

УДК 633.11«321»:581.145

ФОРМИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ КРУПНОСТИ ЗЕРНА В КОЛОСЕ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Ю.Б. КОНОВАЛОВ, В.С. РУБЕЦ

(Кафедра селекции и семеноводства полевых культур)

В течение 3 лет у 4—6 сортов яровой пшеницы изучали потенциальную крупность зерна в виде объема зачатков колосков, цветков и завязей на этапах органогенеза (сформировавшаяся крупность была представлена средней массой 1 зерна). Отмечено сохранение сортоспецифичности, нарушаемое взаимодействием генотип — среда. Прогноз конечной крупности зерна возможен (не во все годы) с начала формирования завязей. Сделано предположение об усложнении генетического контроля крупности зерна в ходе онтогенеза. Сортоспецифичность числа колосков в колосе часто связана с уровнем адаптивности сорта. На заключительных этапах органогенеза прослежена связь: площадь листовых пластинок, биомасса побега — потенциальная и сформировавшаяся крупность зерновок.

До сих пор при изучении потенциальной продуктивности колоса на различных этапах органогенеза оперировали числом элементов, предопределяющим количество зерен, в зрелом колосе [12—14, 16—18]. Второй равнозначный элемент — средняя масса одной зерновки в ее потенциальном виде — не изучался. В данной статье излагаются результаты такого изучения. Попутно для полноты картины определяли и

потенциальное число зерен (число зачатков колосков и цветков в колоске). Естественно, что данные о потенциальной продуктивности сопоставляли с данными о реальном числе зерен и средней массе зерновки зрелого колоса. Изучали также зависимость между площадью листовых пластинок и биомассой побега, с одной стороны, и потенциальной и реальной средней массой одной зерновки, с другой. Вариации указанных показа-

телей давали 3 фактора: сорт, год и этап органогенеза.

Исследовали соответствие у различных сортов:

1) потенциального (и реального) числа зерен на одних и тех же этапах органогенеза в один и тот же год и в разные годы;

2) потенциальной (и реальной) крупности зерен на различных этапах органогенеза в один и тот же год;

3) потенциальной (и реальной) крупности зерен, с одной стороны, и площади листовой поверхности и биомассы побега, с другой.

Полученные результаты позволили судить о характере генетической детерминации крупности зерна и о возможности прогноза средней массы одной зерновки по наблюдениям за потенциальной крупностью.

Методика

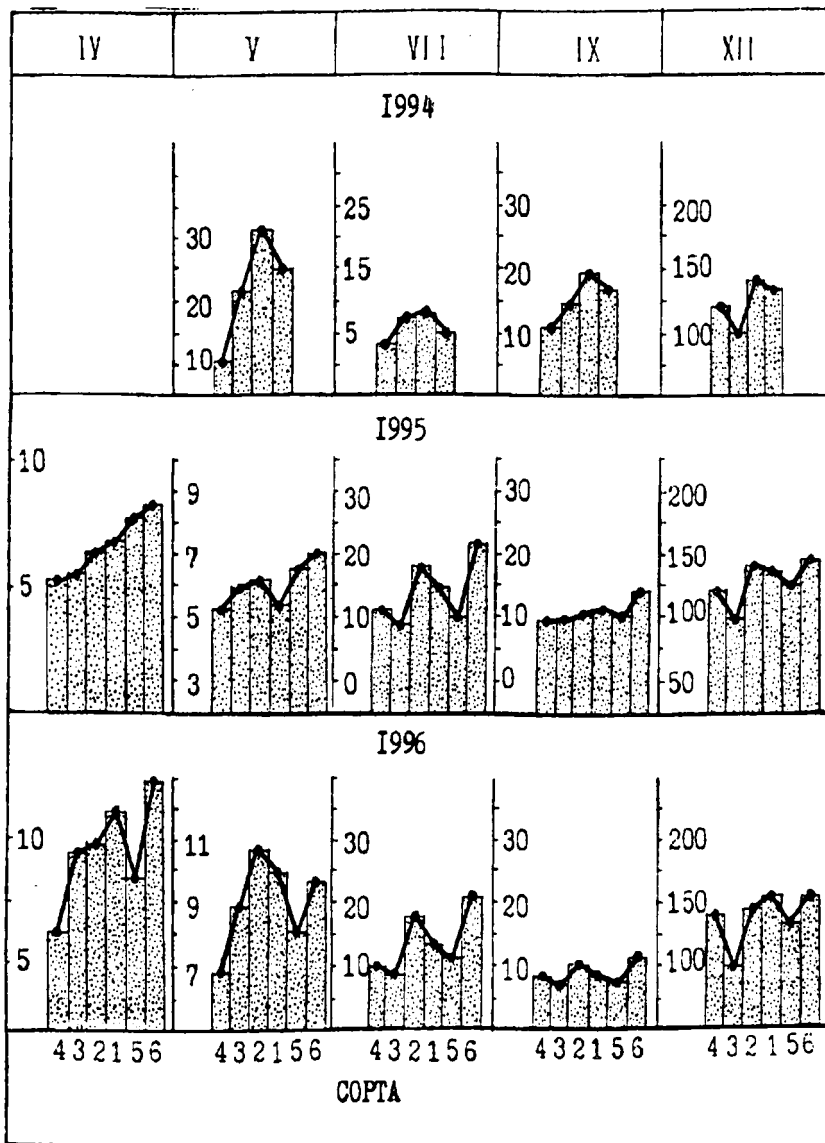
Работа была проведена на селекционно-генетической станции им. П.И. Лисицина в Тимирязевской академии на участке с выравненным фоном по пласту клевера. В 1994 г. в опыте изучали 4 сорта мягкой яровой пшеницы: 1. Ostka Strelecka (продуктивный, малозерный, крупнозерный колос), 2. WW15984 (продуктивный, многозерный, крупнозерный), 3. Балаганка (непродуктивный, многозерный, мелкозерный), 4. Лютеценс 112 (непродуктивный, малозерный, мелкозерный колос). В 1995 и 1996 гг. к ним добавили еще 2 сорта: 5. Эритроспермум 341 (непродуктивный, малозерный, крупнозерный), 6. Рудна (продуктивный, многозерный, крупнозер-

ный). Сорта фигурируют на рисунке и в таблицах под обозначенными здесь цифрами.

Семена высевали с помощью специального посевого приспособления при одинаковой площади питания $5 \times 7 \text{ см}^2$ на полосы шириной 1 м. Площадь делянки для каждого сорта — $4,8 \text{ м}^2$. Повторность 3-кратная, расположение сортов в повторении рендомизированное.

В течение вегетации брали пробы (10 растений с делянки) на определенных этапах органогенеза по Ф.М. Куперман [13]. Колосья главных побегов (зачаточные колосья предварительно извлекали из свернутых влагалищ листьев) фиксировали в 70% этаноле. Вегетативную массу фиксировали в течение часа при температуре 105°C , затем досушивали до воздушно-сухой массы в условиях лаборатории. Зерновки в фазу полной спелости извлекали из колосьев перед фиксацией вегетативной массы и досушивали в тех же условиях до воздушно-сухого состояния.

Исследовали колоски 7-го и 9-го уступов колосового стержня главного колоса, т.е. те части колоса, в которых формируются самые крупные зерновки. В качестве показателей потенциальной крупности зерновки использовали объемы зачатков колосков на IV этапе органогенеза, цветков — на V этапе, зачаточных завязей — на VII и зрелых завязей — на IX этапе. За показатель сформировавшейся крупности зерновки (XII этап) принимали ее массу. Объем вычисляли, уподобляя названные зачатки $1/4$ эллипсоида



Формирование крупности зерновки в колосе (для совокупности первых трех цветков в колоске на разных этапах органогенеза — IV, V, VII, IX, XII).

IV — объем колосковых примордиев, 10^{-3} мм^3 ; V — объем зачатков цветков, 10^{-3} мм^3 ; VII — объем зачаточных завязей, 10^{-2} мм^3 ; IX — объем завязей, мм^3 ; XII — масса зерновки, мг

вращения и используют в качестве его осей линейные размеры соответствующих элементов потенциальной продуктивности, измеренные с помощью окуляр-микрометра под стереоскопическим микроскопом МБС-10. Площадь листьев (листовых пластинок) определяли в каждой пробе по Аниксеву, Кутузову [3].

О соответствии показателей различных сортов судили на основании графического анализа столбчатых диаграмм, отражающих значение признака каждого сорта. Для наглядности соединяли верхние уровни столбцов диаграммы. Количественную меру соответствия давал корреляционный анализ. Поскольку нас интересовало соответствие различий между сортами, оперировали разностями показателей сортов. Так, для 4 сортов это были разности: 1-й минус 2-й сорт, 1-й минус 3-й, 1-й минус 4-й, 2-й минус 3-й, 2-й минус 4-й и 3-й минус 4-й. Использовали только прямые разности, но не обратные (например, не учитывали разность 2-й минус 1-й сорт), с учетом знака. Такой способ корреляционного анализа позволил исключить из него общие для различных сортов части показателей, которые могли искусственно завышать коэффициенты корреляции. Другим способом вариационно-статистической обработки данных был дисперсионный анализ. Чтобы свернуть информацию и в то же время сделать ее более точной, оперировали средними для колосков 7-го и 9-го уступов, предварительно убедившись, что данные о них идентичны. Точно также поступили,

объединив данные о потенциальной (и реальной) крупности зерновки 1, 2 и 3-го цветков. Усреднили также число колосков в колосе начиная с V этапа, так как к этому этапу оно окончательно стабилизируется. Различные уровни значимости обозначали следующим образом: * — 5, ** — 1, *** — 0,1%.

Все годы опыта в общем различались по метеоусловиям в период вегетации, хотя в 1995 и 1996 гг. последние были относительно сходными между собой и отличались от условий 1994 г. В 1994 г. в течение прохождения растениями I—V этапов органогенеза стояла влажная и холодная погода, а в 1995 и 1996 гг. — засушливая жаркая. На VII этапе в 1994 г. отмечались избыточное увлажнение и относительно низкая температура воздуха, в 1995—1996 гг. — недостаток осадков, высокая температура. Цветение (IX этап) в 1994 г. проходило при отсутствии осадков и относительно низкой температуре, в 1995—1996 гг. — в условиях небольшого количества осадков и относительно высокой температуры, налив — соответственно в условиях высокой температуры и отсутствия осадков и при невысокой температуре воздуха и выпадении значительного количества осадков.

Результаты

Число колосков в колосе стабилизируется к V этапу и, следовательно, вопрос о динамике его потенциального значения интереса не представляет. Сортные раз-

личия по этому показателю не вызывают сомнений (хотя наряду с авторами, признающими его сортоспецифичность [2, 15, 18, 24], есть исследователи, придерживающиеся противоположной точки зрения [9]). Об этом свидетельствуют данные табл. 1, из которой следует, что в 1994 г. заложилось значительно большее число ко-

лосков, чем в 1995 и 1996 гг., вследствие более благоприятных условий вегетации (хорошая влагообеспеченность, невысокая температура воздуха). Соответствующие разности значимы на 1—0,1% уровне; 1995 год был несколько более благоприятным в этом отношении по сравнению с 1996.

Таблица 1

Количество колосков в главном колосе яровой пшеницы

| Год | Сорт | | | | | | НСР ₀₅ |
|------|------|------|------|------|------|------|-------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | |
| 1994 | 18,3 | 17,9 | 18,2 | 18,6 | — | — | 0,2 |
| 1995 | 16,9 | 16,5 | 17,6 | 15,5 | 16,4 | 15,4 | 0,3 |
| 1996 | 14,8 | 16,3 | 16,2 | 16,2 | 15,7 | 15,0 | 0,5 |

Наиболее интересны различия в реакции сортов на условия года. При сопоставлении разности числа колосков в разные годы у изучаемых сортов было выявлено, что различия во многих случаях значимы (табл. 2). Можно отметить и определенные закономерности. Так, сорт Ostka

Strelecka (1-й) из 9 случаев значимых разностей только в одном показал меньшую, чем Лютенценс 112 (4-й), вариабельность, связанную с условиями года, что выдает его более низкую адаптивность. Гораздо лучше выглядят сорта WW15984 (2-й) и Рудна (6-й).

Таблица 2

Сортовые различия изменения числа колосков от года к году

| Год | Сорт | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|--------|--------|---------|------|--------|-------|---------|-------|------|---------|-----|------|---------|------|------|
| | 1-2 | 1-3 | 1-4 | 1-5 | 1-6 | 2-3 | 2-4 | 2-5 | 2-6 | 3-4 | 3-5 | 3-6 | 4-5 | 4-6 | 5-6 |
| 1994-1995 | -0,1 | 0,7* | -1,8*** | - | - | 0,8** | -1,7*** | - | - | -2,5*** | - | - | - | - | - |
| 1994-1996 | 1,8*** | 1,5*** | 0,9* | - | - | -0,3 | -0,8* | - | - | -0,5 | - | - | - | - | - |
| 1995-1996 | 1,9*** | 0,7 | 2,8*** | 0,9* | 1,8*** | -1,1* | 0,9* | -1,0* | -0,1 | 2,0*** | 0,1 | 1,0* | -1,9*** | 1,0* | 0,9* |

Примечание. Первое обозначение года или сорта — уменьшаемое, второе — вычитаемое.

Возвращаясь к табл. 1, можно отметить, что различия между сортами в 1994 г. были минимальными. Они возросли в неблагоприятные 1995 и 1996 гг., которые выступают как дифференцирующий фактор.

Потенциальное число цветков можно видеть на VII этапе органогенеза. В одном из наиболее развитых колосков (7-го уступа) оно довольно велико и обнаруживает как сортовые различия, так и различия, связанные с условиями года (табл. 3). Наилучшие показатели в 1994 г., наихудшие — в 1995. Уже к следующему этапу часть цветков (по крайней мере, в 1994 г., и в какой-то мере

в 1995 г.) элиминировалась. Обозначились фертильные цветки. При этом количество их не было связано с общим числом цветков на предыдущем этапе. Так, в 1994 г. оно меньше, чем в 1996 г. Виден и сброс завязей (но уже в гораздо меньшем масштабе) от IX к XII этапу. Попытки найти связь между числом зерен в зрелом колосе и числом цветков на VII и IX этапах (в том числе фертильных на IX этапе) успеха не имели. Лишь в 1995 г. такие связи обнаружены (коэффициенты корреляции от 0,61 (VII этап) до 0,97 (все цветки IX этапа) и 0,87 (фертильные цветки IX этапа).

Таблица 3

Количество цветков (зерновок) в 7-м колоске главного колоса на разных этапах органогенеза

| Год | Сорт | | | | | | НСР ₀₅ |
|------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | |
| <i>VII</i> | | | | | | | |
| 1994 | 9,8 | 10,1 | 10,0 | 10,2 | — | — | 0,1 |
| 1995 | 7,9 | 8,0 | 8,4 | 8,5 | 8,5 | 7,7 | 0,3 |
| 1996 | 9,0 | 8,6 | 8,5 | 9,0 | 8,0 | 9,6 | 1,1 |
| <i>IX*</i> | | | | | | | |
| 1994 | <u>6,8</u> 3,8 | <u>8,1</u> 3,7 | <u>9,2</u> 3,7 | <u>8,7</u> 4,4 | — — | — — | <u>0,2</u> 0,5 |
| 1995 | <u>7,5</u> 3,4 | <u>7,8</u> 3,9 | <u>7,8</u> 3,4 | <u>7,9</u> 4,2 | <u>7,5</u> 3,2 | <u>9,8</u> 4,5 | <u>0,4</u> 0,5 |
| 1996 | <u>8,5</u> 4,1 | <u>9,0</u> 5,0 | <u>8,1</u> 4,1 | <u>9,2</u> 5,0 | <u>8,0</u> 3,9 | <u>9,8</u> 5,5 | <u>0,4</u> 0,2 |
| <i>XII</i> | | | | | | | |
| 1994 | 3,8 | 3,2 | 3,6 | 3,5 | — | — | 0,3 |
| 1995 | 3,3 | 3,6 | 3,4 | 3,5 | 3,1 | 4,3 | 0,3 |
| 1996 | 3,8 | 3,7 | 3,7 | 3,4 | 4,4 | 5,4 | 0,4 |

* По IX этапу: в числителе — общее количество цветков, в знаменателе — фертильных.

Потенциальная (и сформировавшаяся) крупность зерновки (сумма зерновок 1, 2 и 3-го цветков) в целом для колосков 7-го и 9-го уступов на различных этапах органогенеза у разных сортов показана на рисунке. Характер кривых, полученных от соединения ординат показателей сортов в разные годы, оставляет впечатление определенного подобия, особенно для VII—XII этапов органогенеза, что говорит о довольно ранней детерминации сортоспецифической крупности зерновок (объем колосковых примордиев на IV этапе не является показателем потенциальной крупности зерновок, поскольку он отражает и их потенциальное количество, в том числе и их меристемы, из которых будут формироваться зачатки цветков различного порядка). Более детально рассмотренные показывает, что сорта по потенциальной крупности зерновок могут в разные годы меняться местами. Но эти изменения не имеют радикального характера. Так, у 4 сортов, изучавшихся 3 года, на первом месте по этому показателю почти всегда идет WW15984 (№ 2), на втором — Ostka Strelecka (№ 1). Лютесценс 112 (№ 4) занимает последнее место, за исключением XII этапа, тогда как по средней массе зерновки он превосходит Балаганку (№ 3). Если взять все 6 сортов (2 года), то обращает на себя внимание сорт Рудна (№ 6), который лидирует практически на всех этапах.

Количественная оценка через коэффициенты корреляции разностей сортов в общем подтверждает описанное выше. Для 4 сор-

тов она дана в табл. 4, для 6 — коэффициенты корреляции между данными 1995 и 1996 гг. на IV, V, VII, IX и XII этапах были равны соответственно 0,83^{***}, 0,68^{**}, 0,96^{***}, 0,94^{***} и 0,86^{***}.

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между значениями потенциальной (и сформировавшейся) крупности, полученными в разные годы (для 4 сортов)

| Этап органогенеза | 1994—1995 гг. | 1994—1996 гг. | 1995—1996 гг. |
|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| V | 0,92 ^{**} | 0,95 ^{**} | 0,81 [*] |
| VII | 0,19 | 0,14 | 0,98 ^{**} |
| IX | 0,59 | 0,38 | 0,86 ^{**} |
| XII | 0,91 ^{**} | 0,98 ^{**} | 0,82 [*] |

Обращает на себя внимание отсутствие связи на VII этапе для 4 сортов между данными 1994 г., с одной стороны, и 1995, 1996 г. — с другой. Слабая, статистически не доказанная связь характерна в этом случае и для IX этапа (сформировавшиеся завязи). Это говорит о разной реакции сортов на условия конкретных лет (1994—1995, 1996). Заметим, что в сходные по метеословиям годы на VII и IX этапах и для 4 сортов обнаружена тесная связь. На V и XII этапах и для контрастных лет 4 сорта показывают очень тесную связь. Тут может быть предложена такая интерпретация. Начальные этапы органогенеза относительно независимы от метеословий. Это — фаза кущения, растения еще малы, и по крайней мере один из важнейших факторов — водообеспеченность — не бывает

в минимуме (расход на транспирацию невелик, еще есть запасы влаги в почве после зимы). Сохраняется и какое-то влияние гетеротрофного питания за счет эндосперма семени. Все это создает условия для выявления сортоспецифичного и не связанного с внешними условиями формирования. Объем меристем зачатков в данное время предположительно имеет простой (олигогенный) генетический контроль. В литературе отмечен случай моногенного контроля крупности зерна [5]. Последующие этапы в большей степени подвержены влиянию внешней среды. Сортоспецифичность включает здесь реакцию на ее факторы. В силу этого синхронность реакции сортов в отношении формирования и развития зачаточных завязей и самих (зрелых) завязей нарушается, что проявляется в ослаблении или разрушении корреляционных связей между показателями разных лет. Генетический контроль в силу включения экологической компоненты, надо полагать, усложняется и становится полигенным.

Восстановление корреляционных связей между данными разных лет к XII этапу (масса зерновки), по-видимому, обязано компенсационным явлениям, связанным с элиминацией части зачатков вследствие недостатка питания, что позволяет сохранить крупность зерна на определенном, свойственном сорту, уровне. Выше была показана элиминация значительной части зачатков цветков, а также стерильной другой их еще большей части. То же продемонстрировано в других работах [1, 4, 8, 11, 21, 25].

Мы попытались выявить реакцию сортов в отношении формирования определенного объема зачатков на условия разных лет еще одним способом. Было использовано поочередное исключение одного из сортов из корреляционного анализа. Если оно дает существенное изменение коэффициента корреляции показателей потенциальной (и сформированной) продуктивности, полученных для какой-нибудь пары лет, это означает, что реакция исключенного сорта на погодные различия упомянутых лет отличается от реакции остальной массы сортов. Для такого анализа годятся только 1995 и 1996 гг., поскольку мы располагаем здесь данными о 6 сортах и исключение одного из них все-таки оставляет 5 сортов. Эта пара лет сходна по погодным условиям, что затрудняет анализ, но не исключает его, так как некоторые различия в метеоусловиях все-таки имеются. Следует сказать, что значимость разностей коэффициентов корреляции будет невелика, поскольку статистическое варьирование их значительно возрастает по сравнению с исходными коэффициентами. По этой причине удовлетворялись 10% уровнем значимости. Выявлено всего 2 случая существенности разностей коэффициентов корреляции. Один относится к исключению сорта Лютесценс 112 (№ 4) и VII этапу органогенеза, другой — сорта Рудна (№ 6) и IX этапу органогенеза. В обоих случаях исключение одного из сортов уменьшило коэффициент корреляции. Следовательно, остальные сорта реагируют на различие погодных условий

1995 и 1996 гг. несколько иначе, чем названные. Полученные результаты подтверждают вывод о проявлении разной реакции сортов на различия в метеоусловиях вегетационных периодов различных лет в отношении формирования потенциальной продуктивности на VII и IX этапах органогенеза.

Соответствие соотношения потенциальной крупности зерна разных сортов на различных этапах органогенеза в один и тот же год прослеживается не так отчетливо, как его соответствие в пределах одного этапа для разных лет (рисунок), что подтверждает и корреляционный анализ (табл. 5 и 6). При этом ясно прослеживается опять-таки влияние года. Например, для 4 сортов в 1994 г. V этап показывает хорошую связь с VII и IX, а в 1995 и 1996 гг. эти связи слабее и статистически не доказаны. VII этап все 3 года хорошо связан с IX. Словом, связи ранних этапов (вплоть до сформировавшихся завязей) налицо, хотя и разной силы в зависимости от года.

Таблица 5

Коэффициенты корреляции между показателями потенциальной (и сформировавшейся) крупности зерна, полученными на разных этапах органогенеза (для 4 сортов)

| Этапы органогенеза | 1994 г. | 1995 г. | 1996 г. |
|--------------------|---------|---------|---------|
| V—VII | 0,96** | 0,64 | 0,51 |
| V—IX | 0,97** | 0,51 | 0,35 |
| V—XII | -0,21 | 0,36 | -0,15 |
| VII—IX | 0,88** | 0,84* | 0,98** |
| VII—XII | -0,44 | 0,93** | 0,70 |
| IX—XII | -0,05 | 0,89* | 0,80 |

Наибольший интерес (в видах раннего прогноза крупности зерновок) представляют связи конечного XII этапа (масса зерновки) с другими этапами органогенеза. V этап (зачатки цветков) такой связи не дает, и только начиная с формирования завязей (VII и IX этапы) прогноз конечной массы зерновок возможен, но не каждый год. Так, 1994 год вследствие, очевидно, достаточно резкой смены погоды от колошения до созревания (с холодной на теплую) никакой связи не показывает.

Все сказанное подтверждается корреляционным анализом 6 сортов. Коротко можно сказать, что соседние этапы теснее связаны, чем отдаленные, а прогноз крупности зерен становится возможным с VII этапа.

В анализ 6 сортов включен и IV этап (колосковые примордии). Примечательно, что, несмотря на двоякое значение потенции, связанной с объемами колосковых зачатков (число зерен и их крупность), прослеживается связь с показателями потенциальной крупности зерен последующих этапов и даже с конечной (средней) массой зерен. Это говорит о ранней, изначальной генетической детерминации крупности зерновок, которая впоследствии (как уже отмечалось) корректируется адаптивными свойствами сорта (разумеется, тоже генетически детерминированными).

Исключение отдельных сортов из корреляционного анализа, цель которого описана выше, дало значительно больше значимых различий коэффициентов корреляции всего комплекса и

комплекса с исключением одного из сортов, чем в случае, когда исследовалось соответствие разных лет в пределах определенного этапа органогенеза. Таких различий оказалось 8: сорт Ostka Strelecka (№ 1), корреляция IV и V этапов в 1995 г., исключение сорта увеличило связь; Эритроспермум 341 (№ 5), IV—IX в 1995 г., увеличение связи; Рудна (№ 6), VII—XII в 1995 г., уменьшение связи; WW15984 (№ 2), IV—V в 1996 г., увеличение связи; Балаганка (№ 3), IV—XII и V—XII в 1996 г., увеличение связи; Рудна (№ 6), IV—VII и IV—IX в 1996 г., уменьшение связи. В первых 4 случаях различия значимы на 1% уровне, в последующих — на 10%. Таким образом, о случайности говорить не приходится: указанные сорта, в отличие от остальных, несколько иначе реагировали на погоду в определенные этапы органогенеза. Менее вероятно специфическая динамика потенциальной крупности зерен, не зависящая от внешних условий.

Таблица 6

Коэффициенты корреляции между показателями потенциальной (и сформировавшейся) крупности зерна, полученными на разных этапах органогенеза (для 6 сортов)

| Этап органогенеза | 1995 г. | 1996 г. |
|-------------------|---------|---------|
| IV—V | 0,89*** | 0,83*** |
| IV—VII | 0,58* | 0,77*** |
| IV—IX | 0,74*** | 0,74*** |
| IV—XII | 0,59* | 0,50 |
| V—VII | 0,58* | 0,81*** |
| V—IX | 0,66** | 0,73** |
| V—XII | 0,47 | 0,43 |
| VII—IX | 0,88*** | 0,98*** |
| VII—XII | 0,96*** | 0,80*** |
| IX—XII | 0,84*** | 0,80*** |

В заключение рассмотрим связи между потенциальной (и сформировавшейся) крупностью зерен, с одной стороны, и биомассой побега и площадью листовых пластинок, с другой. Основной источник формирования биомассы побега — фотосинтез. Не случайно во многих работах констатируется связь между площадью листовых пластинок и продуктивностью [6, 11, 17, 20]. В данном случае представилась возможность проследить связь не только с конечной крупностью зерна, но и с потенциальной на разных этапах органогенеза (табл. 7 и 8). Можно констатировать наличие довольно тесной связи начиная с VII этапа органогенеза в 1995 и 1996 гг. Оба года — неблагоприятные, что, по мнению ряда авторов, как раз и обуславливает связь площади листьев и продуктивности [11, 23].

Таблица 7

Коэффициенты корреляции между показателями потенциальной (и сформировавшейся) крупности зерна и площадью листовых пластинок, сформированных на главном побеге к соответствующим этапам органогенеза

| Этап органогенеза | 1994 г. | 1995 г. | 1996 г. |
|-------------------|---------|---------|---------|
| IV | — | 0,19 | -0,43 |
| V | 0,61 | 0,36 | -0,16 |
| VII | -0,83* | 0,86*** | 0,88*** |
| IX | 0,11 | 0,56* | 0,79*** |

В 1994 г. можно отметить тесную связь биомассы побега на IX

и XII этапах с потенциальной и сформировавшейся крупностью зерна.

Таблица 8

Коэффициенты корреляции между показателями потенциальной (и сформировавшейся) крупности и сухой массой побега, накопленной к соответствующим этапам органогенеза

| Этап органогенеза | 1994 г. | 1995 г. | 1996 г. |
|-------------------|---------|---------|---------|
| IV | — | 0,87*** | -0,45 |
| V | 0,82** | 0,41 | -0,39 |
| VII | -0,73 | 0,82*** | 0,50 |
| IX | 0,91** | 0,83*** | 0,76*** |
| XII | 0,92** | — | 0,96*** |

VII этап характеризуется неким провалом или даже отрицательными связями. Остается открытым вопрос, является ли это следствием своеобразных конкурентных отношений биомасса — потенциальная продуктивность [10, 11] или наличие ошибки в эксперименте.

Нет оснований считать, что уровень накопления биомассы является непосредственной причиной формирования той или иной потенциальной крупнозерности. Возможно — это параллельные независимые процессы. Биомасса на ранних этапах (и площадь листовых пластинок) едва ли связана с уровнем потенциальной крупнозерности сортов.

Выводы

1. Сортоспецифичное число колосков в колосе яровой пшеницы ярче всего проявляется в годы с неблагоприятными условиями

формирования зачаточного колоса и связано во многом с адаптивными свойствами сорта.

2. Прогноз числа зерен в зрелом колосе сортов по числу цветков на этапах формирования завязей проблематичен ввиду неравновеликой у разных сортов утраты способности цветков к формированию зерен.

3. Потенциальная крупность зерновок у разных сортов, определенная как объем зачатков цветков и впоследствии завязей, показывает достаточно хорошее соответствие в разные годы для одного и того же этапа органогенеза. Однако в резко различные по метеоусловиям годы это соответствие разрушается на этапах формирования завязей.

4. По-видимому, потенциальная крупность зерна на ранних этапах органогенеза мало подвержена влиянию погоды и, возможно, имеет олигогенный генетический контроль. Впоследствии контроль становится более сложным — в него включаются гены адаптивности. Конечная средняя масса зерновки у разных сортов сохраняет хорошее соответствие в разные годы, по-видимому, вследствие компенсационных явлений, связанных с элиминацией части зачатков цветков и завязей, что позволяет поддерживать крупность зерна на определенном уровне.

5. Соответствие потенциальной (и сформировавшейся) крупности зерна разных сортов на различных этапах органогенеза лучше выражено для соседних этапов, чем для удаленных. Прогноз конечной крупности зерна возможен

с начала формирования завязей. В отдельные годы он может не оправдаться.

6. Выявлены случаи отклонения динамики формирования потенциальной крупности зерна у отдельных сортов по сравнению с их основной массой, связанные скорее всего с взаимодействием генотип — среда.

7. Имеется связь площади листовых пластинок и биомассы побега с потенциальной крупностью зерна на заключительных этапах органогенеза (с этапа функционирования завязей, а в некоторые годы с начала их формирования).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ананьева Л.В.* Морфофизиологическая характеристика потенциальной и реальной продуктивности озимой пшеницы. — Докл. ВАСХНИЛ, 1979, № 7, с. 42—44. — 2. *Ананьева Л.В.* Морфофизиологическая характеристика продуктивности сортов озимой пшеницы в условиях южной степи Украины. — Автореф. канд. дис. М., 1983. — 3. *Аникеев В.В., Кутузов Ф.Ф.* Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков. — Физиол. раст., 1981, т. 8, вып. 3, с. 375—377. — 4. *Альтергот В.Ф., Мордкович С.С., Коваль С.Ф.* Нарушение структуры колоса в результате теплового повреждения конуса нарастания пшеницы. — Физиол. и биохим. культурных растений, 1974, т. 6, № 6, с. 580—586. — 5. *Ауземус Э.Р., Мак—Нил Ф.Х., Шмидт Ю.У.* Генетика и наследование. — В кн.: Пшеница и ее улучшение / Пер. с англ. Н.А. Емельяновой, Н.М. Резниченко.

М.: Колос, 1970, с. 250—295. — 6. *Бабенко В.И., Махновская М.Л.* Роль интенсивности ростовых процессов в формировании урожая озимой пшеницы. — Вопр. селекции и генетики зерновых культур. София, 1985, с. 77—88. — 7. *Бронштейн И.Н., Семендяев К.А.* Справочник по математике для инженеров и учащихся вузов. М.: Наука, 1986. — 8. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. — 9. *Зорунько В.И.* Реализация потенциальной продуктивности главного колоса у сортов озимой мягкой пшеницы с разной длиной стебля. — Биолог. и агротех. полевых культур в условиях интенсивного с.-х. производства. Одесса: СХИ, 1985, с. 12—16. — 10. *Коновалов Ю.Б.* Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. М.: Колос, 1981. — 11. *Кумаков В.А.* Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Колос, 1985. — 12. *Куперман Ф.М., Мурашев В.В.* Морфофизиологический анализ формирования элементов продуктивности колоса озимой пшеницы в условиях Нечерноземной зоны. — Докл. ВАСХНИЛ, 1976, № 1, с. 5—6. — 13. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. — Учеб. пособие для студентов биол. спец. ун-тов / Изд. 4-е, перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1984. — 14. Методические рекомендации по определению потенциальной и реальной продуктивности пшеницы. М.: Колос, 1980. — 15. *Морозова З.А.*

Морфогенетический анализ в селекциях пшеницы. — Методолого-методическое пособие. М.: Изд-во МГУ, 1983. — 16. *Мурашев В.В., Ананьева Л.В.* Зависимость продуктивности колоса озимой пшеницы от числа формирующихся в нем колосков и цветков. — Науч. докл. высшей школы. Биолог. науки, 1987, № 6, с. 95—101. — 17. *Настрова З.* Взаимосвязь между морфологическими характеристиками и продуктивностью колоса озимой пшеницы. — Вопр. селек. и генет. зерновых культур. София, 1985, с. 117—123. — 18. *Ниловская Н.Т., Разоренова Т.А.* Изучение влияния термического фактора на формирование элементов продуктивности пшеницы. — Докл. ВАСХНИЛ, 1982, с. 7—8. — 19. *Ниловская Н.Т., Разоренова Т.А., Остапенко Н.В.* Методические указания по проведению морфофизиологического контроля за состоянием пшеницы при возделывании ее по интенсифицированной технологии. М.: ВИУА, 1989. — 20. *Пичугина И.В.*

Морфофизиологические особенности формирования элементов продуктивности растений яровой пшеницы в зависимости от условий азотного питания. — Автореф. канд. дис. М.:МСХА, 1992. — 21. *Суворинов А.М.* Урожай сортов озимой пшеницы в зависимости от их биологических особенностей. — Селек. и семеновод. Киев, 1968, вып. 10, с. 23—29. — 22. *Урбах В.Ю.* Биометрические методы. М.: Наука, 1964. — 23. *Davidson J.L.* — Austral. J. Agric., Res., 1965, vol. 16, p. 721—731. — 24. *Rawson N.M., Evans L.T.* — Austral. J. Biol. Sci., 1970, vol. 23, N 4, p. 753—764. — 25. *Thorne C.N., Ford M.A., Watson D.J.* — Ann. Bot., vol. 32, N 126, p. 445—446. — 26. *Wardlaw I.F.* — Austral. J. Biol. Sci., 1970, vol. 23, N 4, p. 765—774. — 27. *Williams R.F.* The shoot apex and leaf growth. A study in quantitative biology. Division of plant industry C.S.I.R.O., Canberra, 1975, Cambridge University Press.

Статья поступила 9 июля
1997 г.

SUMMARY

Potential grain coarseness as volume of embryos of spikelets, flowers and ovaries at the stages of organogenesis (formed coarseness was represented by medium weight of 1 grain) was investigated for 3 years in 4—6 spring wheat varieties. Preservation of variety-specificity is noted which is broken by genotype-medium interaction. Forecasting final coarseness is possible (not in all years) from the beginning of ovary formation. A proposal is made about complication of genetic control of grain coarseness during ontogenesis. Variety-specificity of the number of spikelets in the ear is often connected with the level of adaptivity of variety. At the final stage of organogenesis the following connection is observed: the area of leaf plates, biomass of a shoot — potential and formed caryopsis coarseness.