

УДК 633.111.1«324»:631.58:631.81(470.314)

**ОПЫТ ТЕСТИРОВАНИЯ СТАБИЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ ПШЕНИЦЫ
В АГРОЦЕНОЗАХ ВЛАДИМИРСКОГО ОПОЛЬЯ****¹Баранов С.Г., ²Бибик Т.С., ²Винокуров И.Ю.**¹ФГБОУ ВПО «Владимирский государственный университет им. А.Г. и Н.Г. Столетовых»,
Владимир, e-mail: bar.serg58@gmail.com;²ФГБНУ «Верхневолжский федеральный научный центр», п. Новый, Владимирская обл.,
e-mail: tabibik@yandex.ru

Стабильность развития – генотипическое и фенотипическое свойство популяции, отражающее уровень гомеостаза популяции на молекулярном уровне и определяемое с помощью показателя флуктуирующей асимметрии (ФА), как незначительного и ненаправленного отклонения от строгой симметрии в билатеральных признаках. Для культурных растений характерна селекционная чистота генотипа, которая способствует более точному определению индекса ФА как ответной реакции на стресс. Целью работы было тестирование величины ФА листовых пластин озимой пшеницы (сорт «Поэма») в зависимости от различных доз минеральных и органоминеральных удобрений. Работа проводилась на серых лесных почвах Владимирского Ополья Суздальского района в 2018 г. Признаком для измерения служила максимальная ширина верхнего флагового листа. Индекс ФА определялся по формуле нормирующей разности. Предварительно величина разности между левым и правым значениями признаков была проверена на нормальность распределения, а также на присутствие направленной асимметрии и антисимметрии. На повышение ФА влияла высокоинтенсивная доза удобрения ($N_{120}P_{120}K_{120}$). Меньшая доза ($N_{90}P_{90}K_{90}$) в смеси с органическим удобрением не вызывала такого эффекта. Таким образом, высокоинтенсивная доза $N_{120}P_{120}K_{120}$ означала стресс-фактор, снижавший стабильность развития пшеницы. Интенсивный режим органоминерального удобрения, который показал оптимальный уровень стабильности развития, представляет интерес при разработках агротехнологии озимой пшеницы. Длина листа также антибатно изменялась в зависимости от доз удобрения (минимум ФА – максимум длины листовой пластины, и наоборот), что свидетельствовало о связи стабильности развития с особенностями вегетативной фазы развития пшеницы.

Ключевые слова: стабильность развития, флуктуирующая асимметрия, озимая пшеница**WHEAT TESTING DEVELOPMENTAL STABILITY MEASUREMENT TEST
IN AGROCENOSIS OF VLADIMIR HIGH PLAIN****¹Baranov S.G., ²Bibik T.S., ²Vinokurov I.Yu.**¹Vladimir State University named after A.G. and N.G. Stoletov, Vladimir, e-mail: bar.serg58@gmail.com;²Federal State Budgetary Scientific Institution «The Upper Volga Federal Agricultural Research Centre»,
Noviy, Vladimir region, e-mail: tabibik@yandex.ru

Development stability is a genotypic and phenotypic property of a population, reflecting the level of population homeostasis at the molecular level and it's determined using the fluctuating asymmetry index (FA), as a slight and undirected deviation from strict symmetry in bilateral traits. Cultivated plants are characterized by the breeding purity of the genotype, which allows to perform a more accurate testing of the FA index as a measure of stress. The aim of the work was to test the FA value of leaf plates of winter wheat («Poem» variety) depending on various doses of mineral and organic fertilizers. The work was carried out on the gray forest soils of the Vladimir High Plain of the Suzdal region in 2018. A sign to measure was the maximum width of the upper flag leaf. The FA index was determined by the formula of the normalizing difference. Previously, the magnitude of the difference between the left and right values of the trait was checked for normal distribution, as well as for the presence of directional asymmetry and antisymmetry. A high-intensity dose of fertilizer ($N_{120}P_{120}K_{120}$) influenced the increase in FA. A smaller dose ($N_{90}P_{90}K_{90}$) mixed with organic fertilizer did not cause this effect. Thus, the high-intensity dose of $N_{120}P_{120}K_{120}$ became a stress factor reducing the wheat developmental stability. The intensive regime of organic fertilizer, which showed the optimal level of developmental stability, is of interest in the winter wheat agricultural technology development. The length of the leaf also changed in antipate way depending on the doses of fertilizer (the minimum of FA is the maximum of the length of the leaf plate, and vice versa), which indicated the relationship of developmental stability with the characteristics of the vegetative phase of wheat development.

Keywords: developmental stability, fluctuating asymmetry, winter wheat

Флуктуирующая асимметрия (ФА) характеризуется статистически значимым ненаправленным отклонением от строгой билатеральной симметрии парных симметричных признаков. У растений ими являются проводящие сосуды в листовой пластине, мерные расстояния между различными элементами листовой пластины, а также количественные

признаки, например зубчики на обеих сторонах пластины. По мнению многих авторов, величина ФА отражает стабильность развития как гомеостатическую характеристику популяции, в том числе на биохимическом молекулярном уровне [1].

Под стабильностью развития понимают способность организма к нейтрализа-

ции внешних и внутренних стрессовых факторов с последующей реализацией фенотипических свойств. Несмотря на противоречивость мнений, стабильность развития на основе величины ФА продолжает оставаться интересной популяционной характеристикой, объединяющей свойства генотипа и его реакции на факторы внешней среды [2–4]. Среди генетических механизмов причину ФА рассматривают в эпистатических взаимодействиях генов и в повышенной гетерозиготности. Среди эпигенетических реакций предполагается метилирование нуклеотидов в генах, ответственных за синтез регуляторных протеинов. Неослабевающий интерес к ФА привел к обновлению классификации изменчивости, как общебиологического свойства. По одной из классификаций, этот вид асимметрии относят к специальной форме изменчивости – флуктуационной, обусловленной стохастическими (неопределенными) процессами на молекулярном уровне [5].

В отношении сельскохозяйственных культур, исходя из основной цели – их урожайности, выделяют устойчивость геосистем (агрэкосистем), в которую вкладывается смысл активного противодействия внешним воздействиям или возмущениям. Таким образом, стабильность развития популяции и устойчивость агроэкосистемы – это два различных понятия, при этом первое (стабильность развития) скорее категория меньшего иерархического уровня, тем не менее влияющая на устойчивость агроэкосистемы [6]. Среди многих возникающих вопросов выделим один из них: способствуют ли аграрные технологии более стабильному развитию, наряду с достаточной высотой продуктивностью и сохранением почвенных ресурсов?

В сельском хозяйстве агроландшафтное районирование подразумевает создание и поддержание экологически устойчивых агроэкосистем, в то время как в экологических исследованиях накоплено много материала в области стабильности развития дикорастущих, главным образом древесных растений, как биоиндикаторов стресса. Существует устойчивое мнение о том, что повышение значения флуктуирующей асимметрии сообщает о снижении стабильности развития, хотя многочисленные исследования растений, в том числе культурных, указывают на отсутствие связи между уровнем стабильности развития и жизнеспособностью и сельскохозяйственной продуктивностью. Так, многофакторный анализ зна-

чения ФА в градиенте источника стресса показал, что лишь некоторые виды стресса вызывают ответную реакцию дикорастущего растения в виде повышения ФА [3, 4]. Вместе с тем культурные растения обладают высоким преимуществом в чистоте генотипа и гомозиготности, и служат удобным материалом для проведения исследований по влиянию стресса на величину флуктуирующей асимметрии.

Цель исследования: определение ФА листовых пластин культурных растений и соотнесение показателей ФА с урожайностью и стрессоустойчивостью к абиотическим и биотическим факторам представляется перспективным теоретическим и практическим направлением. Цель данного исследования – попытка определения величины флуктуирующей асимметрии листовых пластин озимой пшеницы, в зависимости от дозы внесения принятых в севооборотах доз удобрения. Одновременно определялись биопродуктивные показатели: длина листовой пластины и урожайность пшеницы в зависимости от дозы удобрения.

Материалы и методы исследования

Работа выполнялась в 2018 г. на опытном участке «Верхневолжского ФАНЦ» и являлась частью эксперимента, проводимого с 1996 г. на почвах Владимирского Ополья. Исследования проводятся в четвертой ротации шестипольных севооборотов на серой лесной среднесуглинистой почве. Опыт расположен на плакорной части равнинного рельефа с небольшим уклоном северо-западной экспозиции (около одного градуса).

Были использованы 4 уровня интенсивности внесения удобрений:

- 1) интенсивный минеральный ($N_{90}P_{90}K_{90}$);
- 2) высокоинтенсивный минеральный ($N_{120}P_{120}K_{120}$);
- 3) интенсивный органоминеральный (60 т навоза + $N_{90}P_{90}K_{90}$);
- 4) высокоинтенсивный органоминеральный (80 т навоза + $N_{120}P_{120}K_{120}$).

С каждой экспериментальной площадки площадью 35 м² в третьей декаде июня были рандомно отобраны 20–25 экземпляров растений, с каждого растения с пяти – семи стеблей были отобраны наиболее крупные флаговые листовые пластины. Отбраковывались наиболее мелкие пластины, так как по принятым нормам флуктуирующая асимметрия тестируется у полностью сформированных вегетативных органов. Количество образцов пластин с каждой площадки было от 100 до 150. Использовался

один билатерально-симметричный признак: наибольшая ширина листовой пластины. В левой и правой половине этот признак может располагаться не на одной линии, поэтому находился радиус наибольшей кривизны левого и правого края листовой пластины (рис. 1).

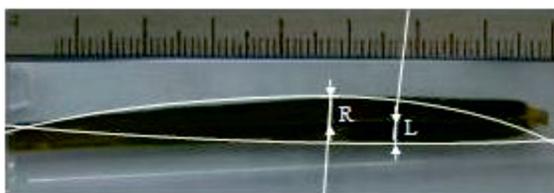


Рис. 1. Левый (L) и правый (R) признаки на листовой пластине

Использовался метод построения четырех–шести радиусов к воображаемой окружности. Находилась точка их пересечения, она соединялась с точкой на средней жилке по нормали, т.е. перпендикулярно к средней жилке. Использовались листовые пластины с выраженной средней жилкой. Для удобства фиксации под стеклом и фотографирования листовые пластины разрезались на фрагменты 5–6 см длиной и замачивались в растворе бытового детергента (например, Fairy) для придания эластичности. Измерения проводились с помощью электронного дигитайзера Dig2 ver2.31(J. Rholf, 2017).

Статистические методы включали:

- проверку нормальности распределения выборок ($L - R$), тестом Колмогорова – Смирнова, где L и R – значения левого и правого мерного признака;
- t -тест для проверки наличия направленной асимметрии в выборке ($L - R$);
- определение величины эксцесса в выборках ($L - R$) для тестирования присутствия антисимметрии;
- корреляционный анализ (коэффициент Пирсона) – для тестирования связи между длиной листовой пластины и величиной ФА (ФА определялась по формуле $(L - R)/(L + R)$ в абсолютном значении);
- однофакторный дисперсионный анализ для нахождения различия в длине листовой пластины, величине измеряемого признака и во флуктуирующей асимметрии;
- тестирование отсутствия различия между величинами признака $(L + R)/2$ среди изучаемых выборок. Этот тест мы считаем наиболее важным, так как именно он позволяет отбраковать нежелательное проявление пластической изменчивости мер-

ного признака и установить статистически значимое различие в величине ФА.

Обработка данных проводилась в среде Excel, большинство анализов выполнялось в среде STATISTICA 10 на уровне статистической значимости $\alpha = 95\%$.

Результаты исследования и их обсуждение

Выборки ($L - R$) не показали отклонения от нормального распределения (езде $p > 0,2$, тест Колмогорова – Смирнова). После этого была проведена проверка выборок ($L - R$) на присутствие направленной асимметрии. Был поставлен t -тест с нулевой гипотезой $H_0: (L - R) = 0$. Все выборки показали уровень вероятности $p > 0,05$ и t -критерий менее 1,65, т.е. нулевая гипотеза была подтверждена. Таким образом, статистически значимого преимущества в величине одной из сторон получено не было, что подтверждало отсутствию направленной асимметрии. Величина эксцесса не была ниже -2 , что говорило об отсутствии сильно выраженной антисимметрии (когда частоты распределения величин правостороннего и левостороннего признака равны). Средние значения ($L - R$) в выборках 1–4 были: $0,026 \pm 0,01$; $0,012 \pm 0,01$; $0,013 \pm 0,01$ и $0,032 \pm 0,02$.

Величина признака и значения ФА не обладали корреляционной связью (Пирсона $r < 0,5$; $p > 0,05$). Следовательно, стабильность развития не зависела от ширины листовой пластины. Значение признака не варьировало среди четырех выборок, т.е. не было получено различия в пластической изменчивости.

Значения ФА, как и величина измеряемого признака, статистически не различались в четырех выборках. Парное сравнение показало статистически значимое различие в величине ФА между выборками № 2 и № 3 ($p = 0,027$; рис. 2).

Таким образом, получено статистически значимое различие между выборками, полученными в площадках с высокоинтенсивной дозой удобрения (ФА = $0,104 \pm 0,01$) и с интенсивной дозой органоминеральных удобрений (ФА = $0,066 \pm 0,01$). Длина листовой пластины (в см) также различалась в этих выборках: $11,94 \pm 0,32$ и $13,34 \pm 0,37$ (езде $p < 0,05$), следовательно, повышенная ФА соответствовала листовым пластинам с пониженными линейными размерами. Самое высокое значение ФА соответствовало наибольшей продуктивности при использовании высокоинтенсивного минерального удобрения.

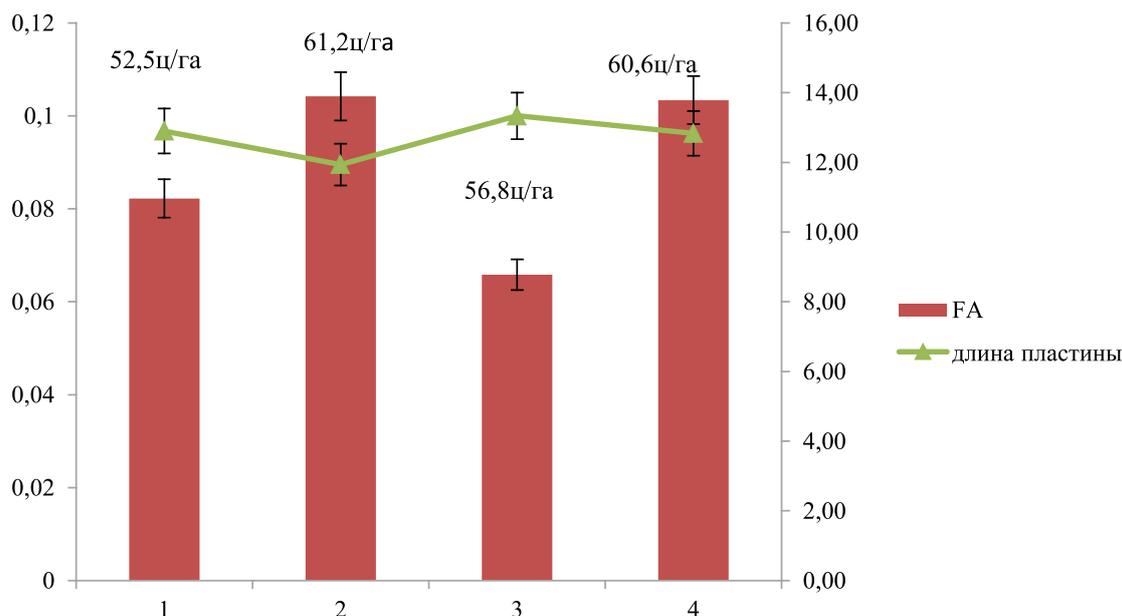


Рис. 2. Величины ФА и длина листовой пластины в ряду доз удобрения. Использованы планки погрешностей с относительными ошибками. Значения в поле диаграммы – продуктивность (ц/га). По оси ОХ – уровни внесения удобрений: 1 – интенсивный (минеральный $N_{90}P_{90}K_{90}$), 2 – высокоинтенсивный (минеральный $N_{120}P_{120}K_{120}$), 3 – интенсивный (органоминеральный; 60 т навоза + $N_{90}P_{90}K_{90}$), 4 – высокоинтенсивный (органоминеральный; 80 т навоза + $N_{120}P_{120}K_{120}$)

Полученные результаты позволяют предполагать симбатные изменения величин ФА и продуктивности в ряду повышения дозы удобрения. Высокий градиент дозы удобрения – серьезный фактор, теоретически влияющий на уровень гомеостаза популяции пшеницы.

Увеличение продуктивности за счет использования больших доз удобрений не может рассматриваться как признак устойчивого развития популяции и, возможно, всей агроэкосистемы, так как при этом меняются многие существенные биологические, физические и химические характеристики почвы и развиваются фитопатологии сельскохозяйственных растений. Так, установлено, что внесение минеральных удобрений в дозе $N_{70}P_{70}K_{70}$ и навоза в дозе 20 т/га под ячмень вызывало не только увеличение продуктивности, но и распространение болезней растений, таких как ринхоспориоз, темно-бурая пятнистость, корневая гниль и гельминтоспориоз [6].

Увеличение ФА и снижение стабильности развития рассматривается нами как реакция на стресс после внесения высокой дозы минерального удобрения (№ 2 и № 4). В этом контексте представляют интерес полученные данные по величине длины листо-

вой пластины, которая меняется антибатно величине ФА. Связь высокая длина – низкая ФА – повышенная стабильность развития представляется обоснованной в контексте повышенного гомеостаза, соответствующего высокой биомассе вегетативной части растения. Напротив высокая урожайность (61 ц/га, удобрение № 2) соответствовало повышенной ФА, т.е. пониженной стабильности развития. Объяснением служит стрессовое действие дозы высокоинтенсивного удобрения, высокая ФА, пониженная биомасса вегетативной части (длина пластины) и повышенная продуктивность генеративной части растения. Повышение ФА и снижение длины флаговой листовой пластины нами воспринимается как реакция на стресс, своеобразный сигнал адаптации растения к высоким дозам азота, фосфора и калия.

Отметим, что длина флаговой листовой пластины и пониженная ФА преобладала в растениях, выращенных с высокоинтенсивной органоминеральной дозой удобрения. Комплекс минеральное + органическое удобрение повышал стабильность развития, продуктивность показала средние значения (56,8 ц/га).

Таким образом, высокое содержание минеральных веществ в почве вызывало

стрессовое воздействие с нарушением гомеостаза онтогенетического развития пшеницы. Полученная зависимость заслуживает дальнейшего изучения. Известно, что органоминеральные системы удобрений экологически предпочтительны по сравнению с соответствующими минеральными системами удобрений. Поэтому интенсивный режим органоминерального удобрения ($N_{90}P_{90}K_{90}$), который показал оптимальный уровень стабильности развития, представляет интерес при разработке агротехнологии пшеницы.

Выводы

1. Получена прямая связь (симбатные изменения) величины флуктуирующей асимметрии листовой пластины и величины продуктивности пшеницы. Наибольшее значение величины ФА вызывалось высокоинтенсивной дозой минерального удобрения $N_{120}P_{120}K_{120}$. Результаты подтверждаются исследованиями, проведенными ранее на клевере луговом, когда повышенная доза минерального удобрения также способствовала повышению значения ФА [7].

2. Увеличение длины листовой пластины, объясняемое активной вегетативной фазой растения, сопровождалось низким значением ФА, которое сигнализировало о высокой стабильности развития.

3. Высокие дозы удобрения оказывали стрессовое воздействие на молекулярном уровне регуляции морфологических процессов. Это не означает нежелательность внесения таких доз удобрения, поскольку основная задача управления агроэкосистемами – высокий урожай. Вместе с тем ФА показала снижение стабильности развития, что может быть закономерным процессом в виде снижения гомеостаза организма в ответ на высокие дозы удобрения и чрезмерное усиление генеративной фазы развития растения.

4. Использование органоминерального удобрения подтвердило важность для разработки агротехнологии озимой пшеницы. Будущие исследования предпочтительно

проводить с использованием метода геометрической морфометрии для более полного обследования формы листовой пластины и определения ФА по набору показателей. Интерес также представляет изучение стабильности развития популяции пшеницы параллельно с изучением свойств почвы при различных дозах удобрения.

Список литературы / References

- Graham J.H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry*. 2010. 2. P. 466–540. DOI: 10.3390/sym2020466.
- Lens L.U., Van Dongen S., Kark S., Matthyssen E. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biological reviews*. 2002. № 77 (1). P. 27–38. DOI: 10.1017/S1464793101005796.
- Устюжанина О.А., Соколова Л.А. Коэффициент флуктуирующей асимметрии для пшениц озимой и яровой в севооборотах с насыщенностью элементами питания в разной форме // Проблемы региональной экологии. 2014. № 6. С. 59–62.
- Ustyuzhanina O.A., Sokolova L.A. The ratio of fluctuating asymmetry for winter and spring wheats in crop rotation with different forms of saturation with nutrients // *Problemy regionalnoy ekologii*. 2014. № 6. P. 59–62 (in Russian).
- Устюжанина О.А., Соколова Л.А., Голофтеева А.С., Бурлуцкий В.А. Влияние разных минеральных фонов на урожайность и коэффициент флуктуирующей асимметрии для озимой и яровой пшениц // Проблемы региональной экологии. 2017. № 3. С. 99–102.
- Ustyuzhanina O.A., Sokolova L.A., Golofteeva A.S., Burlutsky V.A. Influence of different mineral backgrounds on productivity and coefficient of fluctuating asymmetry for winter and spring wheat // *Problemy regionalnoy ekologii*. 2017. № 3. P. 99–102 (in Russian).
- Тиходеев О.Н. Классификация изменчивости по факторам, определяющим фенотип: традиционные взгляды и их современная ревизия // *Экологическая генетика*. 2013. Т. 11. Вып. 3. С. 79–92.
- Tikhodeev O.N. Classification of variability forms based on phenotype determining factors: Traditional views and their revision // *Ekologicheskaya genetika*. 2013. V. 11. № 3. P. 79–92 (in Russian).
- Винокуров И.Ю. Стабильность и устойчивость агроэкосистем. Системный и системно-структурный подходы. Владимир: Калейдоскоп, 2014. 144 с.
- Vinokurov I.Yu. Stability and stability of agroecosystems. System and system-structural approaches. Vladimir: Kaleidoscope, 2014. 144 p. (in Russian).
- Бибик Т.С., Шукин И.М., Баранов С.Г. Влияние дозы комплексного удобрения на стабильность развития клевера лугового (*Trifolium pratense*) // *Успехи современного естествознания*. 2017. № 3. С. 51–55.
- Bibik T.S., Schukin I.M., Baranov S.G. Effect of mineral fertilizers on red clover developmental stability // *Advances in current natural sciences*. 2017. № 3. P. 51–55 (in Russian).