а для технических и кормовых целей можно ориентироваться и на укрупнение зерновок, используя генетические ресурсы культуры. Генофонд культуры обладает для этого необходимым полиморфизмом элементов структуры урожая, чтобы проводить по данным направлениям селекцию. В среднем за годы исследований диапазон варьирования элементов структуры урожая у опытных сортообразцов пшеницы яровой составлял: масса зерна с растения изменялась от 0,85 до 1,39 г; количество колосков у растений – от 11,2 до 16,1 шт.; количество зерен в колосе – от 25,0 до 39,2 шт.; масса 1000 зерен – от 29,3 до 44,4 г.

Итак, яровая пшеница обладает необходимым биологическим потенциалам, чтобы в условиях Центрально-Черноземного региона России формировать относительно качественный урожай зерна: содержание белка – до 16,0%; клейковины – от 28,0% и более, крахмала – от 63,0%, седиментация – 60,0-65,0%. Однако между величиной урожая и показателями качества зерна существует выраженная отрицательная связь. Поэтому создать новые сорта яровой пшеницы, формирующие не только высокий, но и качественный урожай зерна на продовольственные цели, по-видимому, будет намного сложнее, чем на кормовое и техническое использование.

В тоже время наличие отдельных сортов яровой пшеницы, формирующих высокую урожайность с высоким содержанием белка и клейковины, свидетельствует, что селекция в этом направлении может быть эффективной. Подтверждением тому являются, к примеру, результаты отбора, проведенные селекционером В.Т. Городовым (2003) у мягкой и твердой яровой пшеницы. Отобранные им линии мягкой пшеницы Л-3273 и Л-545 (93) содержали соответственно 34,6 и 33,0% клейковины I группы качества, что на 1,5-2,0% выше, чем у стандартного сорта Прохоровка. У твердой пшеницы лучшей линией по качеству стала Л-61, которая содержала 33,8 % клейковины I группы качества (Городов, 2003).

4 ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ И ТРАНСПИРАЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ У СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ УРОЖАЙНОСТЬЮ

4.1 Структурно-функциональные показатели листовой системы растений

Площадь листьев. В годы исследований площадь листьев растений яровой пшеницы варьировала от 58,7 до 105,0 см^2. Максимальная ее величина отмечалась в 2020 году, а наименьшая – в 2019 году, что свидетельствует об определенной зависимости этого показателя от условий вегетации растений (рис. 27).

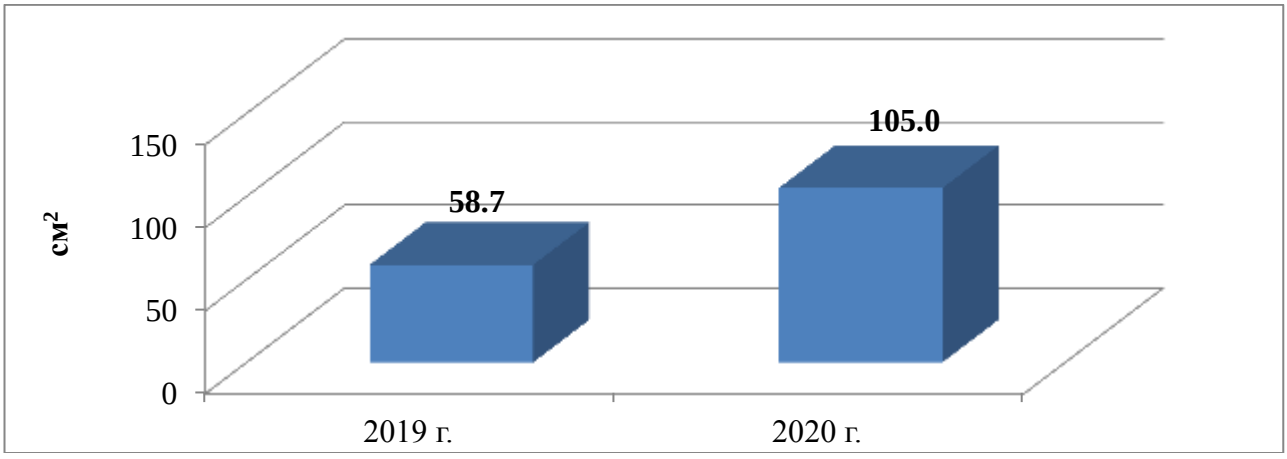


Рисунок 27 – Площадь листьев растений яровой пшеницы в зависимости от года вегетации, фаза молочно-восковой спелости

Интервал генотипического варьирования площади листьев составлял в 2019 году – 36,1-94,2 см^2/растение, а в 2020 году – 86,9-130,8 см^2/растение. Между опытными группами современных сортов по данному показателю достоверных различий не наблюдалось. В среднем за годы исследований площадь листьев растений у высокоурожайных сортов изменялась от 36,1 до 94,2 см^2, у среднеурожайных – от 39,2 до 108,0 см^2, у низкоурожайных – от 53,6 до 103,5 см^2. В каждой группе имелись сорта как с большой, так и относительно маленькой листовой поверхностью. Однако большинству современных высокоурожайных сортов в значительной степени было характерно формирование меньшей (в среднем на 25,5%) листовой поверхности по сравнению с низкоурожайными (рис. 28).

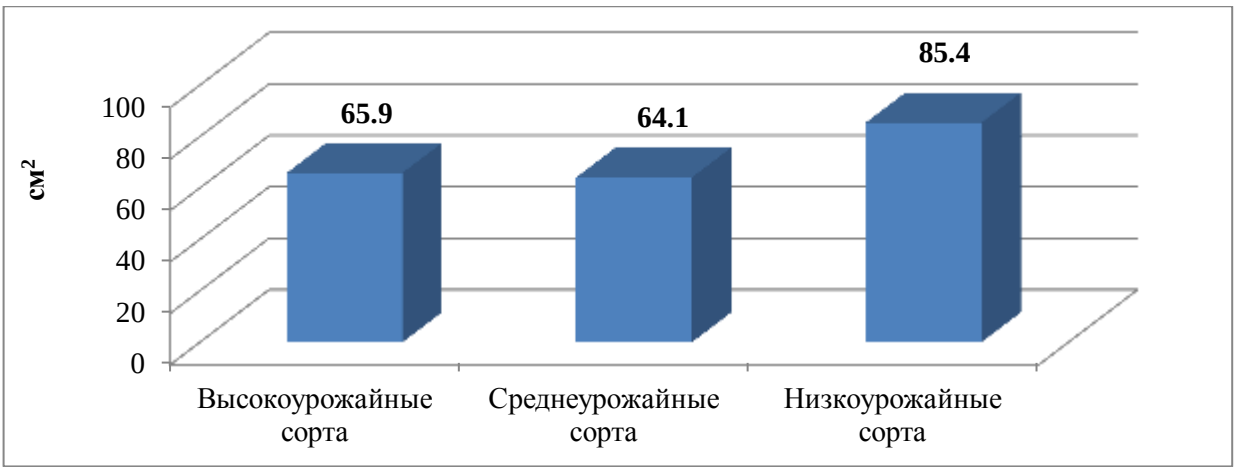


Рисунок 28 – Площадь листьев* растений у изученных групп сортов яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, среднее за 2019-2020 гг. (*$НСР_{05}$=2,7см^2)

В результате, обеспеченность листовой поверхностью зерновок у них было нам 21,4 % меньше, чем у низкоурожайных сортов (рис. 29).

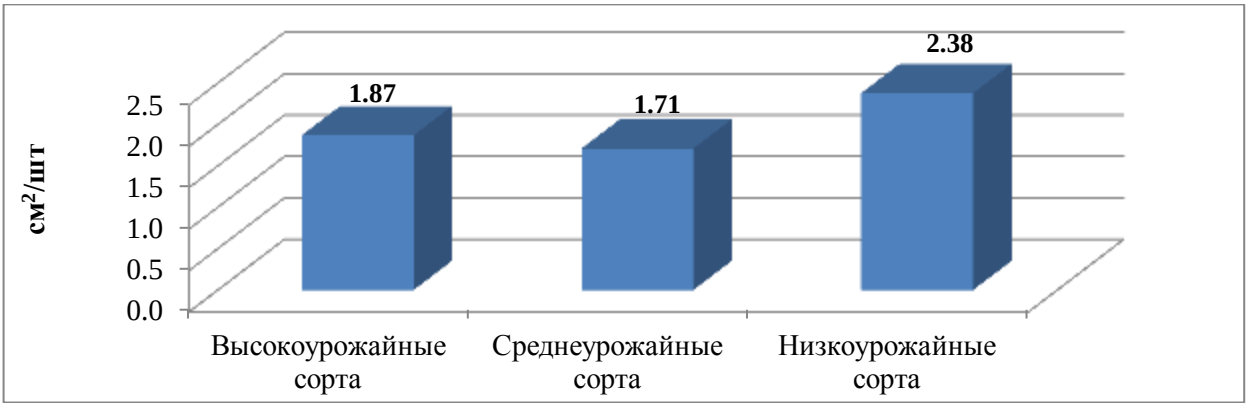


Рисунок 29 – Обеспеченность зерновок фотоассимиляционной поверхностью у изученных групп сортов яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, в среднем за 2019-2020 гг.

Это указывает на то, что листовая система растений у высокоурожайных сортов работает с большей хозяйственной эффективностью, чем у низкоурожайных. Среди высокоурожайных сортов наибольшей хозяйственной эффективность листьев выделялись Мелодия Дона и Рима (62,09), что позволяет их рассматривать как ценный генетический материал для селекции культуры.

Установлено, что хозяйственная эффективность листьев растения яровой пшеницы тесно связана с их фотосинтетической активностью, которая существенно

зависит как от экзо-, так и эндогенных факторов. В годы исследований значение интенсивности фотосинтеза листьев в среднем за вегетацию изменялось у опытных растений от 14,95 до 15,96 мкмоль $CO_2/м^2с$. Наибольшая ее величина зафиксирована в благоприятном по метеоусловиям 2019 году, а наименьшее – в более жестких погодных условиях вегетации 2017-2018 годов (рис. 30).

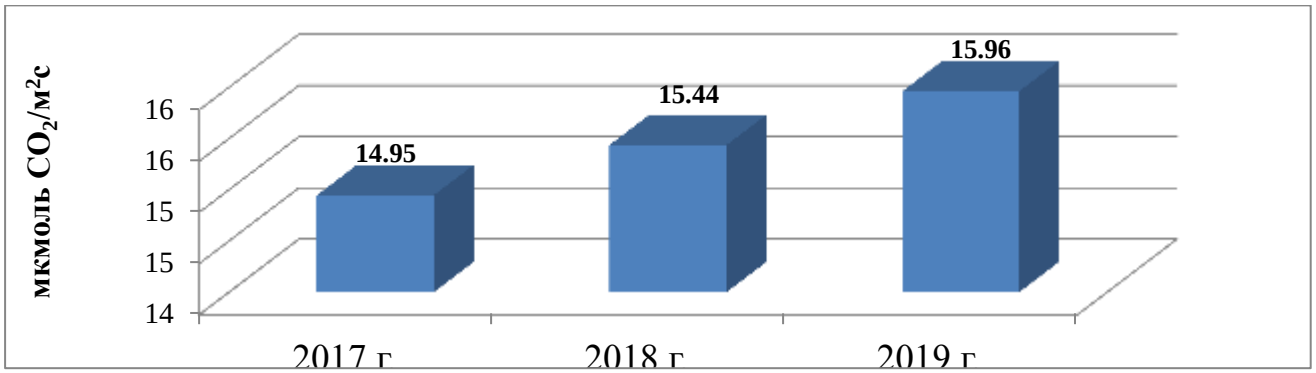


Рисунок 30 – Интенсивность фотосинтеза листьев яровой пшеницы в разные годы исследований, в среднем за вегетацию

Причем в стрессовых условиях (засуха) произрастания растений проявляется выраженный спад активности фотосинтеза листьев. В вегетационных модельных опытах снижение влажности почвы с 70 до 30% от полной влагоемкости приводило к падению интенсивности фотосинтеза флагового листа растений яровой пшеницы более чем в 15 раз. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и влажностью почвы составлял r= 0,87 (табл. 6).

Таблица 6 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от влажности почвы* у сортов мягкой яровой пшеницы в фазу налива, данные вегетационного опыта 2017 г.

Сорт	ИФ, мкмоль $CO_2/м^2с$		
	контроль	опыт	$НСР_{05}$
Дарья	11,62	1,79	0,12
Кинельская Нива	9,19	0,19	0,08
Курьер	8,25	0,23	0,07
Любава	11,04	0,40	0,09
Среднее по сортам	10,03	0,65	0,10
$НСР_{05}$	0,17	0,11	-

Примечание: *Контроль – 70% от ПВ, опыт – 30% от ПВ.

Высокая зависимость интенсивности фотосинтеза листьев яровой пшеницы прослеживается и от светового режима. Показано, что при увеличении интенсивности освещения в камере – прищепке измерительного прибора с 300 до 1000 мкмоль (фотонов)/м^{2}с интенсивность фотосинтеза флаговых листьев у растений культуры увеличивается почти в 2 раза – с 6,81 до 13,34 мкмоль CO_2/м^{2}с, а при достижении освещенности 1800 мкмоль (фотонов)/м^{2}с, ее значение еще повышается в среднем на 15,0 % и лишь затем начинает заметно снижаться (рис. 31).

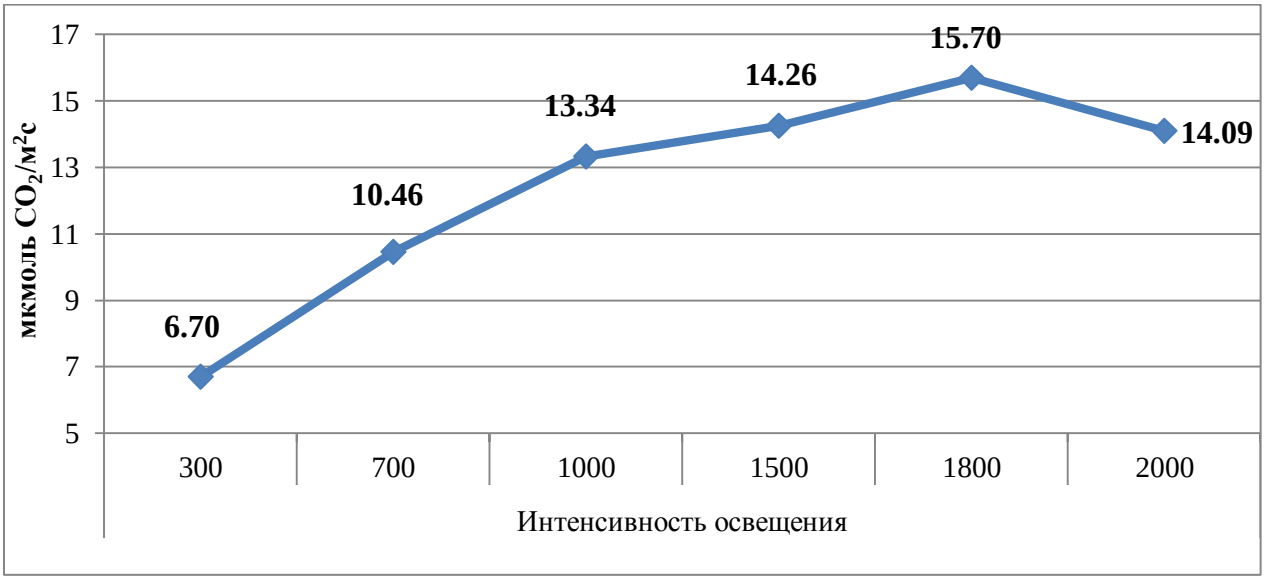


Рисунок 31 – Интенсивность фотосинтеза в зависимости от интенсивности освещения (мкмоль (фотонов)/м^{2}с) у яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, по данным за 2017-2018, 2020 гг.

По-видимому, инсоляцию в 1800 мкмоль (фотонов)/м^{2}с следует считать у современных сортов яровой пшеницы точкой светового насыщения фотосинтеза листьев растений.

Во многом схожие результаты на разных видах пшениц ранее были представлены П.С. Беликовым с сотрудниками (1961), которые установили, что при увеличении интенсивности освещения с 8-9 до 80-100 тыс. люкс интенсивность фотосинтеза листьев возрастает с 18-20 до 28-30 мг CO_2/дм^2-ч.

Но независимо от влияния условий вегетации исследователи отмечают высокую наследственную обусловленность данного показателя (Зеленский, 1995).

Согласно результатам проведенных нами экспериментов, генофонд яровой пшеницы характеризуется широким полиморфизмом показателей активности фотосинтетической деятельности. Диапазон генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза листьев в среднем за вегетацию находился у растений культуры в пределах: в 2017 году – 12,38-13,98; в 2018 году – 13,79-18,36; в 2019 году – 14,94-17,63 мкмоль $CO_2/м^2с$.

Фотоактивность листьев растений яровой пшеницы существенно зависела от фазы роста. Максимальная интенсивность фотосинтеза отмечалась в период «цветение – образование зерновок» и составляла в среднем 18,77 мкмоль $CO_2/м^2с$ (рис. 32).

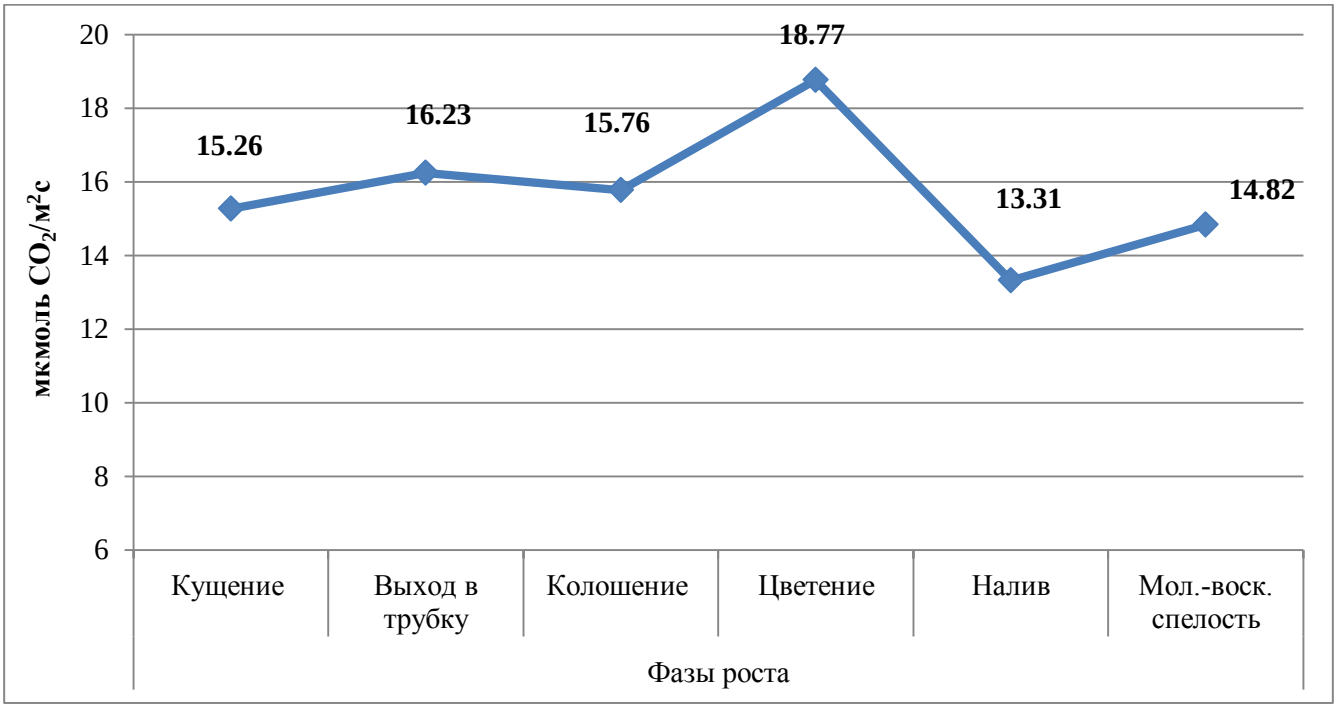


Рисунок 32 – Интенсивность фотосинтеза листьев растений яровой пшеницы по фазам роста, в среднем по всем сортам за 2017 -2019 гг.

Сортовые различия наиболее существенно проявлялись в фазы выхода в трубку, налива и молочно-восковой спелости зерна. По ИФ группа сортов с высокой урожайностью превосходила низкоурожайные: в фазу выхода в трубку – в среднем на 12,2%; в период налива зерновок – на 13,3%; а в фазу молочно-восковой спелости – на 20,5% (рис. 33).

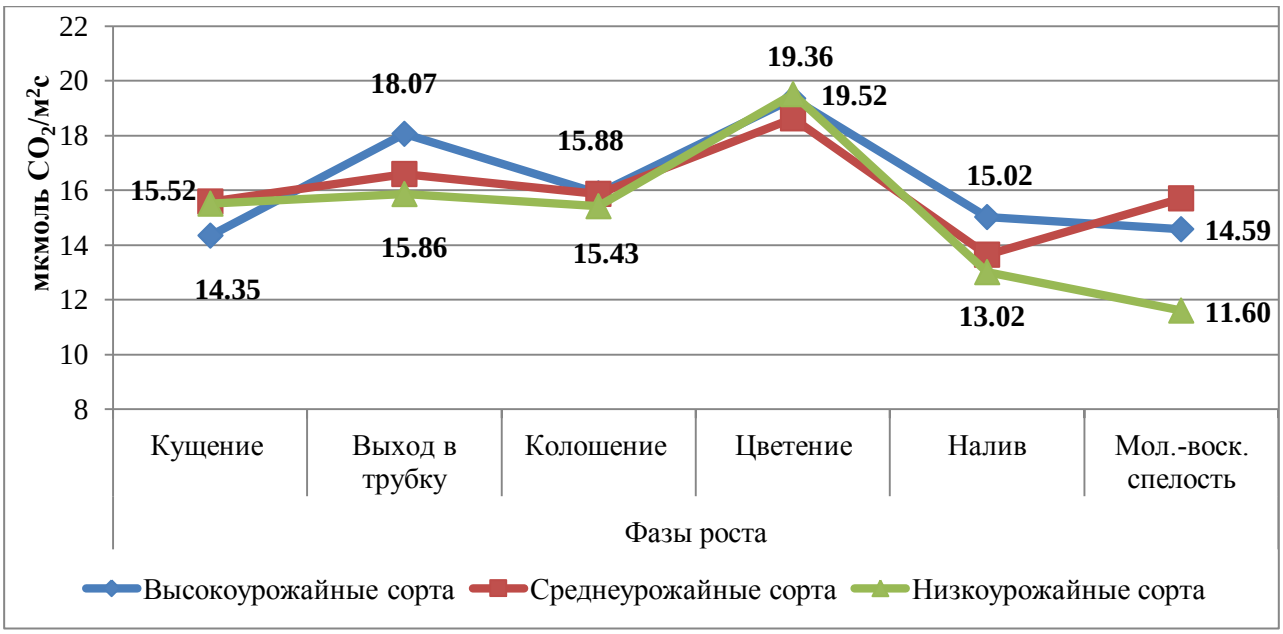


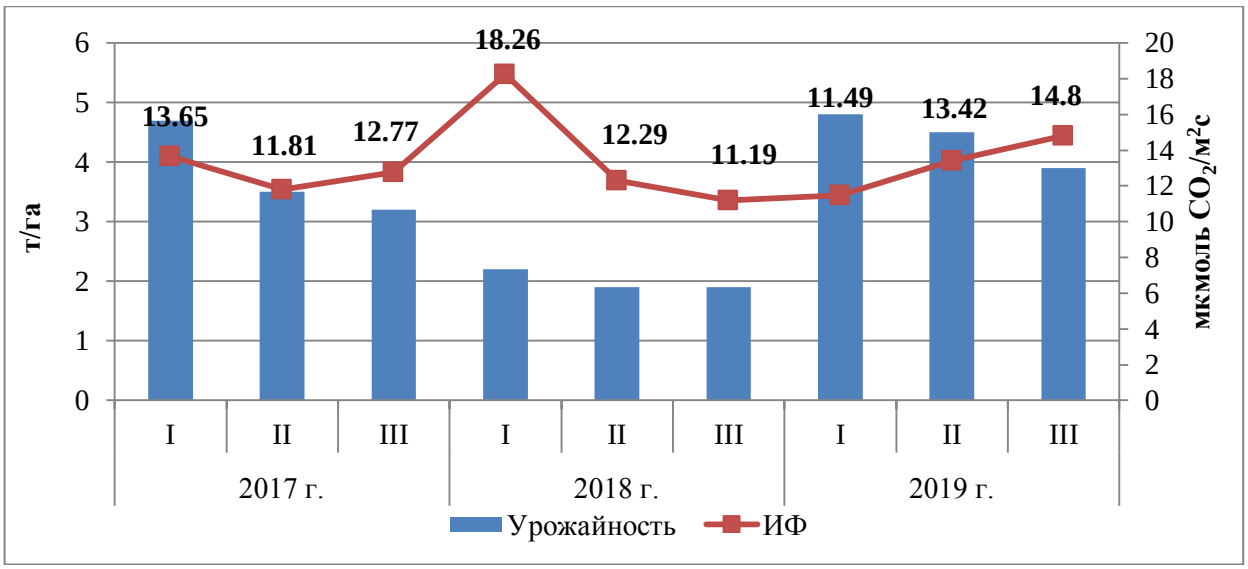
Рисунок 33 – Интенсивность фотосинтеза в онтогенезе изученных групп сортов яровой пшеницы, в среднем за 2017-2019 гг.

В тоже время в среднем за вегетацию различия между группами сортов с различной урожайностью были незначительные и составляли 1,2-6,5% (табл. 7).

Таблица 7 – Интенсивность фотосинтеза листьев в онтогенезе опытных сортов пшеницы яровой, мкмоль $CO_2/м^2с$

Группа сортов	Фазы роста						В среднем за вегетацию
	кущение	выход в трубку	колоше-ние	цвете-ние	налив	мол.-воск. спелость	
высокоурожайные	14,35	18,07	15,88	19,36	15,02	14,59	16,21
среднеурожайные	15,60	16,60	15,88	18,64	13,64	15,71	16,01
низкоурожайные	15,52	15,86	15,43	19,52	13,02	11,60	15,16
$НСР_{05}$	0,19	0,21	0,27	0,17	0,21	0,23	-

Поэтому связь активности фотосинтеза листьев растений с урожайностью зерна в среднем за вегетацию в годы исследований была незначительной (коэффициент корреляции составлял 0,13), а наиболее значимо она проявлялась в основном в период образования и массового налива зерновок – r=0,50, достоверно при P_{05} (рис. 34).



**I – высокоурожайные сорта, II – среднеурожайные сорта, III – низкоурожайные сорта.*

Рисунок 34 – Урожайность и интенсивность фотосинтеза у современных сортов яровой пшеницы в годы исследований

Анализируя эту особенность Е.И. Кошкин (2008) пришел к выводу, что у растений пшеницы, начиная с фазы третьего листа, фотосинтетическая активность оказывает влияние на элементы структуры урожая через изменение напряженности донорно-акцепторных отношений вследствие вариаций условий выращивания. Поэтому корреляции между средним за сезон фотосинтезом и урожайностью не могут быть стабильными. Вследствие чего в селекции зерновых культур на урожайность отбор генотипов по онтогенетическим средним фотосинтетической активности представляется, на его взгляд, малоперспективным, а более успешными могут быть отборы по частным, поэтапным уровням активности, обеспечивающим формирование урожайности.

Однако связь интенсивности фотосинтеза с уборочным индексом была положительной только в фазы кущения и выхода в трубку, а не в период образования и массового налива зерновок (табл. 8). Это дает основание предположить, что в настоящее время вследствие селекции в фотосинтетической системе растений яровой пшеницы начинают происходить качественные изменения. Выявленный 50 лет назад В.А. Кумаковым (1985) консерватизм фотосинтетической активности листьев, по-видимому, преодолен, и она начинает играть все более весомую роль в достижении высокой урожайности культуры. За счет каких

изменений достигается данный прогресс пока не совсем понятно. Ведь активность и хозяйственная эффективность фотосинтеза существенно может зависеть не только от спроса на ассимиляты со стороны генеративных органов ($К_{хоз}$), но и от устьичной проводимости листьев (Fischer, 1968), и ключевого фермента РБФК (Lawlor, Tezara, 2009), и транспирационной активности, что требует дополнительного исследования этого вопроса у современных сортов яровой пшеницы.

Таблица 8 – Значение коэффициента корреляции между уборочным индексом и ИФ в разные фазы роста и периоды развития современных сортов яровой пшеницы

Годы исследования	Фазы роста и периоды развития			
	кущение	выход в трубку	колошение	налив
2017	0,41	0,64	0,60	-0,21
2018	0,33	0,01	-0,24	-0,15
2019	0,24	0,26	-0,37	-0,39

Среди изученных сортов культуры наибольшей интенсивностью фотосинтеза в период образования и массового налива зерновок и урожайностью характеризовались Донэла М и Черноземноуральская 2, которые можно рекомендовать для использования в селекции культуры, как источники высокой хозяйственной эффективности ассимиляции растениями CO_2 (рис. 35).

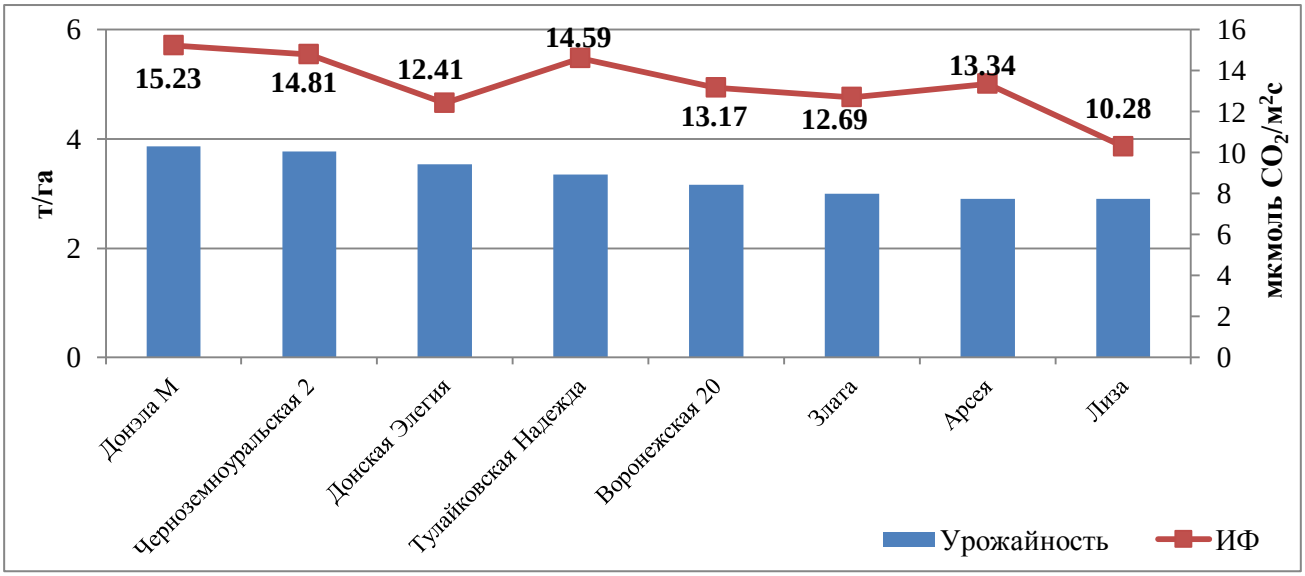


Рисунок 35 – Интенсивность фотосинтеза листьев в фазу налива и урожайность зерна у современных сортов яровой пшеницы в среднем за вегетацию, 2017-2019 гг.

Также показано, что у современных сортов яровой пшеницы, независимо от погодных условий вегетации, наиболее активно поглощаются молекулы CO_2 из воздуха флаговом листом растений. В жестких погодных условиях вегетации в 2017-2018 годах, интенсивность его фотосинтеза была у растений выше предфлагового листа в среднем 1,7 раза, а нижерасположенного – в 2,7 раза (рис. 36).

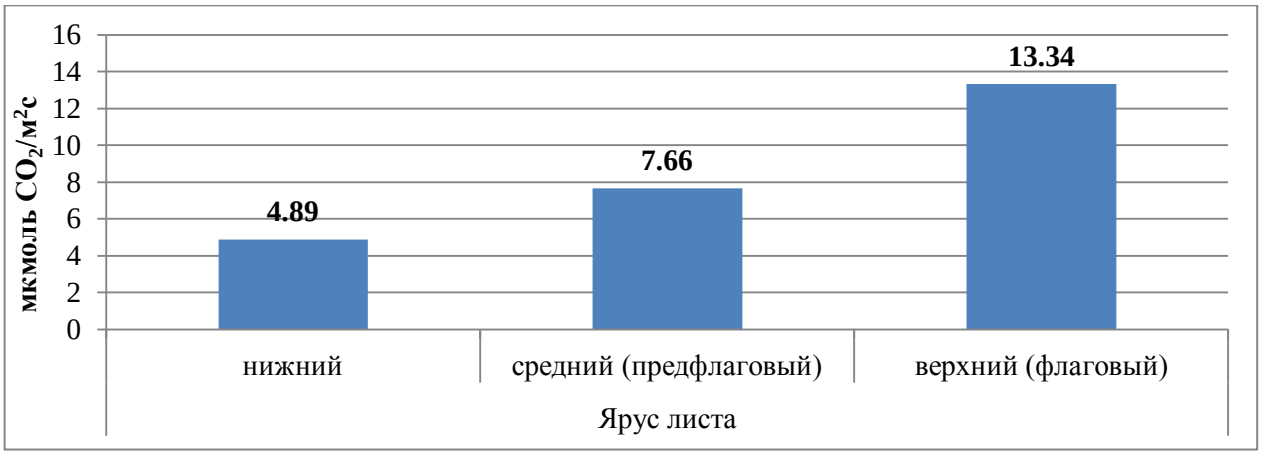


Рисунок 36 – Интенсивность фотосинтеза в зависимости от яруса листьев у растений яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, в среднем за 2017-2018 гг.

Сопоставимые результаты получены и в годы с более благоприятными погодными условиями вегетации. В 2020-2021 годах интенсивность фотосинтеза флагового листа растений была выше предфлагового в среднем 1,3 раза, а нижерасположенного – в 2,9 раза (рис. 37).

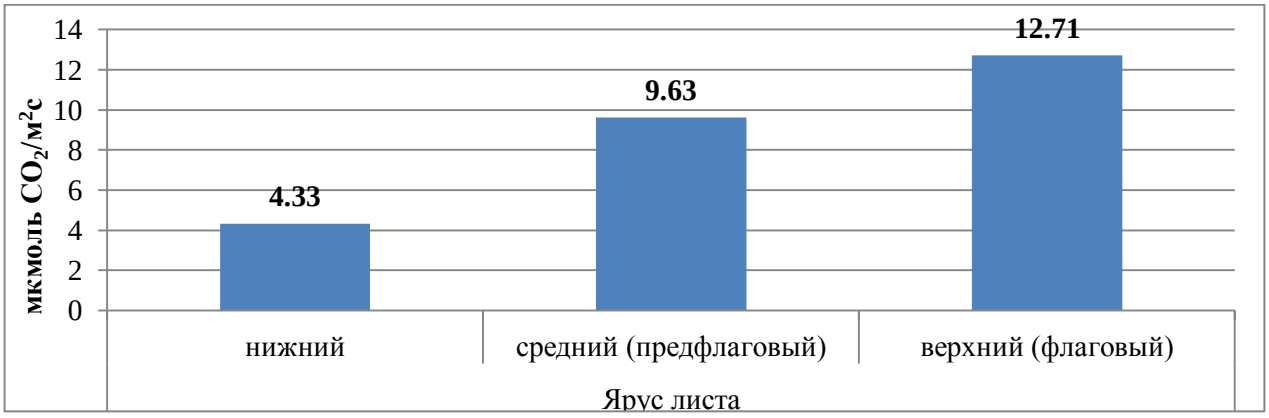
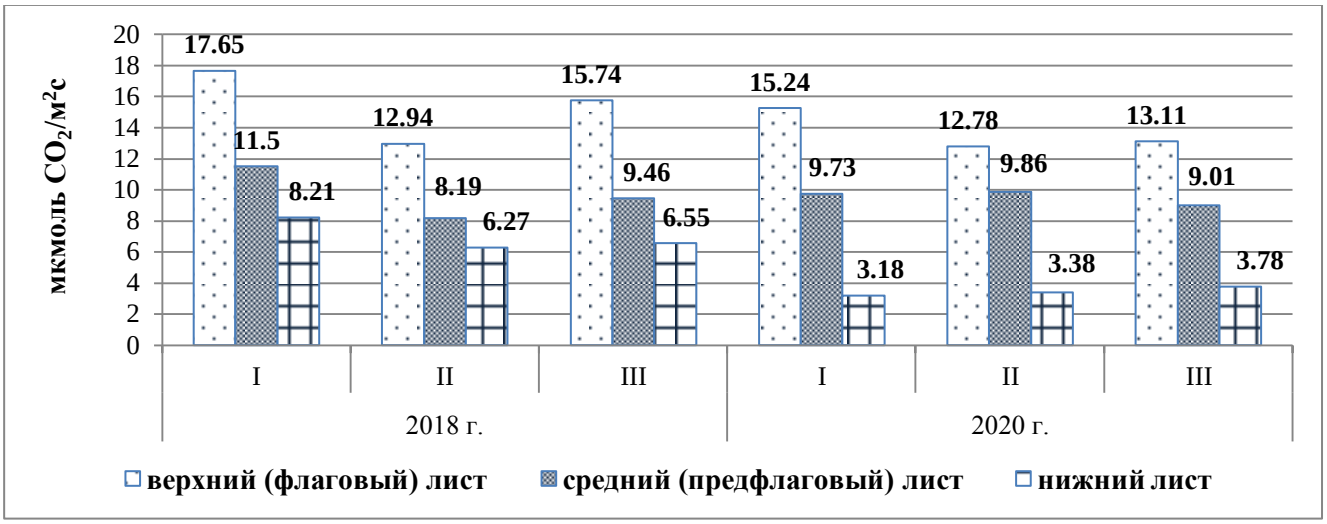


Рисунок 37 – Интенсивность фотосинтеза в зависимости от яруса листьев у растений яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, в среднем за 2020-2021 гг.

При этом у высокоурожайных сортов интенсивность фотосинтеза флагового листа в 2018 году была выше в среднем на 26,7%, чем у среднеурожайных, и на 10,8%, по сравнению с низкоурожайными, а в 2020 году – в среднем на 16,1 и 14,0% соответственно (рис. 38).



**I – высокоурожайные сорта; II – Среднеурожайные сорта; III – низкоурожайные сорта*

Рисунок 38 – Интенсивность фотосинтеза* в зависимости от яруса листьев у сортов яровой пшеницы в условиях полевого опыта 2018 и 2020 гг., фаза молочно-восковой спелости (*$НСР_{05}$ в 2018 г. для верхнего яруса составляла 0,23; в 2020 г. – 0,17)

Это подтверждает вывод о том, что в фотосинтетической системе растений пшеницы основную нагрузку в продукционном процессе выполняет флаговый лист (Carmo-Silva et al., 2017).

В полевых опытах 2019 и 2020 годов площадь флагового листа у растений яровой пшеницы изменялась в диапазоне от 14,7 до 25,8 см^2/растение (рис. 39).

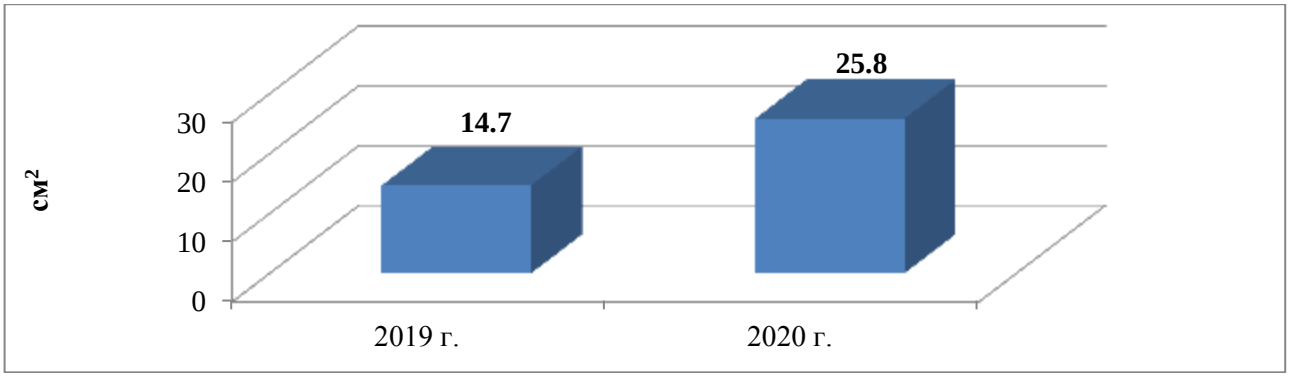


Рисунок 39 – Площадь флагового листа у растений яровой пшеницы в годы исследований, в среднем по всем сортам

Причем у современных сортов культуры с повышенной урожайностью зерна ее величина была в среднем на 24,9% меньше, по сравнению с низкоурожайными (рис. 40).

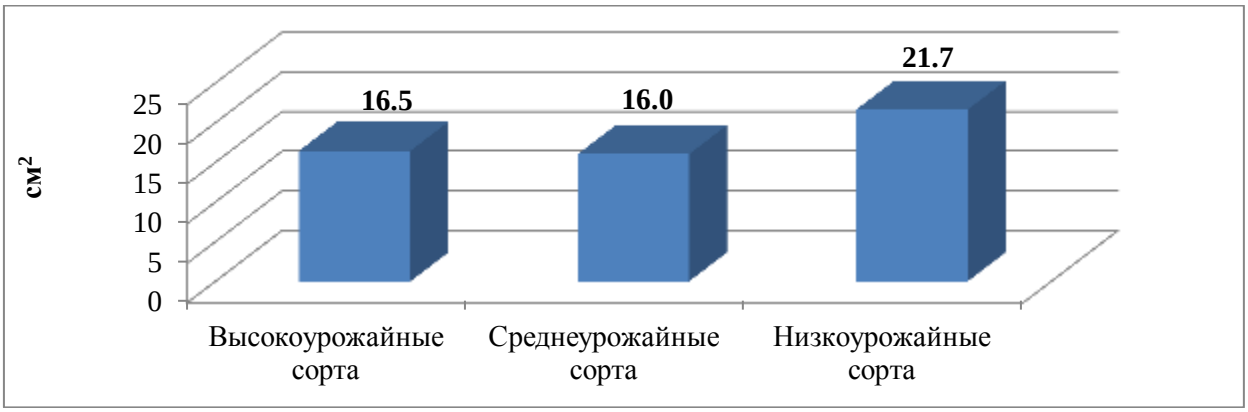


Рисунок 40 – Площадь флагового листа у современных сортов яровой пшеницы, различающихся уровнем урожайности, в среднем за 2019-2020 гг.

Вследствие этого колосовая на него нагрузка (отношение сухой массы колоса к площади флагового листа) в фазу молочно-восковой спелости у более высокоурожайных сортов была в среднем на 30% больше, по сравнению с группой низкоурожайных (рис. 41).

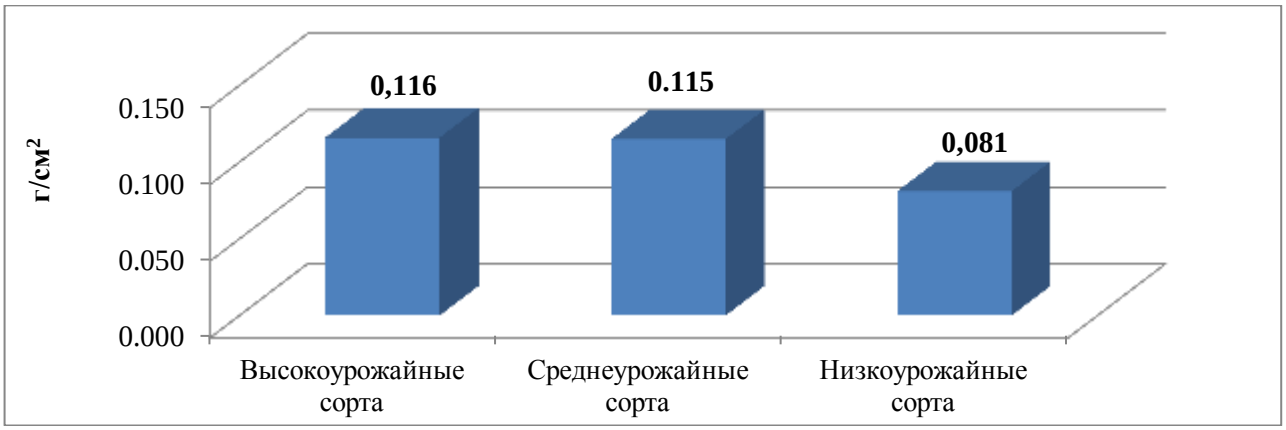


Рисунок 41 – Колосовая нагрузка* на флаговый лист (отношение сухой массы колоса к площади флагового листа) у изученных групп сортов яровой пшеницы, в среднем за 2019-2020 гг. (*$НСР_{05}$ = 0,19)

Аналогичные результаты получены по зерновой и плодовой нагрузке на флаговый лист растений (рис. 42 и 43).

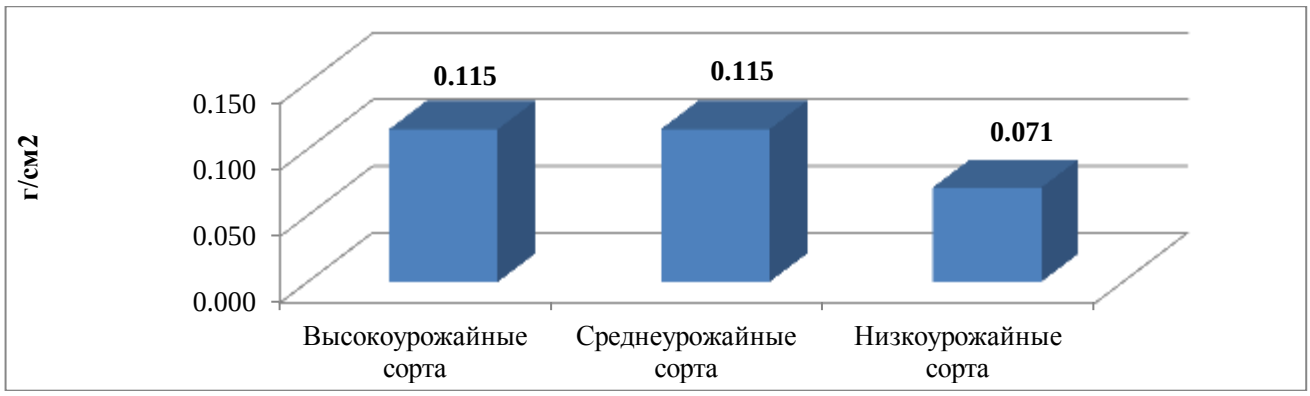


Рисунок 42 – Отношение массы зерновок к площади флагового листа у изученных групп сортов яровой пшеницы, в среднем за 2019-2020 гг. ($НСР_{05}$ = 0,29).

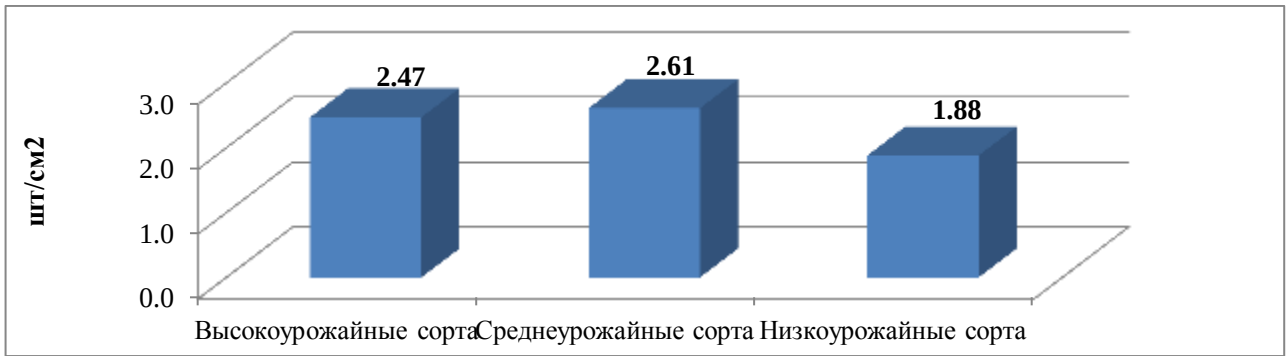


Рисунок 43 – Отношение количества зерновок в колосе к площади флагового листа у изученных групп сортов яровой пшеницы, в среднем за 2019-2020 гг.

В специальных модельных полевых опытах показано, что удаление искусственным путем у растений флагового листа приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза предфлагового листа в среднем на 11,9%, а нижерасположенного (3-го сверху) – на 12,1%. Когда же флаговый лист остается одним, а остальные удалены, то интенсивность ассимиляции им CO_2 увеличивается лишь на 3,3% (табл. 9).

Данные такого характера указывают на то, что в период генеративного развития флаговый лист у современных сортов яровой пшеницы, по-видимому, фотосинтезирует с максимально возможной активностью ввиду самого близкого расположения к колосу, а частичная или полная утрата его функций компенсируется у растений возрастанием фотоактивности предфлагового и в определенной степени нижерасположенных листьев. При этом выраженное значение имеет спрос на фотоассимиляты со стороны колоса: его удаление у растений приводило к снижению интенсивности фотосинтеза флагового листа в среднем на 14,6%, предфлагового – на 22,2%, а нижерасположенного – на 6,6%.

Таблица 9 – Интенсивность фотосинтеза листьев яровой пшеницы при различных вариантах их удаления у растений, в среднем по сортам за 2020-2021 гг.

№ п/п	Вариант	Интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов, мкмоль $CO_2/м^2$		
		верхний (флаговый)	средний (предфлаговый)	нижний
1	Интактные растения – контроль	12,59	9,85	4,42
2	У растений только флаговый лист	13,02	-	-
3	У растений только флаговый и предфлаговый листья	12,26	8,79	-
4	У растений только предфлаговый и 3-й лист сверху	-	11,31	5,03
5	У растений отсутствует колос	10,75	7,66	4,13
$НСР_{05}$		0,35	0,27	0,23

То есть подтверждается, что фотосинтез в системе целого растения является не только поставщиком энергопластических и регуляторных соединений в аттрагирующие центры, но и сам подвержен значимому влиянию последних через гормонально-ингибиторную систему (Мокроносов, 1988; Кефели, Протасова, 1988).

Среди изученных сортов наиболее активно фотосинтезировали листья растений высокоурожайного сорта Ульяновская 105, а низкой интенсивностью фотосинтеза характеризовались листья среднеурожайных сортов Лиза и Воронежской 20. В среднем по всем ярусам листьев интенсивность фотосинтеза высокоурожайных сортов в 2018 засушливом году в фазу молочно-восковой спелости зерновок была на 15% больше, чем у низкоурожайных (табл. 10).

Таблица 10 – Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $CO_2/м^2с$) в зависимости от яруса листьев у сортов мягкой яровой пшеницы в условиях полевого опыта 2018 г., фаза молочно-восковой спелости

Сорт	Ярус растения			Среднее значение
	нижний (3-й сверху)	средний (предфлаговый)	верхний (флаговый)	
Высокоурожайные сорта				
Ульяновская 105	8,21	11,50	17,65	12,45
Среднеурожайные сорта				
Воронежская 20	6,80	10,03	12,12	9,65
Лиза	5,73	6,35	13,76	8,61
Низкоурожайные сорта				
Арсея	6,04	9,34	14,79	10,06
Злата	7,06	9,58	16,69	11,11
$НСР_{05}$	0,27	0,19	0,23	-

В более благоприятных же условиях вегетации растений 2020 года данное превосходство было менее выражено из-за слабой фотоактивности предфлагового и нижерасположенного листьев. В результате высокоурожайные сорта по интенсивности фотосинтеза в среднем по всем ярусам листьев превосходили низкоурожайные всего на 8,0%. Однако фотоактивность флагового листа у их растений была в этот год также существенно выше – в среднем на 14,0% (табл. 11).

Таблица 11 – Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $CO_2/м^2с$) в зависимости от яруса листьев у сортов мягкой яровой пшеницы в условиях полевого опыта 2020 г., фаза молочно-восковой спелости

Сорт	Ярус растения			Среднее значение
	нижний (3-й сверху)	средний (предфлаговый)	верхний (флаговый)	
Высокоурожайные сорта				
Ульяновская 105	3,18	9,73	15,24	9,38
Среднеурожайные сорта				
Воронежская 20	2,28	7,98	13,50	7,92
Лиза	4,47	11,73	12,06	9,42
Низкоурожайные сорта				
Арсея	4,61	10,91	13,75	9,76
Злата	2,95	7,11	12,47	7,51
$НСР_{05}$	0,27	0,21	0,17	-

Поэтому многие исследователи справедливо предлагают отбор перспективных генотипов проводить по фотоактивности флагового листа, на который ложится основная нагрузка в обеспечении зерновок фотоассимилятами (Bragado, 2016).

В наших опытах площадь флагового листа растений у изученных сортов яровой пшеницы изменялась в широком интервале – от 9,0 до 27,0 $см^2$. У сортов с повышенной урожайностью зерна ее величина варьировала в диапазоне от 9,0 до 23,4 $см^2$, у среднеурожайных – от 9,7 до 27,0 $см^2$, у низкоурожайных – от 13,1 до 25,9 $см^2$. В широком диапазоне находилось значение и УПП флаговых листьев: у высокоурожайных сортов – от 0,267 до 0,610 $г/дм^2$, у среднеурожайных – от 0,226 до 0,460 $г/дм^2$, у низкоурожайных – от 0,262 до 0,559 $г/дм^2$. Существенных

различий между группами сортов по данным показателям не установлено. Однако растениям большинству изученных современных высокоурожайных сортов было присуще формирование флагового листа с повышенной удельной поверхностной плотностью (УППЛ), но несколько меньшего по площади из-за небольшой ширины листовой пластинки по сравнению с низкоурожайными сортами. Причем этим свойством больше характеризуются сорта твердой пшеницы, что видимо обусловлено их южным происхождением (табл. 12).

Таблица 12 – Параметры листовой системы растений у современных сортов яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, среднее за 2019-2020 гг.

Сорт	Ширина флагового листа, см	Площадь флагового листа, $см^2$	Площадь всех листьев, $см^2$	УППЛ, в $г/дм^2$
Высокоурожайные сорта				
Бурлак	0,82	14,09	56,37	0,514
Воронежская 13	1,01	12,76	51,05	0,372
Воронежская 18	1,17	23,41	93,63	0,267
Донэла М*	1,06	13,16	52,62	0,513
Мелодия Дона*	0,74	9,01	36,05	0,610
Рима	0,96	12,60	50,40	0,476
Ульяновская 105	1,32	23,15	92,58	0,324
Среднее значение	1,01	15,45	61,81	0,440
Среднеурожайные сорта				
Безенчукская 210*	0,78	9,79	39,16	0,460
Воронежская 20	0,99	16,09	64,35	0,295
Донская Элегия*	0,98	13,05	52,22	0,364
Лиза	1,66	27,01	108,04	0,226
Тулайковская Надежда	1,08	15,76	63,05	0,428
Хуторянка	1,14	12,75	51,01	0,333
Юбилейная 80	1,14	17,76	71,02	0,408
Среднее значение	1,11	16,03	64,12	0,359
Низкоурожайные сорта				
Аль Варис	1,80	25,87	103,47	0,329
Арсея	1,48	24,87	99,48	0,349
Безенчукская Нива*	0,80	13,41	53,65	0,559
Злата	1,27	21,26	85,05	0,268
Радмира	1,50	22,86	91,43	0,262
Среднее значение	1,37	21,65	86,62	0,353
$НСР_{05}$	0,09	1,03	1,27	0,027

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Отмеченные особенности листовой системы растений у многих современных сортов культуры являются одним из тех факторов, которые позволяют формировать им повышенную урожайность зерна. У изученных сортов выявлена положительная связь урожайности с УППЛ (r= 0,08…0,50), но отрицательная с шириной (r= -0,51…-0,56) и площадью флагового листа (r= -0,50…-0,56).

Образование мелких и плотных листьев положительно отражалось и на их фотосинтетической активности. Коэффициент корреляции между УППЛ и интенсивностью фотосинтеза в фазу молочно-восковой спелости составлял: в 2019 году +0,36; в 2020 году – +0,72.

Выявлено, что активность фотосинтеза листьев на разных ярусах растения яровой пшеницы в значительной степени зависит не только от их УПП, но и от интенсивности освещения. Коэффициент корреляции между ИФ листьев разных ярусов и активностью их естественного освещения был равен 0,89 (рис. 44).

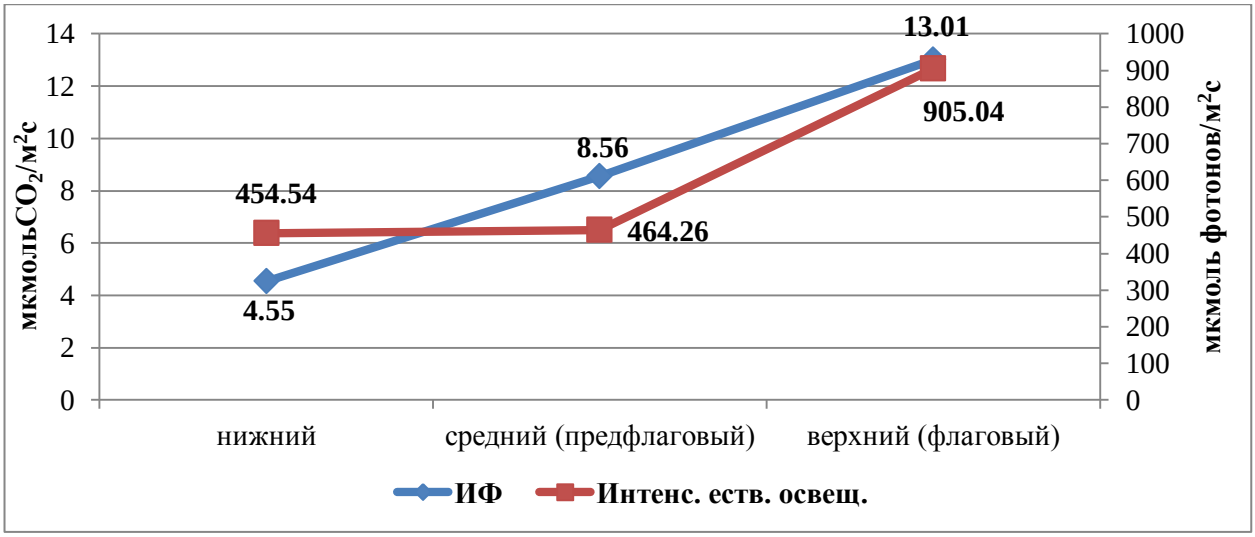


Рисунок 44 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и естественного освещения (мкмоль (фотонов)/м^{2}с) у листьев разных ярусов растений яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, в среднем за годы исследований по всем сортам

При этом проявляются ярко выраженные генотипические различия: высокоурожайные сорта характеризуются более высокой отзывчивостью на усиление инсоляции, чем менее урожайные. При освещенности в 1000 мкмоль (фотонов)/м^{2}с они превосходили по ИФ средне- и низкоурожайные в среднем на 24,2%, при 1500 мкмоль (фотонов)/м^{2}с - на 25,1%, при 1800 мкмоль (фотонов)/м^{2}с – на 13,9%, при 2000 мкмоль (фотонов)/м^{2}с – на 16,5% (рис. 45).

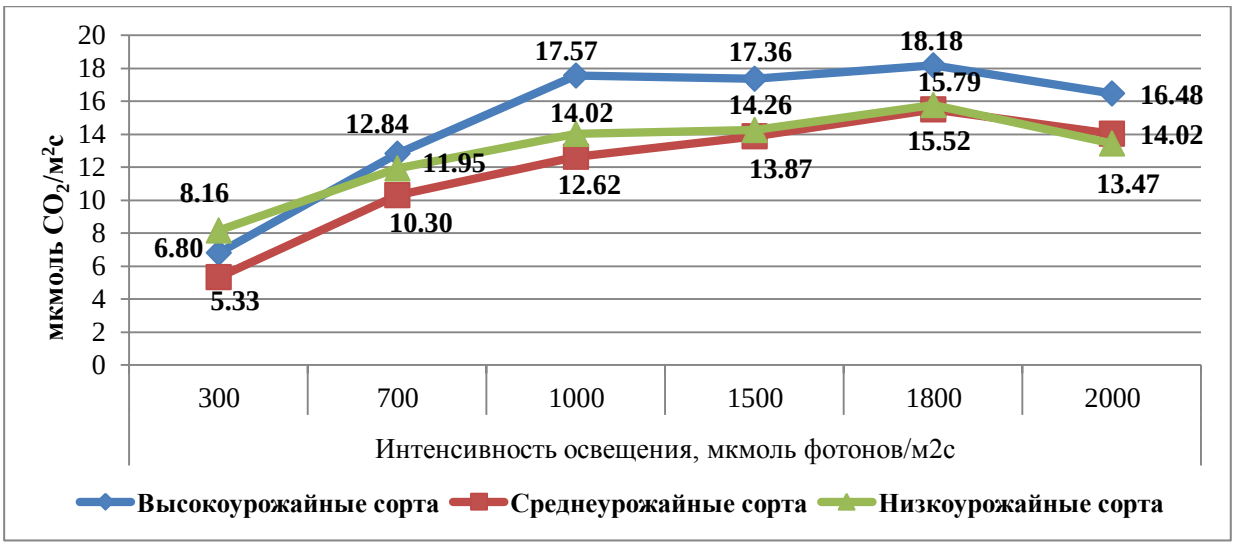


Рисунок 45 – Зависимость интенсивность фотосинтеза листьев растений от светового режима у разных по урожайности современных сортов яровой пшеницы, в среднем за 2018-2020 гг.

Из изученных высокоурожайных сортов яровой пшеницы в среднем за годы исследований наиболее отзывчивым на условия инсоляции был сорт Ульяновская 105, у которого полное световое насыщение фотосинтеза флагового листа отмечалось лишь при 1800 мкмоль (фотонов)/м^{2}с (табл. 13).

Таблица 13 – Интенсивность фотосинтеза листьев (мкмоль CO_2/м^{2}с) в разных условиях светового режима у современных сортов мягкой яровой пшеницы, различающихся уровнем урожайности, среднее за 2018-2020 гг.

Сорт	Интенсивность освещения, мкмоль (фотонов)/м^{2}с					
	300	700	1000	1500	1800	2000
Высокоурожайные сорта						
Ульяновская 105	6,80	12,84	17,57	17,36	18,18	16,48
Среднеурожайные сорта						
Воронежская 20	6,25	10,14	12,78	13,79	15,45	14,12
Лиза	4,42	10,47	12,46	13,96	15,59	13,92
Низкоурожайные сорта						
Арсея	7,84	12,04	13,98	13,68	15,30	13,66
Злата	8,49	11,86	14,07	14,83	16,28	13,28
$НСР_{05}$	0,31	0,19	0,23	0,21	0,24	0,20

В течение дня максимально высокая интенсивность фотосинтеза листьев у современных сортов яровой пшеницы отмечалась в до обеденное время (с 9^{00} до 12^{00} часов), когда температура воздуха не столь высокая (составляла в период учета 21-24°С), как в последующее время, а солнце уже достаточно активно излучает энергию, чтобы обеспечить полное насыщение фотосинтеза (рис. 46).

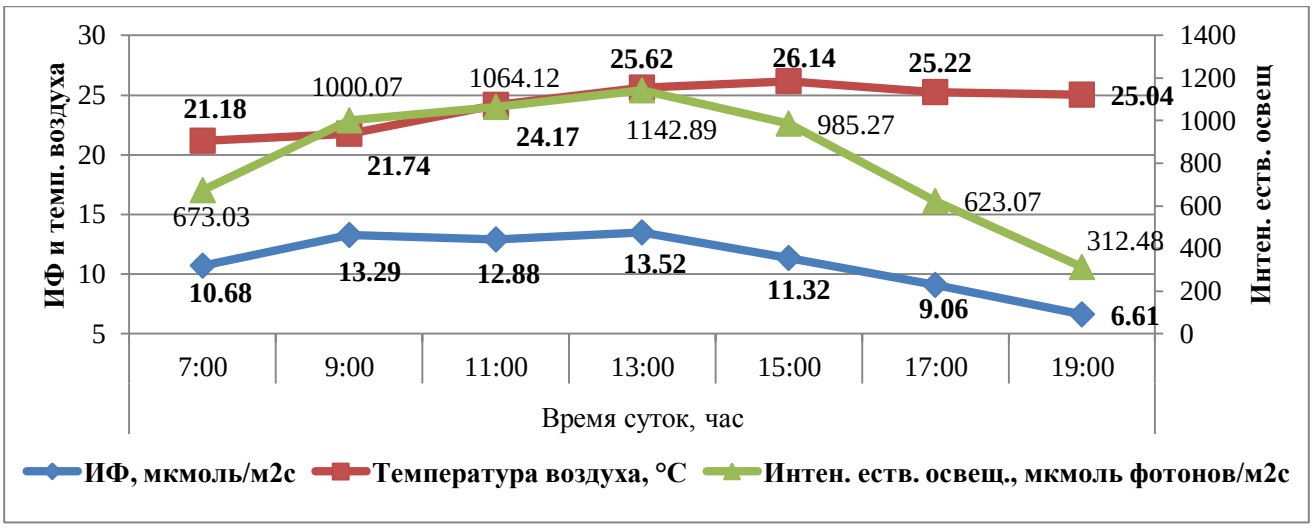


Рисунок 46 – Дневная динамика интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев опытных сортов яровой пшеницы, солнечного освещения и температуры воздуха в среднем за 2017-2020 гг.

Коэффициент корреляции между дневным значением ИФ и температурой воздуха в 2018 году составлял (-0,31), а в 2020 году – (-0,56).

Наиболее существенные генотипические различия проявлялись в утреннее время: в 9^{00} по московскому времени высокоурожайные сорта яровой пшеницы в 2018 засушливом году превосходили по интенсивности фотосинтеза средне- и низкоурожайные сорта в среднем на 18,8% (прилож. 8), а в 2020 году с более благоприятными погодными условиями для вегетации – на 16,1% (рис. 47, прилож. 9).

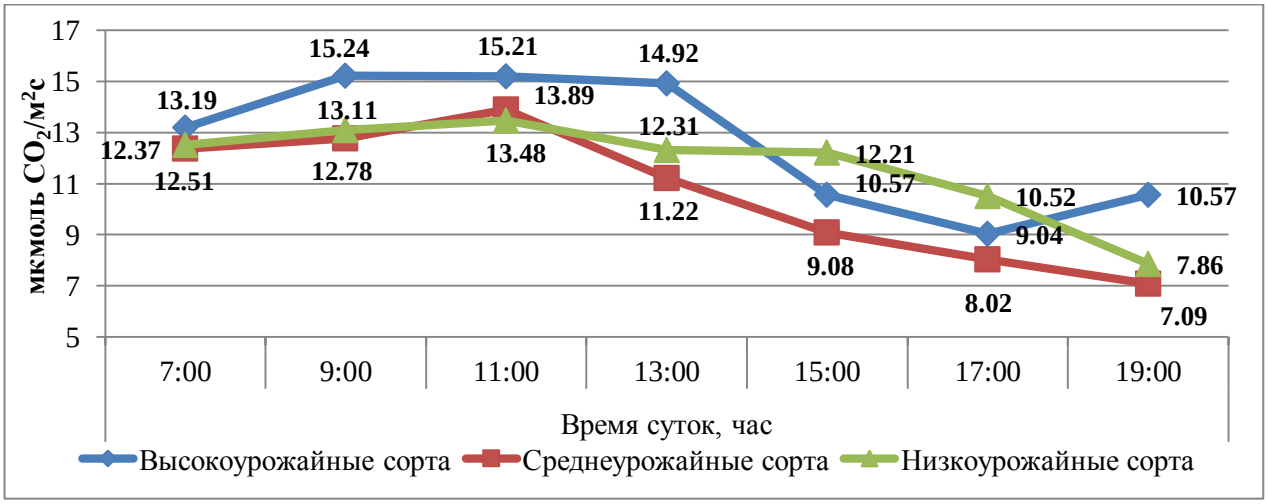


Рисунок 47 – Дневная динамика интенсивности фотосинтеза листьев у сортов яровой пшеницы в фазу молочной спелости зерновок, 2020 г.
(*$НСР_{05}$ в 9 часов составляет 0,21; в 11 часов – 0,23)

Создание сортов яровой пшеницы, приспособленных к разным условиям инсоляции, позволит существенно повысить эффективность и селекции, и сельскохозяйственного производства в целом. Для достижения поставленной цели необходимо знать не только методические подходы решения вопроса, но и характер распределения солнечной радиации в регионе, для которого создается сорт. Ведь по сельскохозяйственным территориям солнечная радиация распределяется крайне неравномерно не только в пространстве, но и во времени: наиболее высока она в летний период в южных регионах, а низкая – в северных. Но и в пределах одной местности освещенность сельскохозяйственных растений существенно зависит от времени суток, архитектоники растений и оптико-биологических свойств агроценоза (Росс, 1975; Тооминг, 1977).

Неслучайно в ходе эволюции у растений были выработаны разные механизмы приспособления к режиму освещения. Известно, что по отношению к свету все виды культурных растений делятся на светолюбивые, которые активно растут и фотосинтезируют при высокой интенсивности освещения, и теневыносливые – способные полноценно развиваться в условиях низкого освещения (Любименко, 1963; Сытник и др., 1978).

Однако целенаправленная селекция и производственные мероприятия в этом направлении по разным причинам не проводятся, что существенно снижает их эффективность. Тогда как работами многих исследователей доказано, что, если КПД использования ФАР сельскохозяйственными культурами увеличить с 0,5-1 до 4-5%, то их урожайность можно приблизить к максимально возможной (Ничипорович, 1979; Ort et al., 2015).

Центральные области России расположены с севера на юг в основном между 52° и 70° северной широты. Суммарная радиация с севера на юг здесь растет от 65,0 до 86 ккал/см^2, а физиологически активная радиация (ФАР) – от 29 до 36,0 ккал/см^2. В годовом ходе максимум значений суммарной и фотосинтетически активной радиации приходится на июнь (Мамонтова, 1986). Отмечается, что валовой выход растениеводческой продукции или урожая групп культур в этой зоне существенно зависит от продолжительности солнечного сияния за июнь-июль – r = 0,35. Следовательно, в Центрально-Черноземном регионе России наибольшую

производственную эффективность будут иметь сорта яровой пшеницы с максимальной фотосинтетической активностью листьев в период формирования и налива зерновок, который должен проходить преимущественно во 2-3 декады июня и 1-2 декады июля, когда отмечается наибольший приход ФАР.

Таким образом, полученные экспериментальные данные и имеющиеся в научной литературе сведения (Зеленский и др., 1979) о генотипических особенностях проявления фотосинтетической деятельности растений позволяют заключить, что генофонд яровой пшеницы обладает достаточно широким полиморфизмом ее показателей, чтобы эффективно отбирать формы с высокой интенсивностью фотосинтеза и целенаправленно использовать в селекции, учитывая фазу роста, время суток и его ярусную изменчивость.

В онтогенезе растений наибольшие различия по ИФ между сортами отмечаются в фазу выхода в трубку, период образования и массового налива зерновок – во время массового налива зерновок высокоурожайные сорта по интенсивность фотосинтеза превосходят низкоурожайные в среднем на 20%. Поэтому работа в данном направлении вполне может быть успешной, если к тому же учитывать, что у яровой пшеницы интенсивность фотосинтеза листьев имеет высокую наследственную обусловленность (Зеленский, 1995). Подтверждением тому являются и результаты проведенных скрещиваний в Белгородском государственном аграрном университете селекционером Говоровым Василием Тимофеевичем (2016), по разработанной нами схеме с привлечением выделенных источников высокой фотоактивности листьев, что позволило выделить линии, имеющие преимущества над родительскими формами по интенсивности фотосинтеза и семенной продуктивности (Городов и др., 2020).

Причем, учитывая генотипическую реакцию растений яровой пшеницы по отношению к интенсивности освещения, можно проводить целенаправленную работу и по созданию сортов, приспособленных к разным условиям инсоляции (Патент на изобретение RU 2694197 C1, 09.07.2019), что позволит существенно повысить эффективность и селекции, и сельскохозяйственного производства культуры в целом. Для этого необходимо знать характер распределения солнечной радиации в регионе, для которого создается сорт. В Центрально-

Черноземном регионе России наибольшую производственную эффективность будут иметь сорта яровой пшеницы с максимальной фотосинтетической активностью листьев в период формирования и налива зерновок, который должен проходить преимущественно во 2-3-ю декады июня и 1-2-ю декады июля, когда отмечается наибольший приход ФАР (Амелин и др., 2020).

4.2 Транспирационная активность листьев растений

Транспирация листьев является важным физиологическим процессом растений, который защищает их от перегрева и обезвоживания в сухую и жаркую погоду, обеспечивая передвижение поглощённых корнями минеральных веществ из почвы вверх по растению (Лебедев, 1988; Fischer et al., 1998; Davies et al., 2002). Поэтому, весьма важно изучать генотипические особенности транспирационной активности листьев у растений и выявлять источники ее высокой эффективности для использования в селекции на адаптивность.

В годы исследований (2017-2020) интервал варьирования признака в фазу молочно-восковой спелости находился у современных сортов яровой пшеницы культуры в пределах от 3,62 до 8,08 ммоль $H_2O/м^2с$. Наибольшая ее величина зафиксирована в 2017, 2018 и 2019 годах, а наименьшее – в 2020 году. В 2017 году значение интенсивности транспирации у растений яровой пшеницы было в среднем на 55,2%, в 2018 году – на 30,4%, а в 2019 г. – на 32,1% больше, по сравнению с 2020 годом (рис. 48).

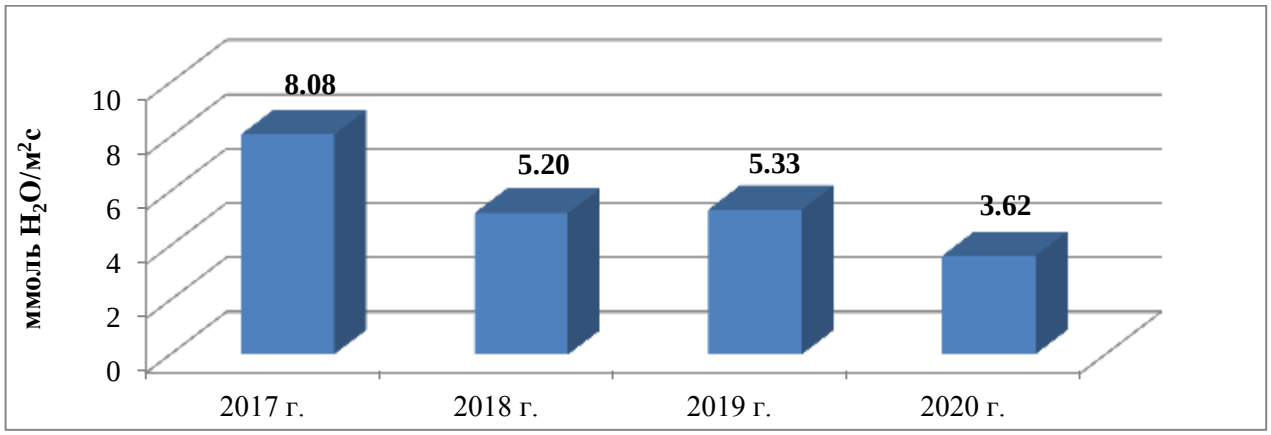


Рисунок 48 – Интенсивность транспирации листьев яровой пшеницы в разные годы исследований, фаза молочно-восковой спелости

Это свидетельствует о том, что транспирационная активность листьев современных сортов яровой пшеницы тесным образом связана с условиями вегетации растений. В специальных вегетационных модельных опытах при снижении влажности почвы с 70 до 30% от полной влагоемкости интенсивность транспирации у опытных сортов культуры снижалась в 4 раза, что очевидно было обусловлено избеганием клеток от обезвоживания (табл. 14).

Таблица 14 – Интенсивность транспирации в зависимости от влажности почвы* у сортов мягкой яровой пшеницы в фазу налива

Сорт	Интенсивность транспирации, ммоль $H_2O/м^2с$		
	контроль	опыт	$НСР_{05}$
Дарья	7,44	2,62	0,23
Любава	7,21	1,05	0,27
Кинельская Нива	6,28	1,93	0,29
Курьер	4,10	1,15	0,25
$НСР_{05}$	0,19	0,17	-

Примечание: *Контроль – 70% от ПВ, опыт – 30% от ПВ.

В онтогенезе максимальная интенсивность транспирации листьев растений яровой пшеницы отмечалась в период цветения и образования плодов и составляла в среднем 12,34 ммоль $H_2O/м^2с$ (рис. 49).

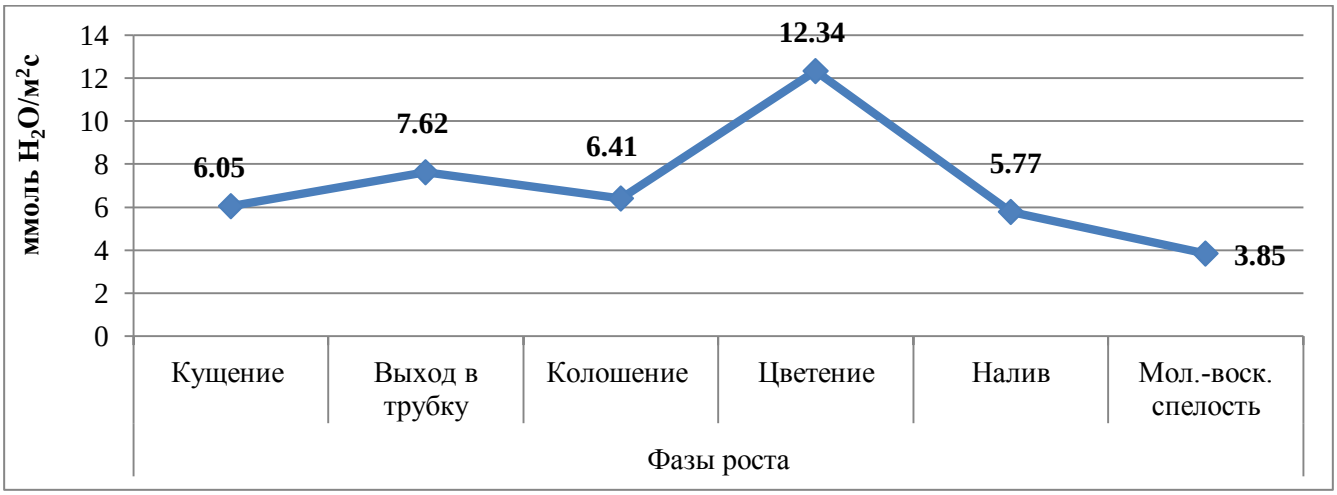


Рисунок 49 – Интенсивность транспирации листьев растений яровой пшеницы по фазам роста, в среднем за 2017-2019 гг.

Динамика изменчивости транспирационной активности листьев в онтогенезе тесно была связана с изменчивостью фотосинтеза. Коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и фотосинтеза составлял в годы исследований 0,14-0,66, что в целом благоприятствовало формированию и повышенной урожайности зерна прежде всего в годы с относительно оптимальной погодой. В 2019 году в период образования и массового налива зерновок коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и урожайностью достигал 0,71, что было значимо при P_{05}. Тогда как в условиях близким к экстремальным по увлажнению и температуре воздуха повышенная транспирация отрицательно влияла на формирование урожая. Самая низкая эффективность использования испаряемой воды в продукционном процессе растений была в 2017 году, когда отмечалась и низкая эффективность ее использования в фотосинтезе. В этот год отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации листьев в фазу молочно-восковой спелости было на 40,3% меньше, чем в 2018 году и на 35,8% меньше, по сравнению с 2019 годом (рис. 50).

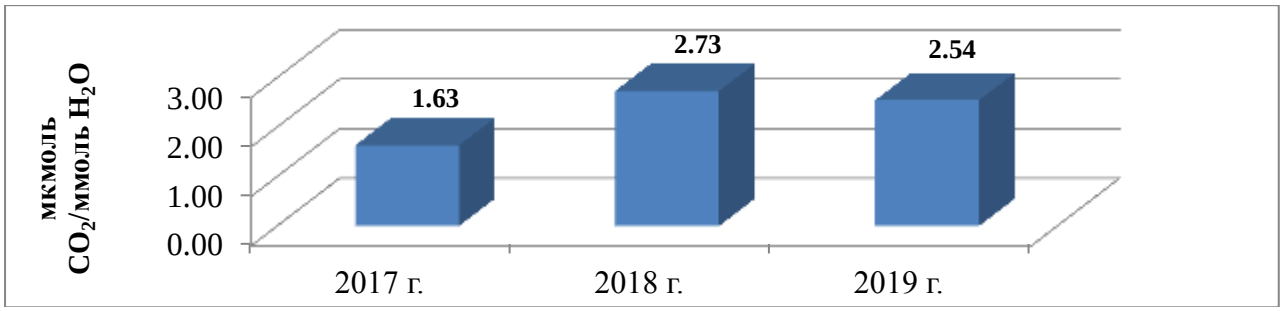


Рисунок 50 – Эффективность использования транспирируемой воды листьями на фотосинтез у растений яровой пшеницы в годы исследования, фаза молочно-восковой спелости

По-видимому, это было вызвано тем, что во 2-й и 3-й декадах июня и 1-й декаде июля 2017 года, когда у растений отмечались формирование и налив зерновок, осадков выпало почти в 2 раза меньше средне многолетней нормы, что и привело к столь низкой хозяйственной эффективности транспирационного процесса. В тоже время обилие осадков и относительно высокая температура воздуха во 2-й и 3-й декадах июля, когда шло созревание зерновок, позволило растениям в этот год сформировать относительно высокий урожай по сравнению с 2018 годом.

Отсюда следует, что при создании засухоустойчивых сортов преимущество необходимо отдавать прежде всего тем генотипам, которые наиболее эффективно используют транспирационную воду и на фотосинтез, и на продукционный процесс, и на защиту растений от перегрева и обезвоживания.

Среди функционирующих листьев растений наиболее высокой транспирационной активностью отличался флаговый лист не только в жестких, но и благоприятных погодных условиях. В 2018 засушливом году интенсивность его транспирации была больше предфлагового листа в среднем на 35,4%, а нижерасположенного (третьего сверху) – на 30,7% (рис. 51).

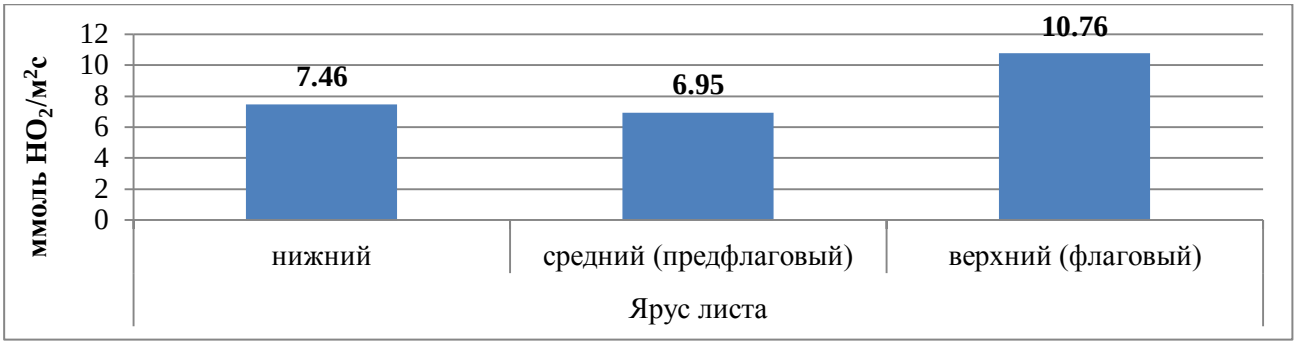


Рисунок 51 – Интенсивность транспирации в зависимости от яруса листьев у растений яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, в среднем по изученным сортам за 2018 г.

В более благоприятных условиях вегетации 2020-2021 годов, активность транспирации флагового листа была на уровне предфлагового, и в среднем на 29,0% больше, по сравнению с нижерасположенным (рис. 52).

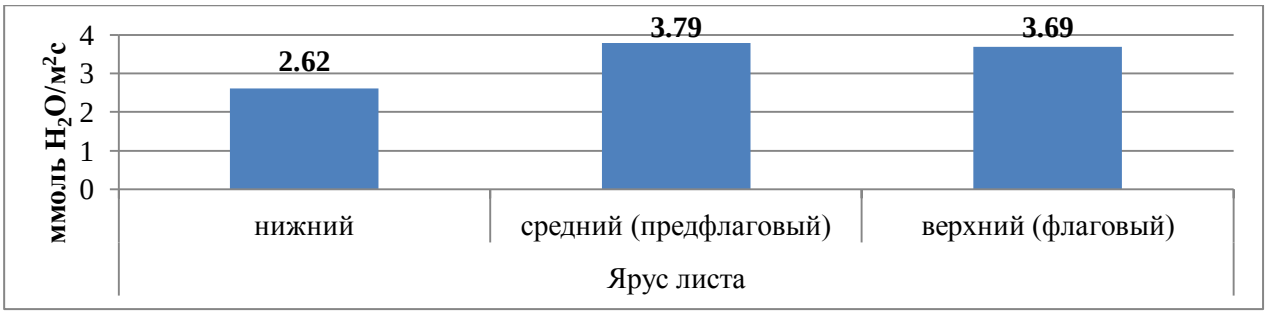
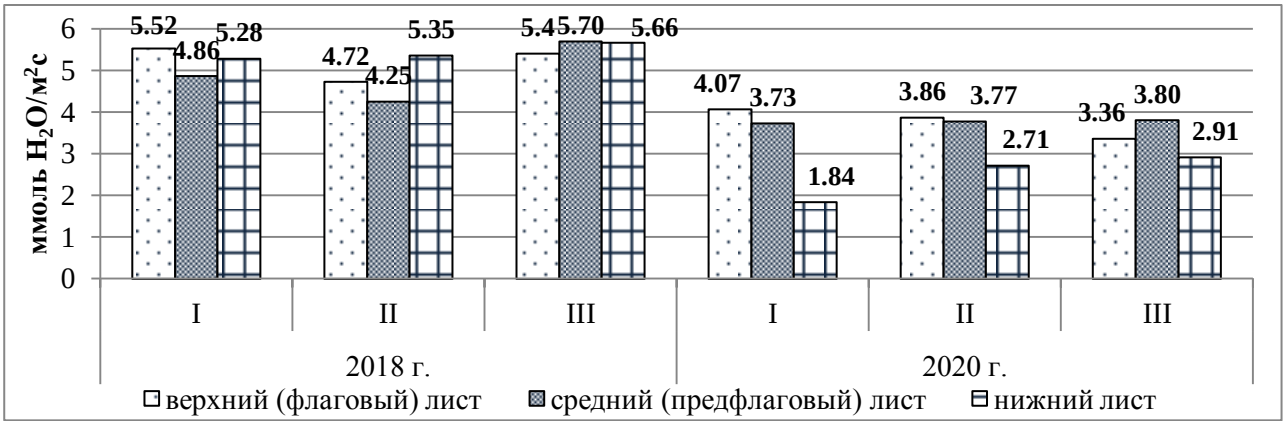


Рисунок 52 – Интенсивность транспирации в зависимости от яруса листьев у растений яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, в среднем за 2020-2021 гг.

При этом прослеживается выраженная тенденция: в жестких метеоусловиями вегетации высокоурожайные сорта культуры менее активно испаряют листьями воду, чем в благоприятных погодных условиях. В засушливом 2018 году по интенсивности транспирации в фазу молочно-восковой спелости они уступали группе низкоурожайных в среднем на 6,8%, а в 2020 году, наоборот, по величине данного показателя их превосходили в среднем на 5,4% (рис. 53).



**I – высокоурожайные сорта; II – Среднеурожайные сорта; III – низкоурожайные сорта*

Рисунок 53 – Интенсивность транспирации в зависимости от яруса листьев у сортов яровой пшеницы в условиях полевого опыта 2018 и 2020 гг., фаза молочно-восковой спелости

В результате этого современные высокоурожайные сорта культуры по эффективности использования транспирируемой листьями воды на фотосинтез (АТО) в жестких погодных условиях имеют явные преимущества: в 2018 году по значению данного показателя они превосходили средне- и низкоурайжные в среднем на 70% (рис. 54).

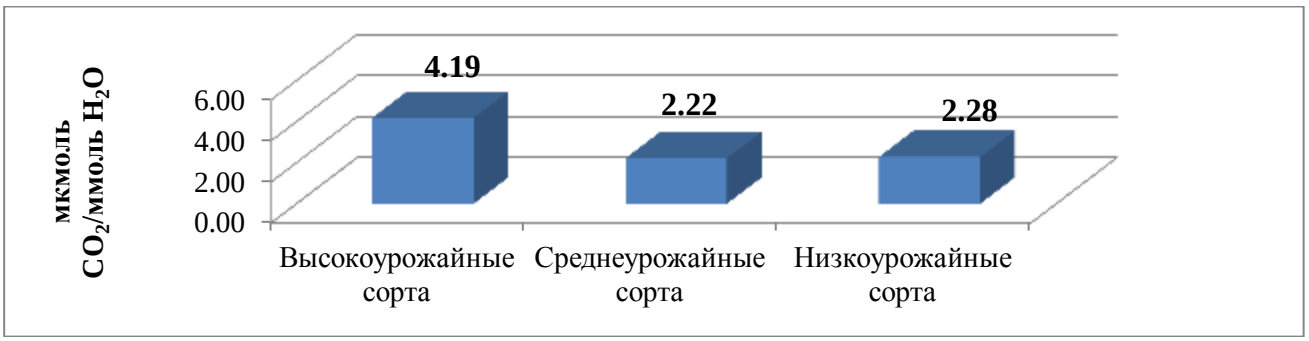


Рисунок 54 – Эффективность использования транспирируемой листьями воды на фотосинтез у опытных групп сортов яровой пшеницы в засушливых условиях 2018 г., фаза молочно-восковой спелости

В тоже время в относительно благоприятных условиях вегетации (2019 год), по эффективности использования транспирируемой листьями воды на фотосинтез они, наоборот, уступали среднеурожайным сортам на 11,1%, а низкоурожайным – в среднем на 27,0% (рис. 55).

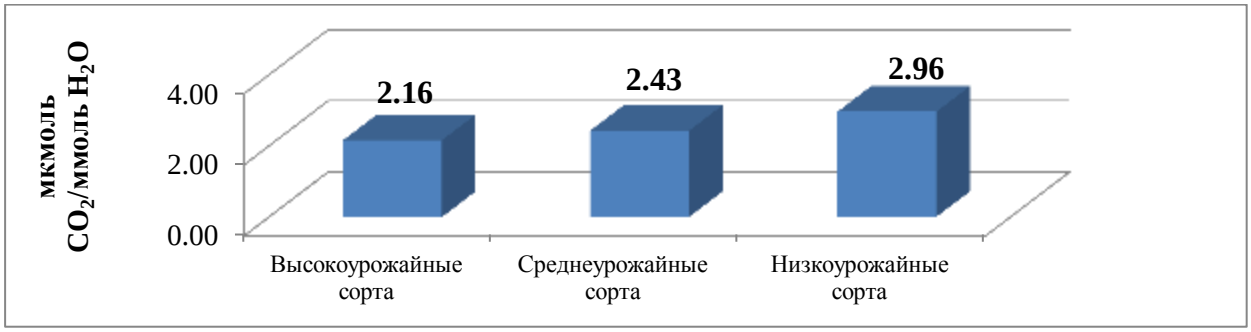


Рисунок 55 – Эффективность использования транспирируемой листьями воды на фотосинтез у опытных групп сортов яровой пшеницы в благоприятных условиях 2019 г., фаза молочно-восковой спелости

Таким образом, обобщение полученных экспериментальных данных подтверждает, что транспирация листьев является важным физиологическим процессом растений, защищающим их от перегрева и обезвоживания в сухую и жаркую погоду, обеспечивая необходимые условия для роста и развития, а также фотосинтеза, в том числе и за счет передвижения поглощённых корнями минеральных веществ из почвы. Между интенсивностью транспирации и интенсивностью фотосинтеза в среднем за вегетацию коэффициент корреляции положительный и варьировал в годы исследований от 0,14 до 0,66. Но это не означает, что для селекции должны отбираться генотипы с самой высокой интенсивностью транспирации. Наоборот, наибольшую селекционную ценность в данном случае представляют сортообразцы, имеющие высокую фотосинтетическую активность и умеренную транспирацию, так как на испарение воды ими может уходить свыше 50% преобразованной энергии солнца. Использование в селекции таких генотипов даст возможность создавать сорта с повышенной эффективностью и фотосинтеза, и транспирации в продукционном процессе растений. У современных сортов культуры такими качествами характеризуются твердая яровая пшеница Донэла М и сорта мягкой яровой пшеницы Черноземноуральская 2 и Тулайковская Надежда, которые рекомендуются для использования в селекции как перспективный исходный материал (прилож. 10).

5 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОВРЕМЕННЫХСОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УРОЖАЙНОСТИ

В селекции зерновых культур при оценке исходного материала и отборе перспективных форм, наравне с элементами структуры урожая, учитывают также отдельные биологические свойства и морфологические признаки растений: рост и развитие, параметры габитуса растений.

5.1 Особенности начального линейного роста

Рост является одним из важнейших факторов продукционного процесса растений. Под ним принято понимать необратимое увеличение размеров и массы клеток органов или всего организма, связанные с новообразованием их структур (Якушкина, Бахтенко, 2004).

На начальных этапах развития растений (при прорастании семян) ростовые процессы очень чувствительны к колебаниям внешних и внутренних факторов (Третьяков и др., 1998; Рогожин, Рогожина, 2011). Особенности развития проростков зависят от разнокачественности семян и во многом определяются типом зародыша (Шевченко, 1967, 1968), а также крупностью и удельным весом семян (Корякин, 2013), имея генетическую обусловленность (Казакова и др., 2015).

Показано, что растения с низкой активностью ростовых процессов, как правило, имеют невысокую конкурентную способность, медленно развиваются и формируют пониженную продуктивность (Удовенко, Шевелуха, 1995; Дебелый, 2009).

У зерновых культур при прорастании семян вначале более активно развивается корешок, а затем росток (Красовская, 1952). Такая последовательность роста частей зародыша выработалась в процессе эволюции и позволяет проростку в первый период прорастания семян быстро прикрепиться к субстрату, обеспечивая снабжение водой и необходимыми элементами минерального питания, а в последующем полноценное развитие взрослого растения.

По нашим данным, у современных сортов яровой пшеницы рост корешка более активно осуществляется только в первые несколько суток, а затем

приоритет переходит к ростку. Если на 7-е сутки развития проростков длина корешка больше длины ростка в среднем на 20,4%, то на 14-е и 21-е сутки, наоборот, ее величина уже становится меньше на 2,2 и 2,6 см или на 8,6 и 7,5% соответственно (рис. 56).

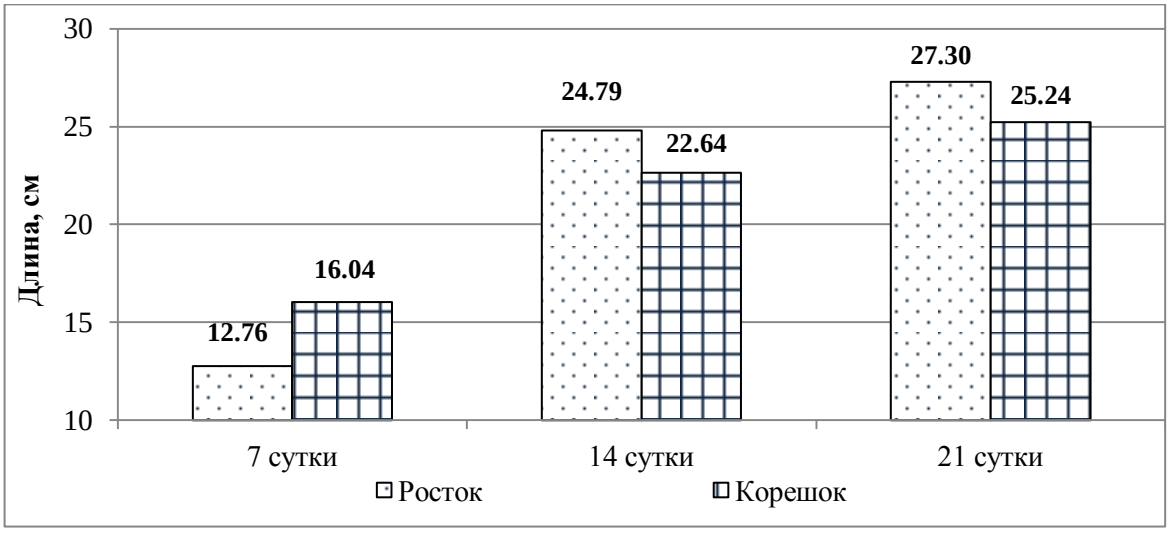


Рисунок 56 – Длина ростка и корешка у проростков яровой пшеницы на ранних этапах развития, среднее по всем изученным сортам

Превосходство по длине ростка над корешком на 14-е и 21-е сутки развития могут быть связаны, с одной стороны, со стремлением растений как можно быстрее перейти к автотрофному питанию за счет интенсивного формирования фотоассимиляционной поверхности. С другой – биологическими особенностями развития самой корневой системы растений, которая у яровой пшеницы не проникает глубоко в почву, а формируется мочковатой из зародышевых и узловых корней, располагаясь в основном в верхнем пахотном слое (Иванов, 1971).

Различия в линейных размерах органов проростков яровой пшеницы тесно были связаны с активностью их ростовых процессов: интенсивность начального линейного роста корешка была в среднем на 44,3% меньше по сравнению с ростком. В первую неделю развития интенсивность линейного была самой высокой, а затем резко снижалась: на 14-е сутки развития ее значение у корешка было меньше в среднем на 58,9%, ростка – на 5,5%; на 21-е сутки – на 85,1 и 79,7% соответственно. В результате на 21-е сутки развития активность линейного роста органов проростков становилась почти одинаковой (рис. 57).

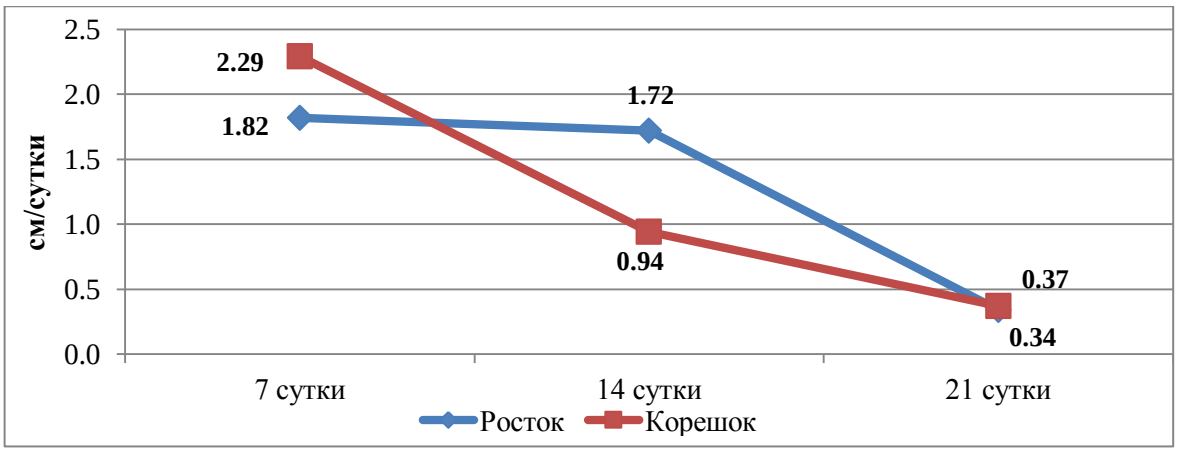


Рисунок 57 – Интенсивность линейного роста ростка и корешка у различных по возрасту проростков яровой пшеницы, среднее по всем изученным сортам

Генотипические различия при этом были значительными. Длина ростка у современных сортов культуры в условиях лабораторного опыта изменялась на 7-е сутки от 9,39 до 15,76 см, на 14-е сутки – от 17,20 до 29,48 см, на 21-е сутки – от 21,70 до 30,98 см; длина корешка: на 7-е сутки – от 12,53 до 18,06 см, на 14-е сутки – от 20,39 до 25,47 см, на 21-е сутки – от 20,45 до 31,45 см. По развитию ростка и корешка проростки сортов твердой пшеницы существенно не отличались от представителей мягкой пшеницы (табл. 15).

Таблица 15 – Длина (см) ростка и корешка у разных по возрасту проростков современных сортов яровой пшеницы, среднее 2-х серийного опыта

Сорт	7-е сутки		14-е сутки		21-е сутки	
	корешок	росток	корешок	росток	корешок	росток
1	2	3	4	5	6	7
Бурлак	13,73	10,16	23,02	25,19	29,77	28,26
Воронежская 13	16,66	11,24	22,15	24,07	23,35	26,73
Воронежская 18	16,91	15,76	21,23	26,47	23,00	27,08
Донэла М*	14,55	11,64	22,50	28,22	31,05	29,40
Мелодия Дона*	16,37	10,15	24,77	21,42	29,19	27,27
Рима	16,88	15,03	21,24	25,35	22,60	29,17
Ульяновская 105	12,53	9,57	25,47	23,65	31,45	29,70
Черноземноуральская 2	16,21	13,44	24,09	25,75	24,79	25,64
Безенчукская 210*	14,92	9,39	24,63	17,20	24,50	21,70
Воронежская 20	16,06	13,85	20,66	25,69	20,45	24,70
Донская Элегия*	16,86	13,02	22,86	26,83	30,82	29,37
Лиза	18,04	12,61	23,72	22,28	23,43	27,08
Тулайковская Надежда	16,33	14,12	21,65	23,85	23,20	26,01
Хуторянка	14,98	13,37	22,47	29,48	26,28	30,98
Юбилейная 80	18,06	11,66	23,69	24,25	23,05	27,58
Аль Варис	14,72	14,30	21,87	25,17	23,25	25,93

Продолжение таблицы 15

1	2	3	4	5	6	7
Арсея	17,42	14,14	20,39	24,14	21,30	25,83
Безенчукская Нива*	15,83	12,77	23,47	27,15	26,99	30,66
Злата	17,08	14,57	21,53	24,38	23,48	26,57
Радмира	16,65	14,44	21,39	25,34	22,94	26,33
Среднее по сортам	16,04	12,76	22,64	24,79	25,24	27,30
$НСР_{05}$	0,94	0,87	0,83	0,78	0,89	0,91

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Основные различия между сортами по показателям начального роста были связаны с уровнем их урожайности: проростки высокоурожайных сортов по длине корешка на 14-е и 21-е сутки развития превосходили низкоурожайные в среднем на 5,8 и 12,5%, а по длине ростка находились с ними на одном уровне (рис. 58 и 59).

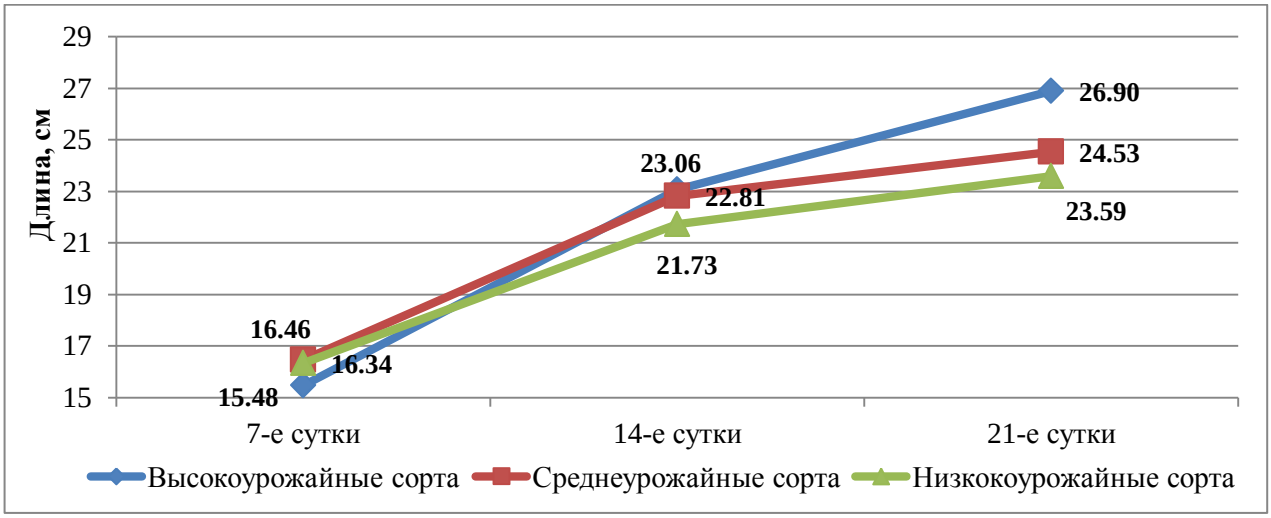


Рисунок 58 – Длина корешка у проростков современных сортов яровой пшеницы, различающихся по уровню урожайности
(*$НСР_{05}$ на 14-е сутки – 0,83; на 21-е сутки – 0,89)

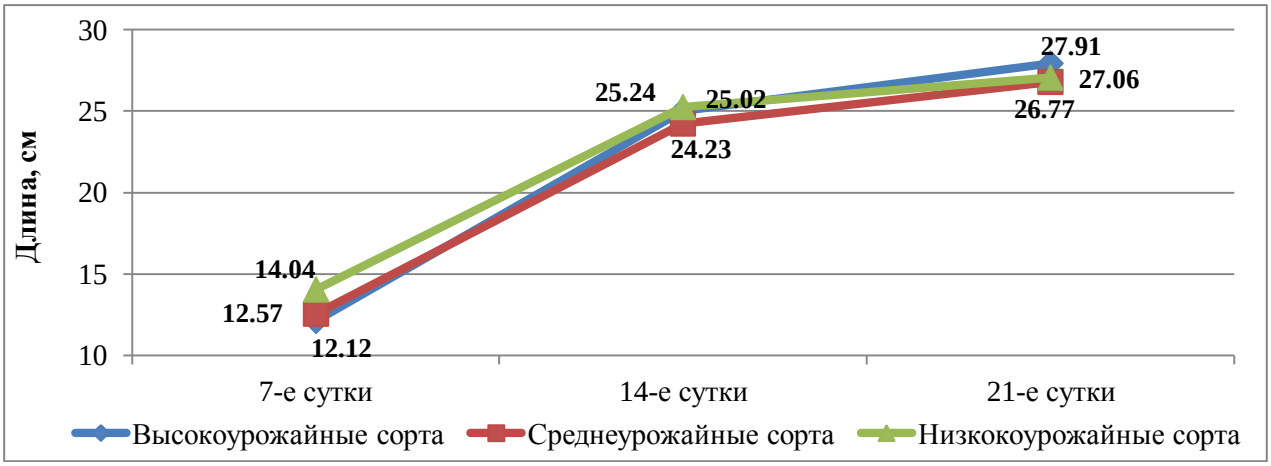


Рисунок 59 – Длина ростка у проростков современных сортов яровой пшеницы, различающихся по уровню урожайности

На основе этих данных сделано предположение, что всходы современных высокоурожайных сортов яровой пшеницы в полевых условиях могут иметь определенное превосходство по использованию элементов минерального питания и воды, содержащихся в почве.

Многие ученые считают, что показатели начального роста представляют большой интерес для создания высокопродуктивных и устойчивых к засухе сортов (Батыгин, 1995; Шевелуха, 1995). В этих целях рекомендуют использовать, в частности, показатель «отношение длины корешка к длине стебля», отмечая, что чем выше его значение у генотипа, тем перспективнее он для селекции (Новикова и др., 1995).

У изученных современных сортов яровой пшеницы отношение длины корешка к длине стебля варьировало: в первые 7 суток – от 1,03 до 1,61; на 14-е сутки – от 0,76 до 1,43; на 21-е сутки – от 0,77 до 1,13. Наиболее высоким отношением характеризовались высокоурожайные сорта: на 7-е сутки оно составляло в среднем 1,26; на 14-е сутки – 0,93; на 21-е сутки – 0,96. У низкоурожайных сортов значение данного показателя было на 10,0…7,5…9,4% соответственно меньше (табл. 16).

Таблица 16 – Отношение длины корня к длине ростка у современных сортов яровой пшеницы, различающихся уровнем урожайности

Группа сортов	Время учета		
	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки
высокоурожайные сорта	1,30	0,93	0,96
среднеурожайные сорта	1,33	0,97	0,92
низкоурожайные сорта	1,17	0,86	0,87
Среднее значение	1,26	0,92	0,92

Среди высокоурожайных сортов культуры наиболее высоким отношением длины корешка к длине ростка характеризовались Бурлак, Ульяновская 105, Мелодия Дона, Воронежская 13 и Черноземноуральская 2, которые предлагается рассматривать, как ценный исходный материал для селекции культуры по показателям начального роста (прилож. 11).

Таким образом, у современных сортов яровой пшеницы при прорастании семян вначале (первые 7 суток) более активно развивается корешок, а затем росток. При этом генофонд культуры характеризуется широким полиморфизмом показателей начального роста. Генотипические различия начинают проявляться уже на 7-е сутки развития проростков и сохраняются в последующем на протяжении двух недель. Это дает возможность целенаправленно отбирать генотипы с различными характеристиками начального роста и создавать сорта не только более урожайные, но и адаптивные к условиям возделывания. Предполагаем, что на ранних этапах органогенеза преимущества будут иметь те генотипы, у которых более активно развиваются и корешки, и ростки. Первые дадут возможность больше извлекать из почвы элементов питания и влаги, и, в какой-то степени, избежать негативное воздействие почвенной засухи в случае ее проявления, а вторые – обеспечат высокую конкурентную способность растений культуры по отношению к сорнякам за счет быстрого формирования фотосинтетического аппарата и перехода к автотрофному питанию.

5.2 Особенности накопления и распределение сухой массы по органам растений

Сформированная биомасса является важным интегральным показателем эффективности функционирования продукционного процесса растений (Ничипорович, 1956, 1975). В результате селекции ее величина у зерновых культур существенно не изменяется, а рост урожайности в основном достигается за счет более эффективного использования ассимилятов на налив зерна (Образцов, 1981; Кумаков и др., 1985).

Однако у большинства современных сортов зерновых культур уборочный индекс достиг 50%, что близко к оптимальному значению (Кумаков, 1985; Jain, 1986; Кошкин, 2008). Поэтому для дальнейшего прогресса их селекции необходим поиск в генофонде форм с высокой биосинтетической активностью и эффективностью использования ассимилятов на формирование семян (Donald, 1968; Jain, 1986).

5.2.1 Особенности накопления сухого вещества на ранних этапах развития растений

По величине сухой массы корешки проростков яровой пшеницы существенно уступали ростку на протяжении всего периода наблюдений: на 7-е сутки в среднем на 20,1%; на 14-е сутки – 44,8%; 21-е сутки – 50,0%. Интенсивное накопление ими сухой массы наблюдалось лишь в первые 7 суток, тогда как у ростков на протяжении всего периода наблюдений (рис. 60).

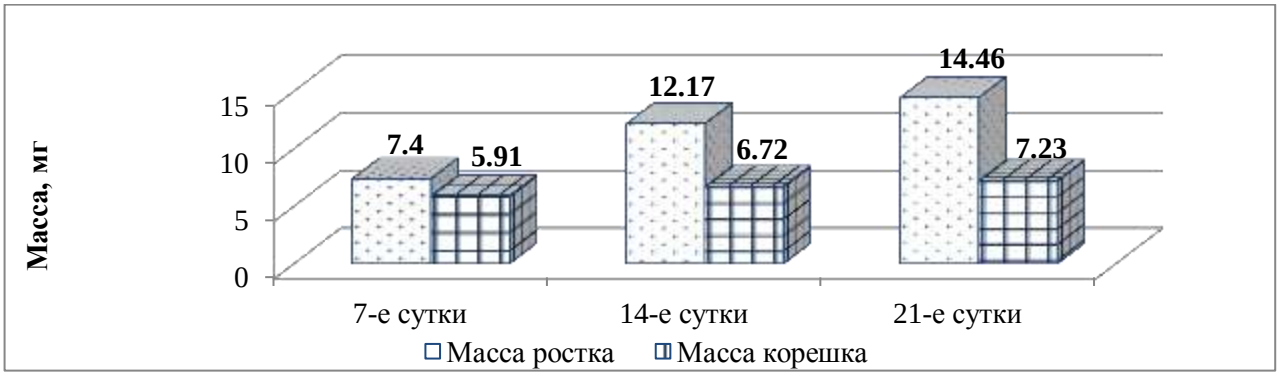


Рисунок 60 – Величина сухой массы ростка и корешка у проростков яровой пшеницы на ранних этапах развития, среднее по всем изученным сортам

При этом наибольшей сухой массой характеризовались в первую очередь проростки высокоурожайных сортов, превосходя среднеурожайные и низкоурожайные сорта по этому признаку на 14-е сутки развития в среднем на 8,9%, на 21-е сутки – на 16,2% (рис. 61).

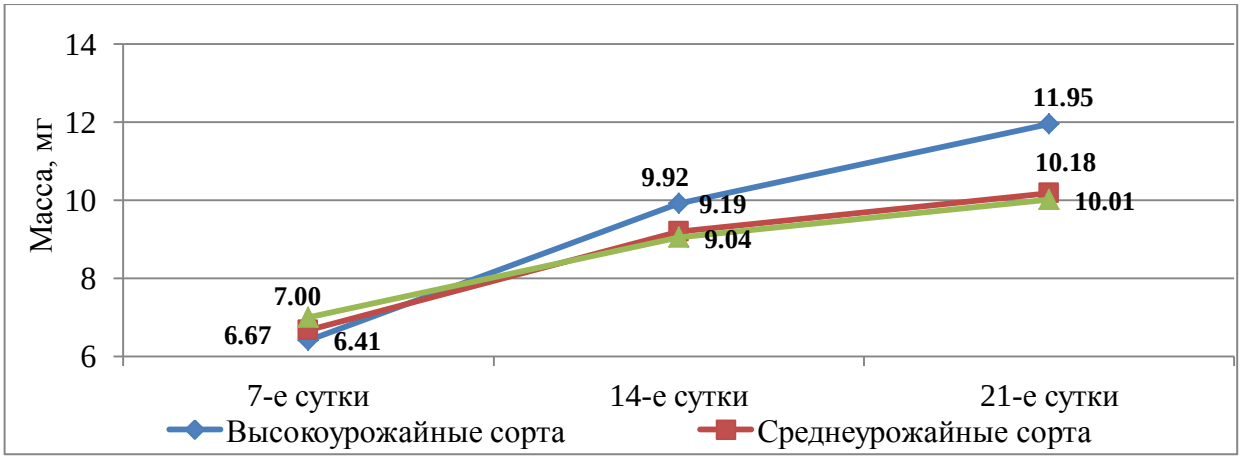


Рисунок 61 – Динамика накопления сухой массы проростками у современных сортов яровой пшеницы, различающихся по урожайности
(*$НСР_{05}$ на 14-е сутки составляет 0,16; на 21-е сутки – 0,18)

Более высокая сухая масса проростков у высокоурожайных сортообразцов яровой пшеницы обеспечивается как за счет ростка, так и корешка. По величине сухой массы ростка они превосходили средне- и низкоурожайные сорта на 14-е сутки в среднем на 7,4%, а на 21-е сутки – на 16,0% (рис. 62).

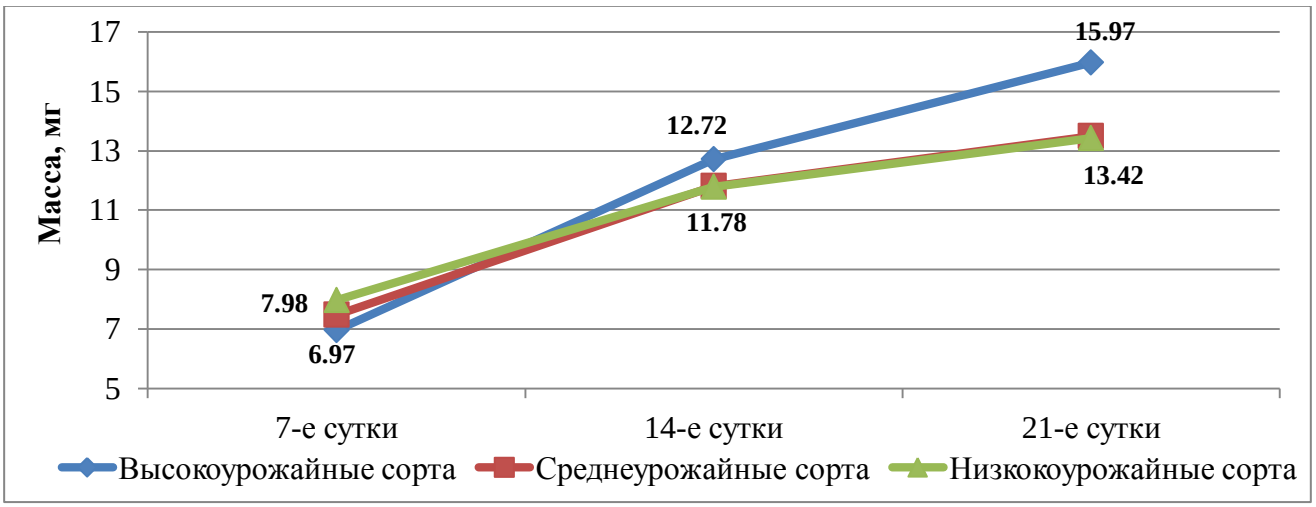


Рисунок 62 – Динамика накопления сухой массы ростка у современных сортов яровой пшеницы, различающихся по урожайности

По сухой массе корешка проростки высокоурожайных сортов превосходили средне- и низкоурожайные сорта на 14-е сутки в среднем на 9,7%, а на 21-е сутки – в среднем на 14,9% (рис. 63).

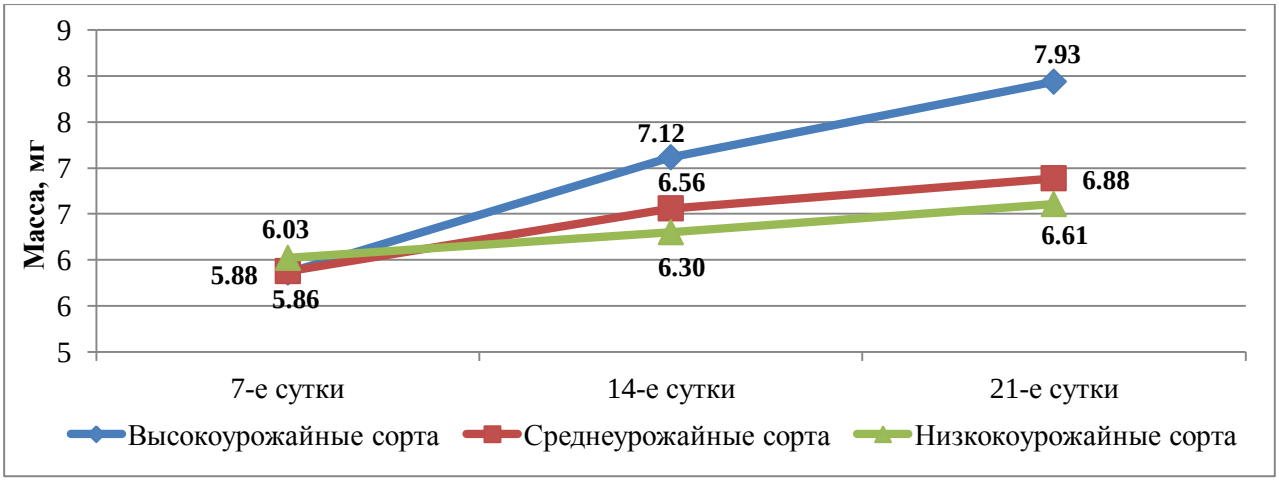


Рисунок 63 – Динамика накопления сухой массы корешка у современных сортов яровой пшеницы, различающихся по урожайности

То есть, корешки у проростков высокоурожайных сортов культуры формируются не только более длинными, но и массивными по накоплению сухого вещества.

Сухая масса ростка варьировала у современных сортов яровой пшеницы в диапазоне: на 7-е сутки – от 5,82 до 8,36 мг, на 14-е сутки – от 8,34 до 16,01 мг, на 21-е сутки – от 10,61 до 21,89 мг; сухая масса корешка: на 7-е сутки – от 4,62 до 7,24 мг, на 14-е сутки – от 4,75 до 8,67 мг, на 21-е сутки – от 4,84 до 9,32 мг. Наибольшим значением сухой массы ростка характеризовались Ульяновская 105, Хуторянка и сорта твердой пшеницы Безенчукская Нива и Донская Элегия. Наибольшей сухой массой корешка отличались проростки Черноземноуральской 2 и сортов твердой пшеницы Донская Элегия, Донэла М, и Мелодия Дона (прилож. 12).

Интенсивность накопления сухого вещества ростком и корешком наиболее активно проявлялась в первые 7 суток развития (1,06 и 0,84 г/сутки, соответственно), а затем резко снижалась. При этом уровень активности синтетических процессов у ростков был почти в 2 раза выше, чем у корешков (рис. 64).

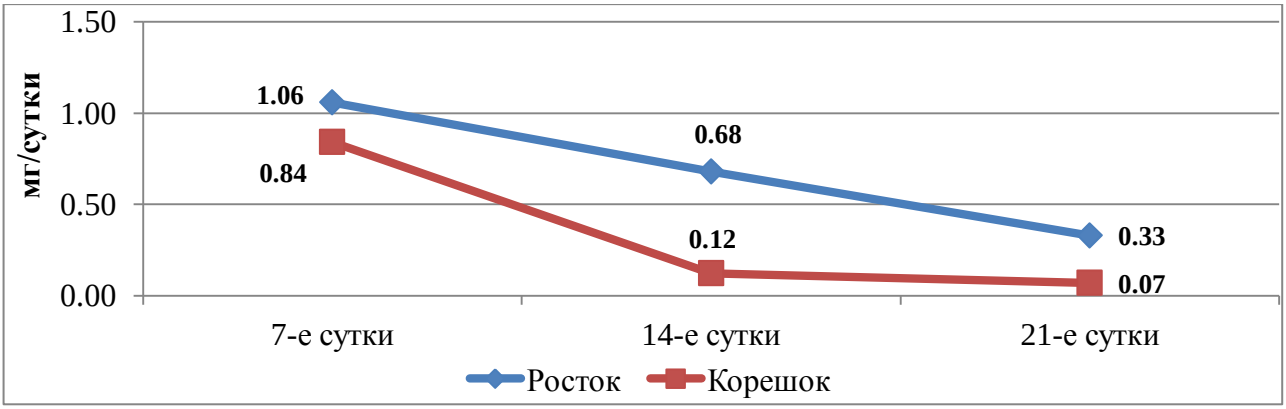


Рисунок 64 – Интенсивность накопления сухой массы ростка и корешка у различных по возрасту проростков яровой пшеницы

Выраженный спад интенсивности процессов начального роста корешка и ростка после семисуточного развития, по-видимому, объясняется малым количеством запасных веществ в зерновках. При проращивании семян на водопроводной воде уже на 7-е сутки около 67% их запасных веществ использовалось на развитие проростков, поэтому в дальнейшем и отмечается такое выраженное затухание активности ростовых процессов. Убыль сухого вещества семени на 7, 14 и 21-е сутки по сравнению с первоначальной массой составляла 66,5; 87,6 и 89,2% соответственно (рис. 65).

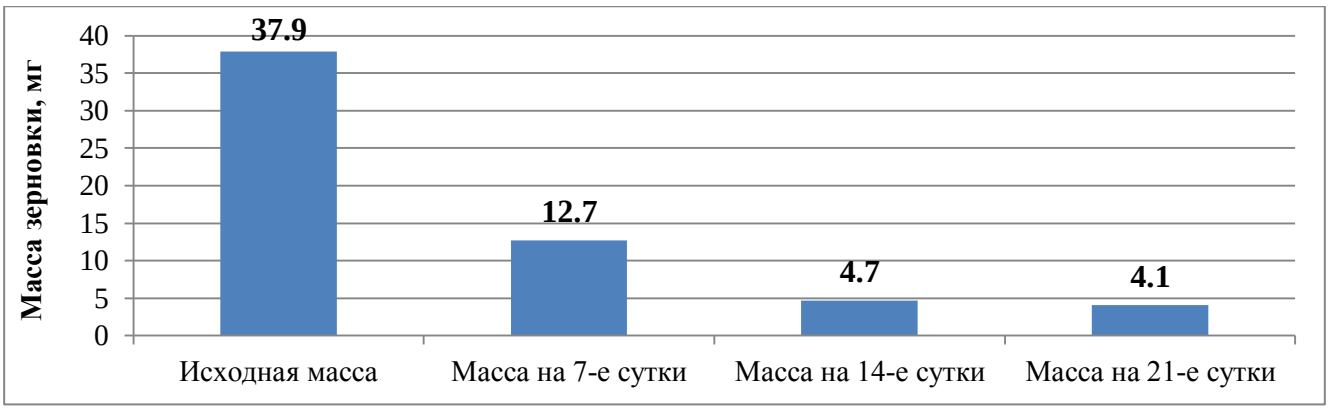


Рисунок 65 – Динамика убыли сухой массы зерновки у различных по возрасту проростков яровой пшеницы

Таким образом, у современных высокоурожайных сортов яровой пшеницы на ранних этапах развития превосходство в биосинтезе органического вещества достигается за счет интенсивного роста и ростка, и корешка. Сорта Ульяновская 105, Безенчукская Нива, Донская Элегия, Донэла М, Мелодия Дона и Чернроземноуральская 2 в данном случае могут быть использованы в селекции в качестве источников интенсивного образования сухого вещества.

5.2.2 Особенности накопления сухого вещества на поздних этапах развития растений

Установлено, что в условиях Орловской области, которая входит в Центрально-Черноземный регион России, современные сорта яровой пшеницы за вегетационный период накапливают до 3,44 грамм сухого вещества на растение. Такое наблюдалось, к примеру, в 2019 году, когда во время начального вегетативного роста растений (май месяц) и в период генеративного развития (третья декада июня и все декады июля) температура воздуха и количество дождевых осадков были близки к среднемноголетним значениям (см. рис. 12). В годы же с экстремальными метеоусловиями эффективность продукционного процесса растений резко падала: в засушливом 2018 году сухая масса растений культуры была на 48,8% ниже, чем в 2019 году, и на 36,0%, по сравнению с 2020 годом (рис. 66).

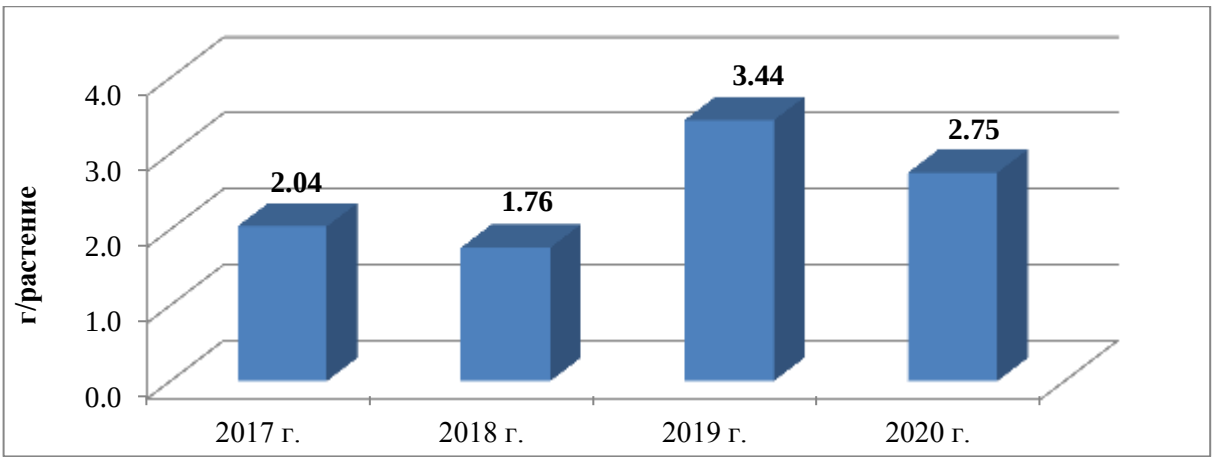


Рисунок 66 – Сухая масса растений яровой пшеницы на период уборки в разные годы исследований, в среднем по всем опытным сортам

По экспериментальным данным полевых опытов 2019 и 2020 годов, основное количество сухого вещества (от 92,0 до 96,0%) у современных сортов яровой пшеницы образуется уже к фазе молочно-восковой спелости, а на завершающие этапы развития (созревание) приходится всего 4-8% (рис. 67).

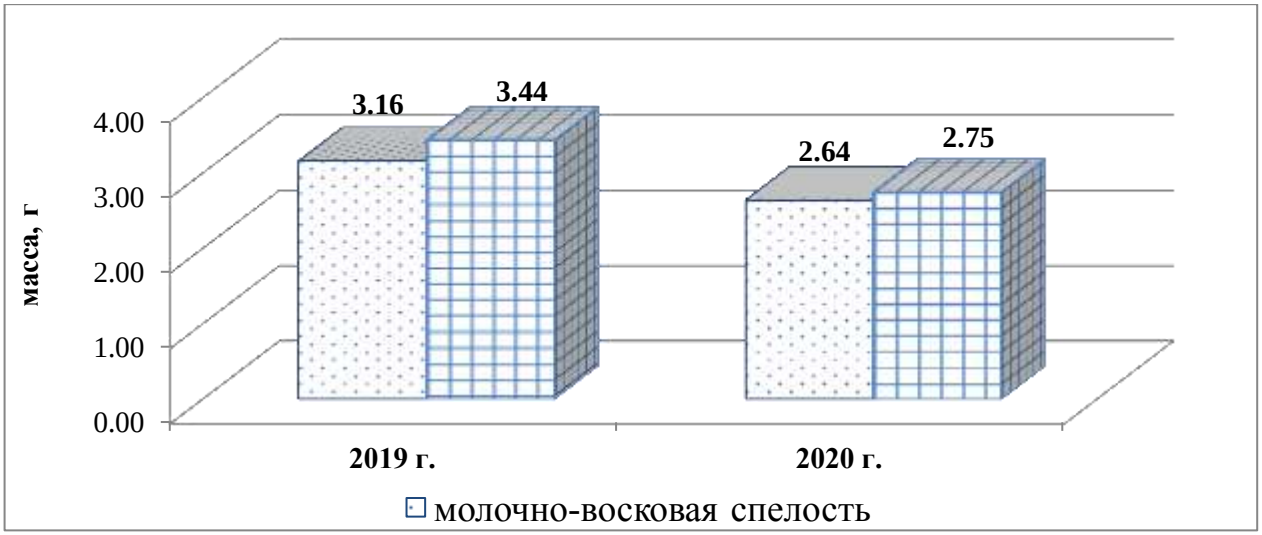


Рисунок 67 – Сухая масса растений яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости и на период уборки в 2019 и 2020 гг., в среднем по всем сортам

В фазу молочно-восковой спелости растениями современных сортов яровой пшеницы накапливалось в среднем 2,90 г сухого вещества, а отдельными из них – 4,08 г. Больше всего синтезировалось сухого вещества в колосе (в среднем 1,42 г/растение) и стебле (1,23 г/растение), а меньше (в среднем на 80,8%) – в листьях (рис. 68).

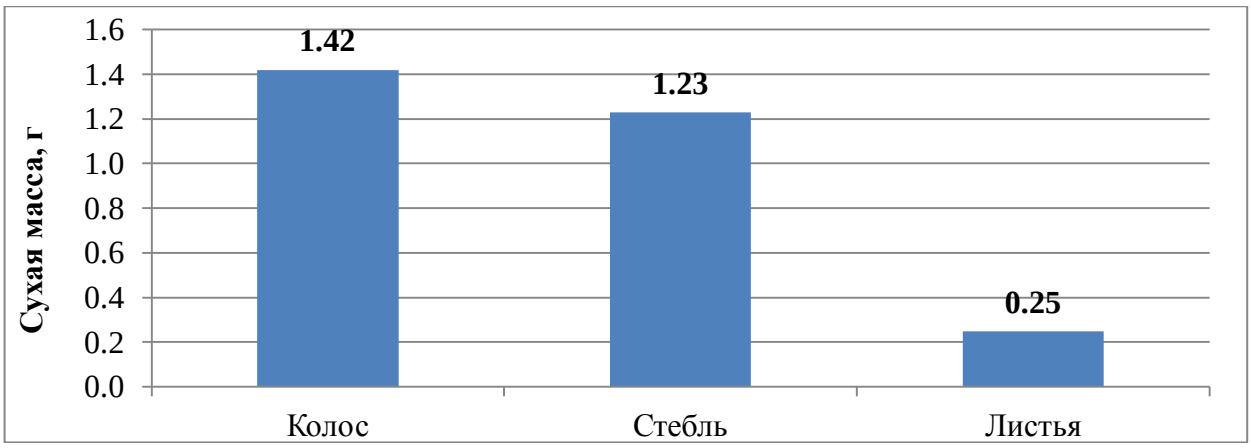


Рисунок 68 – Накопление сухого вещества по органам растения яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, среднее по сортам за 2019-2020 гг.

В общей сухой массе целого растения на колос приходилось в среднем 48,8%, стебель – 42,6%, а на листья – 8,6% (рис. 69, прилож. 13).

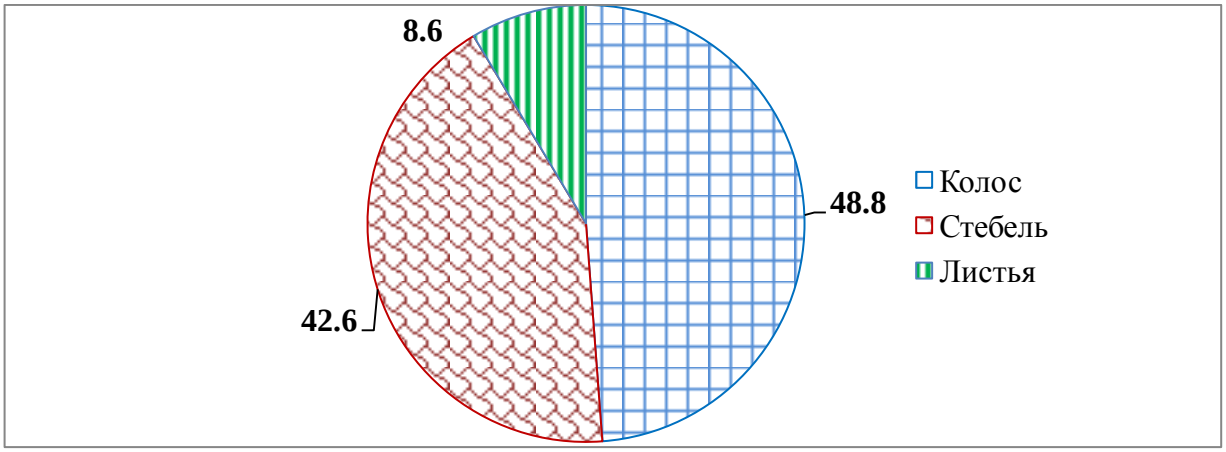


Рисунок 69 – Доля органа (%) в накоплении сухого вещества растением современных сортов яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, среднее за 2019-2020 гг.

Интервал генотипического варьирования признака по органам растения составлял: колос –- от 0,70 до 1,81 г; стебель – от 0,92 до 1,56 г; листья – от 0,17 до 0,34 г. При этом, между высоко-, средне- и низкоурожайными сортами в фазу молочно-восковой спелости существенных различий по накоплению сухого вещества растениями не выявлено (рис. 70).

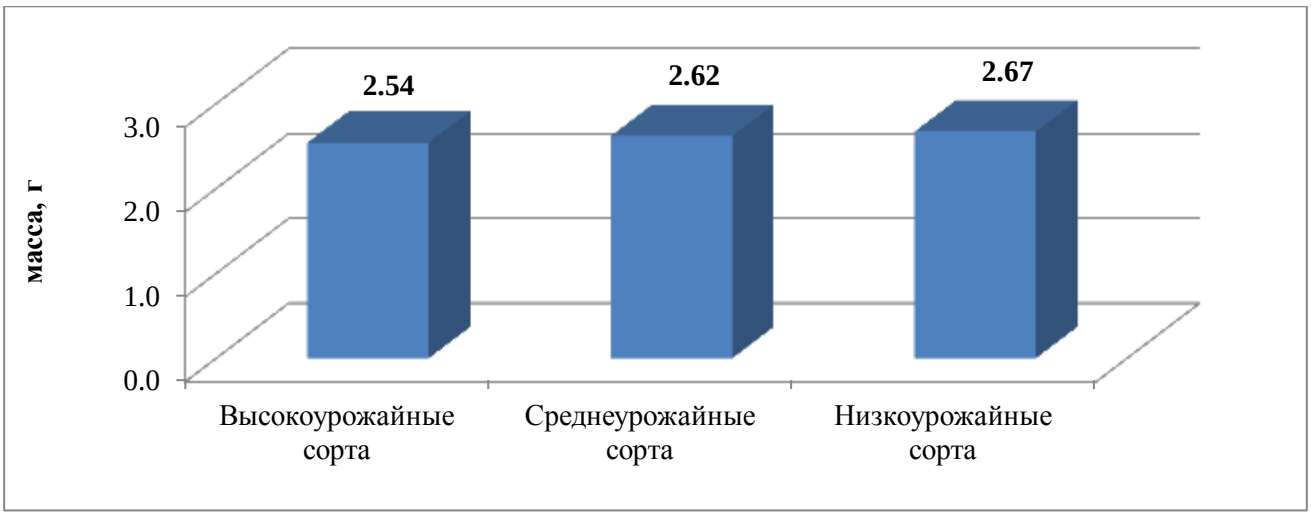


Рисунок 70 – Сухая масса растений яровой пшеницы на период уборки, в среднем по всем опытным сортам, за 2017-2020 гг. (*$НСР_{05}$ = 0,23)

У первой опытной группы сортов диапазон изменения признака находился в пределах от 2,01 до 3,07 г/растение, у второй – от 2,44 до 3,68 г/растение, у третьей – от 2,45 до 3,41 г/растение. В каждой из них были сорта как с большой, так и небольшой массой накопления сухого вещества растениями. Наиболее высокую сухую масса надземных органов на период уборки имели Юбилейная 80 (3,68 г) Безенчукская Нива (3,41 г), Тулайковская Надежда (3,51 г) и Донская Элегия (3,28 г). Между сортами яровой мягкой и твердой пшеницы значимых различий также не установлено (прилож. 14).

Это свидетельствует о том, что биомасса растения у яровой пшеницы, по-прежнему, остается консервативным признаком селекции, а рост урожайности достигается в основном за счет большего использования сухого вещества на налив зерновок – уборочного индекса (Кумаков, 1985).

Анализируя рост урожайности озимой пшеницы в Великобритании за период с 1908 по 1978 г., Р. Остин с сотрудниками (Austin et al., 1980) отмечают, что превосходство лучших, самых новых сортов над старыми, худшими по урожайности зерна, составляет около 40%. Новые сорта имеют укороченный стебель, они более скороспелы. Однако по обшей биомассе растений и листовой поверхности между старыми и новыми сортами нет разницы. Главное различие между ними в уборочном индексе ($К_{хоз}$), достигшем у лучших сортов 50%.

К аналогичному выводу о роли $К_{хоз.}$ в росте урожайности сортов в процессе предшествующей селекции пришли также А.Н. Березкин, В.А. Кабыш и В.И. Пономарев (1971).

У изученных нами современных сортов яровой пшеницы среднее значение уборочного индекса варьировало по годам от 38,4 до 49,2%. Наиболее высокое его значение отмечалось в 2018 и 2019 годах, а наименьшее – в 2017 и 2020 годах (рис. 71).

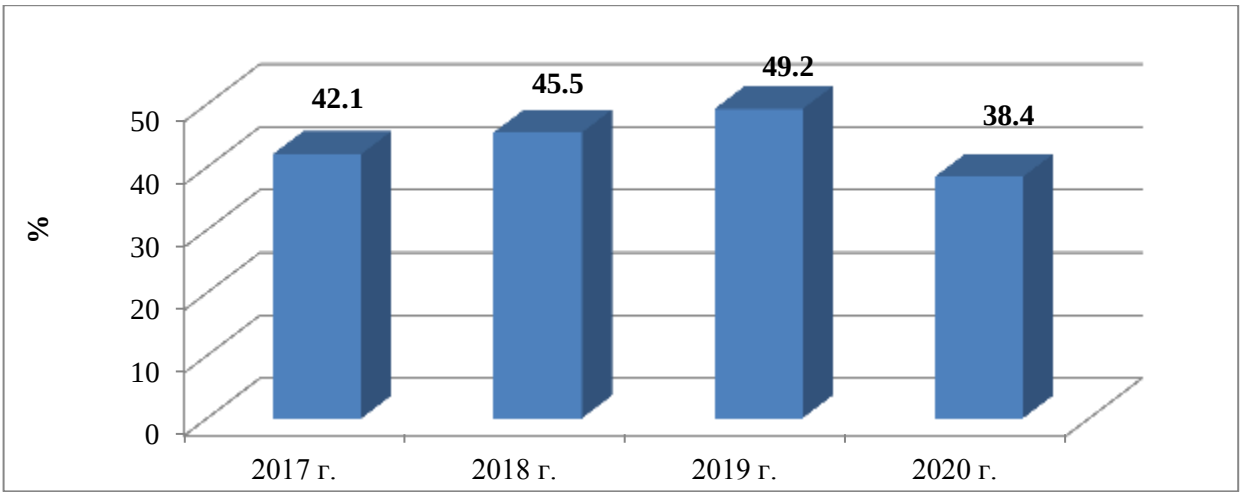


Рисунок 71 – Уборочный индекс у растений яровой пшеницы в годы исследований

В 2018 году связь уборочного индекса с урожайность зерна была отрицательной (r=-0,21), по-видимому, из-за ярко выраженных засушливых погодных условий во время формирования генеративных органов, а в более благоприятных по метеоусловиям 2019 и 2020 годах достоверно положительной (r=0,44…0,63) при уровне значимости $Р_{05}$.

При этом большинство изученных высокоурожайных сортов, как правило, имели более высокий данный показатель, чем низкоурожайные – за годы исследований в среднем на 6,2% (рис. 72). Среди них наиболее высоким уборочным индексом характеризовались Воронежская 13 (48,0%), Рима (47,2%), Воронежская 18 (46,9%), Мелодия Дона (46,8%). Сорта яровой мягкой и твердой пшеницы и по данному показателю находились на одном уровне значимости (прилож. 15).

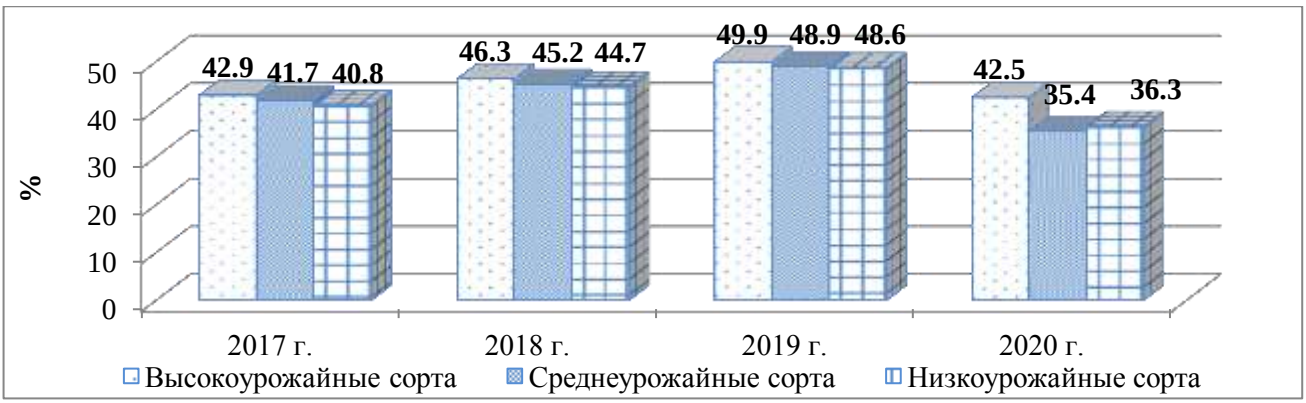


Рисунок 72 – Уборочный индекс у современных сортов яровой пшеницы, различающихся по урожайности в разные годы исследований

Считается, что значение уборочного индекса у зерновых культур может достигать 55-60% (Кошкин, 2008). Следовательно, селекция яровой пшеницы в данном направлении имеет еще достаточно большие резервы. В условиях Центрально-Черноземного региона России величину данного показателя у перспективного сорта культуры целесообразно очевидно довести до 53-55%, чтобы повысить урожайность зерна до 6,5-7,0 т/га.

Увеличить уборочный индекс у новых сортов культуры вероятнее всего можно за счет оптимизации параметров габитуса растений, в частности, посредством уменьшения высоты растений и листовой поверхности. В процессе исторического развития селекции у зерновых культур в основном был задействован первый путь. Сорта интенсивного типа отличаются от своих предшественников, прежде всего, более коротким стеблем и большей площадью флагового листа, что позволило не только повысить устойчивость к полеганию, но и увеличить долю сухого вещества на формирование зерновок (Мамонов, 1970; Кумаков, 1985).

Изученные нами современные сорта яровой пшеницы в среднем за годы исследований имели высоту растений от 81,0 до 118,0 см, длину главного стебля – от 73,6 до 109,2 см, колоса – от 5,0 до 11,4 см, а флагового листа – от 18,2 до 27,9 см. Линейная плотность стебля (ЛПС) составляла 9,1-16,1 мг/см. Группа высокоурожайных сортов по данным морфологическим параметрам растений значимых преимуществ не имела. Существенно не различались и сорта мягкой и твердой пшеницы (табл. 17).

Таблица 17 – Показатели габитуса растений у опытных сортов яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, среднее за 2019-2020 гг.

Сорт	Высота растений, см	ЛПС, мг/см	Длина, см		
			гл. стебля	колоса	флагового листа
Высокоурожайные сорта					
Бурлак	114,5	11,0	105,6	8,9	27,9
Воронежская 13	101,3	11,2	95,6	5,6	22,2
Воронежская 18	105,6	11,2	97,5	8,1	24,4
Донэла М*	113,0	10,7	107,1	5,9	22,3
Мелодия Дона*	105,3	12,2	100,1	5,2	21,2
Рима	112,7	11,8	104,4	8,3	23,1
Ульяновская 105	118,0	12,1	109,2	8,8	25,1
Черноземноуральская 2	108,2	9,1	100,7	7,5	22,5
Среднеурожайные сорта					
Безенчукская 210*	94,8	12,7	89,7	5,0	21,6
Воронежская 20	111,7	12,6	104,0	7,7	22,5
Донская Элегия*	108,7	13,1	102,9	5,7	22,4
Лиза	81,0	12,6	73,6	7,4	23,0
Тулайковская Надежда	109,3	16,1	101,2	8,1	20,9
Хуторянка	115,8	13,5	105,4	10,4	19,6
Юбилейная 80	117,5	14,7	106,0	11,4	26,7
Низкоурожайные сорта					
Аль Варис	107,8	14,2	99,4	8,4	20,5
Арсея	106,9	13,3	96,8	10,1	23,9
Безенчукская Нива*	107,0	13,3	100,6	6,4	26,0
Злата	102,7	12,1	95,5	7,2	23,2
Радмира	105,2	10,0	95,7	9,6	18,2
$НСР_{05}$	2,3	0,9	1,7	0,8	0,7

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

В погодных условиях вегетации 2019 и 2020 годов связь урожайность зерна с высотой растений была положительной, но несущественной (0,11…0,14), с линейной плотностью стебля фактически не проявлялась (-011…0,04), а с длинного колоса была отрицательной (-0,42…-0,49) и значимой при P_{05} (рис. 73).

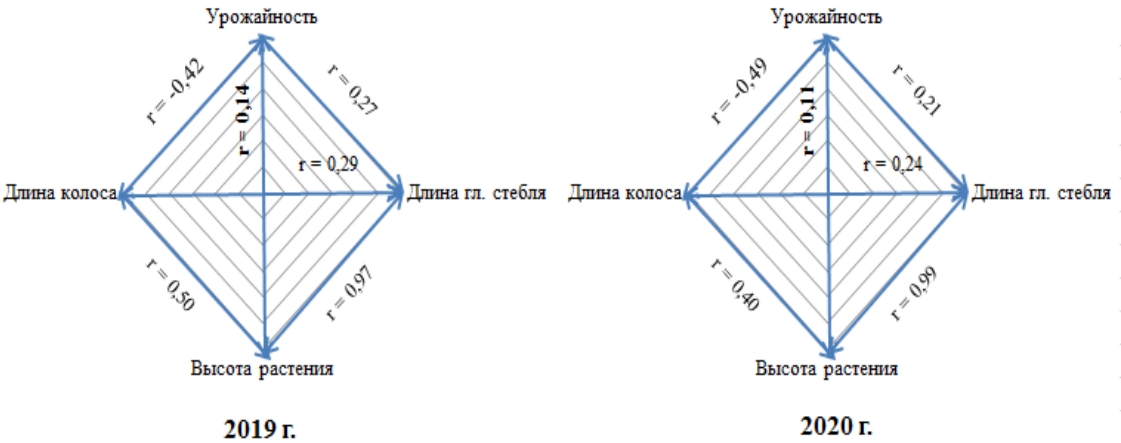


Рисунок 73 – Связь урожайности с морфологическими признаками растений у современных сортов яровой пшеницы, по данным за 2019-2020 гг.

Это указывает на то, что многие морфологические параметры растений, такие как длина и линейная плотность стебля, количество и размер листьев у современных сортов яровой пшеницы уже близки к оптимальной норме, поэтому не требуют особой проработки. А вот на параметры колоса необходимо обратить внимание, чтобы повысить уборочный индекс. В данном случае важно у новых сортов культуры нарастить его сухую массу, но не за счет дополнительных колосков, колосковых чешуй, остей и т.д., а посредством увеличения количества зерновок (до 42,0 шт.) и их крупности (масса 1000 зерен должна составлять 45-46 г). Это позволит существенно повысить не только аттрагирующий пул колоса, но и его вклад в повышение урожайности, на что указывают и другие исследователи (Коновалов, 1981).

5.3 Устойчивость к засухе современных сортов яровой пшеницы

Засуха является одним из важнейших стресс-факторов, резко снижающих урожайность сельскохозяйственных культур, вследствие значимого влияния на экспрессию генов, активность фотосинтеза, рост и развитие растений (Flexas, 2006). Поэтому проблема устойчивости растений к неблагоприятным (экстремальным) условиям имеет большое научное и практическое значение. Для ее решения предлагается существенно повысить адаптивный потенциал новых сортов (Жученко, 2004).

Результаты исследований показали, что в настоящее время яровая пшеница не всегда может быть надежной страховой культурой в Центрально-Черноземном регионе РФ, так как на эффективность продукционного процесса ее возделываемых сортов здесь существенное влияние оказывают условия вегетации растений. В 2018 году, с ярко выраженной засушливой погодой на протяжении почти всего периода вегетации, сухая масса растений культуры была на 48,8% ниже, чем в 2019 году, на 36,0% – по сравнению 2020 годом и на 15,9% – по сравнению с 2017 годом (см. гл. 5.2.2, рис. 66).

Особенно негативно влияла засуха на репродуктивный процесс растений яровой пшеницы. В годы исследований количество образующихся зерновок в колосе изменялась от 21,8 до 37,3 шт. на растение. В экстремальных метеоусловиях во время формирования генеративных органов в 2017 и 2018 годах озерненность колоса у растений современных сортов культуры была в среднем на 39,0% меньше, чем в другие годы вегетации (рис. 74).

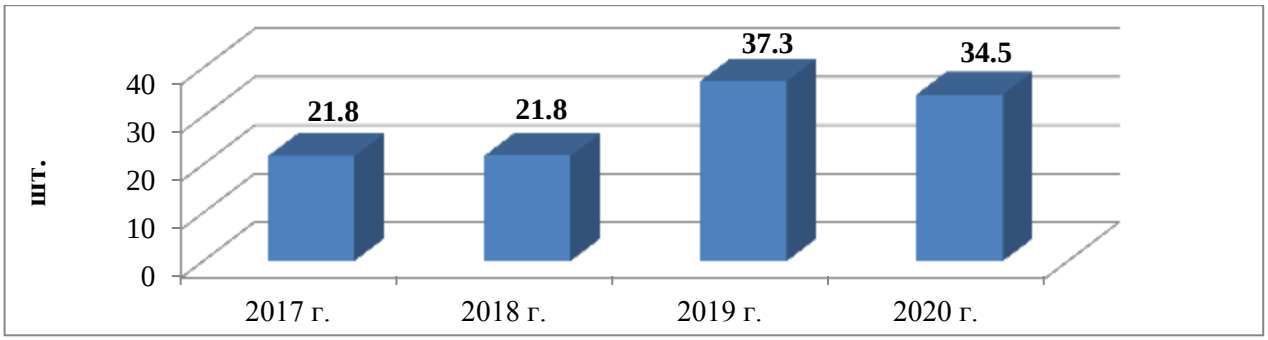


Рисунок 74 – Озерненность колоса растений у современных сортов яровой пшеницы в разные годы вегетации, в среднем по изученным сортам

Крупность зерновок растений по годам вегетации изменялась не в меньшей степени: варьировала от 31,3 до 44,9 г. В 2017 и 2018 годах масса 1000 зерен у современных сортов яровой пшеницы была меньше, чем в 2019 году на 12,1%, а по сравнению с 2020 годом – на 30,3% (рис. 75).

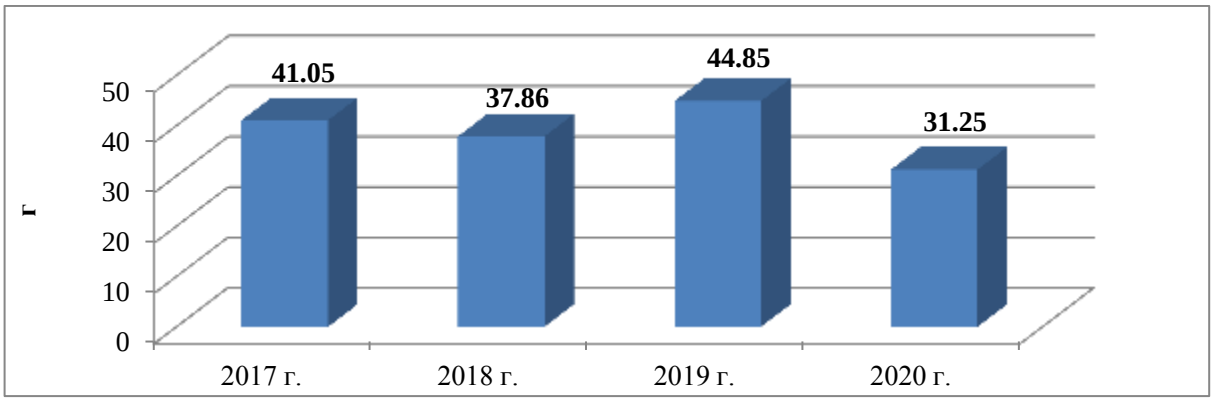


Рисунок 75 – Масса 1000 зерен у растений современных сортов яровой пшеницы в разные годы вегетации, среднее значение по изученным сортам

Причем негативное влияние экстремальных погодных условий на озерненность колоса сортов с различным уровнем урожайности было

приблизительно одинаковым. В 2017 и 2018 годах количество зерен в колосе у высокоурожайных сортов было на 35,5%, а у низкоурожайных на 35,3% меньше, чем в 2019 и 2020 годах (рис. 76).

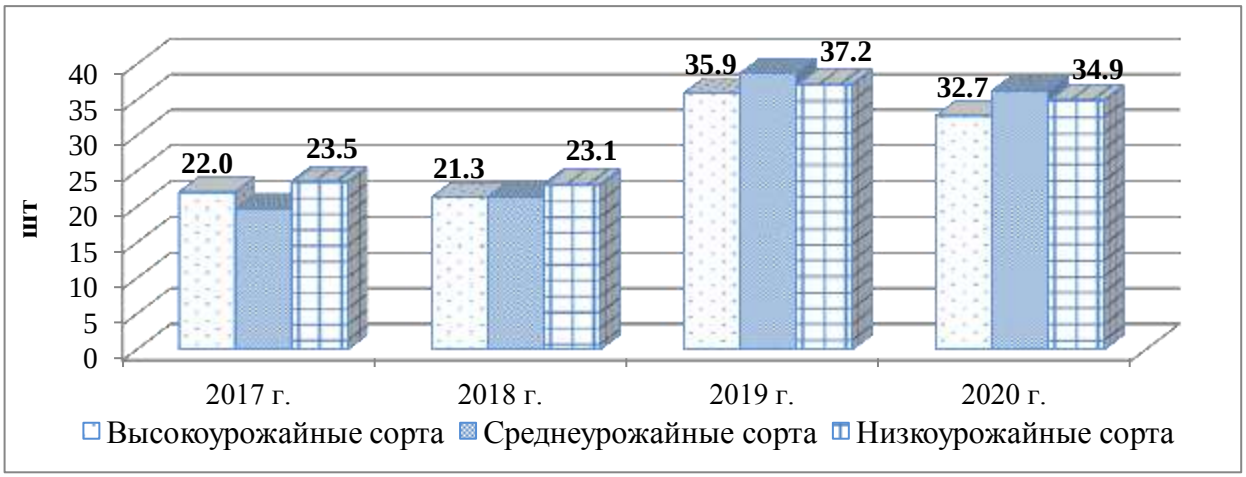


Рисунок 76 – Озерненность колоса у изученных современных сортов яровой пшеницы, различающихся по урожайности в годы исследований

В тоже время крупность зерновок у высокоурожайных сортов яровой пшеницы снижалась под действием экстремальных условий вегетации значительно сильнее, чем у низкоурожайных. В 2017 и 2018 годах масса 1000 зерен у них была в среднем на 21,8%, у низкоурожайных сортов на 13,7% меньше, чем в 2019 году с оптимальными погодными условиями вегетации (рис. 77).

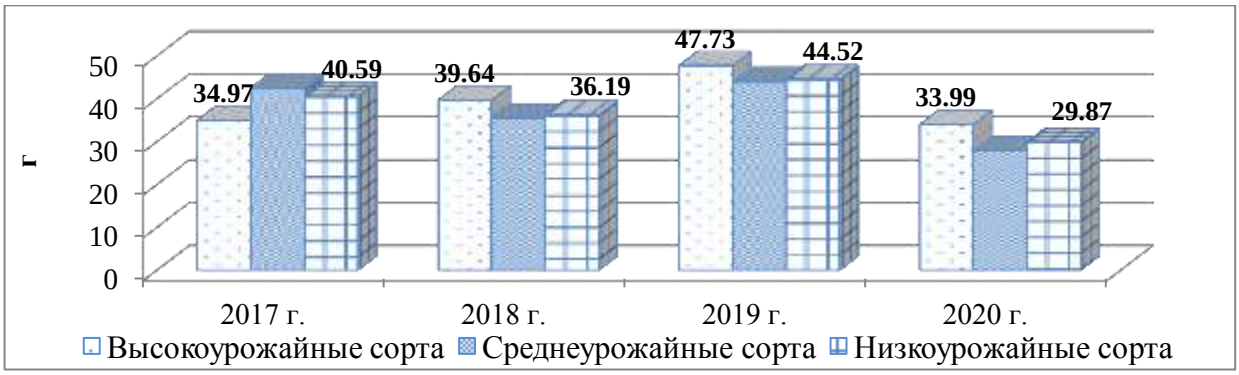


Рисунок 77 – Масса 1000 зерен у изученных современных сортов яровой пшеницы, различающихся по урожайности в годы исследований

Современные сорта яровой пшеницы характеризуются низкой устойчивостью и на ранних этапах развития. Проведенная лабораторная оценка

прорастания семян на осмотическом растворе показала, что относительная их засухоустойчивость составляет в среднем 32,4%. По сравнению с контролем количество нормально проросших зерновок на манните в среднем по всем сортам было в 3 раза меньше (рис. 78).

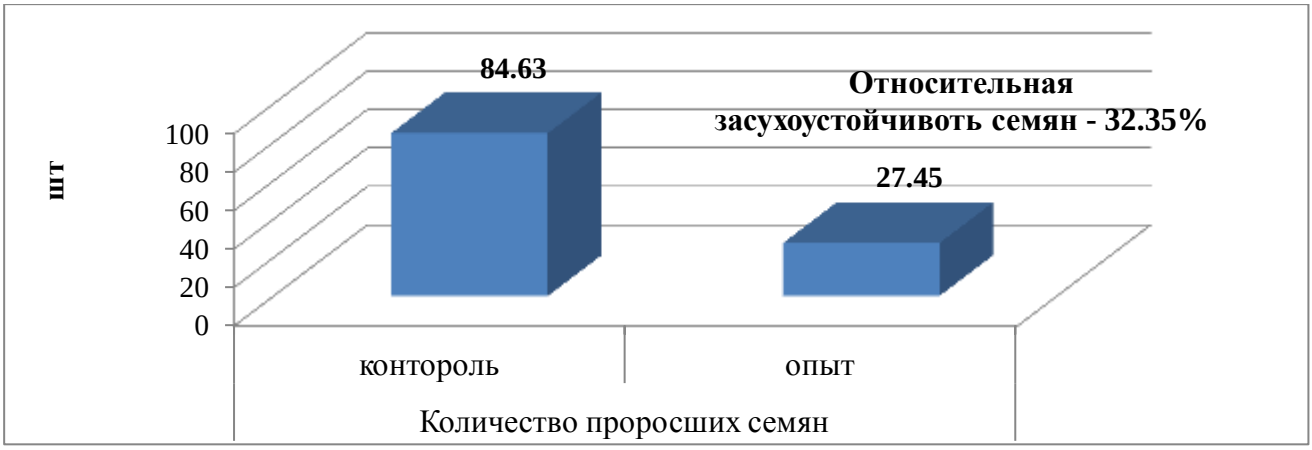


Рисунок 78 – Относительная засухоустойчивость прорастающих семян современных сортов яровой пшеницы на 7-е сутки развития, в среднем по 2-м сериям лабораторных опытов

Интервал генотипического варьирования показателя составлял 17,5-56,3%. Между изученными группами сортов существенных различий не наблюдалось. В данном случае проявлялась лишь небольшая тенденция превосходства сортов с более низкой урожайностью (рис. 79).

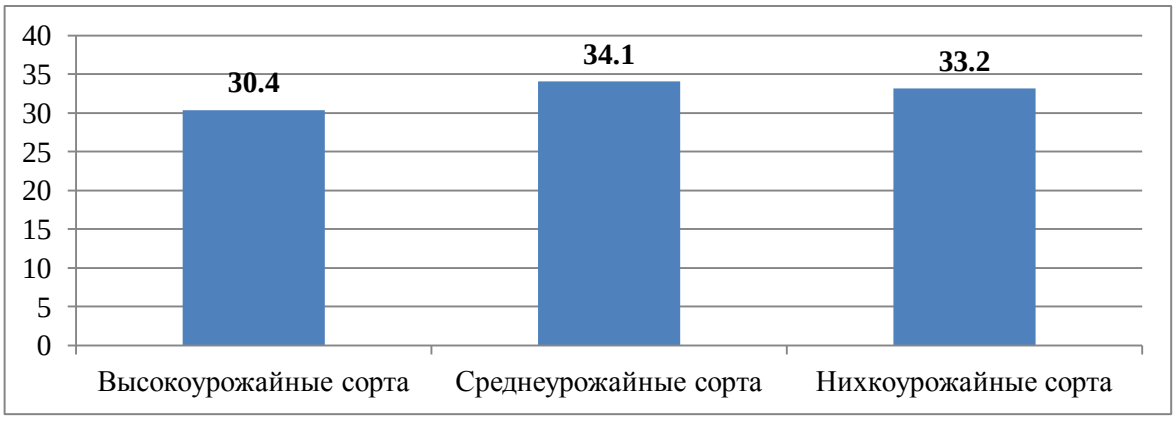


Рисунок 79 – Относительная засухоустойчивость у изученных групп сортов яровой пшеницы на 7-е сутки прорастания семян, среднее по 2-м сериям опытов

В каждой группе имелись сорта как с относительно высокой (от 40,0 до 56,3%), так и низкой (от 17,5 до 40,0%) засухоустойчивостью на ранних этапах развития. Среди изученных сортов высокой засухоустойчивостью характеризовались сорта в основном мягкой яровой пшеницы: Аль Варис, Хуторянка, Тулайковская Надежда и Воронежская 20 – всхожесть их семян на растворе маннита находилась в пределах 42,1-56,3%, по сравнению с прорастанием на воде. Данные сорта могут использоваться в качестве ценных источников для селекции яровой пшеницы на засухоустойчивость. Опытные же сорта твердой пшеницы отличались относительно низкой засухоустойчивостью и поэтому менее интересны для данного направления селекции (прилож. 16).

Невысокой засухоустойчивостью характеризуются и проростки яровой пшеницы. При выращивании в рулонах на осмотическом растворе маннита, имитирующим физиологическую сухость, длина их стебля на 14-е сутки была меньше по отношению к контролю в среднем на 13,0%, а длина корешка – в среднем на 20,0% (рис. 80).

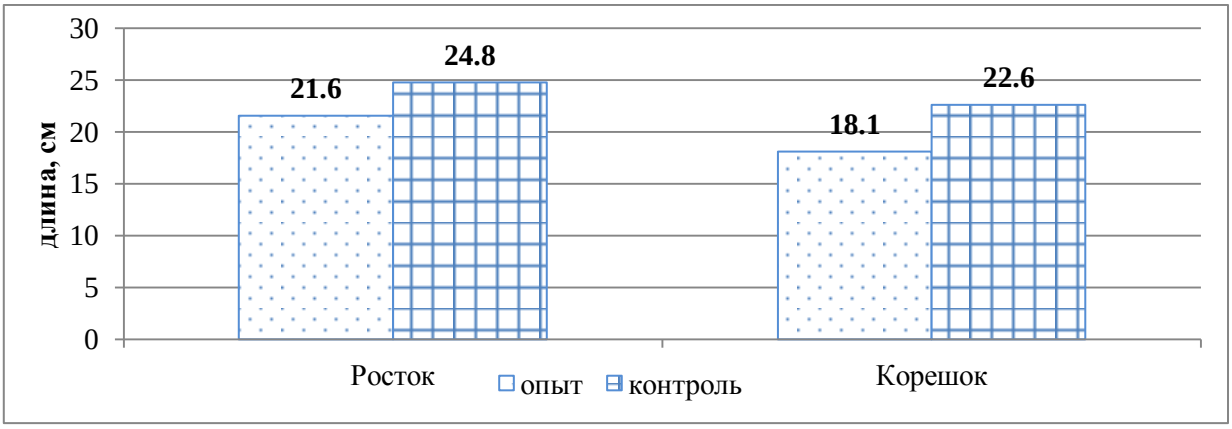


Рисунок 80 – Длина стебля и корешка у 2-х недельных проростков яровой пшеницы на осмотическом растворе маннита (опыт) и дистиллированной воде (контроль), среднее по 2-м сериям лабораторных опытов

При этом достоверных различий между опытными группами сортов культуры не наблюдалось. Хотя многие современные высокоурожайные сорта и в данном случае отличались несколько большим снижением линейных размеров органов проростков в опытном варианте, по сравнению с низкоурожайными (рис. 81).

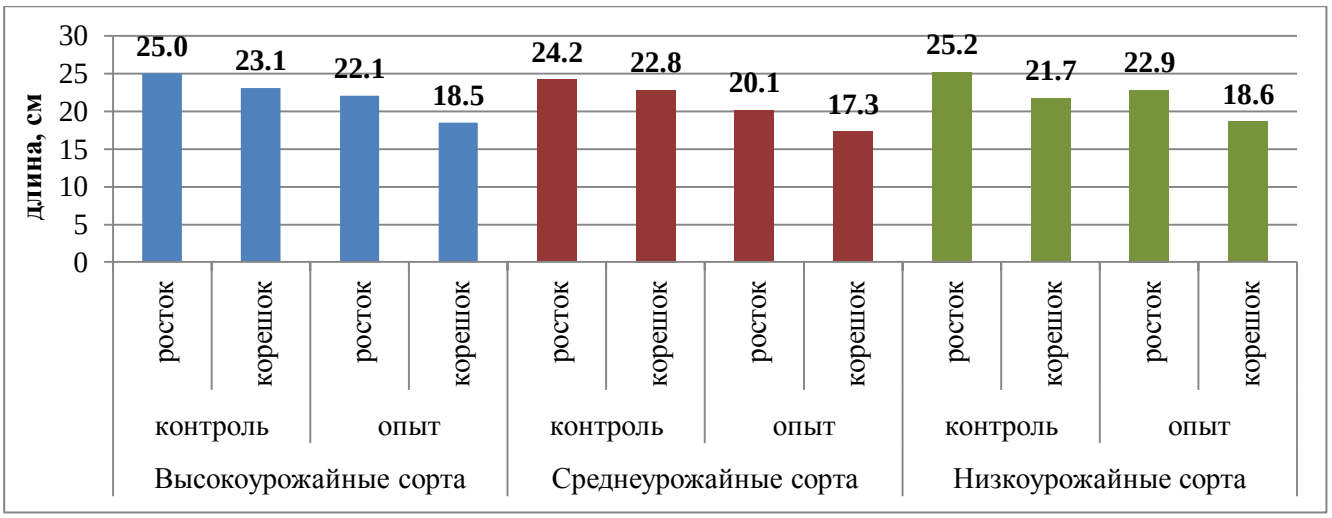


Рисунок 81 – Длина стебля* и корешка** 2-х недельных проростков у современных сортов яровой пшеницы на осмотическом растворе маннита (опыт) и дистиллированной воде (контроль), среднее по 2-м сериям лабораторных опытов (*$НСР_{05}$ = 0,78; **$НСР_{05}$ = 0,83)

Современные сорта яровой пшеницы характеризовались и небольшой восстановительной способностью ростовых процессов после действия стрессора. Спустя 7 дней после перевода 14-и суточных проростков из экстремальных в оптимальные условия развития длина их ростка увеличилась всего на 13,6%, а корешка – на 8,1%, по сравнению с опытом (учет проводился на 21-е сутки развития). Из них более выраженной способностью проростков в возобновлении активного линейного роста стебля после действия стрессовых условий отличались Лиза и Рима, а также 2 сорта твердой пшеницы Мелодия Дона и Безенчукская Нива (табл. 18).

Известно, что поступление воды из почвы и засухоустойчивость пшеницы во многом зависят от морфофизиологических параметров корней, в частности, от поглотительной их способности и глубины проникновения в почву (Крупнов, 2011). Исходя из этого, ряд ученых предлагает отбор генотипов на засухоустойчивость проводить по количеству формируемых зародышевых корней, рассматривая данное свойство в качестве селекционного показателя (Осипов, 2000; Сидоров, Федосенко, 2015).

Таблица 18 – Длина ростка и корешка на 14-е (раствор маннита 18 атм) и 21-е сутки развития проростков (дистиллированная вода) у современных сортов яровой пшеницы, различающихся по урожайности

Сорт	14-е сутки		21-е сутки	
	Длина, см			
	корешка	ростка	корешка	ростка
Высокоурожайные				
Бурлак	18,70	22,42	18,83	24,83
Воронежская 13	19,04	19,94	19,82	22,90
Воронежская 18	17,73	20,20	18,78	23,50
Донэла М*	18,50	23,40	18,80	26,60
Мелодия Дона*	18,01	20,00	23,25	24,32
Рима	18,25	22,55	20,70	26,00
Ульяновская 105	19,25	23,25	23,55	24,52
Черноземноуральская 2	18,50	24,65	19,19	25,05
Среднеурожайные				
Безенчукская 210*	17,91	17,02	18,78	26,77
Воронежская 20	16,45	20,43	16,69	22,67
Донская Элегия*	18,60	23,50	18,90	26,70
Лиза	19,00	20,24	21,65	25,60
Тулайковская Надежда	17,00	23,03	18,80	24,00
Хуторянка	13,30	16,90	18,32	26,52
Юбилейная 80	19,00	19,82	19,94	23,15
Низкоурожайные				
Аль Варис	18,00	23,05	18,50	25,80
Арсея	18,60	23,21	18,90	24,32
Безенчукская Нива*	19,25	22,90	20,90	26,50
Злата	18,10	24,35	19,00	25,45
Радмира	19,25	20,80	19,78	25,48
$НСР_{05}$	0,37	0,43	0,27	0,34

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

По нашим данным, целесообразно проводить оценку селекционного материала и по отношению длины корешка к длине проростка, считая перспективными те образцы, у которых это отношение более высокое.

6 МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПЕРСПЕКТИВНОГО СОРТА (ЗАКЛЮЧЕНИЕ)

Обобщение результатов по всем проведенным исследованиям позволяет заключить, что дальнейший рост урожайности, ее качества и стабильности у яровой пшеницы в основном будет связан с селекцией на более эффективное использование биологического потенциала культуры на основе оптимизации морфофизиологических признаков растений и повышения их адаптивных возможностей к условиям возделывания. В достижении этих целей главную роль играют фотосинтетическая, корневая, донорно-акцепторная и адаптивная системы растений. При этом приоритет должен отдаваться агрофитоценозу, то есть все изучаемые признаки и физиолого-биохимические показатели растений должны рассматриваться под углом улучшения прежде всего их агроценотических свойств.

Современные сорта культуры обладают необходимым морфофизиологическим потенциалом, чтобы в условиях Центрально-Черноземного региона России к фазе уборочной спелости обеспечить образование до 3,35 г сухого вещества и 1,85 г семян на растение или 6,77 т/га. Максимальная урожайность лучших районированных сортов в регионе составляла в опытах 6,54 т/га. При создании перспективных сортов, максимально реализующих продуктивный потенциал генофонда в регионе, необходимо учитывать эффективность использования сухих веществ на формирование семян (уборочный индекс), поскольку данный фактор является определяющим в достижении более высокой урожайности в результате селекции (Кумаков, 1985). У современных сортов культуры значение данного показателя варьирует по годам от 38,5 до 49,2%, тогда как она может достигать 55% и более (Кошкин, 2008). Увеличение уборочного индекса у перспективного сорта культуры рекомендуется довести до 53-55%, чтобы обеспечить в условиях Центрально-Черноземного региона получение планируемой урожайности зерна.

При этом следует ориентироваться на количество зерен и их крупность, за счет которых идет повышение урожайности. Коэффициент корреляции между массой зерен на растение и их количеством в колосе составлял в среднем +0,62, а с массой 1000 зерен +0,47. Результаты наших и других исследований (Кумаков и

др., 1994; Прянишников, 2018) показывают, что наиболее продуктивные сорта обладают более сбалансированным развитием признаков структуры урожая.

Генофонд яровой пшеницы обладает необходимым полиморфизмом элементов структуры урожая, чтобы проводить в данном направлении эффективную работу. В годы исследований количество колосков у растений опытных сортообразцов варьировало от 11,2 до 16,1 шт.; зерен в колосе – от 25,0 до 39,2 шт.; масса 1000 зерен – от 29,3 до 44,4 г. У перспективного сорта культуры необходимо добиваться формирования в колосе растений до 42 зерновок с массой 1000 штук от 45 до 46 г., чтобы обеспечить получение 1,85 г семян в среднем на растение.

Важно при этом учитывать, что между величиной урожая и показателями качества зерна существует выраженная отрицательная связь. В годы исследований коэффициент корреляции между урожайностью и содержанием белка в зерне достигал значения (-0,71), а с содержанием клейковины – (-0,69). Повышенная урожайность у современных сортов яровой пшеницы обеспечивалась в основном за счет нарастания углеводной части (крахмала) при выраженной тенденции снижения в нем доли белка, то есть посредством синтеза наименее энергоемких органических соединений. По содержанию в зерне крахмала они превосходят низкоурожайные сорта в среднем на 0,7%, но уступают им по содержанию белка в среднем на 0,5%, клейковины – на 1,0%, а по седиментации – на 5,7%. Поэтому создать новые сорта яровой пшеницы, формирующие не только высокий, но и качественный урожай зерна на продовольственные цели, по-видимому, будет, намного сложнее, чем на кормовое и техническое использование.

В тоже время наличие отдельных современных сортов яровой пшеницы, сочетающих высокую урожайность с высоким содержанием белка и клейковины, свидетельствует, что селекция в этом направлении может быть эффективной. В.Т. Городовым (2003) в конкурсном сортоиспытании были выделены сорта мягкой и твердой яровой пшеницы, не уступающие стандартам по урожайности, но превосходящие их по качеству зерна. Поэтому при создании сортов пшеницы яровой на продовольственное использование, очевидно, предпочтение следует отдавать отбору форм с повышенным количеством зерновок в колосе, а для

технических и кормовых целей можно ориентироваться и на укрупнение зерновок. Для этого яровая пшеница обладает необходимым биологическим потенциалам, чтобы в условиях Центрально-Черноземного региона России формировать относительно качественный урожай. В годы исследований содержание белка в зерне изученных современных культуры варьировало от 13,3 до 15,8%, клейковины – от 21,9 до 28,9%, крахмала – от 62,9 до 65,0%, а седиментация – от 44,4 до 59,4%. У перспективного сорта яровой пшеницы для использования на продовольственные цели следует добиваться содержания протеина в зерне от 15,0 до 17,0%, содержания клейковины – от 28 до 32,0% и более, увеличения седиментации до 65,0%.

Для получения высокого, стабильного и качественного урожая на современном этапе селекции весьма важно учитывать и показатели фотосинтетической деятельности растений, за счет которой создаётся свыше 95% сухого вещества урожаев (Ничипорович, 1979). У изученных сортов яровой пшеницы выявлена положительная связь урожайности с УППЛ (r=0,08…0,50) и ИФ (r=0,50), но отрицательная с шириной (r=-0,51…-0,56) и площадью (r= -0,50…-0,56) флагового листа.

Большинству высокоурожайных сортов характерно формирование меньшей (в среднем на 25,5%) листовой поверхности с большей на 38,3% зерновой и на 23,9% плодовой нагрузкой по сравнению с низкоурожайными. У перспективного сорта площадь листьев должна составлять в зоне возделывания 52,0-64,0 $см^2$/растение, листья быть небольшими и плотными, расположенными под острым углом к стеблю, чтобы не затенять друг друга и обеспечивать эффективное использование ФАР. Оценку и отбор исходного материала, в данном случае, важно проводить по показателю «удельная поверхностная плотность листьев – УППЛ», оптимальное значение которого в Центрально-Черноземном регионе составляет 40-50 $г/м^2$ (Тооминг, 1977). Это позволит создать сорта, не только приспособленные к световому режиму региона, но и с высокой фотосинтетической активностью. Последнее заслуживает особого внимания, поскольку фотоэнергетический потенциал в результате селекции значимо не меняется, из-за чего рост урожайности у сельскохозяйственных культур сопровождается падением ее стабильности, качества и устойчивости растений к

стрессовым биотическим и абиотическим факторам среды (Молчан и др., 1996; Неттевич, 1986; Амелин, 2001).

Современные сортообразцы яровой пшеницы характеризуются большой изменчивостью показателей фотоактивности листьев. В годы исследований диапазон генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза листьев в среднем за вегетацию находился в пределах от 12,38 до 18,36 мкмоль $CO_2/м^2с$. Отбор перспективных генотипов следует проводить по фотоактивности флагового листа, на который ложится основная нагрузка в обеспечении зерновок фотоассимилятами. Коэффициент корреляции между интенсивностью его фотосинтеза и урожайностью в период образования и массового налива зерновок равен 0,50. При отборе перспективных генотипов культуры по показателям фотосинтетической деятельности так же целесообразно контролировать активность транспирации, в силу ее тесной связи с интенсивностью фотосинтеза (r= 0,14 … 0,66). Создание сортов с высокой ИФ и умеренной транспирационной активностью листьев позволит не только повысить эффективность использования воды растениями, но и адаптивные их возможности, которые в процессе селекции имеют тенденцию к ухудшению. Современные сорта яровой пшеницы имеют низкие адаптивные способности как продукционного, так и репродуктивного процесса не только на поздних, но и ранних этапах развития. Относительная засухоустойчивость их прорастающих семян на 7-е сутки варьировала в диапазоне от 17,5 до 56,3%.

При этом габитус растений должен обеспечивать высокую технологичность сорта и эффективность продукционного процесса агроценоза. При отборе перспективных морфотипов для условий Центрального региона России целесообразно, чтобы длина главного стебля находилась в пределах 95-105 см, линейная плотность стебля составляла 15 мг/см и более, а продолжительность периода вегетации варьировала от 78 до 85 дней, что даст возможность максимально использовать биоклиматические ресурсы региона.

Исходя из этого, перспективный сорт яровой пшеницы в Центрально-Черноземном регионе России должен характеризоваться следующими морфофизиологическими параметрами (табл. 19).

Таблица 19 – Морфофизиологические параметры перспективного сорта яровой пшеницы для Центрально-Черноземного региона России

№ п/п	Наименование признака (параметра)		Интервал генотипического варьирования признака	Достигнутый уровень у современных сортов	Значение у перспективного сорта	Источники для использования в селекции
1	Урожайность, т/га		1,6-6,5	3,4-4,3	6,5-7,0	Донэла М, Воронежская 18, Бурлак
2	Сухая масса, г/растение		1,3-4,4	2,0-2,9	3,2-3,5	Бурлак, Ульяновская 105, Рима
3	Уборочный индекс, %		30,8-52,8	41,2-48,0	53,0-55,0	Воронежская 13, Рима, Воронежская 18, Мелодия Дона
4	Масса семян, г/растение		0,59-2,05	0,85-1,38	1,80-1,90	Бурлак, Рима, Воронежская 13
5	Масса 1000 зерен, г		23,6-54,1	31,4-44,8	45,0-46,0	Мелодия Дона, Донэла М, Воронежская 13
6	Число зерен с растения		14,0-49,9	25,8-34,5	40,0- 42,0	Бурлак, Воронежская 13, Воронежская 18
7	Содержание в зерне, %	белка	10,9-18,2	12,2-15,6	16,0-17,0	Черноземноуральская 2, Ульяновская 105, Рима, Мелодия Дона
		клейковины	13,4-33,8	19,9-27,7	28,0-32,0	Черноземноуральская 2, Ульяновская 105, Рима, Мелодия Дона
8	Седиментация, %		24,6-66,8	36,9-57,4	60,0-65,0	Черноземноуральская 2, Ульяновская 105, Рима, Мелодия Дона
9	Длина главного стебля в среднем на растение, см		73,4-115,9	95,6-109,2	95,0-105,1	Бурлак, Ульяновская 105, Донэла М
10	Линейная плотность стебля, мг/см		7,9-17,3	9,1-12,2	Более 15,0	Ульяновская 105, Мелодия Дона, Воронежская 18
11	Интенсивность линейного роста в первые 10 дней, см/сутки:	корня	1,5-2,5	2,29	2,35	Донэла М, Воронежская 18, Черноземноуральская 2
		ростка	1,3-2,2	1,82	2,2	Ульяновская 105, Мелодия Дона, Черноземноуральская 2
12	Площадь в фазу молочно-восковой спелости зерна, $см^2$/растение:	флагового листа	9,0-32,7	9,0-23,5	10,0-12,0	Донэла М, Рима, Воронежская 13
		всех листьев	36,1-130,8	36,1-94,2	52,0-64,0	Донэла М, Рима, Воронежская 13
13	УПП флагового листа, г/$дм^2$		0,184-0,610	0,267-0,610	0,40-0,50	Мелодия Дона, Донэла М, Бурлак
14	Тип листьев		преимущественно мезофитный	обычные с присутствием ксероморфности	ксероморфность-эректоиднсть	Мелодия Дона, Рима, Воронежская 13
15	ИФ флагового листа в фазу молочно-восковой спелости зерна, мкмольCO_2/$м^2$с		9,42-22,55	13,83-15,37	18,75-20,25	Донэла М, Черноземноуральская 2
16	ИТ флагового листа в фазу молочно-восковой спелости зерна, ммольH_2O/$м^2$с		1,30-10,20	4,15-5,32	4,30-4,50	Донэла М, Черноземноуральская 2
17	Эффективность использования транспирируемой воды на фотосинтез		1,2-4,7	2,7-2,8	4,3-4,5	Донэла М, Черноземноуральская 2
18	Продолжительность, дней	всходы – колошение	30-55	35-45	33-35	Черноземноуральская 2, Мелодия Дона, Донэла М
		колошение – убор. спелость	35-55	43-49	45-50	
		всходы – уборка	65-110	78-94	78-85	

Данные параметры растений следует рассматривать как цели селекции в регионе, базовой основой которой должны служить прежде всего сортообразцы местного происхождения, имеющие более высокую приспособленность к условиям возделывания. При этом источниками отдельных хозяйственно-полезных признаков могут являться представители и других эколого-географических групп. В этом отношении определенный интерес представляют генотипы твердой яровой пшеницы, отличающиеся повышенной озерненностью колоса, плотными и небольшими по размеру активно фотосинтезирующими листовыми пластинками.

Эффективность этой работы во многом будет определяться глубиной познания и использования физиологических и генетических механизмов гомеостаза продукционного процесса растений в целом, и плодообразования, в частности. Для этого необходимо тесное содружество селекционеров с физиологами и генетиками. Современный уровень развития физиологии, биохимии, молекулярной биологии, биотехнологии, генетики и селекции растений дает возможность интегрировать знания и методы множества самых разных смежных дисциплин и на этой основе разрабатывать новые, более совершенные, модели перспективных сортов.

ВЫВОДЫ

1. Современные сорта культуры в оптимальных погодных условиях Центрально-Черноземного региона России способны формировать урожайность зерна в среднем 3,12 т/га, а лучшие из них от 4,35 до 6,54 т/га.

2. Превосходство высокоурожайных сортов над низкоурожайными (в среднем на 1,2 т/га) достоверно проявляется в основном в годы с относительно благоприятными метеоусловиями для вегетации растений, тогда как в экстремальных условиях (засуха) различия нивелируются. Величина урожайности по годам исследований варьировала от 2,10 до 4,55 т/га.

3. Формирование более высокого урожая у современных сортов культуры тесным образом связано с индивидуальной семенной продуктивностью растений, которая определяется как озерненностью колоса, так и крупностью образующихся зерновок. Коэффициент корреляции между массой и количеством зерен в колосе составлял в среднем 0,62, а с массой 1000 зерен он был равен 0,47. Высокоурожайные сорта характеризуются, преимущественно, более крупными зерновками, а низкоурожайные – большим количеством зерен в колосе

4. Рост урожайности у современных сортов яровой пшеницы в основном достигается посредством синтеза наименее энергоемких органических соединений. По содержанию в зерне крахмала высокоурожайные сорта превосходили низкоурожайные в среднем на 0,7%, но уступали им по содержанию белка в среднем на 0,5%, клейковины – на 1,0%, а по седиментации – на 5,7%.

5. Повышенная урожайность зерна у современных сортов яровой пшеницы в значительной степени обеспечивается хозяйственной эффективностью листовой системы растений. Большинству высокоурожайных сортов характерно формирование меньшей (в среднем на 25,5%) листовой поверхности с большей на 38,3% зерновой и на 23,9% плодовой нагрузкой по сравнению с низкоурожайными.

6. Хозяйственная эффективность листьев у растений яровой пшеницы тесно связана с их интенсивностью фотосинтеза, которая наиболее существенно проявляется в основном в период образования и массового налива зерновок на уровне флагового листа с $9^{\underline{00}}$ до $13^{\underline{00}}$. В это время высокоурожайные сорта культуры по данному показателю превосходят низкоурожайные в среднем на 17,5%. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и урожайностью сорта составлял +0,50, что достоверно при P_{05}.

7. Существенное влияние на активность фотосинтеза современных сортов яровой пшеницы также оказывают: площадь (r=-0,45…-0,75), УППЛ (r= 0,36…0,72), транспирация листьев (r=0,14…0,66), влажность почвы (r= 0,87), температура воздуха (r= -0,31…-0,56) и интенсивность солнечного света (r= 0,89).

8. Рост корешка у зерновок яровой пшеницы активно осуществляется только в первые несколько суток, а затем приоритет переходит к ростку: на 7-е сутки развития проростков длина корешка больше длины ростка в среднем на 20,4%, а на 14-е и 21-е сутки, наоборот, ее величина на 8,6 и 7,5% соответственно меньше. Проростки высокоурожайных сортов по длине корешка на 14-е и 21-е сутки развития превосходили низкоурожайные в среднем на 5,8 и 12,5%, а по длине ростка находились с ними на одном уровне.

9. Современные сорта яровой пшеницы имеют низкие адаптивные способности как продукционного, так и репродуктивного процесса: в условиях выраженной засухи 2018 года сухая масса растений культуры была в среднем на 42,4%, а масса семян на единицу площади на 53,0% меньше по сравнению с более благополучными по метеоусловиям 2019 и 2020 годами.

10. Современные сорта яровой пшеницы характеризуются низкой устойчивостью не только на поздних, но и ранних этапах развития. Относительная засухоустойчивость их прорастающих семян на 7-е сутки варьировала в диапазоне 17,5-56,3%. Между изученными высоко- и низкоурожайными группами сортов существенных различий не наблюдалось.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Для повышения эффективности селекции яровой пшеницы в условиях Центрально-Черноземного региона России рекомендуется ориентироваться на морфофизиологические параметры перспективного сорта.

2. В селекции яровой пшеницы на высокую урожайность и качество зерна в качестве ценного генетического материалом предлагается использовать сорта Черноземноуральская 2, Ульяновская 105, Рима, Мелодия Дона; на устойчивость к засухе на ранних этапах развития сорта Аль Варис, Хуторянка, Тулайковская Надежда и Воронежская 20, а на повышенную фотосинтетическую активность листьев – Донэла М и Черноземноуральская 2.

3. Результаты исследований также могут быть использованы в учебном процессе при подготовке магистров по направлению 35.04.04 Агрономия, профиль – Научно-методические основы селекции сельскохозяйственных культур, и в подготовке аспирантов по специальности 06.01.05 – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллаев Х.А. Индексы фотосинтеза в селекции хлопчатника / Абдуллаев Х.А., Каримов Х.Х. – Душанбе: Дониш, 2001. – 267 с.

2. Абизаде Э. Б. Структура фотосинтезирующей системы, световой режим и качество сои / Э.Б. Абизаде: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Баку, 1988. – 18 с.

3. Агроклиматические ресурсы Орловской и Липецкой областей. – Л.: Гидрометиоиздат, 1972. – 119 с.

4. Алейник С.Н. Влияние природно-климатических условий на эффективность сельскохозяйственного производства / С.Н. Алейник, А.В. Колесников // Вестник АПК Ставрополья. – 2015. – № 1 (17). – С. 268-274.

5. Алиев Д.А. Динамика структуры посевов и фотосинтетические признаки генотипов сои / Д.А. Алиев, З.И. Акперов // Известия АН АССР. Серия биологических наук. – 1985. – № 3. – С. 3-10.

6. Амелин А.В. Морфоанатомические признаки листьев у стародавних и новых сортов гороха зернового направления / А.В. Амелин // Фотосинтез и продуктивность растений. – Саратов, 1990. – С. 16-22.

7. Амелин А.В. О целесообразности создания крупносемянных сортов гороха / А.В. Амелин, Н.Е. Новикова, А.П. Лаханов // Селекция и семеноводство. – 1991. – № 5. – С. 8-10.

8. Амелин А.В. Листовая поверхность растений и ее значение в селекции высокоурожайных сортов гороха / А.В. Амелин, А.П. Лаханов, А.Н. Зеленов // Сельскохозяйственная биология. - 1994. - № 1. - С. 57-61.

9. Амелин А.В. Морфофизиологические основы повышения эффективности селекции гороха: автореф. дис. … д-ра с.-х. наук. – М., 2001. – 46 с.

10. Амелин А.В. Особенности изменений климата на территории Орловской области за последние 100 лет и их влияние на развитие растениеводства в регионе / А.В. Амелин, С.Н. Петрова // Вестник Орел ГАУ. – 2006. – № 2-3 (2-3). – С. 75-78.

11. Амелин А.В. О необходимости и возможностях использования показателей фотосинтеза в селекции сельскохозяйственных культур / А.В.

Амелин, А.Н. Фесенко, И.В. Кондыков, Е.И. Чекалин, В.И. Панарина, И.И. Кузнецов, Т.В. Бойко, С.Н. Шепелева // VII Съезд Общества физиологов растений России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» и Международная научная школа «Инновации в биологии для развития биоиндустрии сельскохозяйственной продукции». Материалы докладов (в двух частях). Часть I. (Нижний Новгород, 4-10 июля 2011 г.). – Нижний Новгород, 2011. – С. 49.

12. Амелин А.В. Особенности фотосинтеза в онтогенезе различных по эколого-географическому происхождению сортов сои / А.В. Амелин, И.И. Кузнецов, Е.И. Чекалин // Вестник ОрелГАУ. – Т. 30. - № 3. – 2011а. – С. 2-4.

13. Амелин А.В. Особенности начального линейного роста стебля и корешка у сортообразцов гречихи разных этапов селекции / А.В. Амелин, А.Н. Фесенко, В.В. Заикин // Зернобобовые и крупяные культуры. - 2013. - № 2 (6). - С. 91-96.

14. Амелин А.В. Значение сорта в повышении эффективности производства зерна озимой пшеницы в природно-экологических условиях Орловской области / А.В. Амелин, А.Ф. Мельник, В.И. Мазалов, А.Н. Николаев // Зернобобовые и крупяные культуры. - Орел. - 2013. - №3 (7).- С. 57-65.

15. Амелин А.В. Селекция на повышение фотоэнергетического потенциала растений и эффективности его использования, как стратегическая задача в обеспечении импортозамещения и продовольственной безопасности России / А.В. Амелин Е.И. Чекалин // Вестник Орел ГАУ. – 2015. – № 6. – С. 9-17

16. Амелин А.В. Интенсивность транспирации листьев Glycine max (L.) Merr. в зависимости от фазы роста и ярусного расположения на растении / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Н.Б. Сальникова // Овощи России. – 2018. – № 1. – С. 47-49.

17. Амелин А.В Способ отбора светолюбивых генотипов яровой пшеницы / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, В.Т. Городов, И.В. Кулишова // Патент на изобретение RU 2694197 C1, 09.07.2019. Заявка №2018128808 от 06.08.2018.

18. Амелин А.В. Отзывчивость современных сортов яровой пшеницы на различную интенсивность освещения / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин,

Р.А. Икусов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2020. – № 84. – С. 26-31.

19. Анпилогова Н.Н. Значение частей колоса в формировании зерна пшеницы / Н.Н. Анпилогова, Р.С. Лимарь // Научно-техн.бюл. - ВИР. - 1979. - Вып. 87. - С. 3-7.

20. Антошина О.А. Исходный материал для селекции на продуктивность яровой мягкой пшеницы в условиях Центрального региона Нечерноземной Зоны РФ: дис. ... канд. с.-х. наук. – Рязань, 2000.

21. Асеева Т.А. Влияние погодных условий на формирование урожая и качество зерна яровой пшеницы в среднем Приамурье / Т.А. Асеева, Г.С. Карачева, И.В. Ломакина, З.С. Рубан // Вестник ДВО РАН. – 2016. - № 2 (186). – С. 64-70.

22. Бабенко В.И. К физиологическому обоснованию модели сорта озимой пшеницы для юга Украины. Применение физиологических методов при оценке селекционного материала и моделирование новых сортов. / В.И. Бабенко, М.Л. Махновская, А.Я. Пушкаренко // Материалы I-й Всесоюзной конференции по применению физиологических методов в селекции растений. (г. Жодино Минской обл., 18-19 декабря 1981г). - М.- 1983. - С. 24-26.

23. Багавиева Э.З. Особенности сортов яровой мягкой пшеницы по элементам структур урожая / Э.З. Багавиева, Н.З. Василова // Вестник Казанского Государственного Аграрного Университета. – 2009. – С.101-105.

24. Батыгин Н. Ф. Онтогенез высших растений. - М., 1986. – 100 с.

25. Батыгин Н.Ф. Физиология онтогенеза // Теоретические основы селекции. Т. 2. Ч. 1. Физиологические основы селекции растений. Санкт-Петербург: ВИР, 1995. - С. 14-97.

26. Бебякин В.М. Изменчивость и наследуемость качества клейковины при межсортовых скрещиваниях / В.М. Бебякин, В.А. Крупнов, А.И. Марушев // Тр. Горьковского с.-х. ин-та. Вып. 115. – 1977. – С. 7-10.

27. Бебякин В.М. Наследуемость седиментационного значения у гибридов яровой мягкой пшеницы / В.М. Бебякин, В.А. Крупнов, А.И. Марушев, Л.П. Беспятова // Селекция яровой пшеницы. – М.: Колос, 1977а. – С. 106-112

28. Беденко В.П. Фотосинтез и продуктивность пшеницы на юго-востоке Казахстана. / В.П. Беденко. - Алма-Ата: Наука, 1980. - 223 с.

29. Беликов П.С. Интенсивность фотосинтеза у различных видов рода Triticum / П.С. Беликов, М.В. Моторина, Е.Б. Куркова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1961. – № 5 (42). – С. 44-54.

30. Бекетова Т.А. Продуктивность и качество зерна яровой мягкой пшеницы саратовской селекции / Т.А. Бекетова, Е.М. Ермакова, Т.Б. Кулеватова, Л.Н. Злобина, Л.В. Андреева // Сборник статей МНПК посвященной 131-ой годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова. Саратов, 2018. – С. 40-42.

31. Беликов П.С. Интенсивность фотосинтеза у различных видов рода Triticum / П.С. Беликов, М.В. Моторина, Е.Б. Куркова // Известия ТСХА. – 1961. – С. 44-54.

32. Березина О.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: автореферат дис. … канд. биол. наук. - Казань, 1989. - 26с.

33. Березкин А.Н. Влияние сортосмены зерновых культур на их фотосинтетическую деятельность / А. Н. Березкин, В.А. Кабыш, В.И. Пономарев // Изв. ТСХА, 1971. - № 5.- С. 24-30.

34. Берлянд-Кожевников В.М. Некоторые особенности эволюции культурных видов пшеницы / В.М. Берлянд-Кожевников, В.Ф. Дорофеев // Сельскохозяйственная биология. - 1997. - № 6. - С. 860-868.

35. Бихеле З.Н. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. / З.Н. Бихеле, Х.А. Молдау, Ю.К. Росс // Л.: Гидрометиоиздат, 1980. - 223 с.

36. Бободжанов В.А. Эколого-генетический подход к селекции растений (на примере хлопчатника и тритикалле) / В.А. Бободжанов, В.А. Драгавцев, Насыров Ю.С. и др. // СПб.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 2002.

37. Бородулина В.А. Изменчивость и наследование гибридами пшеницы продуктивности колоса и его составляющих / В.А. Борадулина // Материалы науч. конф. по раст., сел., земл. и охране окр. среды. – Новосибирск, 1996. – с. 8-10.

38. Боровик А.Н. Результаты селекции яровой твёрдой пшеницы на Кубани / А.Н. Боровик, Л.А. Беспалова, А.П. Бойко // Агробіологія: Збірник наукових праць / Білоцерків. нац. аграр. ун-т. – Біла Церква. – 2013 – Вип. 10 (100). – С. 125-130.

39. Бороевич С. Изменения растений пшеницы с целью дальнейшего повышения генетического потенциала урожая зерна / С. Бороевич // Генетика. - 1973. - Т.9. - №11. - С. 15-25.

40. Бояджиева Д. Наследяване признаците на класа в хибриди на *Triticum aestivum L.* / Д. Бояджиева // Генетика и селекция (София). - 1987. - Вып.20. - № 5. - С. 388-394.

41. Буткус В.Ф. Анатомическое строение листьев голубики высокорослой при различной интенсивности освещения / В.Ф. Буткус, З.П. Буткене // Тезисы докладов Всесоюзн. конф. по анатомии растений (Октябрь - Л., 1984). - Л.: Наука, 1984. - С. 27.

42. Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции. М.-Л.: Сельхозиздат, 1935. – Т. 2. – 711 с.

43. Вавилов П.П. Растениеводство / П.П. Вавилов, В.В. Гриценко, В.С. Кузнецов, и др.; под ред. П.П. Вавилова. – 5-изд., перераб. И доп. – М.: Агропромиздат, 1986. – 512 с.

44. Васаев В.А. Продуктивность фотосинтеза двух простых межлинейных гибридов кукурузы и их родительских линий / В.А. Васаев // Сельскохозяйственная биология. - 1977. - № 6. - С. 934-937.

45. Васильчук Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. / Н.С. Васильчук. - Саратов, 2001. – 123 с.

46. Васякин Н.И. Площадь листьев и эффективность фотосинтеза сортов гороха / Н.И. Васякин // Тр. СибНИИСХ. - Омск, 1973. - Т. 4 (19). - С. 71-74.

47. Вербицкий Н.М. Особенности формирования корневых систем некоторых зерновых бобовых культур / Н.М. Вербицкий // Тр. ДЗНИИСХ. -Дзержинск, 1970. - Т. 4. - С. 44-60.

48. Вербицкий Н.М. Селекция гороха в условиях Северного Кавказа. / Н.М. Вербицкий // Ростов-на-Дону, 1992. - 258с.

49. Власова М.П. Действие света разной интенсивности на некоторые анатомические признаки и пигментный состав листьев Vicia faba / М.П. Власова, М.К. Николаева // Тезисы докл. Всесоюзн. конф. по анатомии растений. (Октябрь Л., 1984). - Л.: Наука, 1984. - С. 35-36.

50. Волкова Л.В. Изучение гибридов яровой пшеницы по урожайности и содержанию белка / Л.В. Волкова // Аграрная наука Евро-Севера-Востока. – 2016, - №2 (51). – С. 4-8.

51. Гаврикова А.А. Особенности выращивания селекционного материала зерновых бобовых культур в условиях теплиц / А.А. Гаврикова, А.П. Лаханов // Научно-техн. бюл. ВНИИЗБК. - 1981. - Вып. 28. - С. 41-46.

52. Галямин Е.П. О построении динамической модели формирования урожаев агроценозов / Е.П. Галямин // Биологические системы в земледелии и лесоводстве. - М.: Наука, 1974. С. 70-84.

53. Гамзикова О. И. Генетика признаков пшеницы по фонам питания. / О. И. Гамзикова, Н. А. Калашник // Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. - 129 с.

54. Глуховцев В.В. Некоторые вопросы биологии и агротехники гороха и чины в условиях Куйбышевской области: автореф. дис. …канд. с.-х. наук. - Л., 1966. – 22 с.

55. Голик В.С. Методы и результаты создания сортов яровой пшеницы интенсивного типа: автореф. дис. доктора с.-х. наук. – Харьков, 1986. – 52 с.

56. Гончаров П.Л. Селекция сельскохозяйственных растений для интенсивного земледелия / П.Л. Гончаров // Научно-техн. бюл. СО ВАСХНИЛ. - 1981. - Вып. 6, 7. - С. 3-12.

57. Гордей И.А. О селекционно-генетическом обосновании повышения продуктивности колоса пшеницы, ржи и тритикале в условиях Белоруссии / И.А. Гордей, Г.М. Гордей // С.-х. биология. – 1984. - № 10. – С. 41-44.

58. Городов В.Т. Исходный материал и результаты селекции яровой пшеницы на качество / В.Т. Городов, М.И. Павлов, Е.И. Малокостова // Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе ипути их решения

/Материалы IV междунар. науч.-произв. конф.- Ч.1: Агрономия, Ветеринария, Животноводство. - Белгород: БелГСХА, 2002. – 236 с.

59. Городов В.Т. Результаты селекции яровой пшеницы в Белгородской области / В.Т. Городов, М.И. Павлов, Н.В. Балабанова, Е.И. Малокостова // Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе и пути их решения / Международ. науч.-произв. конф. посвященная 25-летию образования БелГСХА. – Белгород: БелГСХА, 2003. – 199 с.

60. Городов В.Т. Использование показателей фотосинтеза растений в селекции яровой пшеницы / В.Т. Городов, А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Р.А. Икусов // В сборнике: Аграрная наука в условиях инновационного развития АПК. Белгород, 30 ноября 2020 г. - С. 49-50.

61. Городов В.Т. Повышение фотоактивности листьев растений яровой пшеницы селекционным путем / / В.Т. Городов, А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Р.А. Икусов // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. – 2020. – № 2 (26). – С. 151–162.

62. ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. Введен 01.07.1986. – М.: Госстандарт СССР, 1986. – 29 с.

63. ГОСТ 12042–80. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения массы 1000 семян. – М.: Стандартинформ, 2011. – 118 с.

64. Гребинский С. О. Рост растений / Гребинский С. О. // Львов, 1961. – 296 с.

65. Гребинский С. О. Развитие представлений о росте растений: Исторические очерки / С. О. Гребинский // Проблемы физиологии растений. - М., 1969. – С. 88-110.

66. Гулинова Н.В. Агроклиматические ресурсы Нечерноземной зоны РСФСР / Н.В. Гулинова // Агроклиматические условия и продуктивность сельскохозяйственной Нечерноземной зоны РСФСР. - Л.: Гидрометеоиздат, 1978. - С. 17-32.

67. Гуляев Г. В. Наследуемость количественных признаков у сортов яровой пшеницы. / Г.В. Гуляев, М.Г. Кочетыгова // Докл. ТСХА - Вып. 175, 1971. - С. 95-98.

68. Гуляев Г.В. Селекция и семеноводство полевых культур / Г.В.Гуляев, Ю.Л.Гужов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 447с.

69. Давыдова Н.В. Влияние элементов структуры урожая на продуктивность яровой пшеницы в условиях Центрального Нечерноземья / А.В. Широколава, Н.В. Давыдова, А.М. Резепкин, В.А. Нардид, А.В. Грачева, Е.Е. Шарошкина // В сборнике: Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве. Материалы IV Международной научно-практической конференции. - 2018. - С. 276-279.

70. Давыдова Н.В. Экологическая оценка стабильности и пластичности сортов яровой мягкой пшеницы различных периодов сортосмены / Н.В. Давыдова, А.О. Казаченко, А.В. Широколава, В.А. Нардид, А.М. Резепкин, Е.Е. Шарошкина, А.В. Грачева, Е.С. Романова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. - 2020. - № 3. - С. 142-149.

71. Давыдова Н.В. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы на урожайность и устойчивость к стрессовым факторам внешней среды в условиях Центрального Нечерноземья / Н.В. Давыдова, А.О. Казаченко, А.В. Широколава, А.М. Резепкин, В.А. Нардид, Е.С. Романова, Е.Е. Шарошкина // Аграрная Россия. - 2021. - № 9. - С. 9-13.

72. Дадыкин В. П. О содержании свободных аминокислот в молодых растениях пшеницы при изолированном питании / В. П. Дадыкин, З. С. Игумнова // Физиол. раст. - 1956.

73. Дебелый Г.А. Зернобобовые культуры в Нечерноземной зоне РФ. / Г.А. Дебелый - М.: Немчиновка, 2009. - 260 с.

74. Дегтярев Г.В. Погода, урожай и качество зерна яровой пшеницы / Г.В. Дегтярев – Л.: Гидрометеоиздат, 1981. – 216 с.

75. Дёмина И.Ф. Селекционная ценность сортов мягкой яровой пшеницы на качество зерна / И.Ф. Дёмина, В.Г. Кривобочек // Аграрный научный журнал. – 2018. – № 3. – С. 15–17.

76. Демолон А. Рост и развитие культурных растений / А. Демолон. - М., 1961. – 400 с.

77. Довнар В.С. Некоторые закономерности фотосинтеза и оптимальной площади листьев у кукурузы в Белоруссии / В.С. Довнар // Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. - М.: Колос, 1970. - С. 298-316.

78. Дорофеев В.Ф. Селекция скороспелых сортов: проблемы и исходный материал / В.Ф. Дорофеев // Сельскохозяйственная биология. - 1983. - № 10. - С. 12-23.

79. Дорофеев В.Ф. Пшеницы мира: Видовой состав, достижения селекции, современные проблемы и исходный материал / В.Ф. Дорофеев, М.М. Якубцинер, М.И. Руденко, Э.Ф. Мигушова, Р.А. Удачин, А.Ф. Мережко, Л.В. Семенова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 560 с.

80. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов: учебное пособие. – 5-е изд., доп. и перераб. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

81. Драгавцев В.А. Задачи идентификации генотипов растений по фенотипам / В.А. Драгавцев, Н.Ш. Шкель, Н.П. Нечипоренко // Вопросы селекции и генетики зерновых культур. - М., 1983.

82. Драгавцев В.А. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений / В.А. Драгавцев, П.П. Литун, Н.Ш. Шкель, Н.П Нечипоренко // Докл. АН СССР. - 1984. - Т. 274. - № 3. – С720-723.

83. Драгавцев В.А. Генетика признаков продуктивности яровой пшеницы в Западной Сибири / В.А. Драгавцев, Р.А. Цильке, Б.Г. Рейтер и др. Новосибирск: Наука, 1984 – 230 с.

84. Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. – СПб.: ВИР, 2003. – 18 с.

85. Дубинин Н. П. Новое в современной генетике / Н. П. Дубинин; Отв. ред. А. А. Жученко; АН СССР, Ин-т общ. генетики им. Н. И. Вавилова. - М.: Наука, 1986. – 220 с.

86. Духанин А.А. Особенности роста и накопление массы корней желтого кормового люпина / А.А. Духанин, А.А. Колосова // Тр. Новозыбковской опыт.станции. - Новозыбков, 1959. - С. 157-170.

87. Еременко Л.Л. Особенности роста и развития овощных бобовых культур / Л.Л. Еременко // Тр. Уральского НИИСХ. - 1960. - Т. 2 - С. 312-327.

88. Жакотэ А.Г. Эволюция потенциальной продуктивности, фотосинтеза и экологической устойчивости культурных растений / А.Г. Жакотэ // Адаптивные системы сельского хозяйства. Материалы Всесоюз. совещания (18-20 окт. 1983, г. Кишинев). - Кишинев: Штиинница, 1984. - С.23-41.

89. Животков, Л.А. Пшеница / Л.А. Животков, С.В. Бирюков, А.Я. Степаненко и др. – К. Урожай, 1989. – 320 с.

90. Жученко, А.А. Стратегия интенсивной адаптации растениеводства / А.А. Жученко // Сельскохозяйственная биология. – 1989. – Т. 24. – № 1. – С. 3-17.

91. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). / А.А. Жученко. – Кишинев: Штиинца, 1990. - 432 с.

92. Жученко А.А. Адаптивная система селекции (эколого-генетические основы): Монография. В двух томах. / А.А. Жученко. – М.: Изд-во РУДН, 2001. – Т. I. – 779 с.

93. Жученко, А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические и экономические основы) / А.А. Жученко // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур в России в рыночных условиях. – М., 2001. – С. 52-61.

94. Жученко, А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика). / А.А. Жученко. – М.: ООО «Издательство Агрорус», 2004. – 1109 с.

95. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика): Монография. В двух томах. Том I. / А.А. Жученко. - М.: Изд-во Агрорус. – 2004а. – 690 с.

96. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. Т.II / А.А. Жученко. - М.: Изд-во Агрорус. – 2009. – 1104 с.

97. Запрянов З.В. Изменчивость некоторых признаков продуктивности пшеницы в связи с проведением отбора / З.В. Запрянов // Генетика и селекция. - 1968. - № 2. - С. 13 - 19.

98. Зверева Н.А. Влияние погодных условий и природной зоны возделывания на качество зерна яровой пшеницы в амурской области / Н.А. Зверева, М.В. Терёхин, Л.Н. Мищенко // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2013. – № 4 (102). – С. 10-13

99. Зеленский М.И. Фотосинтетические характеристики важнейших сельскохозяйственных культур и перспективы их селекционного использования / М.И. Зеленский // Физиологические основы селекции растений. – СПб.:ВИР, 1995. –Т. II. – Ч. II. – С. 466–554.

100. Зеленский М.И. Сортовое разнообразие яровых пшениц по фотохимической активности хлоропластов / М.И. Зеленский, Г.А. Могилева, И.П. Шитова // Бюл. ВИР, 1979. – Вып. 87. – С. 36–40.

101. Зыкин В.А. Селекция мягкой и твердой яровой пшеницы в Западной Сибири / В.А. Зыкин, В.А. Савицкая // Селекция яровой пшеницы. Научные труды ВАСХНИЛ. – М.: Колос, 1977. – 21с.

102. Иванов В.П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов / В.П. Иванов. - М.: Наука. –1973. - С. 295.

103. Иванов П.К. Яровая пшеница / П.К. Иванов. - М.: Колос, 1971. - 328 с.

104. Ивановский Д. И. Физиология растений / Д.И. Ивановский. - М., 1925. – 540 с.

105. Игошин А.П. Фотосинтез отдельных органов в период налива зерна у различных сортов яровой пшеницы / А.П. Игошин, В.А. Кумаков // Труды по приклад. ботанике, генетике и селекции. - Л.: ВИР, 1982. - Т.72. Вып. 2. - С. 40-45.

106. Икусов, Р.А. Особенности формирования структуры урожая у современных сортов яровой пшеницы в условиях экологического испытания / Р.А. Икусов, А.В. Амелин, В.И. Мазалов // В сборнике: Современные научно-практические основы агротехнологий в сельскохозяйственном производстве. материалы международной научно-практической конференции. - 2019. - С. 16-23.

107. Ильина Л.Г. Селекция яровой пшеницы в НИИСХ Юго-Востока / Л.Г. Ильина // Тр. НИИСХ Юго-Востока. - Саратов, 1970. – Вып. 27. – С. 5-126.

108. Иост Л. Физиология растений / Л. Иост. - СПб., 1914. – 22 с.

109. Казакова А.С. Физиолого-биохимические основы создания высокопродуктивных засухоустойчивых сортов и гибридов сорго: автореф. дис. … докт. биол. наук в виде научн. доклада. - Краснодар, 1997. – 42 с.

110. Казакова А.С. Характеристика сортов озимой мягкой пшеницы по содержанию семян, отличающихся морфологией зародышевой части / А.С. Казакова, О.А. Мышако, А.П. Самофалов // Основные проблемы сельскохозяйственных наук: сборник научных трудов по итогам Международной научно-практической конференции. Вып. II. - Волгоград, 2015. - С. 36-38.

111. Калашник Н.А. Селекционная оценка сортов яровой пшеницы по их гибридам / Н.А. Калашник, В.И. Молин // Генетика - Т. II, № 1. - 1975 - С. 5 - 12.

112. Каллис А. Связь фотосинтеза и продуктиности CO_2 с удельной плотностью листьев и селекции сортов с максимальной продуктивностью / А. Каллис, А. Сыбер, Х. Тооминг // Экология. - 1974. - № 2. - С. 5-12.

113. Кан Н.А. Проблемы методологии имитационного моделирования агроценозов / Н.А. Кан. - Пущино, 1989. – 32 с.

114. Кандауров В.И. Активность отдельных органов пшеницы в период формирования и налива зерна / В.И. Кандауров, В.К. Мовчан // Сельскохозяйственная биология. - 1970. - Т. 5. - № 1. - С.12-15.

115. Кефели В. И. Гормональные аспекты взаимодействия роста и фотосинтеза / В. И. Кефели, Н. Н. Протасова - М: Наука - 1988 – С. 153-163.

116. Кириченко Ф.Г. Влияние отбора растений по мощности корневой системы на повышение урожая и улучшение его качества в потомстве// Вестник сельскохозяйственной науки / Ф.Г. Кириченко - 1963. - № 4 - С. 3-20.

117. Климашевский Э.Л. Генетический контроль усвоения элементов питания растениями / Э.Л. Климашевский // Вестник сельскохозяйственной науки. - 1986. - № 7. - С. 77-87.

118. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений / Э.Л. Климашевский - М., 1991. – 416 с.

119. Кожушко Н.Н. Оценка засухоустойчивости полевых культур / Н.Н. Кожушко // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методическое руководство. - Л.: ВИР, 1988. – С. 10–25.

120. Козлов Ю.Д. Продуктивная кустистость яровой пшеницы и её роль в создании сортов для орошения / Ю.Д. Козлов, М.П. Мордвинцев // Селекция и семеноводство. – 1985. - № 5. – С. 14-15.

121. Колосов И.И. Поглотительная деятельность корневых систем растений / И.И. Колосов - М.: АН СССР, 1962. – 388 с.

122. Кондыков И.В. Интенсивность ростовых процессов на ранних этапах онтогенеза у контрастных по продуктивности образцов чечевицы / И.В. Кондыков, А.А. Янова, Е.И. Чекалин, Н.А. Бутримова, А.В. Амелин // Вестник Орел ГАУ. - 2012. - № 1 (34). - С. 38-42.

123. Кондратенко Е.П. Изменчивость количества первичных метаболитов в зерне разных по скороспелости сортов яровой мягкой пшеницы / Е.П. Кондратенко А.А. Косолапова, О.М. Соболева, Е.А. Егушова, И.А. Сергеева // Вестник Алтайского ГАУ. – 2016. – № 10 (144). – С. 5-13.

124. Конарев В.Г. Биохимические и молекулярно-генетические предпосылки селекции зерновых на качество урожая / В.Г. Конарев, З.В. Чмелева // Молекулярно-биологические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекциии. - М.: Колос, 1993. - С. 351-401.

125. Коновалов Ю.Б. Роль различных органов в формировании продуктивности колоса / Ю.Б. Коновалов // Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. - М.: Колос, 1981. - С. 35-94.

126. Коновалов Ю.Б. Оценка потенциальной продуктивности колоса сортов яровой пшеницы разных периодов сортосмены / Ю.Б. Коновалов, В.В. Тарарина, Т.И. Хупацария // Сельскохозяйственная биология. - 1993. - Т. 3. - С. 117-123.

127. Корнева С.П. Селекционно-генетическая оценка форм яровой мягкой пшеницы с зерном, пригодным для производства макаронных изделий, в условиях

южной лесостепи Западной Сибири: автореф. дис. …канд. с.-х. наук: 06.01.05. / Корнева С.П. - Омск, 2004. - 16 с.

128. Корнилов А.А. Методика определения площади листьев зернобобовых культур / А.А. Корнилов // Методика исследований зернобобовых культур. -Орел, 1971. - Т. 2. - С. 40-45.

129. Корякин В.В. Всхожесть семян озимой пшеницы с различным типом зародыша / В.В. Корякин // Вестник российских университетов. Математика. - 2013. - Т. 18. - № 4-1. - С. 1283-1284.

130. Кошкин Е.И. Физиологические основы селекции растений: учеб. пособие / Е.И. Кошкин. – М.: АРГАМАК-МЕДИА, 2008. – 400 с.

131. Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур / Е.И. Кошкин: учебник. – М.: Дрофа, 2010. – 640 с.

132. Красовская И.В. Физиологические основы повышения устойчивости урожаев яровой пшеницы при засухе / И.В. Красовская // Тр. научно-метод. конф. с.-х. опытных учреждений Юго-Востока СССР. - Саратов, 1947. - С. 47-52.

133. Красовская И.В. Анатомо-морфологические закономерности в ходе заложения и в строении корневой системы хлебных злаков / И.В. Красовская // Учен. зап. Саратов. ун-та. - 1952. - Т. 35. - С. 15-70.

134. Кривобочек В.Г. Обоснование модели сортов яровой мягкой пшеницы для условий лесостепи Среднего Поволжья / В.Г. Кривобочек // Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: Сб. мат. VIII Всероссийской науч.-практич. конф. – Пенза: РИО ПГСХА, 2004. – 17 с.

135. Кротов А.С. Гречиха – *Fagopyrum Mill.* / А.С. Кротов // В кн.: Культурная флора СССР. Т. 3. Крупяные культуры. Гречиха, просо, рис. – Л.: «Колос», 1975. – С. 7-118.

136. Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход / В.А. Крупнов // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – № 1. – С. 12-23.

137. Кузьмин В.П. Селекция и семеноводство зерновых культур в Целинном крае Казахстана / В.П. Кузьмин. – М.-Целиноград: Колос, 1965. – 199 с.

138. Кузьмин В.П. Селекция и семеноводство зерновых культур в Целинском крае Казахстана / В.П. Кузьмин // М. Целиноград: Россельхозиздат, 1965. - С. 16-17.

139. Кулик М.С. Методические указания по составлению долгосрочных агрометеорологических прогнозов средней областной урожайности озимых зерновых в Нечерноземной зоне / М.С. Кулик. - М.: Гидрометеоиздат, 1976. 16 с.

140. Кумаков В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции и их связь с урожайностью и биологическими особенностями растений: автореф. дис. … д-ра биол. наук. - Л., 1971. - 51 с.

141. Кумаков В.А. Листовой аппарат как объект для оценки зерновых культур при селекции в условиях недостаточного увлажнения / В.А. Кумаков // Физиология растений в помощь селекции. - М., 1974. - С. 213-225.

142. Кумаков В.А. Принципы разработки оптимальных моделей (идеотипов) сортов растений / В.А. Кумаков // Сельскохозяйственная биология. - 1980. - Т.15. - № 2. - С. 180-197.

143. Кумаков В.А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции // Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1982. – 283 с.

144. Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. / В.А. Кумаков. - М.: Агропромиздат, 1985. - 270 с.

145. Кумаков, В.А. Продукционный процесс в посевах пшеницы / В.А. Кумаков, Б.В. Березин, О.А. Евдокимова и др. - Саратов: НИИСХ Юго-Востока, 1994. - 204 с.

146. Кумаков, В.А. Эволюция фотосинтеза яровой пшеницы в процессе селекции на Юго-Востоке / В.А. Кумаков // Вестник с.-х. науки. – 1970. – № 6. – С. 32-36.

147. Куперман И.А. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений / И.А. Куперман, Е.В. Хитрово. - Новосибирск: Наука, 1977. – 183 с.

148. Куперман Ф.М. Особенности морфогенеза и формирования потенциальной и реальной продуктивности пшеницы / Ф.М. Куперман, Р.Н. Меркулова, В.В. Мурашев, М.С. Быкова // Физиолого-генетические основы повышения продуктивности зерновых культур. - М., 1975.

149. Курсанов А.Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растениях / А.Л. Курсанов // Тимирязевские чтения, 1960. – 44 с.

150. Курсанов А.Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и доноро-акцепторные отношения у растений / А.Л. Курсанов // Физиология растений. - 1984. - Т.31. - Вып. 3. - С. 597-595.

151. Лебедев С.И. Физиология растений / С.И. Лебедев. - М.: Агропромиздат. – 1988. – 544 с.

152. Лелли Я. Селекция пшеницы: Теория и практика / Я. Лелли. – М., 1980. – 384 с.

153. Леопольд А. Рост и развитие растений / Пер. с англ. А. А. Бундель [и др.]; Под ред. и с предисл. проф. И. И. Гунара. – М.: Мир, 1968. - 494 с.

154. Лисовский Г.М. Очерки частной светокультуры растений / Г.М. Лисовский, В.А. Долгушев // Новосибирск: Наука, 1986. - 128 с.

155. Лукьяненко П.П. Селекция и семеноводство озимой пшеницы / П.П. Лукьяненко. – М., 1973. – 448 с.

156. Лысенко Т.Д. Теоретические основы яровизации / Т. Д. Лысенко. - М., 1952.

157. Любеменко В.Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире / В. Н. Любименко, акад. У.А.Н. – М.; Л.: Сельхозгиз. Ленингр. отд-ние, 1935. - 320с.

158. Любименко В.Н. К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых листьев / В. Н. Любименко // Избр. труды. Киев: АН УССР, 1963. - С. 194-202.

159. Маймистов В.В. Физиологмческие основы селекции озимой пшеницы на засухоустойчивость: автореф. дис. докт. биол. наук. Краснодар, 2000. – 50 с.

160. Макаренко Е.В. Перспективы применения зерна яровой пшеницы Иркутской области в прикладной биотехнологии / Е.В. Макаренко // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. – 2011. – №1 (1). – С. 177-178.

161. Максимов И.Л. Повышение качества зерна пшеницы / И.Л. Максимов, В.И. Пономарев. – М., – 1981. – 68 с.

162. Максимов Н.А. Как живет растение / Н.А. Максимов. - М.: Колос, 1966. – 135 с.

163. Малокостова Е.И. Создание исходного материала для селекции яровой пшеницы в ЦЧЗ / Е.И. Малокостова // Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе и пути их решения / Материалы IV междунар. науч.-произв. конф. - Ч.1: Агрономия, Ветеринария, Животноводство. – Белгород: БелГСХА, 2002. – 236 с.

164. Малютин М.Г. Оценка жизненности сортов и элитных растений на основе изучения их первичной корневой системы / М.Г. Малютин // Тр. ин-та земледелия центр. районов Нечерноземной полосы. - 1958. - Вып. 18 - С. 87-92.

165. Мамонов Л.К. Влияние генотипа и условий года на некоторые показатели структуры урожая пшеницы / Л.Н. Мамонов // Генетика. – 1970. - № 9. – С. 23-26.

166. Мамонов Л.К. О предварительной физиологической модели сорта яровой пшеницы для Северного Казахстана / Л.К. Мамонов // Повышение продуктивности и устойчивости зерновых культур. - Алма-Ата: Наука, 1979. - С. 26-38.

167. Мамонтова Р.А. Агроклиматическое районирование Нечерноземной зоны РСФСР / Р.А. Мамонтова // Тр. ВНИИСХ. - М., 1986. - Вып. 16. - С. 3-18.

168. Мартьянова А.И. Особенности качества зерна пшеницы урожая и пути его рационального использования / А.И. Мартьянова // Зерновое хозяйство. – 2003. – № 1. – С. 25.

169. Медведев А.М. Сравнительное изучение площади листьев и фотосинтетического потенциала посева различных по засухоустойчивости сортов

яровой пшеницы / А.М. Медведев, И.И. Разумова // Научно-техн. бюл. - ВИР. - 1986. - Вып. 164. - С. 13-15.

170. Методические указания по определению относительной засухоустойчивости зерновых бобовых культур (гороха и вики) по произрастанию семян в растворах осмотических активных веществ / Подготовлены Долгополовой Л.Н. под ред. Лаханова А.П. - Орел: ВНИИ ЗБК, 1976. – 7 с.

171. Миракилов Х.М. Изучение интенсивности фотосинтеза у некоторых видов растений в связи с их эволюцией и селекцией новых сортов / Х.М. Миракилов, Х.А. Абдуллаев, Х.Х. Каримов // Известия академии наук Республики Таджикистан. Отделение биологических и медицинских наук. – 2009. – №1 (166). – С. 49–61.

172. Митрофанов Б.А. Роль листьев, стеблей и колосьев озимой пшеницы в фотосинтезе посева / Митрофанов Б.А., Гуляев Б.И., Маховская М.А., Лаврентович Д.И., Починок Х.Н., Оканенко А.С. // Пути повышения продуктивности и интен-сивности фотосинтеза. - Киев, 1969. - Вып.3. - С.69-75.

173. Модестов А.П. Правда о корнях. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1932. – 77 с.

174. Можайская Л.О. Фотосинтетическая активность и структура ассимилирующих органов у разных сортов мягкой яровой пшеницы: автореф. дис. … канд. биол. наук. - М., 1997. – 24 с.

175. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза / А.Т. Мокроносов. - М.: Наука, 1981. - 169 с.

176. Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма / А.Т. Мокроносов. - М.: Наука, 1983. - 64 с.

177. Мокроносов А.Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста / Мокроносов А. Т. // Фотосинтез и продукционный процесс. - М: Наука - 1988 С. 109-121.

178. Молотковский Г.Х. Полярность развития растений / Г.Х. Молотковский // М-во высш. и сред. спец. образования УССР. Черновиц. гос. ун-т. - Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1961. - 262 с.

179. Монов А.И. Сельское хозяйство Нечерноземной зоны РСФСР / А.И. Монов, И.Г. Аверин, В.П. Погожев. - М.: Колос, 1978. - 272 с.

180. Моргун В.В. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы / В.В. Моргун, Г.А. Прядкина // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46. – № 4. – С. 279–301.

181. Мошков Б.С. О методах оценки селекционного материала и разработке моделей сортов по физиологическим реакциям растений / Б.С. Мошков, А.А. Иоффе // Применение физиологических методов при оценке селекц. материала и моделировании новых сортов. Материалы I-й Всесоюз. конф. по применению физиологических методов в селекции растений (г. Жодино Минской области, 18-19 декабря 1981г). - М., 1983. - С. 11-16.

182. Молчан И.М. Спорные вопросы в селекции растений / И.М. Молчан, Л.Г. Ильина, П.И. Кубарев // Селекция и семеноводство. – 1996. – № 1-2 – С. 36-51.

183. Мудрова А.А. Результаты селекции высококачественных сортов яровой твердой пшеницы / А.А. Мудрова, А.С. Яновский, Л.А. Беспалова, А.Н. Боровик // В книге: Современное состояние, проблемы и перспективы развития аграрной науки. Материалы IV международной научно-практической конференции. Научный редактор В.С. Паштецкий. - 2019. - С. 178-179.

184. Мухордова М.Ч. Влияние генома и плазмона на изменчивость и исследование хозяйственно-ценных признаков яровой пшеницы мягкой в условиях южной лесостепи Зап. Сибири: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Омск, 2000. – 16 с.

185. Наскидашвили П.П. Основные результаты использование межвидовой гибридизации в селекции пшеницы / П.П. Наскидашвили // V съезд Всесоюзного общ-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова: Тезисы докладов. - Т. IV. - Ч.2. – М., 1987. – С. 44-45.

186. Насыров Ю.С. Фотосинтез и генетика хлоропластов / Ю.С. Насыров. – М.: Наука, 1975. – 143 с.

187. Насыров Ю.С. Генетическая регуляция формирования и активности фотосинтетического аппарата / Ю.С. Насыров // Физиология фотосинтеза. - М.: Наука, 1982. - С. 146-164.

188. Насыров Ю.С. Морфофизиологические и хозяйственно ценные параметры идеотипа средневолокнистого хлопчатника / Ю.С. Насыров, Х.Д. Домуллоджанов, З.А. Абдулаев, К.А. Асроров // Сельскохозяйственная биология. - 1987. - № 7. - С. 33-36.

189. Наумова М.С. Наследуемость хозяйственно-полезных признаков у гибридов яровой пшеницы / М.С. Наумова // Пути повышения урожайности кормовых, зерновых и овощных культур в Восточной Сибири.: Сб. науч. тр. / Иркут. СХИ. - Иркутск, 1980. - С. 31 - 37.

190. Некрасова Г.Ф. Формирование структуры и фотосинтетической функции в процессе роста листьев / Г.Ф. Некрасова // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / Под ред. Мокроносова А.Т. - Свердловск, 1978. - С. 61-73.

191. Неттевич Э.Д. Опыт вегетативно-полевой гибридизации гречихи / Э.Д. Неттевич // Селекция и семеноводство. – 1957. – № 6. – С. 12-13.

192. Неттевич Э.Д. Результаты исследований по проблеме использования гетерозиса у яровой мягкой пшеницы / Э.Д. Неттевич // Тр. НИИ ЦРНЗ. Вып. 31. – 1974. – С. 3-20.

193. Неттевич Э.Д. Проблемы селекции зерновых культур в Нечерноземной зоне РСФСР в связи с интенсификацией земледелия / Э.Д. Неттевич // Сельскохозяйственная биология. – 1979. – Т. XIV. – № 5. – С. 543–549.

194. Неттевич Э.Д. Культура поля и селекция / Э.Д. Неттевич // Зерновое поле Нечерноземья - М.: Московский рабочий, 1986. - С. 22-38.

195. Нечаева Н.М. Способы повышения урожайности и качества зерна яровых твердых и мягких пшениц в условиях юго-западной части ЦЧЗ: автореф. дис…канд. с.-х. наук. – Белгород, 2003. – 129 с.

196. Нечаева Н.М. Способы повышения урожайности и качества зерна яровой пшеницы в условиях юго-западной части ЦЧЗ / Н.М. Нечаева, М.И.

Павлов // Бюллетень научных работ. Выпуск 2. – Белгород. – Изд-во БелГСХА, 2005. – 154 с.

197. Никелл Л. Дж. Регуляторы роста растений: Применение в сел. хоз-ве / Л. Дж. Никелл; Перевод с англ. В. Г. Кочанкова. - М.: Колос, 1984. - 192 с.

198. Нецветаев В. И. Методы седиментации и оценка качества клейковины мягкой пшеницы / В.П. Нецветаев, О.В. Лютенко, Л.С. Пащенко, И.И. Попкова, // Научные ведомости БелГАУ. – 2009. – №11(66). – Вып. 9/1. – С. 56-64.

199. Ниловская Н.Т., Разоренова Т.А. Определение потенциальной продуктивности пшеницы в фитотронах / Н.Т. Ниловская, Т.А. Разоренова // Докдады ВАСХНИЛ. - 1977. - № 5. - С. 8-9.

200. Ничипорович А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев / А.А. Ничипорович // XV Тимирязевские чтения. - М., 1956. – 94 с.

201. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах / А.А. Ничипорович, Л.Е. Строганова, С.Н. Чмора. - М., 1961. – 135 с.

202. Ничипорович А.А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах / А.А. Ничипорович // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. - М., 1963. – С. 5-36.

203. Ничипорович А.А. О принципах формирования высокопроизводительных фотосинтезирующих систем / А.А. Ничипорович, В.О. Малофеёв // Физиология растений. - 1965. - Т. 12, вып. 1. – С. 3-12.

204. Ничипорович А.А. Реализация регулярной функции света в жизнедеятельности как целого и в его продуктивности. Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений / А.А. Ничипорович. - М., 1975. – 275 с.

205. Ничипорович А.А. Теория фотосинтетической продуктивности растений и рациональные направления селекции на повышение продуктивности / А.А. Ничипорович // Физиолого-генетические основы повышения продуктивности зерновых культур. - М., 1975. - С. 5-14.

206. Ничипорович А.А. Теоретические основы повышения продуктивности растений / А.А. Ничипорович // Итоги науки и техники. Физиология растений, – М.: ВИНИТИ, 1977. – Т. 3. – С. 11-54.

207. Ничипорович, А.А. Энергетическая эффективность фотосинтеза и продуктивность растений / А.А. Ничипорович. – Пущино: НЦ БИ АН СССР, 1979. – Т. 3. – 37 с.

208. Новикова Л.Ю. Оценка последствий изменения климата европейской территории России для продукционного процессак основных сельскохозяйственных культур: автореф. дис. … д-ра с.-х. наук. – Новосибирс, 2018. – 34 с.

209. Новикова Н.Е. Физиологические изменения в растениях гороха в процессе длительной селекции на семенную продуктивность / Н.Е. Новикова, А.П. Лаханов, А.В. Амелин // Доклады ВАСХНИЛ. - 1989. - № 9. - С. 16-19.

210. Носатовский А.Н. Пшеница / А.Н. Носатовский - М.: Сельхозиздат, 1950. – 404 с.

211. Обаси О.П. Наш будущий климат / О.П. Обаси // Метеоспектр. – 2002. – № 3-4. – С. 119-123.

212. Образцов А.С. Биологические основы селекции растений / А.С. Образцов. - М.: Колос, 1981. - 271 с.

213. Образцов А.С. Комплексная производственная функция урожая многолетних злаковых трав / А.С. Образцов, В.М. Ковалев // Вестник сельскохозяйственной науки. - 1982. - Т. 17. - № 1. - С. 78-87.

214. Образцов А.С. Комплексная модель урожайности кормовых культур (ВНИИ кормов) / А.С. Образцов // Вестник сельскохозяйственной науки. - 1984. - № 1. - С. 107-122.

215. Образцов А.С. Системный метод: применение в земледелии / А.С. Образцов. - М.: ВО Агропромиздат, 1990. – 304 с.

216. Осипов Ю.Ф. Физиолого-биохимические и агрофитоценотические особенности формирования продуктивности, зимозасухоустойчивости и качества зерна озимой пшеницы в условиях Северного Кавказа: автореф. дис. … докт. биол. наук в виде науч. доклада. - Москва, 2000. – 61 с.

217. Осипова О.П. Активность фотосинтетического аппарата растений выросших при разнойинтенсивности света / О.П. Осипова, Х.Я. Хейн, А.А. Ничипорович // Физиология растений.– 1971. – Т. 18. – Вып. 2. – С. 257-263.

218. Павлюк Н.Т. Исходный материал в селекции озимой мягкой пшеницы в условиях ЦЧР / Н.Т. Павлюк, Г.П. Лаврова // Зерновое хозяйство. – 2002. - № 7. – С. 16-17.

219. Парахин Н.В. Агробиологические индикаторы устойчивого развития растениеводства в Орловской области / Н.В. Парахин, А.В. Амелин // Вестник ОрелГАУ. – 2014. – № 5(50). – С. 92-102.

220. Пасечнюк А.Д. Особенности роста растений нижнего яруса посевов ячменя в северных районах Калужской области / А.Д. Пасечнюк // Тр. ВНИИСХМ, Л., 1986. - Вып. 16. - С. 77-93.

221. Пасечнюк Л.Е. Об оценке агрометеорологических условий формирования среднерайонной урожайности сельскохозяйственных культур на северо-востоке Европейской части СССР / Л.Е. Пасечнюк, З.И. Михайлова, Л.И. Храмова // Тр. ВНИИСХ. - М., 1986. - Вып. 16. - С. 61-70.

222. Пасов В.М. Устойчивость урожаев зерновых культур / В.М. Пасов // Агроме-теорология – Нечерноземью. - Л.: Гидрометеоиздат, 1978. - С. 10-12.

223. Пат. 2031573 РФ, МПК A01H/04. Способ отбора высокопродуктивных форм гороха / Новикова Н.Е., Лаханов А.П., Антонова Г.А.; патентообладатель Научно-производственное объединение по зернобобовым и крупяным культурам «Орел». - № 5017673/13, заявл. 26.08.1991, опубл. 27.03.1995.

224. Писарев В. Е. Селекция зерновых культур / В. Е. Писарев //- М: Колос, 1964. - 317 с.

225. Плищенко В.М. Динамика ассимилирующей поверхности листьев и урожай зернобобовых культур / В.М. Плищенко // Методы исследований с зерновыми культурами. Материалы научно-методического совещания. - Орел: ВНИИ ЗБК, 1971. - Т. 2. - С. 57.

226. Покровская Н.Ф. Наследование белка, лизина и триптофана в зерне межвидовых гибридов / Н.Ф. Покровская // Сб. науч. тр. ВАСХНИЛ – 1976. – С. 461-465.

227. Полонский В.И. Продуктивность ценоза пшеницы при высоких интенсивностях ФАР в светокультуре: автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М.: ИФР, 1978. - 21 с.

228. Пономаренко В.В. Использование исходного материала в гибридизации яровой пшеницы / В.В. Пономаренко, В.Т. Городов // Прблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе ипути их решения: Тезисы докладов III междунар. науч.-произв. конф.- Белгород: БелГСХА, 1999. – 216 с.

229. Понятовская В.М. Корневая система важнейших кормовых злаков и бобовых в Калининградской области / В.М. Понятовская // Тр. ботан. ин-та АН СССР. – М., 1955. - Сер. 3. Вып. 10. С. 102-153.

230. Посыпанов Г.С. Модель сорта небуреющей чечевицы / Г.С. Посыпанов, М.М. Майорова // Известия ТСХА. - 1987. - № 4. - С. 9-19.

231. Прянишников Д.Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР / Д.Н. Прянишников. - М. -Л.: Академия наук СССР, 1945. - 199с.

232. Прянишников А.И. Научные основы адаптивной селекции в Поволжье / А.И. Прянишников. - М.: РАН, 2018. - 96 с.

233. Пшеничная И.А. Изучение седиментации в селекционном материале озимой пшеницы / И.А. Пшеничная, Б.А. Дорохов // Сборник научных трудов по итогам международной научно-практической конференции. - Воронеж – 2015. С. 26-29.

234. Расулов Б.Х. Зависимость ИФ различных видов хлопчатника от удельной поверхностной плотности листа / Б.Х. Расулов, К.А. Асроров // Физиология фотосинтеза. - М.: Наука, 1982. - 270 с.

235. Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь / Н.Ф. Реймерс. - М.: Наука, 1991. - 540с.

236. Реймерс Ф. Э. Взаимосвязь процессов роста и развития в онтогенезе растений / Ф. Э Реймерс // Ботан. журн. - Т.17, вып. 10.- 1957. - С. 1465 – 1472.

237. Реймерс Ф. Э. Физиология роста и развития репчатого лука / Ф. Э Реймерс. - М.; Л., 1959. – 336 с.

238. Рейтер Б.Г. Наследуемость некоторых количественных признаков и генетический эффект отбора в гибридных популяциях пшеницы / Б.Г. Рейтер, С.И. Леонтьев // Сибирский вестник с.-х. науки. – 1972. - № 2. – 44с.

239. Ремесло В.Н. Озимая пшеница Мироновская 264 и Мироновская 808 / В.Н. Ремесло, канд. биол. наук, лауреат Ленинской премии. – М.: Колос, 1964. – 72 с.

240. Ржанова Е.И. Морфобиологический контроль за развитием и ростом вики посевной, бобов и гороха посевного / Е.И. Ржанова, В.А. Ахундова, С.В. Шелейфер // Новое в методике селекции бобов, гороха и вики. - М., 1963. - С. 65-97.

241. Рогожин В.В. Физиолого-биохимические механизмы прорастания зерновок пшеницы / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. - 2011. - № 8 (82). - С. 18-21.

242. Роджер М. Джиффорд Использование достижений науки о фотосинтезе в целях повышения продуктивности культурных растений / Роджер М. Джиффорд, Колин Л.Д. Дженкинс // Фотосинтез / Под ред. Говинджи. - М.: Мир, 1987. - Т. 2. - С. 365-410.

243. Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова / Ю.К. Росс. - Л.: Гидрометеоиздат, 1975. - 342 с.

244. Ротерт В. Курс физиологии растений / В. Ротерт. - Казань, 1891.

245. Ротмистров В.Г. Корневая система сельскохозяйственных растений и урожай / В.Г. Ротмистров // Сов. агрономия. - 1939. - № 8. - С. 61-74.

246. Ротмистров В.Г. Корневая система у однолетних культурных растений / В.Г. Ротмистров. - Одесса, 1909. – 69 с.

247. Рубин Б.А. О роли корней в жизнедеятельности растений / Б.А. Рубин, В. Германова // Успехи современной биологии. - 1958. - Т. 45. - Вып. 3. - С. 363-383.

248. Рутц Р.И. Генетический анализ основных параметров количественных признаков в гибридных популяциях яровой пшеницы с озимой. / Р.И. Рутц, Н.В. Храмцова // Сб. науч. тр. / ОмСХИ - Т. 148. - Омск, 1976. - С. 100–104.

249. Сабинин Д.А. Физиология развития растений / Д.А. Сабинин. - М., 1963. – 196 с.

250. Сабинин Д.А. Минеральное питание растений / Д.А. Сабинин. - М., 1940.

251. Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений / Д.А. Сабинин. - М.: АН СССР, 1955. – 512 с.

252. Сальникова Н.Б. Особенности начального линейного роста коллекционных сортообразцов сои разного эколого-географического происхождения / Н.Б. Сальникова, А.В. Амелин // Труды Кубанского государственного аграрного университета. - 2018. - № 72. - С. 320-323.

253. Сандухадзе Б.И. Качество зерна у сортов озимой пшеницы, созданных в НИИСХ ЦРНЗ / Б.И. Сандухадзе, Н.С. Беркутова, Е.И. Давыдова // Селекции и семеноводство. – 2005. – № 4. – С. 19-22.

254. Сапожникова С.А. Агроклиматические ресурсы Нечерноземной зоны РСФСР / С.А. Сапожникова. - М.: Гидрометеоиздат, 1974. - 9 с.

255. Саранин К.И. Формирование и продуктивность листового аппарата зерновых культур в зависимости от приемов обработки почвы / К.И. Саранин, А.А. Старовойтов // Сельскохозяйственная биология. 1982. - № 4. - С. 495-499.

256. Сельскохозяйственный энциклопедический словарь. - М.: Советская энциклопедия, 1989. - 558 с.

257. Семихатова О.А. Соотношение дыхания и фотосинтеза в продукционном процессе растений / О.А. Семихатова // Фотосинтез и продукционный процесс. - М.: Наука, 1988. - С. 98-109.

258. Сепп Ю.В. Продукционный процесс и действительно возможный урожай картофеля (динамическая модель) / Ю.В. Сепп, Х.Г. Тооминг // Сельскохозяйственная биология. - 1982. - Т. XVII. - № 1. - С. 89.

259. Середа Г.А. Особенности наследования некоторых количественных признаков гибридами яровой мягкой пшеницы / Г.А. Середа // Интенсификация и эффективность сельскохозяйственного производства в Центральном Казахстане. – М., 1989. – С. 23-27.

260. Сидоров А.В. Результаты селекции яровой пшеницы на увеличение числа и степени развития зародышевых корней / А.В. Сидоров, Д.Ф. Федосенко // Вестник КрасГАУ. – 2015. – № 3 (102). – С. 77-82.

261. Смирнов Н.А. Диверсификация отраслей сельского хозяйства – основа эффективности в условиях рыночной экономики / Н.А. Смирнов, С.А. Суслов // Вестник НГИЭИ. – 2013. – №5 (24). – С. 56-69.

262. Созинов А.А. Программа создания новых сортов из озимой пшеницы селекцентра степной зоны Украины и Молдавии / А.А. Созинов // Вестник сельскохозяйственной науки. - 1972. - № 2. - С. 14-19.

263. Созинов А.А. Селекционно-генетические аспекты повышения продуктивности и качества зерна пшеницы / А.А. Созинов // Фотосинтез и продукционный процесс. / Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1988. – С. 226-237.

264. Тарасенко Н.Д. Наследование признаков качества зерна у внутривидовых гибридов озимой пшеницы / Н.Д. Тарасенко, А.Т. Казарцева // Селекция: науч. тр. Вып.12. – Краснодар, 1975. – С. 136-147.

265. Тарчевский, И.А. Фотосинтез и засуха / И.А. Тарчевский. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. – 200 с.

266. Титаренко А.В. Отбор ядерно-плазменных трансгрессий в межвидовых и межродовых гибридах / А.В. Титаренко, Л.П. Титаренко // Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе и пути их решения / Материалы IV междунар. науч.-произв. конф.- Ч.1: Агрономия, Ветеринария, Животноводство. – Белгород: БелГСХА, 2002. – 236 с.

267. Титаренко А.В. Урожайные свойства и посевные качества семян твердой яровой пшеницы / А.В. Титаренко, Л.П. Титаренко, С.В. Любимов, И.А. Сорокина // Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе и пути их решения / Международ. науч.-произв. конф. Посвященная 25-летию образования БелГСХА. – Белгород: БелГСХА, 2003. – 199 с.

268. Сытник К.М. Физиология листа. / К.М. Сытник, Л.И. Мусатенко, Т.Л. Богданова. - Киев: Наукова думка, 1978. - 389 с.

269. Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая / Х.Г. Тооминг. - М.: Гидрометеоиздат, 1977. - 200 с.

270. Тооминг Х.Г. Низкая радиация приспособления – предпосылка формирования фитоценозов и обеспечения их высокой продуктивности / Х.Г. Тооминг // Физиология растений. - 1983. - Т. 30. - Вып. 1. - С. 5-13.

271. Тооминг Х.Г. Связь удельной поверхностной плотности листьев некоторых видов растений с радиацией приспособления и режимов ФАР / Х.Г. Тооминг, Т.Х. Тамметс // Физиология растений. - 1984. - Т. 31. - Вып. 2. - С. 258-265.

272. Третьяков Н.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]; под ред. Н.Н. Третьякова. - М.: Колос, 1998. - 640 с.

273. Трущенко А.Ю. Селекционно-генетическая оценка аналогов сорта Саратовская 29 и создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции в условиях южной лесостепи Западной Сибири: автореф. дис. …канд. с.-х. наук. - Омск, 2002. - 16 с.

274. Тымчук М.Я. Некоторые способы повышения продуктивности яровой пшеницы и ячменя / М.Я. Тымчук // Тр. Харьковского с.-х. ин-та. - Харьков, 1960. - Т. 29. - С. 87-98.

275. Устенко Г.П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования высоких урожаев / Г.П. Устенко // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. - М.: АН СССР, 1963. - С. 37-70.

276. Устименко А.С. Корневые системы и продуктивность сельскохозяйственных растений / А.С. Устименко, П.П. Данильчук, А.Т. Гвоздиковская. - Киев: Урожай, 1975. – 368 с.

277. Фесенко, А.Н. Результаты селекции, динамика производства и рынок зерна гречихи (анализ многолетних данных) / А.Н. Фесенко, И.Н. Фесенко // Земледелие. – 2017. – № 3. – С. 24-26.

278. Физиологические основы селекции растений / Под ред. Удовенко Г.В., Шевелухи В.С. - Санкт-Петербург: ВИР, 1995. - Т. II. - Ч. I. - С. 7-14.

279. Хангильдин В.В. О некоторых принципах моделирования признаков и свойств будущего сорта / Хангильдин В.В. // Физиологические и биохимические аспекты гетерозиса и гомеостаза растений. - Уфа, 1976. - С. 230-237.

280. Ходоренко Л.А. Фотосинтезирующий аппарат некоторых культурных растений в условиях различного светового режима: автореф. дис. … канд. биол. наук. - Минск, 1968. - 27 с.

281. Цильке Р.А. Изучение наследования количественных признаков у мягкой пшеницы в топкроссных скрещиваниях: Сообщ. VII. Масса зерна колоса / Р.А. Цильке. // Генетика. - 1978. - Т. 14. - № 1. - С. 15-24.

282. Чайлахян М.Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений / М.Х. Чайлахян. - М., 1958. – 79 с.

283. Чайлахян М. Х. Отток ассимилятов из листьев в стебли при различных фотопериодах / М.Х. Чайлахян, Р.Г. Бутенко // Докл. АН СССР. - 1957. – С. 41-50.

284. Чекалин Е.И. Влияние интенсивности света на активность газообмена листьев и прилистников у белоцветковых сортов гороха / Е. И. Чекалин, А. В. Амелин, В. В. Заикин, А. М. Задорин // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2018. – № 4(28). – С. 5-11.

285. Чернышева, Н.Ф. Фотосинтез растений в связи с генетической вариабельностью их реакции на уровень питания / Н.Ф. Чернышева, Э.Л. Климашевский // Тр. ВСГИ. – Одесса, 1984. – С. 29-38.

286. Чиков В.И. Дневная динамика фотосинтеза целого растения пшеницы / В.И. Чиков, В.В. Лозовая, И.А. Тарчевский // Физиология растений. - 1977. - Т.24. - № 4. - С. 691-698.

287. Чмора С.Н. Взаимосвязь дыхания на свету с фотосинтезом и транспортом ассимилятов / С.Н. Чмора, Г.А. Слободская // Фотосинтез и продукционный процесс / Под ред. Ничипоровича А.А. - М.: Наука, 1988. - С. 126-132.

288. Шатилов И.С. Фотосинтетический потенциал, интенсивность фотосинтеза и роль отдельных органов растений в формировании биологического урожая озимой пшеницы на разных агрофонах / И.С. Шатилов, А.Ф. Шаров // Сельскохозяйственная биология. - 1978. - Т. 13. - № 1. - С. 36-43.

289. Шевелуха В.С. Фотосинтетические аспекты модели сортов зерновых культур интенсивного типа / В.С. Шевелуха, В.С. Донвар // Сельскохозяйственная биология. - 1976. - № 2. - С. 218-225.

290. Шевелуха, В.С. Эволюция агроэкотехнологий и стратегия адаптивной селекции растений / В.С. Шевелуха // Вестник РАСХН. – 1993. – № 4. – С. 16-21.

291. Шевелуха В.С. Закономерности роста растений как возможный резерв селекции / В.С. Шевелуха // Теоретические основы селекции. Т.2. Ч.1. Физиологические основы селекции растений. - Санкт-Петербург: ВИР, 1995. - С. 202-221.

292. Шевцов В.М. Обоснование морфобиологической модели оптимального гроэкотипа озимого ячменя для условий Кубани / В.М. Шевцов // Сельскохозяйственная биология. - 1984. - № 5. - С. 21-25.

293. Шевченко В.Т. Морфологические различия зародышей как показатель разнокачественности зерновок мягкой пшеницы / В.Т. Шевченко // Сб. научных трудов Луганского СХИ. - 1967.

294. Шевченко В.Т. Крупность, удельный вес семян и морфология зародышей мягкой пшеницы / В.Т. Шевченко // Труды Луганского СХИ. - 1968.

295. Шитт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений / П.Г. Шитт - М., 1958. – 447 с.

296. Шмелева В.Л. Фотохимическая активность хлоропластов различных по продуктивности сортов яровой пшеницы / В.Л. Шмелева, В.А. Кумаков, Г.В. Климова, Б.Н. Иванов // Физиология растений. – 1983. –Т. 30. – Вып. 1. – С. 30–34.

297. Шульгин И.А. Растение и солнце / И.А. Шульгин. - Л.: Гидрометеоиздат, 1973. - 251 с.

298. Щукин Н.Н. Адаптивность и хозяйственно-биологическая оценка сортов зернофуражных культур на дерново-подзолистых почвах Нечерноземья / Н.Н. Щукин // Инновации и продовольственная безопасность. – 2018. – № 3 (21). – С. 127-137.

299. Якубцинер М.М. Мировые ресурсы пшеницы на службе советской селекции / М.М. Якубцинер, В.Ф. Дорофеев: Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. - Т.41, вып.1. – Л., 1969. – С. 44-65.

300. Якушкина Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. - М.: Владос, 2004. - 464 с.

301. Atkin R.K. Effect of root growing temperature on growth substances in xylem exudate of Zea meys / R.K. Atkin, G.E.Barton, D.K. Robinson // J. Exp. Bot. - 1973. - N 24. P. 475-487.

302. Austin R.B., Bingham J., Blackwell R.D. et al. Genetic improvement in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes / R.B. Austin, J. Bingham, R.D. Blackwell et al. // J. Agr. Sci. - 1980. - Vol. 94. - P. 675-689.

303. Beaver J.S., Cooper R.Z. Dry matter accumulation patterns and seed yield components of two indeterminate soybean cultivars / J.S. Beaver, R.Z. Cooper // Agron. J. - 1982. – N 2. - P. 380-383.

304. Blum A. Variation among wheat cultivars in the response of leaf gas exchange to light / A. Blum // J. Agr. Sci. - 1990. - Vol. 115. - N 3. - P. 305-311.

305. Borojevic S. Ideotypes for high productivity, performance stability and adaptation / S. Borojevic // Proc. and Inter. Winter Wheat Conf. - Zagreb, 1975. - P. 46-59.

306. Bragado, R. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation // R. Sanchez-Bragado [et. al.] / Journal of Experimental Botany. – 2016. – Vol. 67. – N 9. – P. 2787–2798. – Doi: 10.1093/jxb/erw116.

307. Carmo-Silva E. Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield / E. Carmo-Silva, P.J. Andralojc, J.C. Scales et al. // Journal of Experimental Botany. – 2017. – Vol. 68. – P. 3473–3486.

308. Cram W.J. The action of abscisic acid on ion uptake and water flow in plant roots / W.J. Cram, M.G. Pitman // Aust. J. Biol. Sci. - 1972. - N 25. - P. 1125-1132.

309. Davies D.R. Creation of a new models for crop plants and their use in plant breeding / D.R. Davies // Applied Biol. - 1977. - N 2. - P. 87-127.

310. Davies, W.J. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture / W.J. Davies, S. Wilkinson, B. Loveys // New Phytologist. – 2002. – N 153. – 449–460.

311. Delaney R.H. Morphological and anatomical features of alfala leaves as related to CO_2 exchange / R.H. Delaney, A.K. Dobrenz //Crop. Sci. - 1974. - Vol. 14. N 3. - P. 444-447.

312. Donald C.M. The breeding of crop ideotypes / C.M. Donald // Eyphytica. - 1968. – N 17. - P. 385-403.

313. Donald C.M. The design of a wheat ideotype / C.M. Donald // Proc. Inter. Wheat. Genet. Symp. - Canberra, 1968a. - P. 377-387.

314. Dornhoff Y.N., Shibles R.H. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves / Y.N. Dornhoff, R.H. Shibles // Crop. Sci. - 1970. - Vol. 10. – N 1. - P. 42-45.

315. Dubetz S. Sixty-six ear trends in irrigated crop yields barley, wheat,and oats / S. Dubetz, M. Oosterveld // Canad. J. Plant Sc. -1979. - Vol. 59, - N 3. - P. 561-576.

316. El-Sharkawy M.A. Leaf photosynthetic rates and other growth characteristics among 26 species of Gossypium / M.A. El-Sharkawy, J. Hesketh, H. Muramoto // Crop Science. – 1965. – Vol. 5. – P. 173-175.

317. Evans L.T. Role of changes in cell size in the evolution of wheat / L.T. Evans, R.L. Dunstone // Austr. J. Plant Physiol. – 1974. – Vol. 1. – P. 157-165.

318. Evans L.T. Some physiological aspects of evolution in wheat / L.T. Evans, R.L. Dunstone // Austral. J. Biol. Sci. - 1970. – N 23. - P.725-741.

319. Finley K.W. The significance of adaptation in a wheat breeding / K.W. Finley // Proc. 3 rd Inter. wheat. Genet. Symp. - Canberra, 1968. - P. 403-409.

320. Fischer R.A. Wheat yield progress is associated with higher stomatal conductance, higher photosynthetic rate and cooler canopies / R.A. Fischer, D. Rees, K.D. Sayre, Z. Lu, A.G. Condon, A. Larque-Saavedra // Crop Science. – 1998. – Vol. 38. – P. 1467–1475

321. Foltyn I. Determination of the cuantitative characteristics of wheat and barley ideotyre for Central Europe / I. Foltyn // Sci. agr. bohem. - 1977. - Vol. 9. - N 1. - P. 13-19.

322. Frey-Wyssling A. Photosynthesis in the ear of barley / A. Frey-Wyssling, M.S. Buttrose // Nature. - 1959. - Vol. 184. - P.2031

323. Hoffman F. Stickstoffaufnahme und verwertung durch Zuckerruben. / F. Hoffman, B. Ulbrich // Arch. Acker-Pflanzenbau Bodenkd. - Berlin, 1986. - Vol. 30. – N 5. - P. 283-291.

324. Jain H.K. Eighty years of post Mendelian breeding for crop yield: nature of selection pressures and future potential / H.K. Jain // Indian J. Genet. and Plant Breed. - 1986 - Vol. 46. - N 1. - P.30-53.

325. Jedynski S. Zmiennosc I odziedziczalnosc cech u zytkowych mieszan-cow pszenicy ozimej / S. Jedynski // Zesz. Nauk. Rol. / AR Wroclawiu. – 1988. – N 47. – P.27-43.

326. Jiang G.M. Changes in rates of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultuvars released in the past 50 years / G.M. Jiang, J.Z. Sun, H.Q. Lui et al. // J. Plant Res. - 2003. - Vol. 16, N 5. - P. 347-354.

327. Kban M.A. Comparative leaf anatomy of cultivated wheatrs and wild leaved as related to CO_2 exchange / M.A. Kban, S. Tsunoda // Crop Sci. -1974. – Vol. 14. – N 3. - P. 444-447.

328. Keeping positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress / J. Flexas, J. Bota, J. Galmés [et al.] // Physiologia Plantarum. – 2006. – Vol. 127. – P. 343-352. – Doi: doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x

329. Khan A. Translocation in tomato: the distribution of the products of photosynthesis of the leaves of a tomato plant during the phase of fruit production / A. Khan, G. R. Sagor // Hortic. Res., 1967.

330. Khan M. A. Leaf photosynthesis and transpiration under different levels of air flow rate and light intensity in cultivated wheat species and its wild relatives / M. A. Khan, S. Tsunoda // Jap. J. Breed., 1970. - Vol. 20. - N 5. - P. 120-123.

331. Khan, M.A. Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characters among cultivated wheat and its wild relatives / M.A. Khan, S. Tsunoda // Jap. J. Breed. – 1970. – Vol. 20. – P. 403-405.

332. King R.W. Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat / R.W. King, J.F. Wardlaw, L.T. Ewans // Plants, 1967. Vol. 77, N 3.

333. Koppen D. Einfluss der Beregnung auf Ertrag und die Ertragasicherheit von Getreide Mais und Zuckerruben / D. Koppen, D. Erich, E. Fichter // Arch. Acker-Pflanzenb. Bodenkd. Berlin, 1985. - Vol. 29. – N 2. - P. 107-112.

334. Kranz A.R. Stoffproduction und Assimilationsleistung in der Evolution der Kulturpflanzen. I. EinfOhrung und experimented Grund- lagen. / A.R. Kranz // Biol. Zbl., 1966. - Vol. 85. - N 5. - P. 597-626.

335. Lawlor D.W. Causes of decreased photosyntheticrate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration ofprocesses. / D.W. Lawlor, W. Tezara // Annals of Botany, 2009. - P. 561-579

336. Lugg D.G. Seasonal changes in photosynthesis of field-grown scybean leaflets. 2. Relation to nitrogen content / D.G. Lugg, T.R. Sinclair // Photosynthetica. - 1981. – Vol. 15. – N 1. - P. 138-144.

337. MacCollum J.P. Radiocarbon studies on the translocation of organic constituents into ripening tomato fruits / J.P. MacCollum, J. Skok // Proc. Amet. Soc. Hort. Sci., -1960. - Vol. 75.

338. Martinic V.L. Wide-general narrow-specific adaptation of common wheat varieties / V.L. Martinic // Proc. 4 th Inter. Wheat Genet. Symp. Missouri Agr. Stas. Columbia, 1973. - P. 501-508.

339. Mac Key J. Yugoslav Symp. Res. in Whet / J. Mac Key. - Novi Sas, 1966. - P. 37-38.

340. Morgan J.A. Carbon isotope discrimination and productivity in winter wheat / J.A. Morgan, D.R. Le Cain, T.N. Mc Craig, J.S. Quick // J. Agr. Crop Sci. - 1993. - N 171. - P. 289-297.

341. Neales T.F. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: review of the hypo-thesis / T.F. Neales, L.D. Incoll // Bot. Rev., 1968. - Vol. 34. - N 2.

342. Notton J.. Nitrogen assimilation of plant / J. Notton, E.J.Hewitt, C.V. Cutting L. - 1979. - P. 227-244.

343. O'Toole J.C. Drought resistance in cereals: a case study. In Stress physiology of crop plants. / J.C. O'Toole, T.T. Chang // Eds. H. Mussell and R.C. Staples. Wiley Interscience. New York. - 1979. - P. 373-406.

344. Ojima M. Improvement of leaf photosynthesis in soybean varieties / M. Ojima // Bull. Not. Inst. Fgr. Sci. - 1972. - N 23. - P. 97-154.

345. Ort D.R. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand / D.R. Ort, S.S. Merchant, J. Alric., A. Barkan et al. // PNAS. – 2015. – V. 112. – N 28. – P. 8529–8536.

346. Orth R. Statistical evalution of techniques for predicting baking quality of wheat cultivars / R. Orth // Canad. I. Plant Sc. – 1972. – Vol. 52, N 2. – P. 139.

347. Porter H.K. Physiological studies in plant nutrition. XV. Assimilation of carbon by ear of barley / H.K. Porter, N. Pal, R.V. Martin //Ann. Bot. - 1950. - Vol. 14. - P. 55-68.

348. Quisenberry J.E. Breeding for drought resistance and plant water use efficiency. In Breeding Plants for Less Favourable Environments / J.E. Quisenberry // Eds. N. M. Christiansen and C. F. Lewis. Wiley Interscience. New York. - 1982. - P. 193-212.

349. R. Jackson D. Wheat canopy temperature: A practical tool for evaluating water requirements / D. R. Jackson, R.J. Reginato, S.B. Idso // Water Resources Research. - Vol. 13. - Is. 3. - 1977. - P. 651-656.

350. Rebetzke G.J. Genetic improvement of early vigour in wheat / G.J. Rebetzke R.A. Richards // Australian Journal of Agricultural Research, 1999. - Vol. 50, N. 3.- P. 291–302.

351. Reynolds M. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand / M. Reynolds, S. Rajaram, K.D. Sayre // Crop. Sci. - 1999. - N 39. - P. 1611-1621.

352. Reynolds M. Physiological and morphological traits associated with spring wheat yield under hot, irrigated conditions / M. Reynolds, M. Balota, M.I.B. Delgado et al. // Aust. J. Plant Physiol. - 1994. - N 21. - P. 717—730.

353. Richards R.A. Selectable trains to increase crop photosynthesis and yield of grain crops / R.A. Richards // Ibid. - 2000. - Vol. 51, N 90001. - P. 447-458.

354. Richards R.A. The Effect of Dwarfing Genes in Spring Wheat in Dry Environments. Growth, Water Use and Water-Use Efficiency / R.A Richards // Crop and Pasture Science, 1992. - N 43. P. 529-539.

355. Sach J. Vorlesungen uber Pflanzenphysiologte / J. Sach // Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig, 1982.

356. Sadras V.O. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007 / V.O. Sadras, C. Lawson // Crop. Pasture Sci. - 2011. - Vol. 62. - P. 533-549.

357. Scott H.D. Dry weight and leaf area production rates of irregated determinate soybeans / H.D. Scott, J.T. Batchelor //Agr. J. - 1979. – Vol. 71. – N 5. - P. 776-782.

358. Shearman V.J. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK / V.J. Shearman, R. Sylvester-Bradley, R.K. Scott et al. // Crop. Sci. - 2005. - Vol. 45. - P. 175-185.

359. Simkin A.J. Overexpression of the rieskefes protein increases electron transport rates and biomass yield / A.J. Simkin, L. McAusland, T. Lawson, C.A. Raines // Plant Physiology, 2017. - Vol. 175. - P. 134–145.

360. Sinha S.K. Developmental changes of photophosphoryl- ailon rate in wild and cultivated wheats / S.K. Sinha, K. Rcnu. - Photosyntetica, 1972. - Vol. 6. - N 2. - P. 195-196.

361. Slattery R.A. Photosynthetic energy conversion efficiency: setting a baseline for gauging future improvements in important food and biofuel crops / R.A. Slattery, D.R. Ort. // Plant Physiology. – 2015. – Vol. 168. – P. 383-392.

362. Snoad B.A. The effects of three genes which modify leaves and stipules in the pea plant / B.A. Snoad, L. Frusciante, L.M. Monti //Theor. and Appl. Gen., 1985. - Vol. 70. - N 3. - P. 322-329.

363. Thimann K.V. Bedeutung des Lichtes fur Wachstum, Pigmentierung und Bewegungsphanoinene bei Pflanzen / K.V. Thimann // Nova acta Leopold. 1966. - Vol. 31.

364. Watson D.J. Physiological causes of differences in grain yield between varieties of barley / D.J. Watson, G.N. Thorne //Ann. Bot. - 1958. – Vol. 22. - P. 321-351.

365. Wiebold W.J. Selection for apparent photosynthesis and related leaf traits in early generations of Soybeans / W.J. Wiebold, R. Shibles, D.E. Green // Crop Sci. - 1981. - Vol. 21. - N 6. - P. 969-973.

366. Wurbs A.A. Einfuss der Temperatur und Wasserversorgung auf die Trockenmasseverteilung bei Winterweisen unter Feldbedingugen / A.A. Wurbs // Arch. Acker-Pflanzenbau. Bodenkd. Berlin, 1986. – Vol. 30. - N 2. - P. 81-89

367. Xin-Guang Zhu Improving photosynthetic efficiency for greater yield / Xin-Guang Zhu, Stephen P. Long, Donald R. Ort. // Annu. Rev. Plant Biol., 2010. - Vol. 61. - P. 235-261.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1 – Метеорологические условия вегетации растений в годы проведения исследований, по данным ОГМС при ФГБНУ ФНЦ ЗБК

Год/ месяц	Температура, °С *(отклонение от ср. многолетней нормы)*				
	Апрель	Май	Июнь	Июль	*Среднее*
2016	9,1 (+2,9)	14,3 (+0,5)	18,1 (+1,3)	20,9 (+2,9)	15,6 (+1,9)
2017	7,7 (+1,5)	12,6 (-1,2)	15,8 (- 1,0)	18,2 (+0,2)	13,6 (-0,1)
2018	8,3 (+2,1)	17,0 (+3,2)	18,0 (+1,2)	20,4 (+2,4)	15,9 (+2,2)
2019	8,7 (+3,0)	16,2 (+2,4)	20,7 (+3,9)	17,3 (-0,7)	15,7 (+2,0)
2020	6,3 (+0,1)	11,1 (-2,7)	20,0 (+3,2)	18,7 (+0,7)	14,0 (+0,3)
Ср. мн.	6,2	13,8	16,8	18,0	13,7
Осадки, мм					*всего*
2016	74,6 (+32,6)	63,2 (+12,2)	68,4 (-4,6)	127,6 (+46,6)	333,8 (+86,8)
2017	8,7 (-33,3)	54,0 (+3,0)	59,8 (-13,2)	142,2 (+61,2)	264,7 (+17,7)
2018	32,0 (-10,0)	32,0 (-19,0)	17,0 (-56,0)	109,0 (+28,0)	190,0 (-57,0)
2019	23,5(-18,5)	105,9 (+54,9)	37,6 (-35,4)	85,9 (+4,9)	252,9 (+5,9)
2020	18,0 (-24,0)	74,6 (+23,6)	74,2 (+1,2)	120,9 (+39,9)	287,7 (+40,7)
Ср. мн.	42,0	51,0	73,0	81,0	247,0

Приложение 2 – Урожайность (т/га) яровой пшеницы за годы исследований

Сорт	Годы					Среднее значение за годы исследований
	2016	2017	2018	2019	2020	
Высокоурожайные сорта						
Бурлак	-	5,10	2,50	5,00	4,02	4,16
Воронежская 13	-	-	1,80	5,20	5,04	4,01
Воронежская 18	-	4,90	2,20	5,40	4,29	4,20
Донэла М*	3,20	4,70	2,10	4,80	6,54	4,27
Мелодия Дона*	-	2,90	2,00	5,60	5,48	4,00
Рима	-	4,60	2,00	4,00	5,66	4,06
Ульяновская 105	3,70	4,40	2,30	-	5,57	3,99
Черноземноуральская 2	3,70	4,60	2,20	-	2,96	3,37
Среднее значение по группе	3,53	4,46	2,14	5,00	4,94	4,01
Среднеурожайные сорта						
Безенчукская 210*	-	3,40	2,00	4,30	4,78	3,23
Воронежская 20	-	3,40	1,60	4,50	4,62	3,17
Донская Элегия*	3,10	3,60	2,00	5,00	4,41	3,43
Лиза	-	3,80	2,00	3,80	4,24	3,20
Тулайковская Надежда	3,30	3,65	2,10	4,60	3,87	3,33
Хуторянка	-	-	2,30	4,20	3,79	3,25
Юбилейная 80	3,50	3,65	2,20	4,40	3,33	3,37
Среднее значение по группе	3,30	3,55	2,03	4,40	4,15	3,28
Низкоурожайные сорта						
Аль Варис	-	-	3,00		3,68	3,34
Арсея	-	-	2,00	3,80	3,39	3,06
Безенчукская Нива*	-	3,00	1,70	4,20	4,08	3,24
Злата	3,00	3,20	1,80	4,00	3,64	3,13
Радмира	-	-	2,20	4,05	4,30	3,25
Среднее значение по группе	3,00	3,10	2,14	4,00	3,50	3,20
$НСР_{05}$	0,22	0,30	0,25	0,21	0,29	-

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 3 – Биохимические показатели зерна яровой пшеницы в %, 2016 г.

Сорт	Белок	Крахмал	Клейковина	Седиментация
Агата	17,2 ±0,31	61,2 ±0,48	32,0 ±0,75	61,8 ±0,98
Анка	17,3 ±0,33	63,2 ±0,34	32,6 ±0,77	61,2 ±0,99
Афина	17,0 ±0,18	61,7 ±0,29	31,3 ±0,86	65,1 ±0,97
Башкирская 28	16,7 ±0,36	62,6 ±0,73	28,6 ±0,90	60,8 ±0,90
Безенчукская Золотистая*	16,9 ±0,39	62,5 ±0,21	28,9 ±0,93	49,9 ±0,89
Безенчукская Крепость*	17,2 ±0,34	61,9 ±0,69	27,2 ±0,45	54,2 ±0,98
Биора-2	17,2 ±0,21	61,3 ±0,52	31,0 ±0,49	59,8 ±0,95
Вольнодонская	16,0 ±0,23	63,9 ±0,12	28,8 ±0,55	52,4 ±0,85
Дарья	14,9 ±0,28	62,7 ±0,64	24,8 ±0,83	49,2 ±0,94
Донела М*	14,5 ±0,18	63,5 ±0,21	26,1 ±0,80	38,5 ±0,89
Донская элегия*	14,7 ±0,22	64,2 ±0,27	25,8 ±0,82	42,3 ±0,85
Злата	17,0 ±0,17	62,8 ±0,27	30,8 ±0,89	62,4 ±0,93
Иделле	15,4 ±0,39	62,2 ±0,28	25,4 ±0,83	53,2 ±0,91
Йолдыз	13,9 ±0,31	64,2 ±0,75	22,0 ±0,69	40,6 ±0,86
Кинельская 2010	16,6 ±0,40	63,0 ±0,56	29,4 ±0,80	58,9 ±0,84
Кинельская Нива	16,3 ±0,32	63,0 ±0,53	27,8 ±0,69	62,0 ±0,87
Кинельская юбилейная	16,3 ±0,26	62,5 ±0,30	28,6 ±0,70	59,9 ±0,91
Курьер	17,7 ±0,24	61,1 ±0,50	31,7 ±0,68	65,8 ±0,88
Л 2782Н14а	15,9 ±0,24	63,4 ±0,56	28,9 ±0,90	56,8 ±0,82
Л-108	14,7 ±0,26	64,7 ±0,31	25,6 ±0,60	50,4 ±0,89
Л-112/14	14,8 ±0,26	63,5 ±0,46	25,3 ±0,97	51,2 ±0,91
Л-1389	16,0 ±0,44	63,2 ±0,25	28,7 ±0,69	48,6 ±0,93
Л-226/14	14,1 ±0,26	65,1 ±0,56	22,6 ±0,68	44,7 ±0,87
Линия 0-121	15,9 ±0,27	63,0 ±0,47	24,9 ±0,88	55,1 ±0,89
Любава	16,7 ±0,46	62,7 ±0,71	28,8 ±0,73	62,3 ±0,96
Марина	15,6 ±0,29	63,2 ±0,69	26,3 ±0,70	47,8 ±0,89
Николаша	16,9 ±0,24	62,7 ±0,13	30,8 ±0,72	53,8 ±0,83
Тулайковская 10	16,6 ±0,29	63,2 ±0,66	30,3 ±0,68	62,7 ±0,84
Тулайковская Надежда	15,9 ±0,29	60,1 ±0,67	24,3 ±0,88	56,9 ±0,98
Тулайковская победа	16,0 ±0,27	62,7 ±0,53	28,4 ±0,71	60,9 ±0,86
Ульяновская 100	17,1 ±0,20	62,0 ±0,51	32,3 ±0,74	54,6 ±0,88
Ульяновская 101	14,8 ±0,33	61,7 ±0,62	25,8 ±0,68	52,6 ±0,97
Ульяновская 105	16,0 ±0,23	62,8 ±0,64	29,6 ±0,89	56,5 ±0,92
Черноземноуральская 2	15,8 ±0,16	65,4 ±0,55	26,4 ±0,79	55,9 ±0,82
Экада 109	15,1 ±0,50	61,4 ±0,57	25,9 ±0,81	53,7±0,90
Юбилейная 80	17,1 ±0,38	62,9 ±0,26	31,7 ±0,91	64,4 ±0,80
Среднее значение	16,1 ±0,29	62,7 ±0,47	28,2 ±0,76	55,3 ±0,90

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 4 – Биохимические показатели зерна яровой пшеницы в %, 2017 г.

Сорт	Белок	Крахмал	Клейковина	Седиментация
Линия Н-154	15,7 ±0,50	64,3 ±0,60	25,2 ±0,91	52,4 ±0,98
Любава	15,0 ±0,30	64,1 ±0,60	23,5 ±0,90	51,8 ±0,99
Ульяновская 100	16,4 ±0,50	63,9 ±0,70	28,5 ±0,80	57,3 ±0,97
Ермовская 36	14,7 ±0,30	63,9 ±0,70	20,9 ±0,89	47,0 ±0,90
Саратовсккая 75	14,7 ±2,00	64,0 ±0,70	21,5 ±0,92	48,4 ±0,84
Безенчукская 210*	14,7 ±0,60	65,4 ±0,80	21,5 ±0,87	45,1 ±0,87
Безенчукская 209*	13,8 ±0,40	63,7 ±0,90	19,4 ±0,90	37,6 ±0,91
Л-641/14	14,0 ±0,40	64,6 ±0,60	21,7 ±0,89	42,9 ±0,95
Мелодия Дона*	14,6 ±0,50	63,7 ±0,60	22,0 ±0,94	46,9 ±0,85
Воронежская 20	14,4 ±0,40	65,2 ±0,70	22,2 ±0,90	51,5 ±0,82
ОМ-06-03	15,3 ±0,40	64,4 ±0,90	24,4 ±0,90	55,5 ±0,89
Йолдыз	13,8 ±0,50	65,7 ±0,70	21,6 ±0,83	45,7 ±0,86
Безенчукская-Орловская 1*	14,7 ±0,60	62,6 ±0,50	21,4 ±0,90	48,7 ±0,84
Золотая	13,9 ±0,40	64,7 ±0,70	25,0 ±0,71	41,2 ±0,83
Сударыня	14,1 ±0,20	65,0 ±0,72	21,8 ±0,80	42,1 ±0,84
Среднее значение	14,7 ±0,53	64,3 ±0,69	22,7 ±0,87	47,6 ±0,89

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 5 – Биохимические показатели зерна яровой пшеницы в %, 2018 г.

Сорт	Белок	Крахмал	Клейковина	Седиментация
Standart 2782h-14	18,1 ±0,33	63,1 ±0,40	33,5 ±0,64	65,6 ±0,72
Аль Варис	15,2 ±0,27	66,0 ±0,28	27,9 ±0,75	62,2 ±0,75
Арсея	16,1 ±0,16	16,4 ±0,07	29,8 ±0,56	62,9 ±0,46
Балкыш	14,6 ±0,26	66,7 ±0,45	25,0 ±0,61	48,5 ±0,53
Безенчукская 210*	15,7 ±0,23	63,3 ±0,25	26,6 ±0,63	51,3 ±0,69
Безенчукская Нива*	15,4 ±0,24	63,8 ±0,11	27,8 ±0,43	54,9 ±0,61
Безенчукская-Орловская 1*	16,5 ±0,17	63,5 ±0,03	29,7 ±0,75	55,9 ±0,62
Бурлак	13,7 ±0,18	65,5 ±0,20	24,2 ±0,49	50,2 ±0,91
Вольнодонская	17,5 ±0,20	63,2 ±0,09	31,5 ±0,67	56,0 ±0,68
Воронежская 13	17,2 ±0,14	63,4 ±0,06	31,4 ±0,44	54,6 ±0,77
Воронежская 18	16,3 ±0,21	63,6 ±0,26	28,9 ±0,64	63,8 ±0,55
Воронежская 20	15,9 ±0,23	62,9 ±0,28	27,1 ±0,71	59,6 ±0,70
Донская Элегия*	16,0 ±0,27	63,4 ±0,26	28,4 ±0,70	55,9 ±0,97
Донэла-М*	15,8 ±0,24	63,6 ±0,09	28,4 ±0,64	55,9 ±0,50
Злата	18,2 ±0,31	63,0 ±0,47	33,8 ±0,71	66,8 ±0,27
Л - эк214	15,0 ±0,19	63,6 ±0,20	27,0 ±0,67	57,9 ±0,81
Л-121-017 (Л-87)	18,2 ±0,17	63,3 ±0,23	33,3 ±0,64	66,4 ±0,39
Л-244/15	15,0 ±0,27	64,4 ±0,16	27,5 ±0,76	61,3 ±0,89
Л-632/14	15,3 ±0,23	63,5 ±0,16	27,6 ±0,59	57,8 ±0,98
Лиза	15,4 ±0,24	65,4 ±0,49	26,2 ±0,87	59,4 ±0,70
Милодия Дона*	17,0 ±0,15	63,7 ±0,09	30,7 ±0,51	58,4 ±0,51
Радмира	17,4 ±0,19	63,6 ±0,38	32,4 ±0,61	66,4 ±0,47
Рима	17,4 ±0,23	63,5 ±0,32	32,0±0,64	65,3±0,73
Триада	15,2 ±0,25	63,7 ±0,09	27,1 ±0,64	53,5 ±0,85
Тулайковская 116	15,5 ±0,23	64,0 ±0,23	27,4 ±0,87	61,8 ±0,94
Тулайская Надежда	15,4 ±0,25	64,4 ±0,22	27,0 ±0,83	59,8 ±0,85
Ульяновская 105	15,2 ±0,18	65,1 ±0,38	26,9 ±0,68	56,3 ±0,92
Хуторянка	16,0 ±0,24	64,9 ±0,13	28,5 ±0,87	60,8 ±0,90
Черноземноуральская 2	15,5 ±0,18	65,5 ±0,24	27,6 ±0,47	58,2 ±0,85
Юбилейная 80	17,1 ±0,14	64,5 ±0,24	31,4 ±0,45	65,3 ±0,96
Среднее значение	16,1 ±0,22	62,5 ±0,23	28,9 ±0,65	59,1 ±0,72

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 6 – Биохимические показатели зерна яровой пшеницы в %, 2019 г.

Сорт	Белок	Крахмал	Клейковина	Седиментация
Арсея	12,8 ±0,24	66,8 ±0,30	22,7 ±0,76	40,6 ±0,87
Башкирская 28	12,8 ±0,29	65,8 ±0,42	21,4 ±0,88	37,7 ±0,81
Безенчукская 210*	13,3 ±0,21	63,5 ±0,21	22,8 ±0,66	40,6 ±0,89
Безенчукская Нива*	13,7 ±0,37	63,4 ±0,27	24,2 ±0,88	48,9 ±0,96
Бурлак	12,1 ±0,26	66,5 ±0,24	19,8 ±0,86	36,0 ±0,83
Вольнодонская	14,3 ±0,23	64,0 ±0,26	26,4 ±0,42	50,5 ±0,91
Воронежская 13	13,9 ±0,37	64,0 ±0,13	25,4 ±0,83	43,2 ±0,85
Воронежская 18	12,9 ±0,34	65,4 ±0,41	22,4 ±0,89	43,6 ±0,91
Воронежская 20	12,7 ±0,29	66,7 ±0,47	21,2 ±0,80	36,4 ±0,88
Донская Элегия*	13,8 ±0,25	63,8 ±0,13	25,5 ±0,60	49,6 ±0,82
Донэла М*	13,6 ±0,25	63,9 ±0,17	24,6 ±0,68	46,0 ±0,55
Злата	14,3 ±0,18	65,1 ±0,20	25,8 ±0,58	53,9 ±0,70
Л-43510	13,6 ±0,36	63,9 ±0,49	23,7 ±0,58	49,9 ±0,97
Лиза	12,8 ±0,29	65,7 ±0,62	21,6 ±0,73	34,8 ±0,50
Мелодия Дона*	13,8 ±0,16	64,1 ±0,19	25,5 ±0,42	48,7 ±0,27
Рима	12,1 ±0,29	66,2 ±0,24	20,0 ±0,91	35,3 ±0,75
Триада	12,3 ±0,38	64,5 ±0,26	20,4 ±0,85	34,6 ±0,46
Тулайковская Надежда	13,0 ±0,36	65,8 ±0,46	22,4 ±0,82	44,1 ±0,53
Хуторянка	14,2 ±0,23	64,0 ±0,41	26,7 ±0,76	52,3±0,69
Эк 214	12,5 ±0,23	65,0 ±0,29	20,6 ±0,73	37,9 ±0,61
ЭК 247 (5189/17)	13,3 ±0,27	64,5 ±0,26	23,0 ±0,89	48,9 ±0,88
ЭК 253 (5218/16)	11,7 ±0,19	66,6 ±0,20	18,5 ±0,61	30,9 ±0,98
ЭК 257 (5230/16)	12,7 ±0,25	66,3 ±0,50	21,9 ±0,82	37,5 ±0,99
ЭК 258 (5231/16)	12,4 ±0,26	66,1 ±0,35	21,8 ±0,78	37,5 ±0,97
Юбилейная 60	14,8 ±0,25	64,1 ±0,39	27,4 ±0,64	58,1 ±0,90
Юбилейная 80	14,2 ±0,21	65,3 ±0,23	25,8 ±0,72	56,6 ±0,76
Среднее значение	13,2 ±0,27	65,0 ±0,31	23,1 ±0,73	43,6 ±0,77

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 7 – Биохимические показатели зерна яровой пшеницы, 2020 г.

Сорт	Белок	Крахмал	Клейковина	Седиментация
Аль Варис	14,0 ±0,20	64,8 ±0,37	23,2 ±0,77	57,4 ±0,88
Арсея	13,6 ±0,08	66,4 ±0,22	22,5 ±0,09	48,8 ±0,98
Безенчукская 210*	12,2 ±0,10	64,2 ±0,22	17,8 ±0,28	34,1 ±0,99
Безенчукская Нива*	12,0 ±0,22	65,2 ±0,25	17,2 ±0,39	35,1 ±0,97
Бурлак	10,9 ±0,09	66,9 ±0,32	13,4 ±0,18	24,6 ±0,50
Воронежская 13	14,1 ±0,06	63,8 ±0,09	26,3 ±0,27	46,7 ±0,27
Воронежская 18	12,1 ±0,09	67,0 ±0,28	18,5 ±0,43	33,3 ±0,75
Воронеская 20	12,9 ±0,20	66,5 ±0,64	22,0 ±0,27	38,1 ±0,46
Донская Элегия*	13,8 ±0,25	63,8 ±0,13	25,5 ±0,60	49,6 ±0,88
Донэла М*	11,7 ±0,14	65,1 ±0,16	17,6 ±0,31	33,3 ±0,98
Злата	14,2 ±0,25	65,3 ±0,40	26,1 ±0,71	54,3 ±0,99
Лиза	13,9 ±0,08	64,1 ±0,66	22,8 ±0,54	51,4 ±0,99
Мелодия Дона*	14,6 ±0,50	63,7 ±0,60	22,0 ±0,60	46,9 ±0,97
Радмира	13,4 ±0,14	63,8 ±0,10	20,4 ±0,33	43,1 ±0,50
Рима	13,8 ±0,39	65,0 ±0,62	24,9 ±0,67	52,1 ±0,27
Тулайковская Надежда	12,8 ±0,19	65,9 ±0,35	20,0 ±0,59	39,8 ±0,75
Ульяновская 105	13,6 ±0,13	65,2 ±0,12	22,7 ±0,31	52,1 ±0,70
Хуторянка	14,2 ±0,07	65,3 ±0,28	24,5 ±0,27	51,2 ±0,50
Черноземноуральская 2	15,5 ±0,18	65,5 ±0,24	25,6 ±0,47	58,2 ±0,27
Среднее значение	13,3 ±0,18	65,1 ±0,32	21,7 ±0,43	44,7 ±0,72

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 8 – Дневная динамика интенсивности фотосинтеза листьев у сортов яровой пшеницы в фазу молочной спелости зерновок, 2018 г.

Сорт	Время суток, час						
	7:00	9:00	11:00	13:00	15:00	17:00	19:00
Высокоурожайные сорта							
Ульяновская 105	10,74	17,65	11,83	15,09	11,97	8,32	4,59
Среднеурожайные сорта							
Воронежская 20	9,55	12,12	13,91	17,29	11,98	13,51	5,75
Лиза	11,83	13,76	10,8	14,45	12,9	11,56	4,73
Низкоурожайные сорта							
Арсея	11,17	14,79	12,53	13,37	10,87	10,81	4,56
Злата	11,32	16,69	12,14	16,14	15,93	10,93	5,27
$НСР_{05}$	0,18	0,19	0,21	0,27	0,23	0,20	0,24

Приложение 9 – Дневная динамика интенсивности фотосинтеза листьев у сортов мягкой яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости зерновок, 2020 г.

Сорт	Время суток, час						
	7:00	9:00	11:00	13:00	15:00	17:00	19:00
Высокоурожайные сорта							
Ульяновская 105	13,19	15,24	15,21	14,92	10,57	9,04	10,57
Среднеурожайные сорта							
Воронежская 20	12,82	13,50	15,11	12,18	7,96	6,32	5,93
Лиза	11,92	12,06	12,67	10,26	10,19	9,72	8,25
Низкоурожайные сорта							
Арсея	13,53	13,75	14,48	13,11	14,19	11,16	7,72
Злата	11,48	12,47	12,47	11,50	10,22	9,88	8,00
$НСР_{05}$	0,19	0,21	0,23	0,17	0,27	0,26	0,21

Приложение 10 – Эффективность работы листового аппарата сортов яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, в среднем за 2017-2019 гг.

Сорт	Фаза налива (молочная спелость)		Эффективность водоиспользования
	ИФ мкмоль $CO_2/м^2с$	ИТ ммоль $H_2O/м^2с$	
Донэла М*	15,23	6,22	2,78
Арсея	13,34	4,94	2,73
Черноземоуральская	14,81	6,31	2,68
Тулайковская Надежда	14,59	5,48	2,66
Лиза	10,28	4,14	2,47
Злата	12,69	5,26	2,41
Донская элегия*	12,41	7,06	1,86
Воронежская 20	13,17	7,31	1,83
$НСР_{05}$	0,23	0,14	-

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 11 – Длина корешка и ростка у проростков яровой пшеницы на 7-е, 14-е и 21-е сутки развития, среднее 2-х серийного опыта

Сорт	7-е сутки		14-е сутки		21-е сутки		Отношение корешка к ростку			Среднее значение
	Длина		Длина		Длина					
	корешка	ростка	корешка	ростка	корешка	ростка	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки	
Высокоурожайные сорта										
Бурлак	13,73	10,16	23,02	25,19	29,77	28,26	1,35	0,91	1,05	1,11
Воронежская 13	16,66	11,24	22,15	24,07	23,35	26,73	1,48	0,92	0,87	1,09
Воронежская 18	16,91	15,76	21,23	26,47	23,00	27,08	1,07	0,80	0,85	0,91
Донэла М*	14,55	11,64	22,50	28,22	31,05	29,40	1,25	0,80	1,06	1,03
Мелодия Дона*	16,37	10,15	24,77	21,42	29,19	27,27	1,61	1,16	1,07	1,28
Рима	16,88	15,03	21,24	25,35	22,60	29,17	1,12	0,84	0,77	0,91
Ульяновская 105	12,53	9,57	25,47	23,65	31,45	29,70	1,31	1,08	1,06	1,15
Черноземноуральская 2	16,21	13,44	24,09	25,75	24,79	25,64	1,21	0,94	0,97	1,04
Среднее значение	15,48	12,12	23,06	25,02	26,90	27,91	1,30	0,93	0,96	1,06
Среднеурожайные сорта										
Безенчукская 210*	14,92	9,39	24,63	17,20	24,50	21,70	1,59	1,43	1,13	1,38
Воронежская 20	16,06	13,85	20,66	25,69	20,45	24,70	1,16	0,80	0,83	0,93
Донская Элегия*	16,86	13,02	22,86	26,83	30,82	29,37	1,29	0,85	1,05	1,07
Лиза	18,04	12,61	23,72	22,28	23,43	27,08	1,43	1,06	0,87	1,12
Тулайковская Надежда	16,33	14,12	21,65	23,85	23,20	26,01	1,16	0,91	0,89	0,99
Хуторянка	14,98	13,37	22,47	29,48	26,28	30,98	1,12	0,76	0,85	0,91
Юбилейная 80	18,06	11,66	23,69	24,25	23,05	27,58	1,55	0,98	0,84	1,12
Среднее значение	16,46	12,57	22,81	24,23	24,53	26,77	1,33	0,97	0,92	1,07
Низкоурожайные сорта										
Аль Варис	14,72	14,30	21,87	25,17	23,25	25,93	1,03	0,87	0,90	0,93
Арсея	17,42	14,14	20,39	24,14	21,30	25,83	1,23	0,84	0,82	0,97
Безенчукская Нива*	15,83	12,77	23,47	27,15	26,99	30,66	1,24	0,86	0,88	0,99
Злата	17,08	14,57	21,53	24,38	23,48	26,57	1,17	0,88	0,88	0,98
Радмира	16,65	14,44	21,39	25,34	22,94	26,33	1,15	0,84	0,87	0,96
Среднее значение	16,34	14,04	21,73	25,24	23,59	27,06	1,17	0,86	0,87	0,97
$НСР_{05}$	0,94	0,87	0,83	0,78	0,89	0,91	-	-	-	-

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 12 – Сухая масса ростка и корешка у проростков яровой пшеницы на 7-е, 14-е и 21-е сутки развития, среднее 2-х серийного опыта

Сорт	Сухая масса								
	ростка	корешка	семени	ростка	корешка	семени	ростка	корешка	семени
	7-е сутки			14-е сутки			21-е сутки		
Высокоурожайные сорта									
Бурлак	6,27	5,64	18,79	11,97	6,89	5,09	16,55	7,68	4,22
Воронежская 13	6,58	6,15	12,81	11,16	6,69	4,69	13,69	7,97	4,61
Воронежская 18	7,91	5,92	7,41	11,52	6,77	4,10	11,83	7,67	3,73
Донэла М*	7,11	5,92	19,50	16,01	8,67	5,67	21,89	8,70	5,21
Мелодия Дона*	6,31	6,60	17,59	12,02	7,93	5,64	16,82	8,46	3,89
Рима	8,26	4,96	10,94	11,44	5,55	4,73	14,07	6,12	4,44
Ульяновская 105	5,82	5,14	18,37	15,20	6,76	4,46	19,42	8,97	4,30
Черноземноуральская 2	7,44	6,57	9,57	12,44	7,67	4,08	13,51	7,90	3,97
Среднее значение	6,97	5,86	14,37	12,72	7,12	4,81	15,97	7,93	4,30
Среднеурожайные сорта									
Безенчукская 210*	5,94	5,62	12,33	10,07	6,67	5,80	10,77	7,00	4,27
Воронежская 20	6,98	5,01	9,68	10,95	5,28	3,94	11,21	5,74	3,92
Донская Элегия*	8,26	7,24	16,92	14,90	8,37	5,90	17,72	9,32	4,56
Лиза	7,96	5,89	10,17	10,37	6,86	3,98	12,17	6,86	3,97
Тулайковская Надежда	7,97	5,94	9,30	11,82	6,00	4,18	12,98	6,16	3,94
Хуторянка	7,65	4,80	13,48	13,69	5,63	4,35	17,73	5,64	3,58
Юбилейная 80	7,55	6,64	10,65	10,89	7,12	4,27	11,80	7,47	3,42
Среднее значение	7,47	5,88	11,79	11,81	6,56	4,63	13,48	6,88	3,95
Низкоурожайные сорта									
Аль Варис	7,96	4,62	9,78	12,90	4,75	4,05	13,09	4,84	3,60
Арсея	7,38	6,09	6,90	8,34	6,24	3,79	10,61	7,01	3,77
Безенчукская Нива*	8,36	7,21	19,99	13,95	7,70	6,03	17,37	7,75	5,24
Злата	8,21	5,58	10,17	11,92	6,13	4,76	13,55	6,69	4,11
Радмира	7,96	6,63	9,36	11,78	6,69	4,33	12,47	6,76	3,75
Среднее значение	7,98	6,03	11,24	11,78	6,30	4,59	13,42	6,61	4,09
$НСР_{05}$	0,17	0,14	-	0,15	0,16	-	0,19	0,17	-

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 13 – Характер распределения сухого вещества между органами растений яровой пшеницы в годы исследований, среднее 2019-2020 гг.

Сорт	Доля сухого вещества по органам растения, %			Уборочный индекс, %
	колоса	листьев	стебля	
Высокоурожайные сорта				
Бурлак	45,09	11,32	43,58	42,81
Воронежская 13	55,42	6,57	38,01	50,07
Воронежская 18	54,83	7,76	37,41	45,29
Донэла М*	54,21	7,91	37,88	47,53
Мелодия Дона*	53,51	6,53	39,97	47,69
Рима	48,81	9,22	41,98	48,48
Ульяновская 105	37,21	11,63	51,16	41,62
Черноземноуральская 2	46,27	8,21	45,52	41,80
Среднее значение	49,42	8,64	41,94	45,66
Среднеурожайные сорта				
Безенчукская 210*	53,69	7,03	39,28	45,07
Воронежская 20	46,82	5,99	47,19	43,17
Донская Элегия*	52,13	6,55	41,31	42,54
Лиза	51,75	10,06	38,19	41,39
Тулайковская Надежда	49,00	7,69	43,30	43,22
Хуторянка	41,68	9,09	49,23	39,36
Юбилейная 80	48,78	8,83	42,39	40,27
Среднее значение	49,12	7,89	42,98	42,15
Низкоурожайные сорта				
Аль Варис	28,57	13,88	57,55	31,00
Арсея	48,58	10,76	40,66	41,31
Безенчукская Нива*	53,16	7,49	39,35	39,85
Злата	52,52	7,3	40,17	45,59
Радмира	54,15	8,1	37,75	45,67
Среднее значение	47,40	9,51	43,10	40,68
Среднее по всем сортам	48,81	8,60	42,59	43,19

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 14 – Величина сухой массы надземных органов растений у сортов яровой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, среднее 2019-2020 гг.

Сорт	Сухая масса по органам, г			Общая биомасса, г	
	колоса	листьев	стебля	фаза молочно-восковой спелости	на период уборки
Высокоурожайные сорта					
Бурлак	1,20	0,30	1,16	2,65	3,18
Воронежская 13	1,56	0,19	1,07	2,82	2,96
Воронежская 18	1,59	0,23	1,09	2,90	2,65
Донэла М*	1,61	0,24	1,13	2,97	3,56
Мелодия Дона*	1,64	0,20	1,23	3,07	3,03
Рима	1,43	0,27	1,23	2,93	3,45
Ульяновская 105	0,96	0,30	1,32	2,58	3,03
Черноземноуральская 2	0,93	0,17	0,92	2,01	2,21
Среднее значение	1,36	0,24	1,14	2,74	3,01
Среднеурожайные сорта					
Безенчукская 210*	1,57	0,21	1,15	2,92	2,89
Воронежская 20	1,29	0,17	1,30	2,76	2,61
Донская Элегия*	1,71	0,22	1,36	3,28	3,33
Лиза	1,26	0,25	0,93	2,44	2,72
Тулайковская Надежда	1,72	0,27	1,52	3,51	3,32
Хуторянка	1,22	0,27	1,44	2,92	3,36
Юбилейная 80	1,80	0,33	1,56	3,68	3,73
Среднее значение	1,51	0,24	1,32	3,07	3,14
Низкоурожайные сорта					
Аль Варис	0,70	0,34	1,41	2,45	3,25
Арсея	1,54	0,34	1,29	3,16	3,12
Безенчукская Нива*	1,81	0,26	1,34	3,41	3,51
Злата	1,51	0,21	1,16	2,88	2,62
Радмира	1,37	0,21	0,96	2,53	3,13
Среднее значение	1,39	0,27	1,23	2,88	3,13
$НСР_{05}$	-	-	-	0,17	0,23

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 15 – Уборочный индекс яровой пшеницы в годы исследований

Сорт	2018 г.	2019 г.	2020 г.	Среднее значение
Высокоурожайные сорта				
Бурлак	46,1	49,1	36,5	43,9
Воронежская 13	43,8	50,0	50,1	48,0
Воронежская 18	50,2	51,8	38,8	46,9
Донэла М*	44,6	52,8	42,3	46,6
Мелодия Дона*	44,9	50,0	45,4	46,8
Рима	44,7	47,8	49,2	47,2
Ульяновская 105	47,8	-	41,6	44,7
Черноземноуральская 2	48,4	47,8	35,8	44,0
Среднее значение	46,3	49,9	42,5	46,0
Среднеурожайные сорта				
Безенчукская 210*	45,6	50,2	40,0	45,3
Воронежская 20	46,6	49,0	37,3	44,3
Донская Элегия*	44,3	51,9	33,1	43,1
Лиза	47,8	50,4	32,4	43,5
Тулайковская Надежда	46,4	49,6	36,9	44,3
Хуторянка	39,5	46,4	32,4	39,4
Юбилейная 80	45,7	44,7	35,8	42,1
Среднее значение	45,1	48,9	35,4	43,1
Низкоурожайные сорта				
Аль Варис	39,3	-	31,0	35,2
Арсея	48,4	45,9	36,7	43,7
Безенчукская Нива*	40,0	48,9	30,8	39,9
Злата	47,2	49,6	41,5	46,1
Радмира	48,6	50,0	41,3	46,7
Среднее значение	44,7	48,6	36,3	42,3
Среднее по всем сортам	45,5	49,2	38,4	44,1

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 16 – Относительная засухоустойчивость у изученных групп сортов яровой пшеницы на 7-е - сутки прорастания семян, среднее по 2-м сериям опытов

Сорт	Количество проросших семян, шт.		Засухоустойчивость семян, %
	контроль	опыт	
Высокоурожайные сорта			
Бурлак	90,6	30,8	33,9
Воронежская 13	87,1	27,9	32,0
Воронежская 18	89,1	36,5	41,0
Донэла М*	76,4	14,5	19,5
Мелодия Дона*	77,1	15,6	20,3
Рима	90,5	34,9	38,6
Ульяновская 105	78,9	22,5	28,5
Черноземноуральская 2	91,3	26,8	29,4
Среднее значение	85,1	26,2	30,4
Среднеурожайные сорта			
Безенчукская 210*	80,4	22,8	28,2
Воронежская 20	87,1	36,5	42,1
Донская Элегия*	88,8	15,5	17,5
Лиза	71,9	15,8	21,9
Тулайковская Надежда	87,4	41,8	47,8
Хуторянка	84,5	45,0	53,3
Юбилейная 80	86,5	23,9	27,6
Среднее значение	83,8	28,7	34,0
Низкоурожайные сорта			
Аль Варис	80,1	45,3	56,3
Арсея	91,9	25,6	28,2
Безенчукская Нива*	89,0	19,6	22,2
Злата	78,0	22,4	29,3
Радмира	86,1	25,6	29,8
Среднее значение	85,0	27,7	33,2
$НСР_{05}$	3,2	2,7	-

Примечание: * – сорта твердой яровой пшеницы.

Приложение 17 – Акт о внедрении

В специализированный совет по
защите диссертаций Д 999.059.04

АКТ О ВНЕДРЕНИИ

Выдан соискателю кафедры растениеводства, селекции и семеноводства ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина» Икусову Роману Александровичу в том, что научные выводы и рекомендации селекции и производству, сделанные им по результатам проведенных исследований в рамках выполнения диссертационной работы на тему «Морфофизиологические параметры перспективного сорта яровой пшеницы для селекции в условиях Центрально-Черноземного региона России», в настоящее время используются в учебном процессе ФГБОУ ВО «Орловский ГАУ» при подготовке магистров по направлению 35.04.04 Агрономия, профиль - Научно-методические основы селекции сельскохозяйственных культур и при подготовке аспирантов по специальности 06.01.05 – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений.

Акт выдан для представления в специализированный совет по защите диссертаций Д 999.059.04 на базе ФГБОУ ВО «Орловский государственный университет имени Н.В. Парахина»

Проектор по УМР ФГБОУ ВО
«Орловский ГАУ», д.т.н., профессор О.В. Евдокимова



Приложение 18 – Акт о внедрении

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«БЕЛГОРОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ В.Я. ГОРИНА»
(ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ)

308503, пос. Майский Белгородского района Белгородской области, ул. Вавилова, 1.
ОКПО 04717947; ОГРН 1023100508078; ИНН/КПП 3102005412/ 310201001
Тел.: (4722) 39-21-79, Fax.: (4722) 39-22-62, E-mail: info@bsaa.edu.ru

№ 734 от «25» 02 2022 г.

На № _____ от _____

В специализированный совет
по защите диссертаций Д 999.059.04
при ФГБОУ ВО «Орловский государственный
аграрный университет имени Н.В. Парахина»

АКТ О ВНЕДРЕНИИ

Выдан соискателю кафедры растениеводства, селекции и семеноводства ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина» Икусову Роману Александровичу в том, что научные выводы и рекомендации селекции и производству, сделанные им по результатам проведенных исследований в рамках выполнения диссертационной работы на тему «Морфофизиологические параметры перспективного сорта яровой пшеницы для селекции в условиях Центрально-Черноземного региона России», в настоящее время внедряются в ФГБОУ ВО «Белгородский государственный аграрный университет имени В.Я. Горина» при создании исходного материла для селекции яровой пшеницы.

Созданный с использованием выделенных высокоурожайных генотипов - источников высокой фотосинтетической активности селекционный материал в количестве более 70 линий проходит изучение во всех звеньях селекционного процесса.

Проректор по научной работе и инновациям **А.Ф. Дорофеев**

Исп. Городов В.Т.
тел.: +7(4722) 39-12-62;
E-mail: gorodov_vt@bsaa.edu.ru