

УДК 631.526:632.51:581.552:581.524.12

К ПРОБЛЕМЕ КОНКУРЕНЦИИ КУЛЬТУРНЫХ И СОРНЫХ РАСТЕНИЙ В АГРОФИТОЦЕНОЗЕ

Е.И. КОШКИН

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

Конкурентная способность культуры в посеве с сорной растительностью определяется прежде всего физиолого-биохимическими особенностями культурного и сорного растения (вид, скорость начального роста, в т.ч. корней, фаза развития или этап органогенеза, тип фотосинтетического метаболизма углерода, аллелопатические взаимодействия, устойчивость к стрессорам, в т.ч. к гербицидам, архитектоника растений и др.). Заметное влияние на искомый показатель оказывают также почвенные (влажность, pH, плотность и способы обработки почвы, агрофон) и погодные условия, агротехника культуры (густота посева, ширина междурядий, севооборот). Эффективность использования ресурсов среды (вода, свет, элементы питания) культурой и видами различных сорных растений в посеве определяет конкурентную способность растительных особей. При сравнении видов с одним и тем же типом углеродного метаболизма искомая эффективность, особенно использования воды, у сорных растений оказалась выше, чем у культурных. Это определяется более устойчивым к дефициту влаги фотосинтезом и более экономным использованием воды на построении органов растений. Сорные растения отличались также более высокой эффективностью использования как макро-, так и микроэлементов. При этом отмечена видоспецифичность реакции как на отдельные элементы, так и на их соотношение в питательном растворе. Зависимость конкурентоспособности культур от большого числа факторов и условий делает прогноз об исходе конкуренции, как и о возможности обнаружения одного единственного показателя, ее лимитирующего, весьма проблематичным. Искомый показатель может быть неодинаковым в различных условиях. Осложняет также анализ, как правило, более высокая устойчивость сорных растений к стрессорам, хотя в онтогенезе она может заметно меняться как у культурных, так и у сорных растений. Попытки селекционеров идентифицировать параметры конкурентоспособности генотипа с целью последующего использования их для создания сортов, устойчивых в засоренном ценозе, оказались пока безуспешными, хотя и выявлены соответствующие локусы количественных признаков (QTL) для пшеницы, риса и сорго.

Ключевые слова: культуры, виды сорных растений, конкуренция культурных и сорных растений, эффективность использования ресурсов, исчерпание ресурсов.

Культурные растения в посеве конкурируют с сорными растениями за свет, воду и минеральные вещества, в результате чего изменяется среда обитания как культурных, так и сорных растений. Эти изменения могут быть качественными, как, например, соотношение К/ИК лучей спектра света, и количественными (исчерпание воды и питательных веществ из почвы или снижение облученности по профилю ценоза в результате затенения). Подобные изменения влияют на морфогенез, соотношение масс отдельных органов и продукционный процесс в целом. При этом считается, что конкуренция растений за пространство выражена намного слабее, чем за ресурсы

[54]. С помощью агротехнологических приемов (внесение удобрений, использование севооборотов, обработка пестицидами) можно заметно повлиять на исход конкуренции в пользу культурных растений.

В иностранной литературе используются разные термины для описания взаимоотношений растительных особей в посеве. Наиболее часто встречаемые из них — это вмешательство и конкуренция, которые часто применяются как синонимы [46]. Термин «вмешательство» описывает реакцию растения на присутствие других растений в сообществе. «Конкуренция» характеризует больше эффективность использования ресурсов среды культурными растениями для формирования урожая, описывая возможность сохранения урожая данным видом (сортом) или подавления роста сорного растения. На конкурентную способность влияют как генотип растения, определяющий энергию прорастания семян, архитектуру растения в посеве, рост корней и эффективность использования света, воды и удобрений, так и густота и сроки посева, а также ширина междурядий. Кроме этого, исход конкуренции культурных и сорных растений в посеве зависит от условий среды (влажность и рН почвы, погодные условия, агрофон и др.), причем сорные растения демонстрируют большую устойчивость к действию стрессоров.

Густота стояния сорных растений оказывает определяющее влияние на потери урожая культурных растений. Урожайность абсолютная или относительная (соотношение урожайности в присутствии и отсутствии сорняков) снижается асимптотически с увеличением густоты сорных растений, причем вид последних влияет на скорость снижения искомой урожайности. Так, отмечена 10-кратная разница по потере продуктивности пшеницы в зависимости от вида сорных растений [20].

Сильное снижение урожайности зерновых культур происходит только при высокой густоте стояния большинства сорных растений. Так, овсюг (*Avena fatua*) снижает урожайность пшеницы на 40–50% при произрастании 8–16 растений на 1 м². Подобные потери урожая у менее конкурентоспособных зернобобовых культур, в частности, нута, могут иметь место уже при 5 раст/м² дикой редьки [55]. При имитации засоренности посевов чечевицы канолой при густоте 10 раст/м² урожайность уменьшилась на 15–26% [33]. Снижение урожайности культур даже при пониженной густоте стояния сорных растений может указывать на высокую эффективность использования последними ресурсов, а также возможное влияние других факторов: например, аллелопатии, содействующей ингибированию роста культурных растений. Густота посевов пшеницы в упомянутом выше опыте составляет 100–200 раст/м². При этом потери урожая происходят при густоте стояния сорняков, равной примерно 10–20% от густоты посевов пшеницы. Увеличение густоты посевов пшеницы на 10–20%, напротив, оказывает лишь незначительное влияние на урожайность.

Интересно, что неравномерное пространственное распределение сорняков среди растений пшеницы согласно компьютерному моделированию может привести к меньшему снижению урожайности (5%), чем равномерное (15%). Этот аспект проблемы пока не получил должного внимания у исследователей, хотя играет важную роль в технологиях точного земледелия.

Динамика взаимного влияния в онтогенезе культурных и сорных растений

Присутствие сорняков в первые шесть недель формирования посевов кукурузы уменьшило ее урожайность почти на 25%. Указанное снижение было обусловлено главным образом меньшим количеством зерен (шт/раст.), а также числом початков на растении или числом рядков зерен в початке. Таким образом, вмешательство

сорняков в развитие растений культуры на ранних этапах онтогенеза повлияло на элементы структуры урожая, детерминированные на более поздних этапах, поэтому с сорняками необходимо бороться как можно раньше — до того, как начнет развиваться заметная конкуренция. Так, послевсходовая обработка (3–4 листа) посевов устойчивой к гербицидам кукурузы глифосатом предотвращает потери урожая от сорняков, а запаздывание с обработкой до фазы 5–6 или 7–8 листа снижает урожайность на 25% и 42% соответственно [10]. При этом стоимость гербицидов в себестоимости продукции в США достаточно велика и может достигать до 20–30% и более. Кроме того, широкое применение гербицидов привело к появлению большого количества гербицидоустойчивых видов сорняков. С момента первого сообщения о проявлении феномена гербицидоустойчивости сорного растения [44] число устойчивых форм резко увеличилось, составив 319 биотипов, представляющих почти 185 видов со всего земного шара [22], в том числе 14 видов, устойчивых к глифосату.

Конкуренентоспособность полевых культур

В литературе рассматриваются две тенденции, характеризующие связь между конкурентоспособностью видов растений в посеве и доступностью ресурсов: она или выше на низком агрофоне, или максимальна, напротив, — на высоком. Однако экспериментальные данные указывают на более сложный и непредсказуемый характер сосуществования культурных и сорных растений в посевах. Так, улучшение питания может повысить, снизить конкурентоспособность пшеницы или не оказывать на нее никакого влияния [25]. При повышении дозы азотного питания отмечено более активное накопление биомассы растениями овсяга, чем пшеницы, в результате чего потери урожая пшеницы на высоком агрофоне оказались выше, чем на низком [4]. В этом случае конкурентоспособность сорняка с увеличением доступности азота повысилась, что можно объяснить, в частности, конкуренцией растений за свет в ценозе. В другом опыте в микроценозах пшеницы, засоренных плевелом жестким (*Lolium rigidum* L.), потеря продуктивности пшеницы из-за сорняков была выше на низком агрофоне, на фоне снижения сырой массы растения. В случае улучшения условий питания потери урожая пшеницы не отмечены, поскольку быстрое формирование посева затеняло сорные растения, тормозя, таким образом, их рост.

Исход конкуренции культурных и сорных растений в посевах определяется не только доступностью ресурсов, но и их чувствительностью к изменениям факторов среды. Плохо адаптированный сорт может быть менее конкурентоспособным независимо от доступности ресурсов. Поэтому генотипические особенности видов в растительном сообществе могут в значительной мере определять потери урожая от сорных растений [53]. Конкурентные взаимоотношения культурных и сорных растений определяют также их архитектуру. Изменения в соотношении К:ИК лучей, связанные с отражением и пропусканием света посевами, влияют на высоту растений, размеры листа и соотношение масс корня и побега. Подобные изменения могут служить для растения сигналом начала конкуренции.

Аналогичным образом, корни культурного растения могут реагировать на присутствие корней как растений того же вида, так и сорняка [14]. Отмеченная реакция может иметь место независимо от доступности ресурсов для роста и запускается неидентифицированными пока сигналами, исходящими из корней, в том числе, возможно, изменением состава корневых выделений.

Эффективность использования радиации (ЭИР)

Доступность света в ценозе в значительной мере определяет конкурентные взаимоотношения растения. По некоторым данным, значения ЭИР ценоза занимают промежуточное положение между ЭИР для видов, входящих в данный ценоз, и выращиваемыми в моновидовом посеве [7]. Это показано, в частности, для посевов кукурузы, засоренных растениями гумая. Вместе с тем в другом опыте ЭИР у сорных растений в ценозе оказалась выше (3,6 г сухой биомассы/МДж), чем у тех же сорняков, выращиваемых без культурных растений (1,85 г биомассы /МДж) [21]. Авторы объяснили подобный результат более высокой плотностью потока рассеянной радиации в посеве и насыщением фотосинтеза листьев сорных растений при меньшей облученности.

Высота растений также может влиять на ЭИР и соответственно конкурентоспособность видов в засоренном посеве. При сравнении близкоизогенных линий мягкой пшеницы, различающихся по высоте, оказалось, что линии с двумя генами карликовости имели меньшую ЭИР (1,09 г/МДж) до цветения, чем полукарликовые и стандартные по высоте соломины изогенные линии (1,34 г/МДж). Таким образом, короткостебельность может быть отрицательным фактором конкурентоспособности культур в ценозах с высокостебельными сорняками по двум причинам: из-за большего затенения листьев пшеницы и их генетически детерминированной низкой ЭИР [35].

Эффективность использования воды (ЭИВ)

Присутствие сорняков может существенно уменьшить ЭИВ посева [39]. Общее водопотребление культуры в засоренном посеве примерно равно или выше, чем в незасоренном посеве [30]. Однако поскольку биомасса, в частности, зерновых культур, и их продуктивность снижается, ЭИВ культуры в засоренном посеве окажется ниже, чем в моновидовом ценозе пшеницы. В литературе недостаточно информации об общем водопотреблении растений пшеницы и сорного растения, а также ЭИВ сорных растений в смешанном ценозе при условии, если и сорные и культурные растения принадлежат одному и тому же типу фотосинтетического метаболизма углерода — C_3 или C_4 -типу. Так, ЭИВ мари белой была намного выше, чем у подсолнечника, при их совместном росте в ценозе в условиях дефицита влаги. Оба вида имеют C_3 -тип метаболизма углерода. Интенсивность транспирации мари белой была ниже, чем у подсолнечника, причем разница между видами увеличивалась при совместном выращивании. Интенсивность фотосинтеза сорняка при засухе оставалась такой же, как и при оптимальном влагообеспечении, а у подсолнечника заметно снизилась. В целом сорняки выгодно отличаются скоростью поглощения воды, ЭИВ и возможностью поглощения воды из более глубоких слоев почвы. Однако влияние этих показателей на конкурентоспособность видов в растительном сообществе изучено пока недостаточно.

Эффективность использования удобрений (ЭИУ)

Виды сорных растений обладают различной способностью использовать питательные вещества почвы на формирование биомассы и, соответственно, отличающейся ЭИУ. На малоплодородных почвах генотипы с высокой ЭИУ накапливают больше биомассы и могут быть более конкурентоспособными по сравнению с менее

эффективно использующими минеральные элементы генотипами. В результате с изменением доступности элементов питания могут изменяться также конкурентные взаимоотношения между различными видами самих сорных растений в посевах полевых культур. Одним из самых изученных элементов в этом отношении остается азот. Эффективность использования азота, как и конкурентоспособность сорного красного риса (*weedy rice*), резко возрастала с повышением дозы азота [3]. На 1 г азота удобрения сорный рис формировал 42 г надземной биомассы, а культурный — 33 г. В более ранней работе [18] было показано, что в аналогичных условиях биомасса корней красного риса была в 1,7–1,8 раза больше, чем у культурного риса, что и позволяло первому поглощать относительно большую долю внесенных азотных удобрений. Кроме того, сорные растения положительно реагируют на доступность P в почве, причем отмечен широкий диапазон реакций у различных видов. Соотношение N:P в почвенном растворе также может оказать заметное влияние на исход конкуренции между видами сорных растений в агроценозе.

Что касается микроэлементов, исследования их влияния на конкурентные взаимоотношения культурных и сорных растений в ценозах немногочисленны. Так, два вида сорных растений (*Hordeum leporinum* L. и *H. glaucum* L.) оказались более устойчивыми к пониженному содержанию Cu и Mn в питательном растворе, чем в сравнении с пшеницей [24]. Более высокая ЭИУ у растений ячменя заячьего (сорняка) над пшеницей при выращивании в питательном растворе установлена при низком содержании в нем Mn [51]. В аналогичном опыте, но в почвенных условиях растения костреца безостого при пониженном содержании Mn в почве поглощали в 3 раза больше данного микроэлемента, чем растения пшеницы. Более высокая эффективность использования микроэлементов указанными выше сорными растениями может обеспечить им преимущество при выращивании в почвах, отличающихся низким содержанием микроэлементов. Таким образом, улучшение питания микроэлементами соответственно может повысить конкурентоспособность культур по отношению к видам сорных растений.

Наряду с факторами среды на конкурентные взаимоотношения культурных и сорных растений в ценозе могут оказывать влияние особенности их роста и развития в онтогенезе, что может привести к изменениям в накоплении биомассы и архитектуры посева. Так, в полевом опыте в Южной Австралии показано значительное изменение конкурентоспособности дикой редьки в посевах яровой пшеницы в течение вегетационного периода [16]. Сорняк оказался более конкурентоспособным в начале фазы вегетативного развития, но значительно уступал пшенице с достижением последней фазы быстрого роста (80–120 дней после посева). Конкурентоспособность сорняка вновь возрастала в фазе налива зерна, когда скорость роста пшеницы упала, и высота растений редьки достигла таковой у пшеницы. Изменения в конкурентоспособности сорного растения в связи с прохождением пшеницей важнейших этапов органогенеза, детерминирующих формирование основных элементов продуктивности, может в значительной мере определять размеры потерь урожая пшеницы.

Вариации в конкурентоспособности полевых культур

Межвидовые различия в конкурентоспособности в значительной мере определяются скоростью начального роста проростков и агротехникой культуры. Так, ячмень лучше, чем пшеница, конкурирует с сорняками в посеве. Низкорослые культуры, такие, как чечевица и горох, напротив, уступают сорнякам в посеве. Зерно-

бобовые культуры в целом уступают зерновым по конкурентоспособности, что может быть обусловлено меньшей густотой посева зернобобовых (20–60 раст/м²), чем у зерновых (100–300 раст/м²). В другом опыте ячмень и рожь оказались более конкурентоспособными, чем пшеница и лен [40]. В опытах, проведенных в Англии, ячмень проявил себя более конкурентоспособным, чем рапс или горох [28]. Растения овса лучше подавляют рост *Galium aparine* (подмаренник цепкий), чем пшеница и ячмень [48]. В опытах в Южной Австралии культуры расположились в такой ряд в убывающей последовательности по способности подавлять рост плевела (райграсса однолетнего) в посеве: овес, рожь, тритикале, рапс, ячмень, пшеница, горох и люпин [25]. Различия между ячменем и пшеницей были незначительными, поскольку опыты проводились на сильно кислых почвах, к которым ячмень весьма чувствителен.

Что касается отмеченной выше меньшей конкурентоспособности бобовых культур по сравнению с зерновыми, ее можно объяснить также значительными затратами энергии на симбиотическую азотофиксацию у первых, в результате чего скорость их роста, при равном с зерновыми культурами индексе листовой поверхности (ИЛП), заметно ниже.

Признаки, связанные с конкурентоспособностью

Данный признак у зерновых коррелирует с высотой растений, с горизонтальным расположением листьев, затеняющих соседние растения (сорняки) и хорошо развитой корневой системой. Сорты с подобными признаками эффективны в улавливании света, поглощении воды и элементов питания [31].

Роль корневой системы в обеспечении конкурентоспособности сортов полевых культур изучена недостаточно. Показано, что соотношение масс корня и побега у диких предшественников пшеницы выше, чем у современных сортов [17, 52]. Тенденция снижения указанного соотношения в процессе селекции коррелировала с уменьшением конкурентоспособности, особенно у современных сортов пшеницы [36]. На примере пшеницы [42] и подсолнечника [45] показано, что сорта ранней селекции более отзывчивы на снижение внутривидовой конкуренции. Хотя снижение высоты и изменение размеров листьев и архитектоники считались основными причинами снижения конкурентоспособности современных полукарликовых сортов пшеницы, четкой связи между снижением высоты и изменениями длины и/или массы корней не установлено [43]. Вместе с тем ростовые параметры корней весьма важны в поглощении воды и элементов питания из почвы, внося, таким образом, важный вклад в повышение конкурентоспособности в специфических условиях. Так, поверхностная корневая система у фасоли более эффективна в поглощении фосфора из почвы, чем проникающая в нижележащие слои почвы. Данный признак может оказать заметное влияние на конкурентоспособность, особенно в условиях ограниченного фосфорного питания. Поэтому селекция на слабый гравитропизм может оказать позитивное влияние на конкурентоспособность фасоли в этих условиях. Архитектура корней может быть также важна при поглощении воды и обеспечении конкурентоспособности вида, если основным источником поступления влаги являются дождевые осадки. При этом решающую роль играет динамика их выпадения. В случае относительно регулярного выпадения осадков поверхностная корневая система может полностью удовлетворить потребности растений во влаге [29, 47]. Если же ключевая роль в обеспечении влагой принадлежит запасам, сохранным в подпахотном гори-

зонте, необходима мощная, глубоко проникающая корневая система с высоким соотношением масс корня и побега. Однако динамика роста корней культуры в посеве без сорняков и в их присутствии заметно отличается. В последнем случае рост корней культуры направлен на эффективное перехватывание влаги и питательных веществ у сорняков, что обеспечивается усиленным ростом именно корневой системы. В отсутствие сорняков пространственное расположение растений и параметры развития корневой системы оптимизированы с целью достижения максимальной эффективности использования азота [11, 15]. В последней работе с помощью модели показано, что признаки корней, повышающие поглощение N, P и воды в течение первых 12 недель роста, были самыми эффективными для улучшения конкурентоспособности культуры в ценозе. Таким образом, быстрое использование ресурсов среды на рост может сыграть важнейшую роль в конкурентоспособности видов. Исходя из этого, можно было бы предположить, что чем быстрее формируется и растет корневая система, тем выше конкурентоспособность культуры. Однако полученные данные не всегда подтверждают подобное заключение. Так, развитая корневая система у суходольного риса заметно повышала его конкурентоспособность в засоренном посеве [19]. Вместе с тем в другой работе [6] установлено, что различия в росте корней вносят незначительный вклад в исход конкуренции генотипов риса с куриным просом, характеризующимся весьма быстрорастущей корневой системой. Поэтому для итоговой оценки конкурентоспособности необходимо одновременно учитывать параметры развития надземной части растения, и особенно ИЛП и высоту растения, поскольку в системе целого растения рост корней и побегов тесно взаимосвязаны. Аналогичные данные получены на сортах пшеницы, причем растения сорта, отобранного на основании более высокой начальной скорости роста побегов, отличались также более мощной корневой системой и поглощали больше азота по сравнению с контролем [26]. Это подтверждает обнаруженную ранее в опыте, заложенном с использованием технологий расщепленных корней, закономерность, согласно которой конкуренция в ценозе за какой-либо один фактор-свет или азот определяется двумя взаимосвязанными условиями. Так, затенение растений снижает рост растений и соответственно корней, а последнее уменьшает поглощение воды и элементов питания. Ограниченное азотное питание, вызванное конкуренцией между корневыми системами, в свою очередь тормозит рост листьев, что приводит к меньшему поглощению ФАР. За исключением сверхнизкой густоты стояния растений в посеве конкуренция корней и побегов происходит достаточно согласованно. Поэтому весьма непросто количественно оценить вклад надземной и подземной сфер растения в исход конкуренции.

Связь между продуктивностью и конкурентоспособностью

В целом ряде экспериментов по изучению внутри- и межвидовой конкуренции показано, что генотипы, успешно произрастающие в смешанных посевах, не всегда хорошие конкуренты в моновидовых посевах. Возможно, это обусловлено определенными затратами на обеспечение конкурентоспособности, снижающими урожайность при исключении источника конкуренции. Идеатип зерновых культур, позволяющий обеспечить высокую урожайность в моновидовых посевах, может характеризоваться следующими признаками [13]: раннеспелость, низкорослость, мелкие эректоидные листья, пониженная кустистость и высокий $K_{\text{хоз}}$ при повышенной густоте стояния растений и в отсутствие конкуренции с сорняками. Однако, как было

отмечено выше, в сильнозасоренных посевах современные высокоурожайные сорта заметно уступают сортам растений ранней селекции. Это объясняется тем, что благодаря эффективному использованию химических средств защиты растений, селекция последних сортов производилась на фоне отсутствия сорняков в посевах.

Следует особо подчеркнуть, что признаки надземной сферы растений, определяющие их конкурентоспособность, одновременно могут снижать потенциальную урожайность. Так, низкорослость, короткие колеоптили, пониженная облиственность и число побегов кушения, повышающие потенциал урожайности у пшеницы [18], уменьшали способность конкурировать с сорными растениями. Высота растений у зерновых культур особенно сильно влияет на исход конкуренции, поскольку высокорослые растения лучше конкурируют за свет, чем низкорослые, и, как правило, обладают более мощной корневой системой [53]. Однако формирование крупного стебля отвлекает значительные ресурсы ассимилятов, которые при прочих равных условиях могли бы быть использованы на формирование более мощного колоса и соответственно большего числа зерен на 1 м² посева. В результате высокостебельные зерновые культуры заметно теряют в урожайности по сравнению с короткостебельными [35]. Однако далеко не все так однозначно. В более поздних работах было показано, что высокая урожайность не всегда означает низкую конкурентоспособность. Действительно, заметная вариация в конкурентоспособности обнаружена при сравнении генотипов, незначительно различающихся по высоте стебля [37].

Скорость начального роста (СНР), под которой понимают раннее формирование листового аппарата и активный рост в начале вегетации культуры, часто связывают с повышенной конкурентоспособностью. Быстрое смыкание листьев в междурядьях позволяет растениям рано затенять почву и конкурирующие сорные растения, что содействует также усиленному росту корней культуры и повышает эффективность использования воды [43]. Это, в свою очередь, может способствовать достижению более высокой урожайности в условиях ограниченной обеспеченности водой и минеральными элементами. Согласно другим данным более высокая скорость начального роста может привести к заметному исчерпанию запасов влаги в почве уже до цветения и соответственно к снижению числа зерен в колосе и мелкозерности [1], особенно в регионах, где растение на формирование урожая использует главным образом запасы почвенной влаги, а не дождевые осадки. В последней работе с помощью модели показано, что более высокая СНР может снизить урожайность, определяемую числом зерен на 1 м², в том случае, если запасов влаги в почве до посева было недостаточно. При этом отрицательная корреляция была сильнее в том случае, если скоростью начального роста манипулировали с помощью агротехнических приемов, а не генотипическими различиями по СНР у изучаемых линий. Так, путем сочетания высоких норм посева и доз азотных удобрений накопление биомассы в начальный период формирования посева удалось повысить на 59–75%. Однако зерновая продуктивность при этом снизилась на 15%, число зерен — на 7–12%, масса единичной зерновки — 3–6%. Таким образом, усиленное потребление влаги до цветения в значительной мере исчерпало запасы почвенной влаги, что усилило дефицит влаги в период цветения и в последующем [50]. Вместе с тем преимущество высокой СНР могло оказать позитивное влияние на урожайность при регулярном выпадении осадков в течение вегетационного периода [2].

Конкурентоспособность культуры в засоренном посевах определяется также продолжительностью вегетационного периода, причем отмечена как положительная, так и отрицательная корреляция. Позднеспелые сорта пшеницы сильнее пода-

вляли растения плевела [8], как и сорта риса [12] и сои [38]. Вместе с тем более высокая конкурентоспособность рапса определялась более активным увеличением высоты стебля [49]. Вклад длины вегетационного периода в конкурентоспособность варьирует в зависимости от условий среды, а также вида культуры и сорного растения.

Наследуемость признаков, определяющих конкурентоспособность

Сравнительное изучение конкурентоспособности 40 сортов риса и сорных растений показало, что СНР и зерновая продуктивность, определенные в отсутствие сорняков, совместно объясняли 87% сортовой вариации урожайности и 40% вариации их биомассы в присутствии сорняков [55]. Урожайность риса в отсутствие сорняков и СНР обнаружили умеренную корреляцию наследуемости ($H=0,38-0,68$), высокую — с урожайностью в присутствии сорняков ($r_g=1,00$ и $0,88$ соответственно) и биомассой сорняков ($r_g=-0,89$ и $-0,87$ соответственно). Эти данные указывают на то, что косвенная (непрямая) селекция по этим двум признакам может быть эффективной для повышения урожайности в отсутствие сорняков и подавления суходольным рисом роста сорняков. В другом опыте линии удвоенных гаплоидов яровой пшеницы использовали для изучения вклада отдельных признаков (ширина второго листа, высота растений, ИЛП посевов, число побегов и число дней до цветения) растений в конкурентоспособность с сорными растениями [8]. Оказалось, что условия среды оказывают существенное влияние на относительный вклад указанных признаков в конкурентоспособность пшеницы в засоренном посеве. Наследуемость признаков в узком смысле составила $h^2_N=0,31$ для ИЛП; $0,34$ — числа побегов на растении, $0,44$ — ширины листовой пластинки, $0,99$ — числа дней от всходов до цветения. В сравнительных исследованиях австралийских и американских сортов и линий пшеницы установлена высокая наследуемость в узком смысле длины и ширины листовой пластинки проростков, а также УПП, и низкая — площади листьев и биомассы [41]. Однако достаточно высокая генетическая корреляция между шириной листьев и их площадью предполагает, что при селекции на ширину листа можно достичь увеличения площади листьев. Диаллельное скрещивание линий индийского подвида риса показало, что размер зародыша хорошо наследуется и может оказать существенное влияние на энергию прорастания и СНР [5]. Урожайность и подавление сорняков в посеве демонстрируют низкую наследуемость из-за сильного взаимодействия генотип \times среда, но многие признаки проростков, связанные со СНР, характеризуются высокой наследуемостью. Это указывает на то, что прогресс в конкурентоспособности культур в засоренном посеве может быть достигнут косвенной селекцией на фоне отсутствия сорных растений.

Конкурентоспособность часто сильно зависит от взаимодействия генотип \times среда [32]. Это обусловлено тем, что условия среды влияют на рост и урожайность не только культуры, но и видов сорных растений. В двухлетних опытах с 12 генотипами пшеницы показано, что взаимодействие генотип \times среда определяло 81% вариации в зерновой продуктивности, в то время как генотип \times сорное растение и генотип \times среда \times сорное растение — лишь $0,3\%$ и 4% вариации зерновой продуктивности соответственно. Однако диапазон конкурентоспособности у использованных в опыте сортов оказался слишком узким, что и определило существенный средовой эффект. Действительно, в ряде опытов показан малый эффект взаимодействия генотип \times среда и широкий диапазон конкурентоспособности сортов пшеницы

и сои в засоренном посеве [23, 36]. При этом признаки, связанные с высокой конкурентоспособностью, могут испытывать высокий эффект взаимодействия генотип \times среда. Так, высокая СНР, например, идентифицирована как признак, определяющий конкурентоспособность генотипа. Роль этого признака особенно велика при выращивании растений на легких песчаных почвах, откуда легко вымывается азот [9], но на значимость этого признака оказывает сильное влияние средовой фактор.

В литературе отсутствуют данные о селекции генотипов, успешно конкурирующих с сорными растениями в посеве. Фенотипическая селекция на конкурентоспособность весьма сложна, и для повышения ее эффективности могут быть использованы локусы количественных признаков (QTL). Они были идентифицированы для пшеницы, риса и сорго, но пока не использованы с целью повышения конкурентоспособности против сорняков у коммерческих сортов. Вместе с тем для более точного анализа динамики роста корней, особенно мелких, в засоренных посевах и идентификации корней культуры и видов сорных растений, часто сильно переплетенных, можно использовать видоспецифичные праймеры [27, 34]. Для идентификации корней у 10 видов растений в последнем опыте было достаточно иметь даже малое количество ДНК.

Таким образом, приведенный выше анализ иностранной литературы показывает, что конкурентоспособность культур в засоренном посеве зависит от большого числа факторов. Взаимное влияние растительных особей в ценозе реализуется системно на уровне целого растения путем скоординированной ростовой реакции корневой системы и надземных органов. Поэтому вычлнить вклад отдельных показателей (структурных и функциональных) надземной и подземной сфер растений в конкурентоспособность отдельных видов, а также в эффективность использования ресурсов среды представляется пока маловероятным. Только после решения этой задачи можно ожидать создания конкурентоспособных полевых культур, что особенно важно в экологическом земледелии.

Библиографический список

1. Asseng S., Turner N.C., Botwright T., Condon A.G. Evaluating the impact of a trait for increased specific leaf area on wheat yields using a crop simulation model. *Agron. J.* 95. 2003. P. 10–19.
2. Botwright T.I., Condon A.C., Rebetzke G.J., Richards R.A. Field evaluation of early vigour for genetic improvement of grain yield in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 53. 2002. P. 1137–1145.
3. Burgoss N.R., Norman R.J., Gealy D.R., Black P. Competitive N uptake between rice and weedy rice. *Field Crops Res* 99, 2006. 105 p.
4. Carlson H.L., Hill J.E. Wild oat (*Avena fatua* L.) competition with spring wheat: Effects of nitrogen fertilization. *Weed Sci.* 34. 1986. P. 29–33.
5. Castaneda-Lopez C., Richards R.A., Farquhar G.D., Williamson R.E. Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigor among temperate cereals. *Crop Science* 36. 1996. P. 1257–1266.
6. Caton B.P., Cope A.E., Mortimer M. Growth traits of diverse rice cultivars under severe competition: Implications for screening for competitiveness. *Field Crops Res.* 83. 2003. P. 157–172.
7. Caverio J., Zaragoza C., Suso M.L., Pardo A. Competition between maize and *Datura stramonium* in an irrigated field under semi-arid conditions. *Weed Res.* 39. 1999. P. 225–240.
8. Coleman R.K., Gill C.S., Rebetzke G.J. Identification of quantitative trait loci for traits conferring weed competitiveness in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 2001. 52. P. 1235–1246.

9. Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar C.D. Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. *Crop Sci.* 42. 2002. P. 122–131.
10. Cox W.J., Hahn R.R., Stachowski P.J. Time of weed removal with glyphosate affects corn growth and yield components. *Agron. J.* 2006. 98. P. 349–353.
11. Craine J.M. Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant Soil.* 2006. 285. P. 171–185.
12. Dingkuhn M., Johnson D.E., Sow A., Audebert A.Y. Relationships between upland rice canopy characteristics and weed competitiveness. *Field Crops Res.* 61. 1999. P. 79–95.
13. Donald C.M., Hamblin J. The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Adv. Agron.* 36. 1983. P. 97–143.
14. Dudley S.A., File A.L. Kin recognition in an annual plant. *Biol. Lett.* 3. 2007. P. 435–438.
15. Dunbabin V. Simulating the role of rooting traits in crop-weed competition. *Field Crops Res.* 104 P. 44–51.
16. Eslami S.V. Ecology of wild radish (*Raphanus raphanistrum*): Crop-weed interactions and seed dormancy. Ph.D. Thesis, School of Agriculture, Food and Wine, The University of Adelaide. 2006. 143 p.
17. Evans L.T. *Crop Evolution, Adaptation and Yield.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1993.
18. Stiers E.N. Determination of competitive characteristics in red rice (*Oryza sativa* L.). M.Sc. Thesis, University of Arkansas, Fayetteville. 2002. 143 p.
19. Gibson K.D., Fischer A.J. Competitiveness of rice cultivars as a tool for crop-based weed management. In: Inderjit (Ed.), *Weed Biology and management.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 2004. P. 517–537.
20. Gill G., Davidson R. Weed interference. In: B. Sindel (Ed.), *Australian Weed Management Systems.* RG and FJ Richardson, Melbourne, Victoria, Australia. 2000. P. 61–80.
21. Gramig G.G., Stoltenberg D.E., Norman J.M. Weed species radiation-use efficiency as affected by competitive environment. *Weed Sci.* 54. 2006. P. 1013–1024.
22. Heap I. International survey of herbicide resistant weeds [Online], www.weedscience.org. (verified 1 October (2008)).
23. Jannink J.-L., Orf J.H., Jordan N.R., Shaw R.G. Index selection for weed suppressive ability in soybean. *Crop Sci.* 40. 2000. P. 1087–1094.
24. Kriedemann P., Anderson J. Growth and photosynthetic responses to manganese and copper deficiencies in wheat (*Triticum aestivum*) and barley grass (*Hordeum glaucum* and *H. leporinum*). *Funct. Plant Biol.* 15. 1988. P. 429–446.
25. Lemerle D., Gill G.S., Murphey C.E., Walker S.R., Cousens R.D., Mokhtari S., Peltzer S.J., Coleman R., Luckett D.J. Genetic improvement and agronomy for enhanced wheat competitiveness with weeds. *Aust. J. Agric. Res.* 52. 2001a. P. 527–548.
26. Liao M.T., Palta J.A., Fillery I.R.P. Root characteristics of vigorous wheat improve early nitrogen uptake. *Aust. J. Agric. Res.* 2006. 57. P. 1097–1107.
27. Linder C.R., Moore L.A., Lackson R.B. A universal molecular method for identifying underground plant parts to species. *Mol. Ecol.* 9. 2000. P. 1549–1559.
28. Lutman P.J.W., Dixon F.L., Risiott R. The response of four spring-sown combinable arable crops to weed competition. *Weed Res.* 34. 1994. P. 137–146.
29. Manschadi A., Hammer G., Christopher J., deVoil P. Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil* 303. 2008. P. 115–129.
30. Massinga R.A., Currie R.S., Trooien T.P. Water use and light interception under palmer amaranth (*Amaranthus palmeri* L.) and corn competition. *Weed Sci.* 51. 2003. P. 523–531.
31. McDonald G.K., Gill G.S. *Improving Crop Competitiveness with Weeds: Adaptations and Trade-Offs.* Elsevier Inc., Academic Press, San Diego. 2009.
32. McDonald G.K. Competitiveness against grass weeds in field pea genotypes. *Weed Res.* 43. 2003. P. 48–58.

33. McDonald G.K., Hollaway K.L., McMurray L. Increasing plant density improves weed competition in lentil. *Aust. J. Exp. Agric.* 2007. 47. P. 48–56.
34. McNickle G.G., Cahill J.E., Deyholos M.K. A PCR-based method for the identification of the roots of 10 co-occurring grassland species in mesocosm experiments. *Botany* 86. 2008. P. 485–490.
35. Miralles D.J., Slafer G. Radiation interception and radiation use efficiency of near isogenic wheat lines with different height. *Euphytica* 97. 1997. P. 201–208.
36. Murphy K.M., Dawson J.C. Relationship among phenotypic growth traits, yield and weed suppression in spring wheat landraces and modern cultivars. *Field Crops. Res.* 2008. 105. P. 107–115.
37. Ni H., Moody K., Robles R.P., Paller E.C., Bales J.S. *Oryza sativa* plant traits conferring competitive ability against weeds. *Weed Sci.* 2000. 48. P. 200–204.
38. Nordby D.E., Alderks D.L., Nafziger E.D. Competitiveness with weeds of soybean cultivars with different maturity and canopy width characteristics. *Weed Technol.* 21. 2007. P. 1082–1088.
39. Passioura J. Increasing crop productivity when water is scarce: from breeding to field management. *Agricultural Water Management*, 80. 2006. P. 176–196.
40. Pavlychenko T.K., Harrington J.B. Competitive efficiency of weeds and cereals crops. *Can. J. Res.* 10. 1934. P. 77–94.
41. Rebetzke G.J., Richards R.A. Genetic improvement of early vigour in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 50. 1999. P. 291–302.
42. Reynolds M.P., Acevedo £., Sayre K.D., Fischer R.A. Yield potential in modern wheat varieties: Its association with a less competitive ideotype. *Field Crops. Res.* 1994. 37. P. 149–160.
43. Richards R., Watt M., Rebetzke G. Physiological traits and cereal germplasm for sustainable agricultural systems. 2007. *Euphytica*. 154. P. 409–425.
44. Ryan G. Resistance of common groundsel to simazine and atrazine. *Weed Sci.* 18. 1970. 614 p.
45. Sadras V.O., Trapani N., Pereyra V.R., Lopez Pereira M., Quiroz F., Mortarini M. Intra-specific competition and fungal diseases as sources of variation in sunflower yield. *Field Crops Res.* 2000. 67. P. 51–58.
46. Schenk H.J. Root competition: Beyond resource depletion. *J. Ecol.* 2006. 94. P. 725–739.
47. Schwinning S., Ehleringer J.R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *J. Ecol.* 2001. 89. P. 464–480.
48. Seavers G.P., Wright K.J. Crop canopy development and structure influence weed suppression. *Weed Res.* 1999. 39. P. 319–328.
49. Sim L.C., Froud-Williams R.J., Gooding M.J. The influence of winter oilseed rape (*Brassica napus* ssp. *oleifem* var. *Biennis*) cultivar and grass genotype on the competitive balance between crop and grass weeds. *J. Agric. Sci.* 2007. 145. P. 329–342.
50. Sloane D.H.G., Gill G.S., VcDonald G.K. The impact of agronomic manipulation of early vigour in wheat on growth and yield in South Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 2004. 55. P. 645–654.
51. Sweeney S.M., Graham R.D., Anderson J.A., Kriedemann P.E., Webb M.J. Weed competition in manganese-deficient soil. Biennial Report, Waite Agricultural Research Institute. The University of Adelaide. 1989. 70 p.
52. Waines J.G., Ehdaie B. Domestication and crop physiology: Roots of green-revolution wheat. *Ann. Bot.* 100. 2007. № 5. P. 991–998.
53. Watson P.R., Derksen D.A., Van Acker R.C. The ability of 29 barley cultivars to compete and withstand competition. 2006. *Weed Sci.* 54. P. 783–792.
54. Wilson J., Steel J., Steel S.-L. Do plants ever compete for space? *Folia Geobot.* 2007. 42. P. 431–436.
55. Zhao D.L., Atlin G.N., Bastiaans L., Spiertz J.H.J. Cultivar weed-competitiveness in aerobic rice: Heritability, correlated traits and the potential for indirect selection in weed-free environments. *Crop Sci.* 2006. 46. P. 372–380.

CROP-WEED COMPETITIVENESS IN A CANOPY

E.I. KOSHKIN

(Russian Timiryazev State Agrarian University)

Crop competitiveness in a weedy canopy is dependent on a number of factors, including both early seed vigour, high seedling growth rate, especially of roots, growth stage, resource use efficiency, carbon metabolism type (C_3 - or C_4 - plants), stress tolerance, and soil characteristics (humidity, density, pH and fertility) as well as crop and weed density. Effective use of environmental resources (water, lighting, nutrients) by the crop and different kinds of weeds in a canopy determines the competitiveness of plant species. When species with the same type of carbon metabolism are compared the considered efficiency, especially water use efficiency, was revealed to be higher among the weeds. This is due to more tolerant photosynthesis under water limitation and more effective use of water for the development of plant organs. Weeds are also distinguished by higher efficiency of both macro- and micronutrients utilization. This response is nutrient specific and depends on the plant species and proportion of nutrients in the solution. Crop competitiveness depends on a large number of factors which makes it difficult to predict the result of such a competition between plants and to reveal possibility of detection the only one factor limiting the competitiveness. This factor may vary with environmental conditions. The analysis is also complicated by usually higher stress resistance of weed plants, though this resistance may notably change in ontogenesis of both crops and weeds. The attempts of breeders to identify the traits determining genotype competitiveness in order to use them for breeding resistant varieties in weedy canopy are still unsuccessful. However, there were identified the specific quantitative traits loci (QTL) for wheat, rice and sorghum. Genetic improvement and agronomy for enhanced crop competitiveness with weeds and identification of QTL for traits, conferring that, attracts attention of researches. Simulating the role of root and shoot traits in crop-weed community is one of the most important tools for evaluating parameters, correlating with crop competitiveness, which might be useful in breeding efficient crops (varieties).

Key words: crops, weedy species, crop-weed competition, resource use efficiency, resource depletion.

References

1. Asseng S., Turner N.C., Botwright T., Condon A.G. Evaluating the impact of a trait for increased specific leaf area on wheat yields using a crop simulation model. *Agron. J.* 2003. № 95. P. 10–19.
2. Botwright T.I., Condon A.C., Rebetzke G.J., Richards R.A. Field evaluation of early vigour for genetic improvement of grain yield in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 2002. № 53. P. 1137–1145.
3. Burgoss N.R., Norman R.J., Gealy D.R., Black P. Competitive N uptake between rice and weedy rice. *Field Crops Res.* 2006. № 99. 105 p.
4. Carlson H.L., Hill J.E. Wild oat (*Avena fatua* L.) competition with spring wheat: Effects of nitrogen fertilization. *Weed Sci.* 1986. № 34. P. 29–33.
5. Castaneda-Lopez C., Richards R.A., Farquhar G.D., Williamson R.E. Seed and seedling characteristics contributing to variation in early vigor among temperate cereals. *Crop Science.* 1996. № 36. P. 1257–1266.

6. *Caton B.P., Cope A.E., Mortimer M.* Growth traits of diverse rice cultivars under severe competition: Implications for screening for competitiveness. *Field Crops Res.* 2003. № 83. P. 157–172.
7. *Cavero J., Zaragoza C., Suso M.L., Pardo A.* Competition between maize and *Datura stramonium* in an irrigated field under semi-arid conditions. *Weed Res.* 1999. № 39. P. 225–240.
8. *Coleman R.K., Gill C.S., Rebetzke G.J.* Identification of quantitative trait loci for traits conferring weed competitiveness in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 2001. № 52. P. 1235–1246.
9. *Condon A.G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar C.D.* Improving intrinsic water use efficiency and crop yield. *Crop Sci.* 2002. № 42. P. 122–131.
10. *Cox W.J., Hahn R.R., Stachowski P.J.* Time of weed removal with glyphosate affects corn growth and yield components. *Agron. J.* 2006. № 98. P. 349–353.
11. *Craine J.M.* Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant Soil.* 2006. № 285. P. 171–185.
12. *Dingkuhn M., Johnson D.E., Sow A., Audebert A.Y.* Relationships between upland rice canopy characteristics and weed competitiveness. *Field Crops Res.* 1999. № 61. P. 79–95.
13. *Donald C.M., Hamblin J.* The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Adv. Agron.* 1983. № 36. P. 97–143.
14. *Dudley S.A., File A.L.* Kin recognition in an annual plant. *Biol. Lett.* 2007. № 3. P. 435–438.
15. *Dunbabin V.* Simulating the role of rooting traits in crop–weed competition. *Field Crops Res.* 2007. № 104. P. 44–51.
16. *Eslami S.V.* Ecology of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): Crop–weed interactions and seed dormancy. Ph.D. Thesis, School of Agriculture, Food and Wine, the University of Adelaide. 2006. 143 p.
17. *Evans L.T.* *Crop Evolution, Adaptation and Yield.* Cambridge University Press. Cambridge, UK. 1993.
18. *Stiers E.N.* Determination of competitive characteristics in red rice (*Oryza saliva* L.). M.Sc. Thesis, University of Arkansas, Fayetteville. 2002. 143 p.
19. *Gibson K.D., Fischer A.J.* Competitiveness of rice cultivars as a tool for crop-based weed management. In: Inderjit (Ed.), *Weed Biology and management.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 2004. P. 517–537.
20. *Gill G., Davidson R.* Weed interference. In: B. Sindel (Ed.), *Australian Weed Management Systems.* RG and FJ Richardson, Melbourne, Victoria, Australia. 2000. P. 61–80.
21. *Gramig G.G., Stoltenberg D.E., Norman J.M.* Weed species radiation–use efficiency as affected by competitive environment. *Weed Sci.* 2006. № 54. P. 1013–1024.
22. *Heap I.* International survey of herbicide resistant weeds [Online], 2008. Available at: www.weedscience.org. (verified 1 October, 2008).
23. *Jannink J.-L., Orf J.H., Jordan N.R., Shaw R.G.* Index selection for weed suppressive ability in soybean. *Crop Sci.* 2000. № 40. P. 1087–1094.
24. *Kriedemann P., Anderson J.* Growth and photosynthetic responses to manganese and copper deficiencies in wheat (*Triticum aestivum* L.) and barley grass (*Hordeum glaucum* and *H. leporinum*). *Funct. Plant Biol.* 1988. № 15. P. 429–446.
25. *Lemerle D., Gill G.S., Murphey C.E., Walker S.R., Cousens R.D., Mokhtari S., Peltzer S.J., Coleman R., Luckett D.J.* Genetic improvement and agronomy for enhanced wheat competitiveness with weeds. *Aust. J. Agric. Res.* 2001. № 52. P. 527–548.
26. *Liao M.T., Palta J.A., Fillery I.R.P.* Root characteristics of vigorous wheat improve early nitrogen uptake. *Aust. J. Agric. Res.* 2006. № 57. P. 1097–1107.
27. *Linder C.R., Moore L.A., Lackson, R.B.* A universal molecular method for identifying underground plant parts to species. *Mol. Ecol.* 2000. № 9. P. 1549–1559.
28. *Lutman P.J.W., Dixon F.L., Risiott R.* The response of four spring-sown combinable arable crops to weed competition. *Weed Res.* 1994. № 34. P. 137–146.

29. Manschadi A., Hammer G., Christopher J., deVoil P. Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Soil*. 2008. № 303. P. 115–129.
30. Massinga R.A., Currie R.S., Trooien T.P. Water use and light interception under palmer amaranth (*Amaranthus palmeri* L.) and corn competition. *Weed Sci*. 2003. № 51. P. 523–531.
31. McDonald G.K., Gill G.S. *Improving Crop Competitiveness with Weeds: Adaptations and Trade-Offs*. 2009. Elsevier Inc., Academic Press, San Diego.
32. McDonald G.K. Competitiveness against grass weeds in field pea genotypes. *Weed Res*. 2003. № 43. P. 48–58.
33. McDonald G.K., Hollaway K.L., McMurray L. Increasing plant density improves weed competition in lentil. *Aust. J. Exp. Agric*. 2007. № 47. P. 48–56.
34. McNickle G.G., Cahill J.E., Deyholos M.K. A PCR-based method for the identification of the roots of 10 co-occurring grassland species in mesocosm experiments. *Botany*. 2008. № 86. P. 485–490.
35. Miralles D.J., Slafer G. Radiation interception and radiation use efficiency of near isogenic wheat lines with different height. *Euphytica*. 1997. № 97. P. 201–208.
36. Murphy K.M., Dawson J.C., Jones S.S. Relationship among phenotypic growth traits, yield and weed suppression in spring wheat landraces and modern cultivars. *Field Crops Res*. 2008. № 105. P. 107–115.
37. Ni H., Moody K., Robles R.P., Paller EC, Bales J.S. *Oryza sativa* plant traits conferring competitive ability against weeds. *Weed Sci*. 2000. № 48. P. 200–204.
38. Nordby D.E., Alderks D.L., Nafziger E.D. Competitiveness with weeds of soybean cultivars with different maturity and canopy width characteristics. *Weed Technol*. 2007. № 21. P. 1082–1088.
39. Passioura J. Increasing crop productivity when water is scarce: from breeding to field management. *Agricultural Water Management*. 2006. № 80. P. 176–196.
40. Pavlychenko T.K., Harrington J.B. Competitive efficiency of weeds and cereals crops. *Can. J. Res*. 1934. № 10. P. 77–94.
41. Rebetzke G.J., Richards R.A. Genetic improvement of early vigour in wheat. *Aust. J. Agric. Res*. 1999. № 50. P. 291–302.
42. Reynolds M.P., Acevedo £., Sayre K.D., Fischer R.A. Yield potential in modern wheat varieties: Its association with a less competitive ideotype. *Field Crops Res*. 1994. № 37. P. 149–160.
43. Richards R., Watt M., Rebetzke G. Physiological traits and cereal germplasm for sustainable agricultural systems. *Euphytica*. 2007. № 154. P. 409–425.
44. Ryan G. Resistance of common groundsel to simazine and atrazine. *Weed Sci*. 1970. № 18. 614 p.
45. Sadras V.O., Trapani N., Pereyra V.R., Lopez Pereira M., Quiroz F, Mortarini M. Intra-specific competition and fungal diseases as sources of variation in sunflower yield. *Field Crops Res*. 2000. № 67. P. 51–58.
46. Schenk H.J. Root competition: Beyond resource depletion. *J. Ecol*. 2006. № 94. P. 725–739.
47. Schwinning S., Ehleringer J.R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *J. Ecol*. 2001. № 89. P. 464–480.
48. Seavers G.P., Wright K.J. Crop canopy development and structure influence weed suppression. *Weed Res*. 1999. № 39. P. 319–328.
49. Sim L.C., Froud-Williams R.J., Gooding M.J. The influence of winter oilseed rape (*Brassica napus* ssp. *oleifem* var. *Biennis*) cultivar and grass genotype on the competitive balance between crop and grass weeds. *J. Agric. Sci*. 2007. № 145. P. 329–342.
50. Sloane D.H.G., Gill G.S., McDonald G.K. The impact of agronomic manipulation of early vigour in wheat on growth and yield in South Australia. *Aust. J. Agric. Res*. 2004. № 55. P. 645–654.
51. Sweeney S.M., Graham R.D., Anderson J.A., Kriedemann P.E., Webb M.J. Weed competition in manganese-deficient soil. *Biennial Report*. Waite Agricultural Research Institute, the University of Adelaide. 1989. 70 p.

52. *Waines J.G., Ehdaie B.* Domestication and crop physiology: Roots of green-revolution wheat. *Ann. Bot.* 2007. Vol. 100. № 5. P. 991–998.

53. *Watson P.R., Derksen D.A., Van Acker R.C.* The ability of 29 barley cultivars to compete and withstand competition. *Weed Sci.* 2006. № 54. P. 783–792.

54. *Wilson J., Steel J., Steel S.-L.* Do plants ever compete for space? *Folia Geobot.* 2007. № 42. P. 431–436.

55. *Zhao D.L., Atlin G.N., Bastiaans L., Spiertz J.H.J.* Cultivar weed-competitiveness in aerobic rice: Heritability, correlated traits and the potential for indirect selection in weed-free environments. *Crop Sci.* 2006. № 46. P. 372–380.

Кошкин Евгений Иванович — д. б. н., проф. кафедры физиологии растений РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Москва, Тимирязевская ул., 49; e-mail: EKoshkin@rgau-msha.ru).

Koshkin Evgenii Ivanovich — Doctor of Biological Sciences, Professor, the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49; e-mail: EKoshkin@rgau-msha.ru).