

УДК 631.52:633.11"324":581.132

ГЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ФОТОАКТИВНОСТИ ЛИСТЬЯМИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

¹Амелин А.В., ¹Чекалин Е.И., ¹Заикин В.В., ²Кулешова И.В.,
³Мазалов В.И., ³Сагин А.В.

¹ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина»,
Орел, e-mail: amelin_100@mail.ru;

²ФГБОУ ВО «Белгородский государственный аграрный университет имени В.Я. Горина»,
Белгородская обл., п. Майский;

³Шатиловская сельскохозяйственная опытная станция ФГБНУ ВНИИ зернобобовых
и крупяных культур, Орловская область, п. Шатилово

Проведена 3-летняя полевая оценка интенсивности фотосинтеза листьев у 35 новых сортов озимой пшеницы, созданных в ведущих селекционных учреждениях страны. Установлен интервал варьирования данного признака в зависимости от погодных условий вегетации растений, биологических особенностей культуры и сорта. Наибольшая величина интенсивности фотосинтеза листьев зафиксирована в 2017 г., когда в период формирования и налива зерновок отмечались умеренная температура воздуха и количество атмосферных осадков. При ухудшении метеоусловий значение интенсивности фотосинтеза (ИФ) в данный период развития растений резко снижалось: в 2015 г. она была меньше на 33,6%, а в 2016 г. – на 52,7%, по сравнению с 2017 г. Но независимо от условий вегетации, наследственная специфика проявления активности фотосинтеза у растений культуры сохранялась. В годы исследований диапазон генотипического варьирования среднего значения интенсивности фотосинтеза у опытных образцов находился в пределах от 1,97 до 18,65 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. В относительно благоприятных условиях наибольшее значение интенсивности фотосинтеза (в среднем 25,63 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) отмечено у сортов преимущественно южного происхождения, тогда как в более экстремальных погодных условиях активнее фотосинтезировали листья сортов северного экотипа. В онтогенезе растений интенсивность фотосинтеза листьев начинает активно расти с фазы кущения, достигая максимальной величины в период «цветение – образование и налив зерновок», а затем, по мере старения, ее значение начинает по нарастающей снижаться. У сортов с высокой фотоактивностью листьев в среднем за вегетацию, максимальное значение интенсивности фотосинтеза отмечалось в период массового налива зерновок, у сортов со средней фотоактивностью – во время цветения, а с низкой – в фазу колошения.

Ключевые слова: селекция, физиология растений, сорт, фотосинтез, озимая пшеница, интенсивность фотосинтеза

GENOTYPIC CHARACTERISTICS OF PHOTOACTIVITY MANIFESTATION BY WINTER WHEAT LEAVES

¹Amelin A.V., ¹Chekalin E.I., ¹Zaikin V.V., ²Kuleshova I.V., ³Mazalov V.I., ³Sagin A.V.

¹Orel State Agrarian University named after N.V. Parakhin, Orel, e-mail: amelin_100@mail.ru;

²Belgorod State Agricultural University named after V.Ya. Gorin, Belgorod region, Maisky;

³Shatilovskaya agricultural experimental station FGBNU VNIИ of leguminous
and cereal crops, Orlov region, Shatilovo

A 3-year field assessment of leaf photosynthesis intensity was carried out in 35 new winter wheat varieties created in the leading breeding institutions of the country. The interval of variation of this characteristic has been established depending on the weather conditions of the growing season of plants, the biological characteristics of the crop and the variety. The highest intensity of leaves photosynthesis was recorded in 2017, when during the period of formation and grain filling moderate air temperature and the amount of precipitation were observed. With the deterioration of weather conditions, the value of the intensity of photosynthesis (IF) during this period of plant development sharply decreased: in 2015 it was less by 33.6%, and in 2016 – by 52.7%, compared to 2017. But regardless of the growing conditions, the hereditary specificity of the manifestation of photosynthesis activity in plants of culture remained. During the years of research, the range of genotypic variation of the average value of the photosynthesis intensity in the experimental sample ranged from 1.97 to 18.65 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$. Under relatively favorable conditions, the highest intensity of photosynthesis (an average of 25.63 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) was observed in varieties of predominantly southern origin, whereas in more extreme weather conditions, photos of the northern ecotype were more actively photosynthesized. In the ontogeny of plants, the photosynthesis rate of leaves begins to grow actively from the tillering stage, reaching a maximum value during the «flowering – formation and pouring grains» period, and then, as it ages, its value begins to increase. In varieties with high photoactivity of leaves on average during the growing season, the maximum intensity of photosynthesis was noted during the mass loading of grains, in varieties with medium photoactivity during flowering, and from low in the earing phase.

Keywords: breeding, plant physiology, varieties, photosynthesis, winter wheat, photosynthesis intensity

Фотосинтетической активностью фактически обладают все хлорофиллсодержащие органы растений, но при формировании урожая основная фотосинтетическая

нагрузка в системе целого растения приходится на листья. У пшеницы их вклад в формирование урожая может оцениваться как 82% [1]. Фотосинтетическая роль дру-

гих органов (стебель, колос) существенно возрастает на завершающих этапах развития растений [2], а в фазу формирования и налива зерновок основной вклад вносят флаговый лист и колос растения [3, 4]. Поэтому научное обоснование, прежде всего, структурно-функциональных параметров листьев у перспективного сорта имеет для селекции приоритетное значение.

В настоящее время у многих современных сортов пшеницы фотосинтетический потенциал достиг своих предельных размеров. Поэтому активно проводится поиск других механизмов роста урожайности, в том числе за счет повышения активности и эффективности фотосинтеза [1, 5].

С учетом вышеотмеченного, в 2015 г. нами совместно с селекционерами Белгородского ГАУ имени В.Я. Горина были начаты научные исследования по разработке методических подходов создания сортов озимой пшеницы нового поколения – с повышенной эффективностью использования фотосинтезом растений возобновляемого природного источника энергии солнца, где имеются огромные, но пока слабо используемые резервы. Целью данного исследования являлось выявление генотипической специфики проявления интенсивности фотосинтеза у современных сортов озимой пшеницы в зависимости от фазы роста растений, яруса листа и погодных условий произрастания. Результатам проведенной работы и посвящена данная научная статья.

Материалы и методы исследования

Исследования проводились в 2015–2017 гг. в соответствии с тематическим планом-заданием Министерства сельского хозяйства в рамках комплексного проекта по селекции ЦКП Орловского ГАУ «Генетические ресурсы растений и их использование», Белгородского ГАУ им. В.Я. Горина и Шатиловской СХОС ФГБНУ Всероссийского НИИ зернобобовых и крупяных культур.

Объектами основных исследований являлись 35 новых сортов культуры ведущих селекционных учреждений РФ, которые условно были разделены по географическому происхождению на 13 групп: сорта Московского НИИСХ («Немчиновка») – Московская 39, Памяти Федина, Московская 56, Немчиновская 57, Немчиновская 17, Московская 40; ФГБНУ Юго-Востока – Жемчужина Поволжья, Саратовская 17; ФГБНУ «ДЗНИИСХ» – Губернатор Дона, Донэра, Октава 15; ФГБНУ ВНИИЗК Зерноград – Аскет, Донской сюрприз; Белгородский

ГАУ – Белгородская 16, Майская юбилейная; Белгородский НИИСХ – Казачья, Ариадна; Поволжский НИИСХ – Поволжская 86, Лютесценс 3608; Беларусь – Богатка, Финезия; Воронежский НИИСХ – Крастал, Черноземка 115; Ставропольский НИИСХ – Багира, Анисимовка; Ершовская опытная станция – Джангаль; Рязанский НИИСХ – Глафира, Ангелина; Краснодарский НИИСХ – Антонина, Бригада, Курень, Морозко, Табор, Трио, Юка.

Опытный материал выращивали на делянках площадью 25 м² в 3–4-кратной повторности, размещение делянок – систематическое.

Интенсивность фотосинтеза определяли в полевых условиях у интактных растений в режиме реального времени с помощью портативного газоанализатора GFS-3000 FL немецкой фирмы Walz. Учет проводили с 9–00 до 11–00 часов на флаговом, предфлаговом и нижерасположенном листьях при интенсивности освещения в камере-прищепке 1000 мкмоль/м²с и температуре воздуха 25 °С. Замеры осуществлялись каждую неделю в основные фазы роста: кущение, выход в трубку, колошение, цветение, налив, молочно-восковая спелость. Выборка состояла из 5–7 типичных растений для сорта, произраставших в середине делянки.

Результаты исследования и их обсуждение

Известно, что интенсивность фотосинтеза листьев сельскохозяйственных культур существенно зависит от условий вегетации растений: режима освещения, температуры, увлажнения и минерального питания растений [6, 7].

У изученных сортов пшеницы озимой наибольшая ее величина (15,93 мкмоль/м²с) была зафиксирована в 2017 г., когда в период формирования и налива зерновок отмечались умеренная температура воздуха (не выше 25 °С) и количество атмосферных осадков (125 мм) в виде периодически идущих кратковременных дождей. При ухудшении метеоусловий в данный период развития растений значение интенсивности фотосинтеза (ИФ) резко снижалось: в 2015 г. она была на 33,6%, а в 2016 г. на 52,7% меньше, по сравнению с 2017 г.

В 2015 г. период «формирование колоса – налив зерновок» (конец мая – середина июля) у растений культуры характеризовался выраженной засушливостью: количество осадков выпало в 2 раза меньше среднемноголетней нормы, а температура

была ее выше на $2,5^{\circ}\text{C}$. В 2016 г. погодные условия в период генеративного развития были еще жёстче. Во время формирования зерновок и их начального налива стояла сухая и жаркая погода: осадки отсутствовали, а температура превышала среднемноголетнее значение на 5°C , что и оказало соответствующее влияние на фотосинтетическую активность листьев (рис. 1).

Но, независимо от условий вегетации, генотипические особенности проявления активности фотосинтеза у растений культуры сохранялись. В относительно благоприятных метеоусловиях 2017 г., наибольшее значение интенсивности фотосинтеза (в среднем $25,63 \mu\text{моль}\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) было зафиксировано у сортов преимущественно южного происхождения. Среди них лидерами являлись сорта Краснодарского (Трио, Бригада, Морозко, Черноземка 115), Поволжского (Лютесценс 3608, Поволжская 86) и НИИ сельского хозяйства Юго-Востока (Джангаль). Тогда как в более экстремальных погодных условиях 2015 и 2016 гг. большей интенсивностью фотосинтеза отличались «северные» сорта – Московского НИИСХ: Московская 40, Немчиновская 17 и Немчиновская 57 ($18,41\dots 18,16\dots 16,57 \mu\text{моль}\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, соответственно). Группу с низкой интенсивностью фотосинтеза (менее $10 \mu\text{моль}\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) в основном составляли южные сорта, за исключением Галины. Интервал варьирования признака в этой группе находился в диапазоне от $2,36$ до $9,63 \mu\text{моль}\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$.

Данные такого характера свидетельствуют и о том, что интенсивность фотосинтеза у растений озимой пшеницы имеет высокую наследственную обусловленность, во многом связанную с происхождением сорта. В годы исследований диапазон генотипического варьирования среднего значения интенсивности фотосинтеза у опытных образцов культуры находился в пределах от $1,97$ до $18,65 \mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$., в том числе в 2015 г. он составлял $2,36 - 18,41 \mu\text{моль}\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, 2016 г. – $3,99 - 10,30 \mu\text{моль}\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а в 2017 г. – $10,32 - 25,63 \mu\text{моль}\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$.

В онтогенезе растений интенсивность фотосинтеза листьев начинает активно расти с фазы кущения, достигая максимальной величины в период «цветение – образование и налив зерновок», очевидно, по причине того, что в это время резко возрастает спрос на фотоассимиляты. Но затем, по мере старения листьев, ее значение начинает по нарастающей снижаться вплоть до фазы молочно-восковой спелости зерновок. В фазу цветения величина этого показателя у опытных сортов образцов была в среднем на 18% больше, по сравнению с фазами «кущение», «выход в трубку» и «молочно-восковая спелость».

При этом и здесь проявляется определенная генотипическая специфика. У сортов с высокой фотоактивностью листьев в среднем за вегетацию, максимальное значение интенсивности фотосинтеза отмечалось в период массового налива зерновок, тогда как у сортов со средней фотоактивностью – во время цветения, а низкой – в фазу колошения (рис. 2).

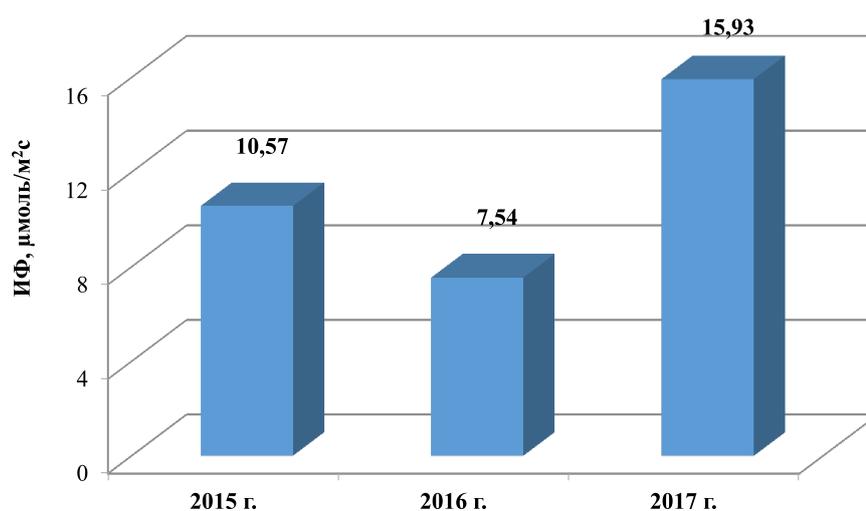


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев озимой пшеницы в разные годы исследований, период налива зерновок

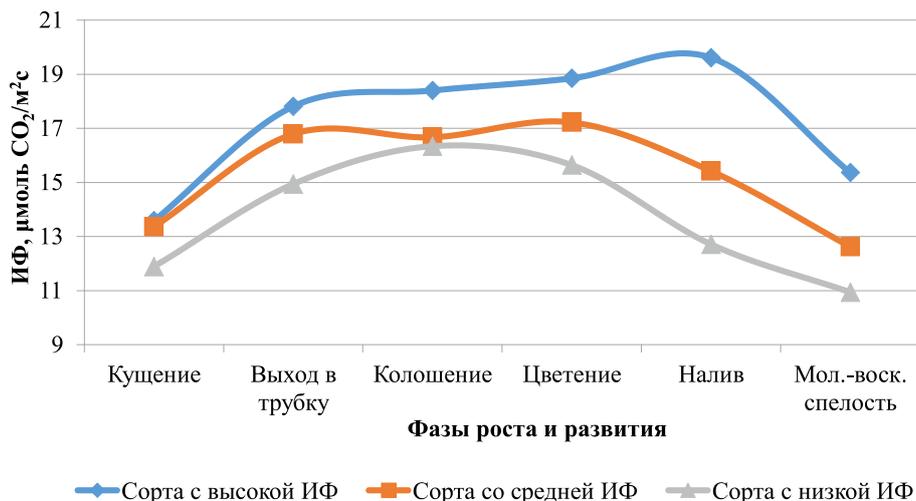


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе разных по фотоактивности сортовых групп озимой пшеницы

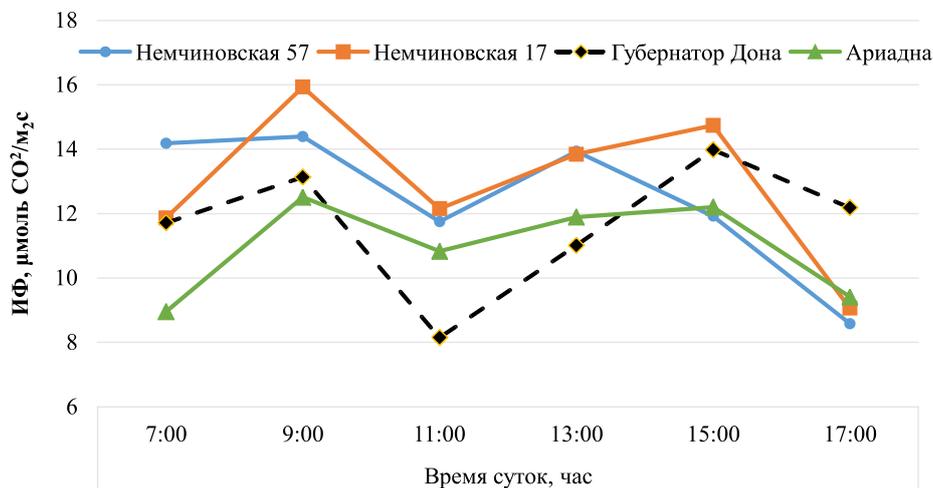


Рис. 3. Дневной ход интенсивности фотосинтеза флагового листа у сортов озимой пшеницы в фазу колошения, 2017 г.

Существенные различия по интенсивности фотосинтеза у сортов озимой пшеницы проявляются и в течение дня. В годы исследований самой высокой дневной активностью фотосинтеза отличались сорта Немчиновская 17 и Немчиновская 57 (в среднем 12,93 и 12,46 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ соответственно), а самой низкой – Ариадна и Губернатор Дона (в среднем 10,97 и 11,69 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$). При этом отмечаются два пика фотоактивности – в 9:00 и 15:00 по московскому времени. Значение первого пика активности было в среднем на 6% больше, чем второго. В первый пик лидировали сорта Немчиновская 17 и Немчиновская 57,

а во второй – Немчиновская 17 и Губернатор Дона. К обеденному времени фотосинтетическая активность снижалась на 23%, достигая минимума в 11:00. В послеобеденное время (с 13:00 до 15:00) интенсивность фотосинтеза листьев снова увеличивалась (в 15:00 превышение составляло 23%, по сравнению с учетом в 11 ч), а затем выражено убывало, достигая к 17:00 уровня значений, сопоставимых с учетами в 7:00 и 11:00 по московскому времени (рис. 3).

Важно отметить, что связь между интенсивностью фотосинтеза и урожайностью сорта была не существенной. В годы исследований ее величина была более заметной

в экстремальных погодных условиях – 0,30 (2016) и почти не проявлялась в благоприятных – 0,01 (2017).

Не удалось установить положительную устойчивую связь между фотоактивностью листьев и урожайностью сорта и другим ученым в более ранних исследованиях с пшеницей, показавшим, что удвоение урожайности зерновых культур в период зеленой революции не сопровождалось повышением скорости протекания фотосинтеза на единицу площади поверхности листа, а достигнуто в основном за счет увеличения фотосинтетического потенциала [8, 9].

Но этот путь селекции в настоящее время фактически исчерпал свои возможности. У многих современных сортов пшеницы фотосинтетический потенциал уже достиг своих предельных размеров. Поэтому необходим активный поиск научно-методических подходов по увеличению активности и эффективности фотосинтетической системы растений. Нами показано, что у растений озимой пшеницы, как и других сельскохозяйственных культур,

наибольшей интенсивностью фотосинтеза в период генеративного развития обладают листья, прежде всего расположенные в верхних ярусах растений. По данным полевого опыта 2017 г., интенсивность фотосинтеза флагового листа в фазу цветения составляла 16,16 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, предфлагового – 11,51 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а нижерасположенного – 8,04 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ (рис. 4). То есть активность фотосинтеза флагового листа у растений озимой пшеницы в 1,4 раза выше предфлагового, и 2 раза – нижерасположенных, что подтверждает их ведущую роль в снабжении колоса ассимилятами с фазы колошения [10].

Причем и в данном случае отмечаются существенные генотипические различия. Среди изученных сортов, в среднем по ярусам наиболее интенсивно ассимилировали CO_2 из воздуха листья Московской 40, Немчиновской 17 и Ариадны, которые могут представлять определенный интерес для селекции. Но флаговый лист более активным был у сортов Губернатор Дона и Немчиновская 17 (таблица).

Интенсивность фотосинтеза (ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) в зависимости от яруса листьев у современных сортов озимой пшеницы в фазу цветения, 2017 г.

Сорт	Ярусы растения			среднее
	нижний	средний (предфлаговый)	верхний (флаговый)	
Губернатор Дона	6,39	9,14	18,91	11,48
Немчиновская 17	9,57	12,08	18,64	13,43
Московская 40	9,45	15,71	15,99	13,72
Ариадна	10,74	11,23	15,29	12,42
Белгородская 16	6,97	11,44	14,07	10,83
Немчиновская 57	5,13	9,46	14,08	9,56
НСР ₀₅	1,57	3,61	2,70	–

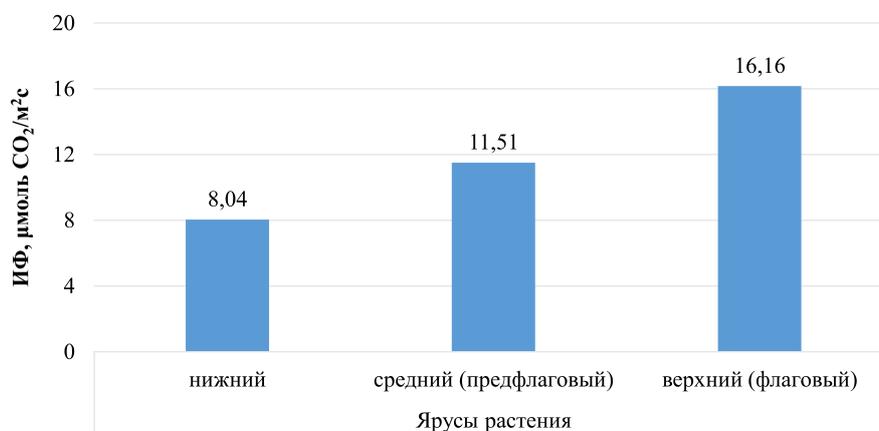


Рис. 4. Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в зависимости от их ярусного расположения у растений озимой пшеницы в фазу цветения, 2017 г.

Е.Н. Николаевой [11], на основе результатов физиологического анализа большого количества сортов озимой пшеницы, установлена высокая положительная корреляция между массой зерна главного колоса, интенсивностью фотосинтеза флагового листа и активностью первичных реакций фотосинтеза хлоропластов, что указывает на возможность использования показателей активности фотосинтеза в селекционных программах по созданию высокопродуктивных сортов культуры. Последние достижения селекции показывают, что данная работа вполне может быть успешной. Получено множество экспериментальных доказательств, что высокоурожайные сорта озимой пшеницы характеризуются высокой активностью реакций не только световой, но и темновой фазы фотосинтеза [12, 13].

Заключение

Проведенные исследования показали, что, несмотря на существенное влияние погодных условий вегетации, интенсивность фотосинтеза у растений озимой пшеницы имеет высокую наследственную обусловленность и широкий диапазон генотипического варьирования, что позволяет вести целенаправленную селекцию культуры по созданию сортов с повышенной фотоактивностью листьев. Оценку генотипа и отбор перспективных форм по интенсивности фотосинтеза следует проводить на флаговом листе в период «цветение – образование зерновок» в утренние часы с 8:00 до 10:00.

Список литературы / References

1. Кумаков В.А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 283–293.
2. Чиков В.И., Лозовая В.В., Тарчевский И.А. Дневная динамика фотосинтеза целого растения пшеницы // Физиология растений. 1977. Т. 24. № 4. С. 691–698.
3. Sanchez-Bragado R., Molero G., Reynolds M.P., Araus J.L. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation. *Journal of Experimental Botany*. 2016. Vol. 67. No. 9. P. 2787–2798. DOI: 10.1093/jxb/erw116.
4. Maydup M.L., Antonietta M., Guiamet J.J., Graciano C., López J.R., Tambussi E.A. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*. 2010. № 119. P. 48–58. DOI: 10.1016/j.fcr.2010.06.014
5. Leakey A.B.D., Xu F., Gillespie K.M. et al. Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2009. 106. P. 3597–3602. DOI: 10.1073/pnas.0810955106.
6. Makino A. Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. *Plant Physiology*. 2011. № 155. P. 125–129. DOI: 10.1104/pp.110.165076.
7. Kaznina N.M., Titov A.F. Effekt of Zinc Deficiency and Excess on the Growth and Photosynthesis of Winter Wheat. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2017. Vol. 13. No 4. P. 88–94.
8. Моргун В.В., Прядкина Г.А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы // Физиология растений и генетика. 2014. Т. 46. № 4. С. 279–301.
9. Morgun V.V., Pryadkina G.A. Efficiency of photosynthesis and prospects of increasing the productivity of winter wheat // *Fiziologiya rasteniy i genetika*. 2014. Т. 46. № 4. P. 279–301 (in Russian).
10. Ort D.R., Merchant S.S., Alric J., Barkan A., Blankenship R.E., Bock R. et al. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *PNAS*. 2015. V. 112. P. 8529–8536. DOI: 10.1073/pnas.1424031112.
11. Reynolds M., Foulkes J., Furbank R.T. et al. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environment*. 2012. 35. P. 1799–1823. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2012.02588.x.
12. Николаева Е.К. Особенности первичных реакций фотосинтеза у высокопродуктивных сортов озимой пшеницы: дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1983. 189 с.
13. Nikolayeva Ye.K. Features of primary photosynthesis reactions in highly productive varieties of winter wheat: dis. ... kand. biol. nauk. Moskva, 1983. 189 p. (in Russian).
14. Ростунов А.А. Сравнительный анализ физиологических процессов двух сортов озимой пшеницы, различающихся по высоте стебля и продуктивности // Альманах современной науки и образования. 2014. № 8 (86). С. 143–149.
15. Rostunov A.A. Comparative analysis of physiological processes of two varieties of winter wheat, differing in height of stem and productivity // *Al'manakh sovremennoy nauki i obrazovaniya*. 2014. № 8 (86). P. 143–149 (in Russian).
16. Sadras V.O., Lawson C. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Crop Pasture Science*. 2011. № 62. P. 533–549. DOI: 10.1071/CP11060.