

УДК 63 9.853,494« 321»:631.416.8

ПРОДУКТИВНОСТЬ И СТРУКТУРА УРОЖАЯ ЯРОВОГО РАПСА
(*BRASSICA NAPUS* L.) ПРИ МОНОЭЛЕМЕНТНОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ
ПОЧВЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

Е.И. КОШКИН¹, И.В. ВАГУН¹, В.Т. ВОЛОВИК²

(¹РГАУ-МСХА имени КА. Тимирязева; ²ВНИИ кормов имени В.Р. Вильямса)

В ходе 3-летних (2008-2010) вегетационных опытов на дерново-подзолистой почве с яровым рапсом (сорт Подмосковный с содержанием эруковой кислоты в масле < 0,1% и сорт Голден — около 20%) выявлены следующие дозы тяжелых металлов (ТМ), достаточные для снижения семенной продуктивности примерно на 50%: РЬ — 550, Cd — 20 и Zn — 800 мг/кг почвы. По реакции на ТМ параметры структуры урожая располагались в следующий ряд в убывающей последовательности: число семян на растении — число стручков на растение — число семян на стручок — масса 1000 семян. ТМ не оказывали существенного влияния на содержание масла в семенах.

Ключевые слова: яровой рапс, тяжелые металлы, семенная продуктивность, структура урожая, содержание масла.

Рапс считается одной из самых урожайных масличных культур среди крестоцветных и отличается высоким содержанием жира (до 52,1%) и белка (до 28,2%) в семенах [12]. По валовому производству масла в мире за последние 30 лет рапс переместился с пятого на третье место [7]. При этом рапсовое масло используется как на пищевые, так и технические цели.

Селекция пищевых сортов направлена на снижение содержания эруковой кислоты в масле, поскольку, накапливаясь в организме, она вызывает патологические изменения внутренних органов. За рубежом ведется селекция низкоэруковых низкоглюкозинолатных сортов («0»), В нашей стране районированы только «00» сорта пищевого назначения, содержащие в масле допустимые значения эруковой кислоты и глюकोзинолатов [2].

Вместе с тем в последнее время в мире активизировались работы по выведению сортов промышленного назначения с повышенным содержанием эруковой кислоты в масле. Подобные масла широко используются для производства поверхностно-активных веществ, высокотемпературных смазок, пластификаторов, защитных покрытий. Поэтому неудивительно, что получение эруковой кислоты в мире за последние 20 лет практически удвоилось.

Кроме того, семена рапса представляют интерес как перспективный источник производства возобновляемого биотоплива, производимого на 80% из рапсового масла [4, 1]. Заслуживает также внимания возможность использования рапса в качестве фиторемедиатора для очистки загрязненных тяжелыми металлами почв, в частности вокруг мегаполисов [15].

В связи с вышеизложенным изучение продукционного процесса рапса и особенно сортов, различающихся содержанием эруковой кислоты в масле, на загрязненной тяжелыми металлами почве представляет как научный, так и практический интерес.

Методика

Объектом исследований служил яровой рапс — однолетнее травянистое масличное растение семейства *Brassicaceae*: сорт двулулевого типа Подмосковный и среднеэруковый канадский сорт Голден (Golden). Сорт Подмосковный отличается высоким содержанием жира в семенах (42-48%) и низким (менее 0,1%) содержанием эруковой кислоты и глюкозинолатов. Канадский сорт старой селекции Голден характеризуется высоким содержанием (до 20%) эруковой кислоты в масле.

В 2008-2010 гг. было проведено три серии вегетационных опытов с искусственным моноэлементным загрязнением почвы свинцом, цинком и кадмием. Дозы ТМ подбирались таким образом, чтобы снизить семенную продуктивность растений рапса примерно в 2 раза и оценить на этом фоне структуру урожая, а также определить вклад отдельных ее элементов в изменение семенной продуктивности.

Опыт 2008 г. с сортом Подмосковный был рекогносцировочным и включал следующие варианты: контроль — фоновое содержание тяжелых металлов в почве; свинец — 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400 мг/кг почвы; цинк — 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800 и кадмий — 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 мг/кг почвы.

В 2009 г. схема опыта была скорректирована в сторону повышения доз Cd до 20 и Pb до 550 мг/кг почвы, так как ожидаемого вдвое снижения семенной продуктивности в этих вариантах не произошло. В опыте 2010 г. дозы ТМ были аналогичны предыдущему опыту, но с включением сорта Голден. Во всех опытах расположение вариантов было рендомизированное, повторность опыта — 4-кратная.

Изучаемые металлы относятся к 1-му классу гигиенической опасности. Их валовое фоновое содержание в почве (контроль) было ниже ПДК (ОДК), а в опытных вариантах возрастало до 13- (Pb), 7- (Cd) и 4-кратного (Zn) превышения этого значения. При этом максимальное загрязнение почвы в опытных вариантах достигало среднего (Zn), высокого (Pb) и очень высокого (Cd) уровня.

Для закладки опыта использовали пахотный слой дерново-подзолистой среднесуглинистой почвы с селекционного поля ВНИИ кормов имени В.Р. Вильямса. Почва характеризовалась средней обеспеченностью азотом и калием и повышенной — фосфором. Реакция почвенного раствора была близка к нейтральной, что оптимально для рапса [6].

Питательные вещества (фон) вносили в виде нитроаммофоски в соотношении N, P и K 1:1:1 при массе абсолютно сухой почвы в сосуде 4,42 кг. В соответствии с методическими рекомендациями тяжелые металлы вносили в виде растворов солей $ZnSO_4$, $CdCl_2$, $Pb(CH_3COO)_2$ за 3-5 сут. до посева.

Посев в сосуды проводили на глубину 2 см. Конечная густота стояния составила 4 (2008) или 5 (2009-2010) растений / сосуд, что соответствует густоте стояния 1,6 и 2,0 млн раст/га в полевых условиях.

Для определения содержания фотосинтетических пигментов в листьях и площади листьев растения убирали в начале фазы цветения. Площадь листьев определяли на фотопланиметре Li-3100, а содержание фотосинтетических пигментов — колориметрически на спектрофотометре СФ-104 в ацетоновом экстракте с последующим расчетом по уравнениям Хольма — Веттштейна. Определение фертильности пыльцы в нераскрывшихся бутонах, у которых начинал выступать венчик, проводили

методом окрашивания пыльцы раствором йода в KI в начале цветения. Полученные препараты рассматривали под бинокулярным микроскопом МБС-10. Семенную продуктивность учитывали в фазе полной спелости.

Статистическую обработку данных проводили методом дисперсионного анализа при помощи программного обеспечения Excel. В качестве контроля принят вариант без внесения ТМ.

Результаты и их обсуждение

Площадь листьев и содержание фотосинтетических пигментов. Между продуктивностью и площадью листовой поверхности существует тесная корреляция, что показано на различных с.-х. культурах, в т.ч. и на рапсе [7]. Повышение концентрации ТМ привело к значительному уменьшению площади листовой поверхности. Так, в опыте 2010 г. максимальные дозы Pb, Cd и Zn снизили этот показатель до 87, 77 и 80% (сорт Подмосковный) и 88, 89 и 85% (сорт Голден) по отношению к контролю [3].

Площадь листьев, определенная в фазе цветения, отрицательно коррелировала с дозой ТМ ($r = -0,88 \text{ — } -0,95$). При этом контрольные растения сорта Голден имели меньшую площадь листьев и продуктивность, чем растения сорта Подмосковный. Достоверное уменьшение площади листьев наблюдалось уже при повышении концентраций до Pb_{400} , Cd_{14} и Zn_{600} . Визуально действие ТМ проявлялось в хлоротичности листьев (рис. 1), что указывает на снижение содержания фотосинтетических пигментов (табл. 1).

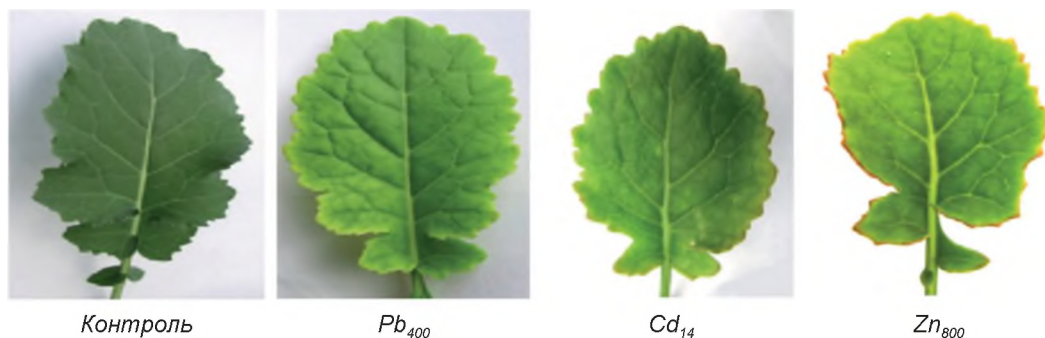


Рис. 1. Внешний вид третьих снизу листьев в фазе цветения при максимальных дозах ТМ, 2008 г.

Вместе с тем соотношение концентрации хлорофиллов *a* и *b* в нашем опыте отличалось достаточно высокой стабильностью. Однако максимальные дозы Pb, Cd и Zn снижали это соотношение до 91,8; 95,6 и 93,7% (сорт Подмосковный) и 94,8; 86,0 и 82,6% (сорт Голден) от контроля. Таким образом, влияние ТМ на искомое соотношение сортоспецифично. При этом соотношение (хл. *a* + хл. *b*) / каротин увеличивалось до 148,3% (Pb), 135,1% (Cd) и 131,0% (Zn) (сорт Подмосковный) и соответственно 155,3; 162,9 и 226,5% (сорт Голден) от контроля, главным образом за счет более значительного снижения содержания каротиноидов, особенно у сорта Голден.

Уменьшение соотношения содержания хлорофиллов *a* и *b* в 1,2-1,3 раза и увеличение соотношения концентраций зеленых и желтых пигментов под действием ТМ отмечено также в листьях лекарственных растений. При этом хлорофилл *b*, входящий

Соотношение пигментов в листьях, % от контроля (2010)

Дозы ТМ, мг/кг почвы	Сорт Подмосковный			Сорт Голден		
	хл (a + b)	хл (a / b)	хл (a + b) 1 кар	хл (a + b)	хл (a / b)	хл (a + b) 1 кар
<i>Pb</i>						
100	87,2	96,8	104,3	95,2	96,7	102,6
250	89,6	95,3	114,1	94,0	95,0	114,5
400	87,5	95,3	129,0	93,2	95,2	137,3
550	84,2	91,8	148,3	87,4	94,8	155,3
<i>Cd</i>						
2	98,3	96,8	100,2	101,0	98,1	105,0
8	87,3	97,5	102,2	98,7	97,6	118,4
14	90,4	97,2	118,4	92,1	95,0	134,5
20	54,9	95,6	135,1	75,9	86,0	162,9
<i>Zn</i>						
200	99,6	95,9	104,6	104,0	94,0	106,5
400	70,4	95,0	116,2	88,9	90,2	134,7
600	64,7	95,0	117,3	79,0	90,7	175,7
800	66,0	93,7	131,0	65,9	82,6	226,5

в светособирающий комплекс, оказался более устойчив к влиянию ТМ, что отмечалось и в других работах [10]. В листьях ячменя, напротив, содержание хлорофилла *b* снижалось сильнее, чем хлорофилла *a* и каротиноидов [8]. Подобное отмечено также у молодых растений рапса, выращиваемых в водной культуре.

Считается, что снижение интенсивности фотосинтеза растений в присутствии тяжелых металлов связано в первую очередь с их негативным влиянием на фотосинтетические пигменты. При этом главной причиной снижения содержания зеленых пигментов в присутствии ТМ является подавление биосинтеза хлорофилла, что связано в первую очередь с непосредственным действием металлов на активность ферментов биосинтеза.

Опосредственное действие ТМ на синтез хлорофилла связано с дефицитом Fe, так как между поглощением ТМ и Fe существует антагонизм. По мнению некоторых исследователей, содержание хлорофиллов при действии ТМ может снижаться также из-за их ускоренной деградации, однако точные экспериментальные данные пока отсутствуют [14].

Известно, что хлорофилл *a* входит в состав реакционных центров и периферических антенных комплексов ФС I и ФС II, в то время как хлорофилл *b* является преимущественно компонентом светособирающего комплекса ФС II. Поэтому относительное постоянство соотношения хлорофиллов *a* и *b* может указывать на неизменность стехиометрического соотношения между комплексами реакционных центров фотосистем и светособирающего комплекса ФС II.

У высокоэрукового сорта Голден содержание хлорофиллов, особенно хл. *b* в 3-м листе снизу в фазе цветения ниже, чем у сорта Подмосковный. Свинец незна-

чительно (на 16% — сорт Подмосковный, 13% — Голден), а Cd и Zn — существенно (соответственно 45 и 34% — Подмосковный, 24 и 34% — Голден) снижали суммарное содержание хлорофиллов. Можно предположить, что изучаемые ТМ по-разному влияют на скорость старения листьев и соответственно вклад текущего фотосинтеза в налив семян.

Интересно, что снижение семенной продуктивности на 50% и более (табл. 2) происходило на фоне относительно меньшего снижения содержания хлорофиллов *a* и *b* (65-93% от контроля) и площади листьев (77-89%). Это указывает на то, что уменьшение продуктивности на загрязненной ТМ почве может происходить за счет снижения как содержания фотосинтетических пигментов, так и площади поверхности листьев.

Т а б л и ц а 2

Масса семян, г/раст

Доза ТМ, мг/кг почвы	2008 г.		2009 г.		2010 г.			
	сорта рапса							
	Подмосковный		Подмосковный		Подмосковный		Голден	
1	2		3		4		5	
0 (контроль)	2,41	100%	1,89	100%	1,81	100%	1,71	100%
<i>Pb</i>								
50	2,32	96,3	-	-	-	-	-	-
100	1,97	81,7	1,95	103,2	1,86	102,8	1,69	98,8
150	1,84	76,3	-	-	-	-	-	-
200	1,83	75,9	-	-	-	-	-	-
250	1,73	71,8	1,62	85,7	1,40	77,3	1,32	77,2
300	1,55	64,3	-	-	-	-	-	-
350	1,45	60,2	-	-	-	-	-	-
400	1,19	49,4	1,15	60,8	1,05	58,0	0,98	57,3
550	-	-	1,08	57,1	0,98	54,1	0,85	49,7
HCP ₀₅	0,11	-	0,13	-	0,09	-	0,08	-
г	-0,98	-	-0,96	-	-0,96	-	-0,98	-
<i>Cd</i>								
1	2,00	83,0	-	-	-	-	-	-
2	1,99	82,6	1,99	105,3	1,86	102,8	1,77	103,5
4	1,77	73,4	-	-	-	-	-	-
6	1,75	72,6	-	-	-	-	-	-
8	1,72	71,4	1,73	91,5	1,69	93,4	1,63	95,3
10	1,75	72,6	-	-	-	-	-	-
12	1,64	68,0	-	-	-	-	-	-
14	1,52	63,1	1,00	52,9	0,92	50,8	0,89	52,0
20	-	-	0,90	47,6	0,84	46,4	0,79	46,2
HCP ₀₅	0,04	-	0,11	-	0,10	-	0,09	-
г	-0,87	-	-0,94	-	-0,95	-	-0,94	-

1	2		3		4		5	
Zn								
100	2,36	97,9	-	-	-	-	-	-
200	1,74	72,2	1,85	97,9	1,72	95,0	1,77	103,5
300	1,56	64,7	-	-	-	-	-	-
400	1,32	54,8	1,45	76,7	1,16	64,1	1,19	69,6
500	1,01	41,9	-	-	-	-	-	-
600	0,73	30,3	1,34	70,9	0,96	53,0	1,03	60,2
700	0,46	19,1	-	-	-	-	-	-
800	0,34	14,1	1,04	55,0	0,76	42,0	0,75	43,9
НСП ₀₅	0,09	-	0,17	-	0,19	-	0,13	-
r	-0,98	-	-0,97	-	-0,97	-	-0,95	-

Семенная продуктивность. Токсичное действие ТМ на продукционный процесс наиболее отчетливо прослеживается при уровнях загрязнения, вызывающих снижение семенной продуктивности на 50%. В 2009-2010 гг. оно наблюдалось при дозах Pb₅₅₀, Cd₂₀ и Zn₈₀₀ у обоих сортов. При дозе Cd₁₄ масса семян с одного растения в 2009 г. снизилась на 47%, в 2010 г. — на 49%.

Изменение токсичности металлов и особенно Zn по годам можно объяснить главным образом эффектом взаимодействия генотипа со средой. Так, 2009 г. был благоприятный для роста растений и формирования урожая, что способствовало снижению токсичного действия Zn и РЬ, и их накоплению в органах растений. Кадмий, напротив, оказал более токсичное действие, так как при дозе Cd₁₄ снижение семенной продуктивности сорта Подмосковный в 2008 г. составило 37%, а в 2009 г. уже 47%. Кроме того, посев в 2009 г. проводился на 3 недели позже, и температура воздуха и почвы в период активного накопления биомассы (посев — цветения) были на 2-6°C выше, а позже, в период налива семян, на 1-6°C ниже, чем в опыте 2008 г., что сказалось на всех биометрических показателях.

Растения в опыте 2010 г. выращивали в лаборатории в частично контролируемых условиях и при дополнительном освещении. Снижение семенной продуктивности у сорта Подмосковный на 50% отмечено при дозах Pb₅₅₀, Cd₂₀ и Zn₈₀₀. Таким образом, растения, выращенные в контролируемых условиях, оказались менее чувствительными к РЬ и Zn и несколько более чувствительными к Cd, так как при дозе Cd₁₄ масса семян с растений уже снизилась на 49%. Это связано с заметными различиями в условиях эксперимента в 2010 г. по сравнению с 2008 и 2009 гг. Что касается сорта Голден, снижение семенной продуктивности на 50% отмечено при тех же дозах Pb и Cd, что и у сорта Подмосковный, тогда как к цинку (Zn₈₀₀) он был более толерантен. В этом проявляется сортоспецифическая реакция к этому металлу.

Между дозами ТМ и семенной продуктивностью выявлена сильная отрицательная линейная корреляция, сохраняющаяся во всех опытах [$r = -0,98-0,94$], кроме вариантов с Cd в 2008 г., когда коэффициент корреляции составил -0,87. При использованных уровнях загрязнения, вызывающих снижение семенной продуктивности в диапазоне от нуля до 50%, указанная корреляция неметаллоспецифична. Однако

начало достоверного снижения семенной продуктивности по мере повышения уровня загрязнения в разные годы отмечалось при неодинаковых дозах ТМ.

Формирование урожая семян рапса зависит от величины вегетативной массы в фазе максимального накопления в ней питательных веществ [7]. Тяжелые металлы в большей степени ингибировали семенную продуктивность, чем вегетативную массу (рис. 2), что может указывать на возрастание напряженности донорно-акцепторных отношений в системе целого растения. Об этом свидетельствует также динамика коэффициента хозяйственной эффективности (K_{XO3}), рассчитываемого как отношение массы семян к сухой надземной биомассе в фазе уборочной спелости (табл. 3). Высокие дозы Pb и Cd снижали K_{XO3} , а Zn изменял этот показатель в меньшей степени.

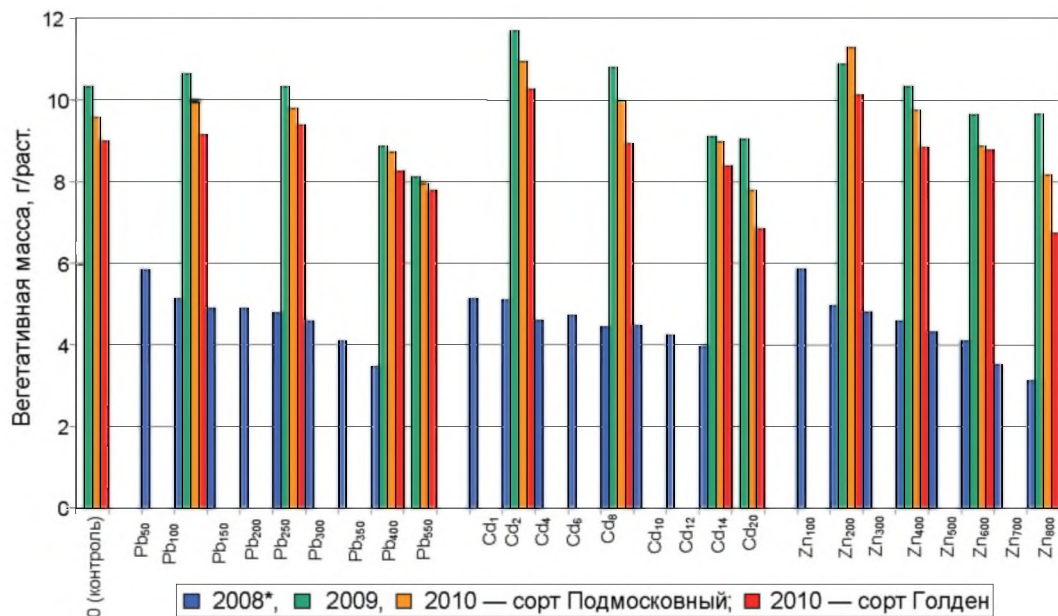


Рис. 2. Вегетативная масса растений рапса в фазе уборочной спелости при разных дозах ТМ в 2008-2010 гг.

Характер действия металлов на K_{XO3} сохранялся на протяжении всех лет эксперимента и не зависел от вида ТМ. Поскольку K_{XO3} является производным от массы семян и надземной биомассы, вклад этих показателей в K_{XO3} можно оценить по диапазону их изменчивости в ответ на действие ТМ. Он оказался значительно шире у массы семян, в связи с чем именно последняя, а не вегетативная масса, оказывает доминирующее влияние на изменение K_{XO3} . Следует отметить весьма низкие значения K_{XO3} у рапса в сравнении, например, с пшеницей, у которой K_{XO3} достигает 0,5, повышаясь при засухе до 0,7 [11].

Структура урожая. Семенная продуктивность единичного растения зависит от массы 1000 семян и их числа на растении. Как показывают данные, наибольшая масса 1000 семян характерна для контроля, тогда как увеличение дозы ТМ в почве однозначно снижает этот показатель (рис. 3). Это указывает на ограничение тяжелыми металлами полноты налива семян. Минимальная масса 1000 семян отмечена при действии цинка (53% от контроля в варианте Zn_{800} в 2010 г. у сорта Подмосковный),

**Коэффициент хозяйственной эффективности ($K_{хоз}$)
при разных уровнях загрязнения почвы**

Доза ТМ, мг/кг почвы	2008 г.*		2009 г.		2010 г.			
	сорта рапса							
	Подмосковный		Подмосковный		Подмосковный		Голден	
0 (контроль)	0,32	100%	0,17	100%	0,17	100%	0,17	100%
<i>Pb</i>								
50	0,31	96,9	-	-	-	-	-	-
100	0,31	96,9	0,17	100,0	0,17	100,0	0,17	100,0
150	0,31	96,9	-	-	-	-	-	-
200	0,30	93,8	-	-	-	-	-	-
250	0,29	90,6	0,15	88,2	0,13	76,5	0,13	76,5
300	0,28	87,5	-	-	-	-	-	-
350	0,29	90,6	-	-	-	-	-	-
400	0,29	90,6	0,12	70,6	0,12	70,6	0,11	64,7
550	-	-	0,13	76,5	0,12	70,6	0,11	64,7
<i>Cd</i>								
1	0,31	96,9	-	-	-	-	-	-
2	0,31	96,9	0,16	94,1	0,16	94,1	0,16	94,1
4	0,31	96,9	-	-	-	-	-	-
6	0,30	93,8	-	-	-	-	-	-
8	0,31	96,9	0,15	88,2	0,16	94,1	0,17	100,0
10	0,31	96,9	-	-	-	-	-	-
12	0,31	96,9	-	-	-	-	-	-
14	0,31	96,9	0,11	64,7	0,10	58,8	0,10	58,8
20	-	-	0,10	58,8	0,11	64,7	0,11	64,7
<i>Zn</i>								
100	0,32	100,0	-	-	-	-	-	-
200	0,29	90,6	0,16	94,1	0,14	82,4	0,16	94,1
300	0,27	84,4	-	-	-	-	-	-
400	0,25	78,1	0,13	76,5	0,11	64,7	0,13	76,5
500	0,21	65,6	-	-	-	-	-	-
600	0,17	53,1	0,13	76,5	0,11	64,7	0,11	64,7
700	0,13	40,6	-	-	-	-	-	-
800	0,12	37,5	0,11	64,7	0,09	52,9	0,11	64,7

* $K_{хоз}$ рассчитывался без учета массы листьев.

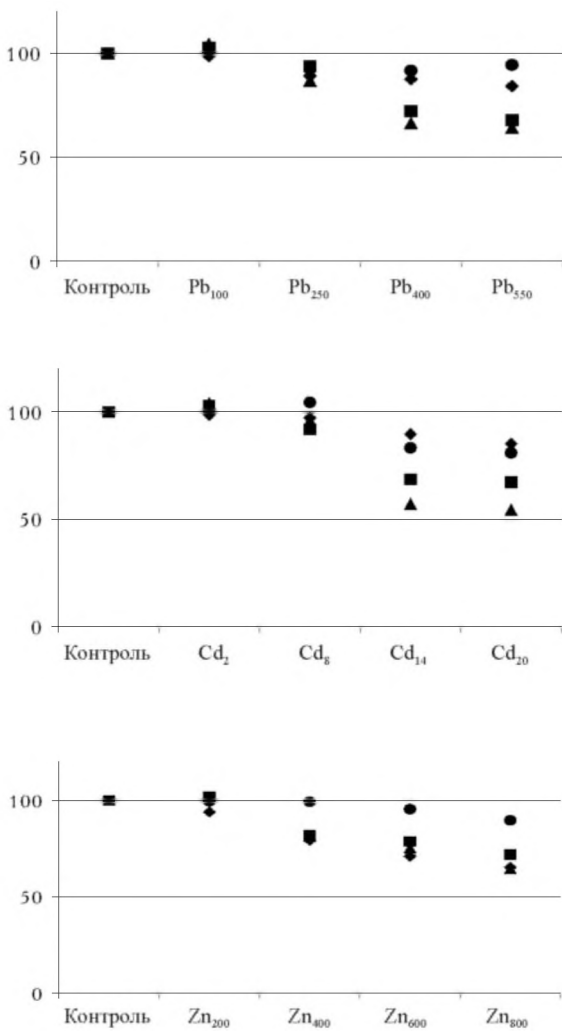


Рис. 3. Изменение массы 1000 семян (◆), числа семян с растения (▲), числа семян на стручок (●) и числа стручков на 1 растение (■) в зависимости от дозы ТМ (контроль — 100%). Сорт Подмосковный, 2010 г.

66 и 57% от контроля. Таким образом, токсичное действие Zn на этот показатель в условиях опыта 2009 г. в сравнении с предыдущим годом значительно уменьшилось, Pb — снизилось в меньшей степени, а Cd — практически не изменилось. Достоверное снижение числа семян произошло уже при дозах Pb₂₅₀, Cd₈, Zn₄₀₀.

Оба сорта демонстрируют качественно сходную реакцию при контроле семенной продуктивности за счет изменения показателей структуры урожая. Однако при максимальных дозах ТМ число семян с растения у сорта Голден в 2010 г. снизилось в большей степени, чем у сорта Подмосковный.

тогда как при действии Pb и Cd даже в максимальных дозах этот показатель составлял соответственно 77 и 85% от контроля. Вместе с тем снижение семенной продуктивности в тех же вариантах было значительно — 42% (Zn), 50% (Pb), 46% (Cd) от контроля.

Из двух показателей: числа и массы 1000 семян последний наименее изменчивый. Меньшая изменчивость массы 1000 семян и числа семян в стручке по сравнению с другими элементами структуры урожая отмечена также при действии гербицидов, на различных фонах минерального питания и при разной норме посева рапса [13]. Возможно, это связано с тем, что масса 1000 семян — определяющий показатель выполненности семян, и у растений рапса отмечено уменьшение числа семян, но их качество не снижалось (см. рис. 3).

Число семян на растении, напротив, весьма изменчивый показатель. Так, максимальная доза Zn в опыте 2008 г. снизила данный показатель до 16% от контроля. При этом Pb и Cd оказали меньшее влияние, уменьшение количества семян было до 56 и 66% от контроля соответственно, причем достоверное снижение числа семян произошло уже при дозах Pb₁₀₀, Cd₅, Zn₂₀₀.

В 2009 г. максимальные дозы Pb, Cd и Zn снизили число семян с растения соответственно до 64, 55 и 65% от контроля. При дозах Pb₄₀₀ и Cd₁₄, аналогичных таковым в опыте 2008 г., число семян снизилось до

Считается, что на естественном фоне загрязнения среди многих с.-х. культур у рапса наиболее стабильный и эффективный микрогаметогенез. Тем не менее гипervысокие концентрации ТМ могут привести к снижению фертильности пыльцы на 10% и более [5]. Однако, как показали наши исследования, в 2010 г. фертильность пыльцевых зерен не снижалась даже при действии максимальных доз ТМ и были отмечены лишь единичные стерильные образцы (рис. 4). Из этого следует, что используемые дозы ТМ были не столь велики, чтобы существенно подавить микрогаметогенез, хотя при этом и установлено снижение семенной продуктивности почти в 2 раза.

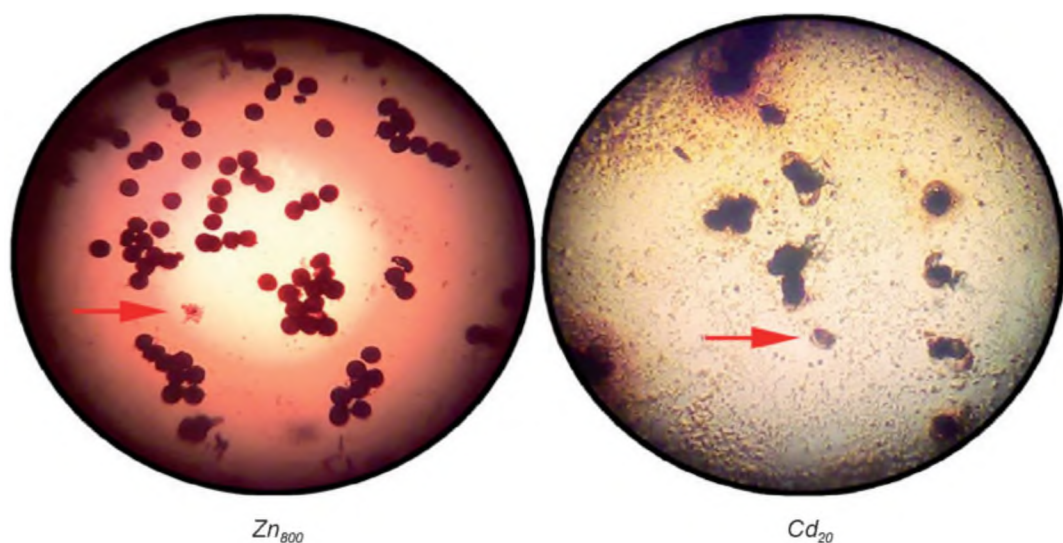


Рис. 4. Фертильные и стерильные (отмечены стрелкой) пыльцевые зерна

Тяжелые металлы снижали число стручков с растения в большей степени, чем число семян в стручке или осемененность. Так, в варианте Zn_{800} число стручков составило 33,8% от контроля, а число семян в стручке — 48,2%. Такая же закономерность отмечена при действии РЬ и Cd. Так, в варианте РЬ₄₀₀ первый показатель снизился до 79,4%, а второй — до 70,5%, а в варианте Cd₁₄ — до 83,8 и 78,5% соответственно.

Разные авторы неоднозначно оценивают вклад отдельных параметров структуры урожая рапса в семенную продуктивность. Однако считается, что последняя наиболее тесно связана с числом стручков на растении, на что и следует ориентироваться при селекции. Вместе с тем осемененность стручка также является среднеизменчивым высоконаследуемым признаком [9], по данным автора, коэффициенты корреляции между урожайностью и элементами семенной продуктивности в значительной степени варьировали в зависимости от условий года, и ни один из признаков продуктивности не был универсальным и не имел определяющего значения во все годы исследований.

При максимальных дозах РЬ и Cd по их вариации в ответ на загрязнение почв показатели семенной продуктивности расположились в следующий ряд в убывающей последовательности: число семян с растения > число семян на стручок > число стручков на растении > масса 1000 семян, а при максимальной дозе Zn: число семян с растения > число стручков на растении > число семян на стручок > масса 1000 се-

мян. Таким образом, Pb и Cd в большей степени снижали число семян в стручке, а Zn — число стручков на растении.

Содержание и сбор масла. С повышением дозы ТМ содержание масла в семенах снижалось, причем достоверное снижение отмечено в 2009 г. при дозах — Pb₁₀₀, Cd₈, Zn₄₀₀, а в 2010 г. — Pb₂₅₀, Cd₁₄, Zn₂₀₀ (сорт Подмосковский) и Pb₁₀₀, Cd₂, Zn₂₀₀ (сорт Голден). В 2009 г. при дозе Cd₂ было обнаружено стимулирующее действие, приведшее к увеличению масличности в абсолютном выражении на 1,74%. Сбор масла с одного растения при этом увеличился на 9,2%, так как наряду с повышением масличности имело место повышение семенной продуктивности на 5,3% (рис. 5).

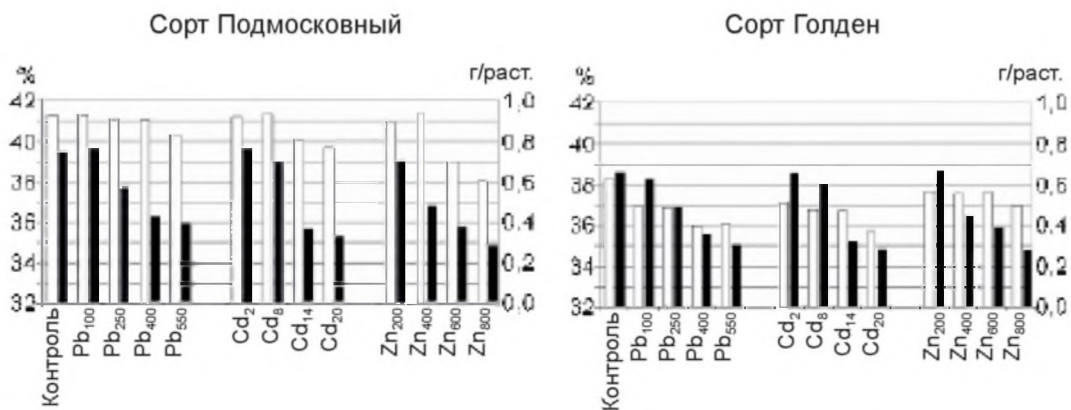


Рис. 5. Зависимость содержания масла в семенах (%) и сбора масла (г/раст) от доз ТМ (2010): □ — содержание масла, ■ — сбор масла

Из изучаемых ТМ наибольшее отрицательное влияние на содержание масла оказали в 2009 г. — Pb, а в 2010 г. — Zn (сорт Подмосковский) и Pb и Cd (сорт Голден). Обращает внимание более высокое содержание масла в семенах в 2010 г. у сорта Подмосковский в сравнении с предыдущим годом, что объясняется более благоприятными условиями жиронакопления, а также тем, что искомый сорт (в контроле) тоже отличался более высоким содержанием масла. Сортоспецифическая реакция на отдельные ТМ в 2010 г. обусловлена различными эффектами взаимодействия генотипа со средой (погодные условия и дозы ТМ).

Содержание масла в семенах при действии ТМ снижалось в меньшей мере, чем сбор масла с растения. Это объясняется тем, что даже максимальные дозы Pb, Cd и Zn снижали содержание масла в абсолютном выражении у сорта Подмосковский на 2,9; 1,46 и 1,62% (2009), на 0,9; 1,55 и 3,2% (2010), а у сорта Голден — на 2,76; 2,63 и 1,36% соответственно. Поскольку семенная продуктивность при максимальных дозах ТМ снижалась примерно вдвое, это привело к значительному недобору масла.

Таким образом, растения рапса реагируют на постоянное действие тяжелых металлов в течение вегетационного периода системно-согласованным изменением целого ряда показателей. Диапазон изменчивости последних в сравнении с контрольными растениями может свидетельствовать о путях адаптации на организменном уровне. Поскольку в опыте учитывалось влияние ТМ не только на накопление вегетативной массы, но и на семенную продуктивность рапса, появилась возможность оце-

нить не только биологическую, но и агрономическую устойчивость к воздействию Pb, Cd и Zn. При этом сопряженность морфофизиологических параметров анализировалась на фоне жесткого действия стрессоров, вызывающих в качестве максимального негативного эффекта двукратное снижение семенной продуктивности. Для более наглядного определения реакции сортов рассчитывали отношения величины показателей продуктивности при максимальном загрязнении ТМ и в контроле с представлением полученных данных в виде лепестковой диаграммы (рис. 6 и 7).

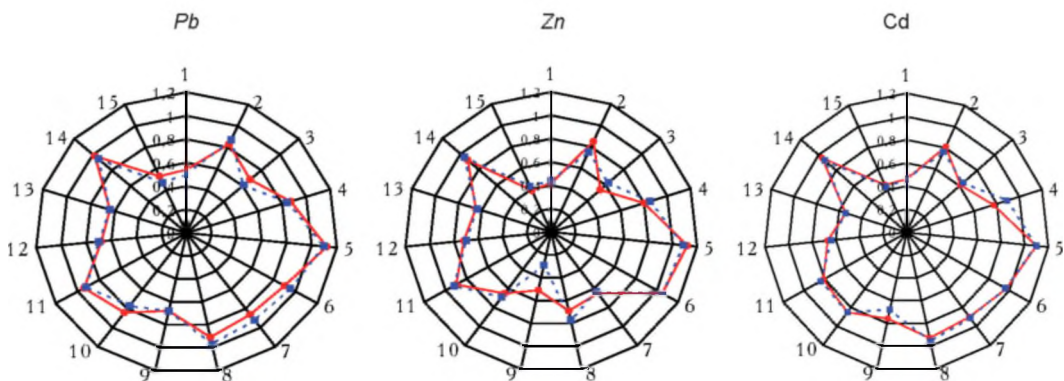


Рис. 6. Соотношения величин показателей продуктивности при максимальном загрязнении почв и в контроле (—●— сорт Подмосковский, - -■- - сорт Голден): 1 — масса семян; 2 — вегетативная масса; 3 — $K_{\text{ХОЗ}}$; 4 — площадь листьев; 5 и 6 — вклад листьев и корней в биомассу; 7, 8 и 9 — содержание хл. *a*, хл. *b* и каротиноидов; 10 — масса 1000 семян; 11 — число семян в стручке; 12 и 13 — число стручков и семян с растения; 14 и 15 — содержание масла и выход его с растения

На фоне почти двукратного снижения семенной продуктивности ТМ оказали наибольшее отрицательное влияние на следующие показатели: Pb — $K_{\text{ХОЗ}}$ содержание каротиноидов, число стручков и семян на растении и выход масла; Zn — $K_{\text{ХОЗ}}$ содержание хл. *a*, *b* и каротиноидов, масса 1000 семян, число семян на растении и выход масла; Cd — $K_{\text{ХОЗ}}$ число стручков и семян с растения и выход масла. Обращает внимание тот факт, что все изученные металлы оказывают существенное влияние на $K_{\text{ХОЗ}}$ число семян на растении и выход масла с урожаем, причем Pb и Cd — примерно однотипное воздействие.

Следует отметить, что в 2010 г. семенная продуктивность сорта Подмосковский в вариантах с Pb, Cd и Zn в максимальных дозах соотносится как 1:0,86:0,78, а у сорта Голден 1:0,93:0,88. Видимо, именно более ранняя деградация хлорофиллового комплекса в листьях в варианте с Zn приводит к ускоренному старению фотосинтетического аппарата, неполному наливу семян при прочих

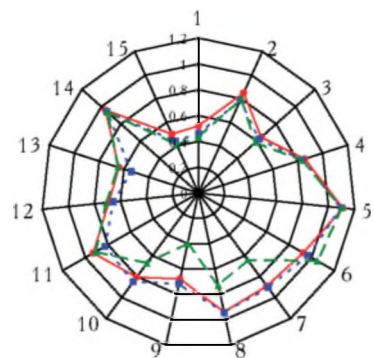


Рис. 7. Металлоспецифичность соотношения величин показателей продуктивности при максимальном загрязнении почвы и в контроле, усредненные данные для двух сортов (—●— Pb, - -■- - Cd, - -▲- - Zn). Нумерация показателей как на рис. 6

равных величинах отклонения других показателей от контроля и меньшей семенной продуктивности в сравнении с Pb и Cd. При этом необходимо иметь ввиду, что даже при максимальной дозе цинка в отличие от Pb и Cd достигается лишь средний уровень загрязнения почвы этим металлом. Это свидетельствует о высокой токсичности Zn для физиологических процессов.

Выводы

1. В регуляции семенной продуктивности растения при действии ТМ ведущую роль играют число семян, затем число стручков с растения и осемененность стручка на фоне минимальной изменчивости $K_{ХОЗ}$.

2. Семенная продуктивность и масса 1000 семян у сорта Подмосковный более устойчивы к действию Pb, а сорта Голден — к Zn при схожей норме реакции обоих сортов на Cd. Снижение семенной продуктивности, особенно при высоких дозах, обусловлено ингибированием развития корневой системы, формирования листьев, синтеза пигментов, особенно каротиноидов.

3. По степени отрицательного влияния ТМ в дозах, снижающих семенную продуктивность на 50%, основные изучаемые показатели располагаются в следующий ряд в убывающей последовательности: выход масла с растения > масса семян > число семян с растения > коэффициент хозяйственной эффективности.

4. Снижение выхода масла с растения обусловлено главным образом уменьшением семенной продуктивности, определяемой преимущественно снижением числа семян с растения на фоне небольшого уменьшения содержания масла в семенах. При менее жестком стрессе, вызывающем снижение семенной продуктивности на 10-25%, сохраняется характер ранжирования изучаемых показателей по степени отрицательного влияния ТМ, ослабляется лишь ее выраженность.

Библиографический список

1. Арутюнов А.Л. Производство и применение биотоплива в сельском хозяйстве России / Науч. тр. М.: Институт народохозяйственного прогнозирования РАН, 2009. № 7. С. 722-734.'

2. Бекшии Л.П., Дубовская А.Г. Белогорка. Методология селекции ярового рапа для северо-запада России. ГНУ Ленинградский НИИСХ «Белогорка» Россельхозакадемии, 2010. 24 с.

3. Вагун И.В. Продукционный процесс и фиторемедиационный потенциал сортов ярового рапа на загрязненных тяжелыми металлами почвах: автореф. канд. дис., 2011. С. 21.

4. Девянин С.Н., Марков В.А., Семенов В.Г. Растительные масла и топлива на их основе для дизельных двигателей. М.: МГАУ, 2008. 340 с.

5. Егоркина Г.П., Бабич Т.В. Реакция мужского гаметофита культурных растений на загрязнение почвы тяжелыми металлами // Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2008. №5. С. 23-26.

6. Жидкова Е.Н. Отдаленная гибридизация в селекции рапа (*Brassica napus* L.): монография. Липецк: ЛГПУ, 2008. 163 с.

7. Жолтик Г.А. Особенности формирования урожая семян ярового и озимого рапа в зависимости от элементов технологии и факторов среды. Горки: БГСХА, 2006. 188 с.

8. Казнина Н.М., Лайдинен Г. Ф., Венжик Ю.В., Титов А. Ф. Влияние кадмия на некоторые анатомоморфологические показатели листа и содержание пигментов у ячменя: матер. межд. науч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. Казань, 2006. С. 153-155.

9. Карпачев В.В. Рапс яровой. Основы селекции: монография. ВНИПТИ рапа. Липецк, 2008. 236 с.

10. Кириченко Н.Н., Терлеева П.С. Влияние техногенного загрязнения территории на содержание фотосинтетических пигментов в листьях лекарственных растений: матер. межд.

заоч. науч. конф. «Проблемы современной аграрной науки». Красноярск: КрасГАУ, 2009. С. 50-54.

11. Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник. М.: Дрофа, 2010. 638 с.

12. Низова Г.К., Дубовская А.Г. Биохимическое изучение ярового и озимого рапса из коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова // Аграрная Россия, 2006. №6. С. 37-40.

13. Савенков В.П. Особенности изменений структуры урожайности рапса в зависимости от технологии его возделывания и погодных условий / Науч. докл. на межд. координац. сов. Липецк: ВНИИ рапса, 2010. С. 184-195.

14. Титов А.Ф., Таланова В.В., Козина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ, 2007. 172 с.

15. Darracq S., Bernhard-Bitaud C., Bourrie B., Evrard J., Burghart P., Pages X., Lacoste F. Heavy metals transfer from soil to rapeseed oil // Sustainable organic waste management for environmental protection and food safety, 2004. P. 61-64.

Рецензент — д. с.-х. н. Н.Н. Лазарев

SUMMARY

Three-year experiments (2008 - 2010) were carried out on sod-podzolic soil with spring rape (Podmoskovniy variety) with erucic acid content in oil < 0.1% and Golden variety - around 20%), the following heavy metals doses, enough to decrease seed productivity approximately by 50%: Pb - 550, Cd - 20 and Zn - 800 mg/kg in soil were discovered. Parameters of yield structure affected by heavy metals are arranged in the following descending order: seed number per plant - pod number per plant - number of seeds per pod - one thousand seeds weight. These results indicated a key role of seed and pod number in controlling plant seed productivity on contaminated soil. The effect of HM on oil content proved to be insignificant. The sharp reduction of oil yield per plant is attributed mainly to seed yield decrease. HM did not influence erucic acid content in Golden variety indicating a leading role of genotype in determination of oil composition in treatments.

Key words: spring rape, erucic acid, seed yield, yield structure, oil content.

Кошкин Евгений Иванович — д. б. н., профессор кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел. (499) 976-43-98; e-mail: borygar@timacad.ru).

Вагун Илья Владимирович — к. б. н., каф. физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (тел. (499) 976-20-54).

Воловик Валентина Тимофеевна — к. с.-х. н., доцент, зав. лабораторией рапса ВНИИ кормов имени В.Р. Вильямса (141055, Московская обл., г. Лобня, Научный городок, к. 1; e-mail: vikvolovikto@mail.ru).