

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-20

Оригинальное исследование

Семилетняя динамика количественных признаков сортов озимой мягкой пшеницы в условиях богары лесостепи Западной Сибири

В.Е. Козлов✉, В.И. Пономаренко, К.К. Мусинов, А.С. Сурначёв

Аннотация: Гибриды между инбредными клонами пырея сизого *Elytrigia intermedia* (3–5 поколений инбридинга) и сортами интенсивного типа озимой мягкой пшеницы послужили основой для выведения шести сортов озимой мягкой пшеницы в условиях богары лесостепной зоны Западной Сибири. У этих сортов на протяжении семи жизненных циклов исследована выраженность четырнадцати количественных признаков. Качественно с урожайностью теснее всего была связана плотность продуктивных стеблей и в несколько меньшей степени – плотность растений при уборке. Между урожайностью и признаками продуктивности индивидуальных растений отмечена отрицательная взаимосвязь. Одна из вероятных причин – ограниченность ресурсов (влаги и питательных веществ), приходившихся на одно растение/продуктивный стебель. В процессе выведения новых сортов этой группы зарегистрировано увеличение урожайности за счет сокращения плотности растений/стеблей при уборке и повышения продуктивности индивидуальных растений. То есть отбор на повышение урожайности сопровождался снижением вклада в нее плотности растений/стеблей при уборке и ростом роли продуктивности индивидуальных растений. Вероятно, в будущем селекция сортов, адаптированных к условиям региона, будет следовать этой тенденции. Лишь около трети растений, выживавших после зимовки, сохранялись к уборке. Остальные погибали, предположительно, на стадии весеннего кущения. На метаболизм утрачиваемых весной растений уходила часть ресурсов (влаги и питательных веществ), крайне необходимых для формирования урожая остальными растениями в условиях богары (особенно в засушливые годы). Сохранение этих ресурсов могло бы повысить урожайность и засухоустойчивость посевов новых сортов. Достичь этого, вероятно, можно путем снижения плотности высеваемых семян с повышенными всхожестью и зимостойкостью как в условиях засушливой, так и пасмурной дождливой осени (избыточного увлажнения). Это позволит сократить плотность растений, выживающих после зимовки, следовательно, снизить долю растений, утрачиваемых весной, и сэкономить ресурсы для растений, достигающих спелости. Этой же цели будут способствовать снижение высоты растений и повышение эффективности использования ими ресурсов (например, с помощью селекции на почвах с низким плодородием). Очевидно, что решение указанных задач возможно благодаря исследованию механизма, вызывающего гибель весной части перезимовывающих растений.

Благодарности: Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Министерства науки и высшего образования Российской Федерации FWNR-2022-0018.

Ключевые слова: зимостойкость; засухоустойчивость; богара.

Для цитирования: Козлов В.Е., Пономаренко В.И., Мусинов К.К., Сурначёв А.С. Семилетняя динамика количественных признаков сортов озимой мягкой пшеницы в условиях богары лесостепи Западной Сибири. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;8(4):332-343. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-20


Original article

Seven-year dynamics of quantitative characteristics of winter common wheat varieties in the rein-fed forest-steppe of Western Siberia environments

V.E. Kozlov✉, V.I. Ponomarenko, K.K. Musinov, A.S. Surnachev

Abstract: Hybrids between inbred clones of blue wheatgrass *Elytrigia intermedia* (3–5 inbreeding generations) and varieties of intensive winter common wheat served as the basis for the development of six varieties of common winter wheat in the conditions of the rein-fed forest-steppe zone of Western Siberia. In these varieties, the development of fourteen quantitative traits was studied over seven

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирская область, р.п. Краснообск, Россия
Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk region, Krasnoobsk, Russia

 kozlov@bionet.nsc.ru © Козлов В.Е., Пономаренко В.И., Мусинов К.К., Сурначёв А.С., 2022

life cycles. Qualitatively, the density of productive stems and, to a somewhat lesser extent, the density of plants during harvesting were most closely related with yield, while between the yield and the productivity of individual plants negative relationships were observed. One of the probable reasons for this is the limited resources (moisture and nutrients) per plant/productive stem. In the process of breeding new varieties of this group, there was an increase in yield due to a reduction in the density of plants/stems during harvesting and an increase in the productivity of individual plants. That is, the selection for increasing the yield was accompanied by a decrease in the contribution of the first group of traits to it and an increase in the contribution of the second. Probably, in the future, the selection of varieties adapted to the conditions of the region will follow this trend. Only about a third of the plants that survived the winter were preserved for harvesting. The rest died, presumably, at the stage of spring tillering. Part of the resources (moisture and nutrients), which are extremely necessary for the formation of the crop by the remaining plants in the conditions of rein-fed (especially in dry years), was spent on the metabolism of plants lost in the spring. The conservation of these resources could increase the yield and drought tolerance of new varieties. This can probably be achieved by reducing the density of sown seeds with increased germination and winter hardiness in both arid and cloudy rainy autumn (excessive moisture). This will reduce the density of plants that survive after wintering, and therefore reduce the proportion of plants lost in the spring, saving resources for plants that reach maturity. The same goal will also be promoted by reducing the height of plants and increasing the efficiency of their use of resources (for example, through breeding on soils with low fertility). It is obvious that the solution of these problems will contribute to the study of the mechanism that causes the death of some overwintering plants in the spring.

Key words: winter hardiness; drought resistance; rein-fed.

For citation: Kozlov V.E., Ponomarenko V.I., Musinov K.K., Surnachev A.S. Seven-year dynamics of quantitative characteristics of winter common wheat varieties in the rein-fed forest-steppe of Western Siberia environments. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;8(4):332-343. DOI 10.18699/LettersVJ-2022-8-20 (in Russian)

Введение

Пшеница, наряду с рисом и кукурузой, одна из важнейших продовольственных культур в мире. В настоящее время в глобальном масштабе производство продовольствия в мире в определенной степени соответствует численности населения, поэтому цены на него низкие (Vance, 2001). Во многом это достигнуто благодаря новым сортам сельскохозяйственных культур с высоким потенциалом урожайности, который в частности реализуется благодаря широкому применению минеральных удобрений, что привело к существенному снижению качества воздуха и воды. Причина этого в недостаточной эффективности использования растениями вносимых удобрений. По некоторым оценкам, для производства 5–9 тонн зерна на гектар вносится 100–200 кг азота (N). С увеличением дозы вносимых азотных удобрений падает эффективность их использования растениями. Так, кукуруза из первых 100 кг азотных удобрений потребляет 39 % и только 13 % – из вторых 100 кг. Такая высокая концентрация остаточного (N) в почве наносит огромный экологический вред здоровью людей, загрязняя источники воды. Кроме того, микробная нитрификация и денитрификация приводят к выделению окислов азота, загрязняющих атмосферу и вредящих растениям (Vance, 2001).

После солнечного света, воды и азота фосфор (P) – наиболее лимитирующий рост растений элемент. Во многих почвах его много, но он в основном не доступен для растений, так как быстро образует нерастворимые комплексы с катионами. При интенсивной технологии возделывания для получения 7 тонн зерна требуется 90–120 кг (P) на гектар. Однако в первый год из этого количества (P) не более 20 % потребляется растениями. Поэтому возрастает нагрузка почвы фосфором, из которой он постепенно вымывается, загрязняя поверхностные и подземные источники воды (Vance, 2001).

Негативные последствия современных интенсивных технологий еще больше усилятся, если масштабы их применения возрастут. В свою очередь это неизбежно из-за роста количества населения и, следовательно, необходимости на-

ращивания объемов производства продовольствия. Существуют оценки, по которым население Земли возрастет с 3.5 млрд в 2000 г. до 9–10 млрд в 2030–2040 гг. Соответственно, при существующих технологиях это потребует увеличения производства азотных удобрений с 88 млрд тонн в 2000 г. до 120 млрд тонн и фосфорных удобрений с 40 до 55–60. По существующим оценкам, дешевых рудных запасов для производства (P) хватит на 40–60 лет (Vance, 2001). Для производства (N) затрачивается большое количество энергии, извлекаемой из ископаемых источников, что приведет к росту цен на минеральные удобрения.

Для преодоления негативных последствий применения современных технологий в сельском хозяйстве в мире ведутся исследования в рамках так называемого экологически устойчивого сельского хозяйства (sustainable agriculture): удовлетворение текущих насущных потребностей без угрозы потребности будущего (Vance, 2001). То есть, усилия направлены на снижение потребления (N) и (P) на единицу урожая. Как показала практика, этому способствует в частности увеличение поверхности корневой системы, усиление симбиоза корней с грибами и азотфиксирующими бактериями и рост эффективности использования (N) и (P) растениями (Vance, 2001). У пшеницы, например, этому также способствует снижение высоты растений, введение севооборотов с бобовыми и сидератных посевов бобовых, увеличение доли посевов, занимаемых озимыми сортами. Последнее связано с более высокой урожайностью таких сортов.

В селекции сельскохозяйственных культур, в частности озимой пшеницы, одними из главных и сложных признаков служат величина урожая, его качество и стабильность в климатических условиях разных лет. В Институте цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (ИЦиГ СО РАН) на протяжении нескольких десятилетий ведется селекция озимой мягкой пшеницы для условий Сибири, в частности, на основе генетического разнообразия, полученного гибридизацией сортов пшеницы интенсивного типа отечественной селекции с инбредными (3–5 по-

колений инбридинга) линиями дикого сородича пшеницы пырея сизого (*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski). Эти линии и гибриды получены в ИЦИГ под руководством В.М. Чекурова в качестве доноров высокой зимо- и морозостойкости, устойчивости к болезням и как исходный материал для выведения сортов (Чекуров и др., 1992). На их основе получена группа сортов, районированных в Западной Сибири. При их выведении в качестве доноров высокой выраженности других важных признаков привлекали сорта озимой мягкой пшеницы из других географических мест, уступавшие по зимостойкости в условиях Западной Сибири линиям на основе пырея сизого. На протяжении 7 лет у шести выведенных сортов исследована выраженность ряда хозяйственно важных признаков. Одной из целей работ является ответ на вопрос, как эти сорта формировали выраженность изученных признаков в климатических условиях резко континентального климата разных лет на выщелоченных суглинистых черноземах (Агрогидрологические свойства..., 1979) опытных полей СибНИИРС (Новосибирск, Западная Сибирь). Такая информация, по нашему мнению, полезна для планирования селекционной работы с целью выведения новых высокоурожайных сортов с улучшенной адаптационной способностью к условиям меняющегося климата в регионе.

Материал и методы

В исследовании использованы сорта озимой пшеницы Новосибирская 32, Новосибирская 40, Новосибирская 51, Новосибирская 2, Новосибирская 3 и Обская озимая. Их родословную можно найти в «Госреестре селекционных достижений, допущенных к использованию». Осенний посев произведен семенами урожая того же года в конце августа по пару. Норма высева – 600 всхожих в лабораторных условиях семян на квадратный метр. Посев, полевые учеты, взятие выборок для измерения признаков у растений, обработка результатов произведены в соответствии с «Методикой государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур» (1989). Урожайность сортов измеряли в т/га, продуктивный стеблестой – числом продуктивных стеблей / м² при уборке, число растений к уборке – числом растений / м² при уборке, зимостойкость – % выживших весной растений от числа всходов осенью на квадратном метре, полевую всхожесть – % всходов от нормы высева на квадратном метре, числом продуктивных стеблей у одного растения, клейковину – % содержания клейковины в муке, массу 1000 зерен – весом 1000 зерен в граммах, вес и число зерен с растения – весом зерна с одного растения в граммах и их числом, число колосков в главном колосе – их числом в главном колосе, число зерен в главном колосе – их числом в главном колосе, натуру – массой зерна в одном литре в граммах, высоту растений – в сантиметрах.

В результате накоплен значительный объем данных: 14 признаков (3 повторения, 30 растений (измерений) в каждом), 6 сортов и 7 лет наблюдений. Для облегчения их анализа произведена редукция объема информации. Проанализированы средние значения каждого признака по всем 6 сортам за год (за один жизненный цикл). Поскольку в родословной всех сортов присутствовал вклад пырея сизого, они были выведены одной группой исследователей по од-

ной и той же схеме. Следовательно, можно ожидать близкой реакции сортов на почвенно-климатические условия одного и того же года. Такое предположение подтверждают, на наш взгляд, приведенные в статье данные таблиц средних значений величины урожайности, густоты продуктивного стеблестоя, числа растений к уборке на единицу площади, зимостойкости, полевой всхожести в годы наблюдений. Предположение выглядит справедливым и для остальных изученных признаков (они не приведены в статье для сокращения ее объема).

При анализе накопленных данных весь жизненный цикл озимых разделен на два естественных этапа: весна – осень (выживание от посева осенью и до возобновления вегетации весной) и весна – уборка (выживание от конца первого этапа до уборки). Такой подход позволил выделить для каждого этапа ключевые признаки, влияющие на величину урожая, и тем самым упростить анализ. Оценка средних значений каждого признака по 7 годам наблюдений для каждого сорта дала возможность сравнить степень адаптации сортов в этот период.

Данные измерений температуры воздуха и количества осадков в районе посева в период вегетации озимых растений взяты на сайте метеорологической станции Огурцово, расположенной в 1.5 км от экспериментальных посевов. На их основе построена схематическая динамика среднемесячной температуры воздуха и суммы осадков за месяц в процентах от нормы за месяц, представленная на рисунке.

Результаты

Дисперсионный анализ (сравнение между сортами средних значений признаков за 7 лет наблюдений)

Сорт получает статус по сумме выраженности значительного числа хозяйственно важных признаков, которая превышает такой же показатель для своего предшественника. Сравнение между сортами средних за годы наблюдений значений выраженности каждого признака позволяет проследить тенденции изменений в процессе выведения всей группы изучаемых сортов.

В табл. 1–5 приведены результаты пяти важнейших признаков: урожайности (см. табл. 1), продуктивного стеблестоя (см. табл. 2), числа растений на единицу площади к уборке (см. табл. 3), зимостойкости (см. табл. 4) и всхожести (см. табл. 5). Контрольным выбран самый ранний в изученной группе сорт – Новосибирская 32. В среднем за 7 лет все более поздние сорта превзошли его по урожайности (недостаточно: НСР (5 %) = 1.351; см. табл. 1, сорта приведены в порядке их регистрации). Более того, прослеживается тенденция ее увеличения в процессе выведения новых сортов.

Напротив, по продуктивному стеблестою новые сорта недостаточно уступали стандарту (кроме Новосибирской 3; НСР (5 %) = 117.49; см. табл. 2). Во время селекции этот показатель снижался. У нового сорта, Обская озимая, отмеченная тенденция проявилась в наибольшей степени. Число растений к уборке (на единицу площади) также недостаточно уступало Новосибирской 32 (НСР (5 %) = 20.69; см. табл. 3). В процессе выведения сортов и этот показатель продемонстрировал тенденцию к снижению.

Таблица 1. Урожайность (т/га). Дисперсионный анализ различия средних между сортами
Table 1. Yield. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая						Средние	Разница	Значимость	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014				2015
Новосибирская 32	4.93*	3.21	3.78*	2.44	3.57	4.79*	5.77*	4.070	Контроль	
Новосибирская 40	5.64	3.36	4.65	2.26	3.78	5.50	5.11	4.329	Нет	
Новосибирская 51	5.54	3.34	4.46	2.24	4.08*	5.37	4.87	4.271	Нет	
Новосибирская 2	5.66	3.42	5.49*	2.14*	3.14	5.49	4.99	4.333	Нет	
Новосибирская 3	5.86	3.74*	4.67	2.35	3.59	5.36	5.42	4.427	Нет	
Обская озимая	5.90	3.72*	4.72	2.49*	3.54*	5.56	5.14	4.439	Нет	
Средние (1) ± t*σ	5.588 ± 0.36	3.465 ± 0.21	4.628 ± 0.57	2.320 ± 0.13	3.617 ± 0.34	5.345 ± 0.31	5.217 ± 0.34	4.3114	0.241	Нет
Средние (2) ± t*σ	5.720 ± 0.18	3.333 ± 0.16	4.625 ± 0.15	2.322 ± 0.12	3.524 ± 0.27	5.456 ± 0.1	5.106 ± 0.26			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5%). *F*-критерий = 0.0813; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.9947. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 0.4711 (10.9 % общего среднего). НСР (1 %) = 1.8117, НСР (5 %) = 1.3511, НСР (10 %) = 1.1247.

Здесь и в табл. 2–5: средние (1) ± t*σ – средние за год значения исходных величин признака всех 6 сортов с доверительными интервалами; *t* = 2.576 (*p* = 0.99), σ – ошибка средней (Миллс, 1958). * значение признака за пределами доверительного интервала. Средние (2) ± t*σ – средние за год по сортам значения величин признака после исключения значений, отмеченных *, с доверительными интервалами.

Таблица 2. Продуктивный стеблестой (число продуктивных стеблей / м²). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

Table 2. Productive stablestoy. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая						Средние	Разница	Значимость	
	2009	2010	2011	2012	2013	2014				2015
Новосибирская 32	650	425	603	464	440	756*	556.0	556.3	Контроль	
Новосибирская 40	572	417	586	392	472	631*	563.0	519.0	-37.29	Нет
Новосибирская 51	571	428	539*	369	475	667	528.0	511.0	-45.29	Нет
Новосибирская 2	540	434	545	365	392*	662	580.0	502.6	-53.71	Нет
Новосибирская 3	752*	465	630*	460	421	706	689.0	689.0	32.71	Нет
Обская озимая	608	501*	582	506*	410	666	521.0	542.0	-14.29	Нет
Средние (1) ± t*σ	615.5 ± 80.7	445.0 ± 33.7	580.8 ± 36.4	426.0 ± 77.0	435.0 ± 35.4	681.3 ± 45.9	572.8 ± 64.2	536.64	-19.64	Нет
Средние (2) ± t*σ	588.2 ± 36.9	433.8 ± 21.3	579.0 ± 31.5	410.0 ± 49.7	437.8 ± 35.1	675.3 ± 26.3	549.6 ± 28.4			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5%). *F*-критерий = 0.6300; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.6780. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 40.962 (7.63 от общего среднего). НСР (1 %) = 157.54, НСР (5 %) = 117.49, НСР (10 %) = 97.801.

Зимостойкость Новосибирской 40, Новосибирской 51 и (в большей степени) Новосибирской 3 превысила показатель стандарта, а Новосибирская 2 и Обская озимая, напротив, уступили ему по устойчивости; однако различия были недостоверными (НСР (5 %) = 9.48; см. табл. 4).

В целом зимостойкость поздних сортов, как правило, была выше, чем у стандарта. У всех сортов также наблюдалось недостоверное превышение значений над стандартом по полевой всхожести (НСР (5 %) = 5.05; см. табл. 5). В большей степени оно было выражено у Новосибирской 40, Новосибирской 2 и Новосибирской 3. Однако в целом признак показал отчетливую тенденцию к возрастанию в процессе выведения сортов.

Продуктивная кустистость продемонстрировала слабое снижение у Новосибирской 40 и Новосибирской 51 и слабое недостоверное превышение у остальных сортов. Недостоверные отличия от стандарта наблюдались и по содержанию клейковины: у Новосибирской 40, Новосибирской 51 и Новосибирской 2 отмечено превышение, у остальных сортов – снижение. По массе 1000 зерен все сорта превысили стандарт, Новосибирская 2 – достоверно. Также у всех сортов выявлено недостоверное увеличение веса зерна с растения, числа зерен с растения, числа колосков в главном колосе (достоверное лишь у Обской озимой), числа зерен в главном колосе (у Новосибирской 3, напротив, снижение). Такой признак, как натура, также слабо (недостоверно) пре-

Таблица 3. Число растений к уборке (число растений / м² при уборке). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

Table 3. Number of plants to be harvested. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая							Средние	Разница	Значимость
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015			
Новосибирская 32	112*	114*	98	84	56	107	95	95.14	Контроль	
Новосибирская 40	98	93	107	80	61	111*	84	90.57	-4.57	Нет
Новосибирская 51	99	92	97	81	61	107	79	88.00	-7.143	Нет
Новосибирская 2	88*	91	105	63	45	98*	79	81.29	-13.86	Нет
Новосибирская 3	108	105	103	81	48	108	93*	92.29	-2.857	Нет
Обская озимая	92	101	95*	88	49	98*	76	85.57	-9.5	Нет
Средние (1) ± t*σ	99.50 ± 9.63	99.33 ± 9.56	100.8 ± 5.07	79.50 ± 9.04	53.33 ± 7.32	104.8 ± 5.77	84.33 ± 8.35	88.81	-6.333	Нет
Средние (2) ± t*σ	99.25 ± 8.5	96.4 ± 7.2	102.0 ± 5.0	79.5 ± 9.0	53.33 ± 7.3	107.3 ± 0.86	79.5 ± 4.3			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5 %). F-критерий = 0.4729; ст. св. = 5, 36; p = 0.7940. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 7.2142 (8.12 % общего среднего). НСР (1 %) = 27.745, НСР (5 %) = 20.691, НСР (10 %) = 17.225.

Таблица 4. Зимостойкость (% перезимовавших растений / м²). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

Table 4. Winter hardiness. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая							Средние	Разница	Значимость
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015			
Новосибирская 32	65	61	67	70	54	75	55*	63.86	Контроль	
Новосибирская 40	65	64	70	54	75	58	65	65.29	1.429	Нет
Новосибирская 52	70	67	67	72	49	74	58	65.29	1.429	Нет
Новосибирская 2	68	66	72*	65*	46*	71*	56	63.43	-0.429	Нет
Новосибирская 3	80*	71*	69	68	50	74	58	67.14	3.286	Нет
Обская озимая	70	55*	65*	68	50	74	57	62.71	-1.143	Нет
Средние (1) ± t*σ	69.67 ± 5.82	64.00 ± 5.8	68.50 ± 2.81	68.83 ± 2.52	50.50 ± 3.25	73.83 ± 1.55	57.00 ± 1.34	64.62	0.762	Нет
Средние (2) ± t*σ	67.6 ± 2.89	64.5 ± 3.41	68.5 ± 2.47	69.0 ± 1.49	49.7 ± 0.86	74.4 ± 0.63	57.4 ± 1.03			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5 %). F-критерий = 0.2360; ст. св. = 5, 36; p = 0.9441. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 3.304 (5.11 % общего среднего). НСР (1 %) = 12.709, НСР (5 %) = 9.4777, НСР (10 %) = 7.8898.

высил показатель стандарта, а показатель высоты растений был несколько меньше, чем у сорта стандарта.

Результаты дисперсионного анализа продемонстрировали изменение уровней выраженности признаков у сортов в процессе их выведения. Так, зарегистрирована тенденция повышения средней за 7 лет урожайности. Этому сопутствовало снижение средней по годам плотности продуктивного стеблестоя у всех сортов кроме Новосибирской 3. Еще более отчетливо такая тенденция проявилась для плотности растений к уборке. Напротив, средняя по годам выраженность зимостойкости возросла за исключением Новосибирской 2. Полевая всхожесть также имела тенденцию к увеличению. Такой важный для селекции признак, как продуктивная кустиность, слабо изменился при переходе к новым сортам. Содержание клейковины в зерне проявило тенденцию к по-

вышению кроме двух последних сортов, Новосибирская 3 и Обская озимая, у которых оно снизилось. Масса 1000 зерен отчетливо возрастала при переходе к новым сортам, в частности для Новосибирской 2 и Новосибирской 3. У сортов слабо возрастал вес зерна с растения, но заметно повысилось их число, недостоверно увеличилось количество колосков в главном колосе, но более ощутимо возросло число зерен в нем. Выраженность такого признака, как натура, крайне слабо возросла в процессе селекции, в наибольшей степени – у Новосибирской 3. Средняя по годам высота растений в процессе селекции сортов снижалась устойчиво.

Резюмируя результаты дисперсионного анализа, можно прийти к следующему заключению. Селекция сортов, направленная в первую очередь на увеличение урожайности, сопровождалась снижением средней по годам плотности

Таблица 5. Полевая всхожесть (% всходов / м², % числа высеванных / м² всхожих в лабораторных условиях семян). Дисперсионный анализ различия средних между сортами

Table 5. Field germination. Variance analysis of differences in averages between varieties

Сорт	Год урожая							Средние	Разница	Значимость
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015			
Н-32	65.3	74.8	78.8*	71.0	79.0	80.6	74.9*	74.91	Контроль	
Новосибирская 40	73.3	74.0	94.3*	65.6*	78.7	85.1	77.7	78.44	3.531	Нет
Новосибирская 51	66.1	75.1	83.8	67.2	79.0	85.9	79.3	76.63	1.714	Нет
Новосибирская 2	75.3	77.0	88.8	73.1	80.4	83.9	79.6	79.73	4.814	Нет
Новосибирская 3	77.8*	80.3*	90.4	70.3	73.5*	83.9	80.7*	79.56	4.643	Нет
Обская озимая	70.1	68.5	83.5	74.2*	77.6	85.0	77.1	76.57	1.657	Нет
Средние (1) ± t*σ	71.32 ± 5.31	74.9 ± 4.1	86.60 ± 5.9	70.23 ± 3.5	78.03 ± 2.52	84.07 ± 1.96	78.22 ± 2.19	76.04	1.131	Нет
Средние (2) ± t*σ	70.02 ± 5.02	73.9 ± 3.68	86.5 ± 2.91	70.4 ± 3.14	78.9 ± 1.16	84.1 ± 1.96	78.4 ± 1.57			

Примечание. Полная рандомизация: анализ средних по НСР (5 %). *F*-критерий = 0.6564; ст. св. = 5, 36; *p* = 0.6586. Степень влияния по Снедекору = 0.0000. Станд. ошибка = 4.9142 (6.46 % общего среднего). НСР (1 %) = 18.900, НСР (5 %) = 14.095, НСР (10 %) = 11.73.

продуктивного стеблестоя и плотности растений при уборке. Параллельно возрастала полевая всхожесть семян и зимостойкость: выраженность признаков, повышающих выживаемость посевов в период «посев – весна». То есть повышение средней по годам урожайности приводило к снижению выраженности продуктивного стеблестоя (и связанной с ней плотности растений к уборке, так как продуктивная кустистость слабо менялась). При этом повышение урожайности, очевидно, было вызвано увеличением массы 1000 зерен, числа и веса зерен с растения, а также числа зерен в главном колосе: увеличением выраженности продуктивности индивидуальных растений. Кроме того, устойчиво снижалась высота растений, что при повышении урожайности означало рост эффективности использования ими ресурсов на единицу урожая.

Процесс выведения сорта для условий Сибири может занимать более двух десятков лет и включает два этапа: селекцию на зимостойкость и селекцию на увеличение урожая, его качества и стабильности в условиях разных лет. Поэтому важна устойчивость по годам выраженности изученных признаков, которые вносят вклад в величину урожая. В то же время для региона характерен резко выраженный континентальный климат. Для определения влияния условий жизненного цикла у озимых на развитие признаков, оцениваемых селекционером на разных этапах цикла, и их взаимодействия в процессе формирования будущего урожая проведен анализ динамики выраженности группы из 14 признаков по годам у 6 сортов.

Динамика выраженности признаков по годам

На основании выраженности признаков, приведенной в табл. 1–5, можно заметить, что в условиях одного года сорта реагировали на условия среды сходно. Следовательно, средняя величина выраженности признака по всем сортам за год, вероятно, точно отражает реакцию признака у со-

ртов на условия конкретного года (жизненного цикла). Это предположение позволяет сократить объем анализируемой информации. В табл. 1–5 средние величины обозначены «средние (1)» с доверительными интервалами для *p* = 0.99. В пределы этих интервалов не всегда попадали все 6 значений конкретного признака в конкретном году. В табл. 1–5 такие «выпадающие» значения обозначены звездочкой. С вероятностью *p* = 0.99 можно предположить, что они не принадлежат одной и той же генеральной совокупности значений случайной величины (выраженности конкретного признака у изучаемых сортов). То есть в силу генетических особенностей конкретный сорт в условиях конкретного года среагировал формированием рассматриваемого признака достоверно сильнее остальных сортов. Такие значения были исключены из рассмотрения. Для скорректированных таким образом групп данных вычислены новые средние значения в табл. 1–5, которые обозначены как «средние (2)». На их основе составлена табл. 6, в которой схематически отражена динамика по годам средней по сортам выраженности 14 признаков. Для упрощения восприятия в ней приведены не средние величины, а их относительные символы.

Следует отметить, что такая же таблица составлена для средних (1) (*p* = 0.99). Оба варианта почти идентичны – за исключением семи случаев достоверности при переходе к следующему поколению. Это связано с тем, что в результате корректировки групп данных из рассмотрения исключены значения за пределами доверительных интервалов. Так, дисперсия в скорректированных группах снизилась, что уменьшило ширину доверительных интервалов для средних (2) (*p* = 0.99) и добавило в табл. 6 еще семь случаев достоверных различий при переходе к следующему поколению.

Табл. 6 качественно отражает динамику выраженности по годам всего комплекса изученных признаков, что по-

Таблица 6. Схематическая динамика и статистические показатели средних (2) по сортам величин выраженности признаков

Table 6. Schematic dynamics and statistical indicators of the average (2) values of the severity of signs for varieties

Признак	Уровень выраженности средних по сортам величин признаков в зависимости от года урожая							Статистические показатели ежегодных средних (2) по сортам величин признаков (p = 0.99)		
	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	Максимум	Медиана	Минимум
Урожайность, т/га	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	ш?	5.72 ± 0.18	4.02	2.32 ± 0.12
Продуктивный стеблестой	ш?↓⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	ш?	675.25 ± 26.25	542.5	410.0 ± 49.7
Число растений к уборке	ш?↓⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?	107.33 ± 0.86	80.33	53.33 ± 7.32
Зимостойкость, %	ш?↓⊕	ш?↑⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?	74.4 ± 0.63	62.05	49.7 ± 0.85
Полевая всхожесть, %	□?↑⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	□↑⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	ш?	86.5 ± 2.91	78.26	70.02 ± 5.02
Кустиность	□?↓⊕	□↑⊕	□?↓⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	ш?↑⊕	ш?	8.08 ± 0.49	6.37	4.66 ± 0.23
Клейковина, %	□?↑⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	ш?↑⊕	ш?↓⊕	ш?	31.54 ± 2.71	25.23	18.92 ± 2.03
Масса 1000 зерен	ш?↑⊕	ш?↑⊕	Ш↓⊕	□↑⊕	ш?↓⊕	□?↑⊕	ш?	38.93 ± 2.33	32.48	26.03 ± 0.98
Вес зерна с растения, г	□?↓⊕	□?↑⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?	11.02 ± 0.85	7.43	3.84 ± 0.47
Число зерен с растения	□?↓⊕	□?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?	282 ± 12.0	213.5	145.4 ± 9.92
Число колосков (гл. колос)	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	□?↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	□?	20.2 ± 0.33	18.78	17.35 ± 0.58
Число зерен в гл. колосе	□?↑⊕	□?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	Ш↓⊕	□?↑⊕	□?	51.4 ± 3.11	44.2	37.0 ± 0.0
Натура	□?↑⊕	Ш↓⊕	ш?↓⊕	□?↓⊕	□↑⊕	□↑⊕	□?	812.4 ± 4.62	783.0	753.6 ± 9.41
Высота растений, см	Ш↓⊕	□?↑⊕	ш?↓⊕	□↑⊕	ш?↓⊕	□?↑⊕	ш?	126.0 ± 2.78	104.9	83.8 ± 4.64

Примечание. □ – минимальное (Ш – максимальное) за 7 лет значение среди ежегодных средних (2) по сортам величин выраженности признака; □? (ш?) – значение средней (2) по сортам за год величины выраженности признака, меньшее медианы (больше медианы); ⊕ – различия достоверны (⊖ – недостоверны) (p = 0.99) при переходе к следующему поколению; ↑ – возрастание (↓ – убывание) при переходе к следующему поколению.

зволюет, на наш взгляд, оценить уровень их взаимосвязи с урожайностью. Так, наиболее тесную связь на качественном уровне с урожайностью в разные годы продемонстрировал продуктивный стеблестой, в несколько меньшей степени эта связь проявилась с числом растений к уборке на квадратный метр.

Известно, что число семян, всхожих в лабораторных условиях и высеваемых в поле осенью на единицу площади, больше числа растений, убираемых с той же площади. В табл. 7 приведены показатели средней по сортам выживаемости в периоды «посев – весна» (начало вегетации) и «весна – уборка» за годы наблюдений. Можно заметить, что при уборке в 2009, 2010, 2011 и 2014 гг. средняя по сортам плотность растений составила ~100 растений на квадратный метр (см. табл. 3, 7). Каждый год она сопровождалась различными величинами выживаемости в обоих периодах жизни растений, но их произведение (выживаемость за весь жизненный цикл растений) было постоянным – 0.17. Повышенная выживаемость в одном периоде жизни растений сопровождалась пониженной величиной в другом, и наоборот (см. табл. 7). Эта закономерность проявилась че-

тыре раза за семь лет, то есть она не случайна. Тем более, что максимальный урожай зарегистрирован в 2009 г. Вероятно, поэтому величина общей выживаемости озимых сортов, равная 0.17, отражает их потенциальные возможности по этому показателю в рамках использованной технологии возделывания, в первую очередь при норме высева в опыте 600 семян, всхожих в лабораторных условиях, на квадратный метр.

Частичная гибель растений также отмечена после возобновления вегетации весной (выживаемость в период «весна – уборка» менее единицы; см. табл. 7). Вероятно, она ограничена стадией весеннего кущения (апрель – май), потому что при уборке практически не было растений, погибших на более поздних стадиях развития. Следовательно, можно предположить, что на стадии весеннего кущения, по крайней мере эти четыре года, действовал механизм, определявший плотность растений, способных приступить к формированию урожая. Конечно, он действовал во многом в зависимости от генотипа, физиологического состояния и плотности перезимовавших растений и от складывавшихся в то время гидротермических условий. Динамика условий

Таблица 7. Средняя по сортам выживаемость и продуктивность растений на разных этапах развития
Table 7. Average plant survival and productivity by variety at different stages of development

Год урожая	Число растений весной / м ²	Выживаемость «посев – весна»	Число растений при уборке / м ²	Выживаемость		Число продуктивных стеблей / м ²	Урожай, г/м ²	Урожай, г/м ²	
				«весна – уборка»	общая			растение	главный колос
2009	298	0.5	99.5	0.33	0.17	616	539	5.62	0.91
2010	288	0.48	99.3	0.35	0.17	445	347	3.49	0.78
2011	356	0.59	100.8	0.28	0.17	581	463	4.59	0.8
2012	290	0.48	79.5	0.27	0.13	426	232	2.92	0.55
2013	236	0.39	53.3	0.23	0.09	435	362	6.79	0.83
2014	372	0.62	104.8	0.28	0.17	681	535	5.1	0.79
2015	268	0.45	84.3	0.32	0.14	579	522	6.2	0.91

Примечание. Норма высева – 600 всхожих в лабораторных условиях семян / м². Число растений весной = норма высева * всхожесть * зимостойкость. Выживаемость «посев – весна» = число растений весной, деленное на норму высева. Выживаемость «весна – уборка» = число растений при уборке, деленное на число растений весной. Выживаемость общая = число растений при уборке, деленное на норму посева.

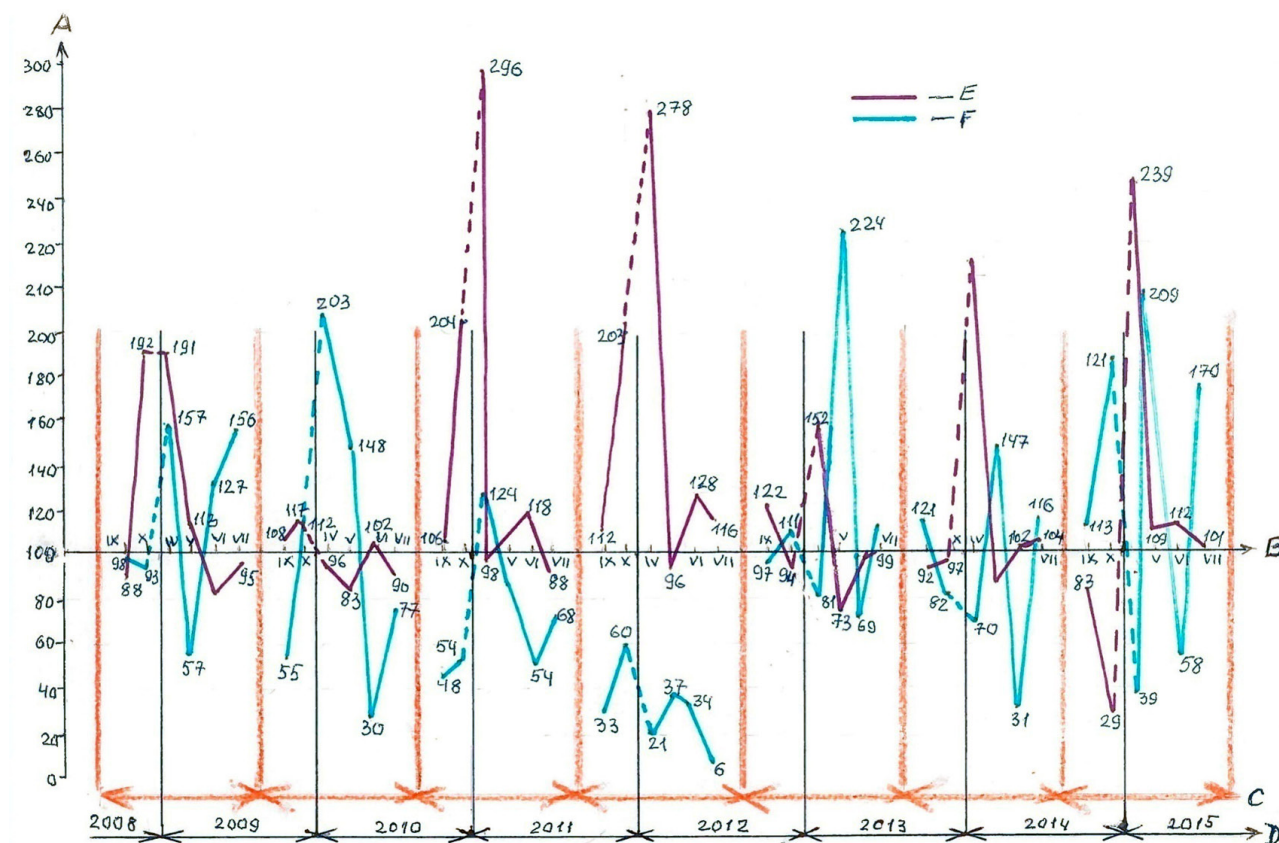
схематически представлена на рисунке. Это подтверждает, на наш взгляд, сравнение указанных условий в апреле и мае 2009 и 2010 гг. 2009 г.: слабые ночные заморозки в апреле не ниже –5 °С и несколько заморозков в начале мая не ниже –1.7 °С; основная часть осадков (27 из 39 мм) в апреле выпала в последние 5 дней, это сгладило их резкое сокращение в мае (21 мм, или 57 % месячной нормы; см. рисунок); среднемесячные температуры воздуха в апреле и мае составили 4,4 и 12,3 °С соответственно. 2010 г.: первые 5 дней апреля круглосуточно наблюдались отрицательные температуры – до –16 °С; основная часть осадков в апреле выпала во второй половине месяца (44 из 50 мм), в мае выпало 54 мм (148 % месячной нормы); среднемесячные температуры воздуха составили 2.2 и 9.1 °С соответственно. Несмотря на заметные различия в температурном режиме апреля 2009 г. и апреля 2010 г., общая выживаемость была одинаковой (см. табл. 7).

В то же время плотность растений в эти два года достоверно не различалась (см. табл. 6, 7), при этом плотность продуктивных стеблей и урожайность, напротив, имели достоверные различия. Очевидно, это было обусловлено различиями в гидротермических условиях в июне и июле. В 2009 г. наблюдалась повышенная влагообеспеченность, а в 2010 г. – резко сниженное количество осадков: 30 и 77 % соответствующих месячных норм (см. рисунок). Достоверное снижение урожайности в 2010 г. по сравнению с предыдущим годом отражает уровень засухоустойчивости сортов, что подчеркивает необходимость ее повышения у новых сортов.

Осенний пар в 2010 г. содержал достаточные запасы продуктивной влаги, и осенью посеги смогли развить высокую зимостойкость (см. табл. 6; 2011 г.). На основе зимних и апрельских осадков (см. рисунок) у них в 2011 г. сформировалась повышенная плотность растений к уборке. В условиях небольшого объема весенне-летних осадков сорта сформировали увеличенные величины продуктивного стеблестоя (при пониженной кустистости) и урожая (см. табл. 6). В целом условия апреля – мая в 2011 г. были качественно такими же, как в 2009 г.

Осеннее развитие посевов в 2011 г. проходило в условиях резко сниженного количества осадков в летние и осенние месяцы при крайне высоких температурах воздуха (см. рисунок). При этом запасов влаги в почве, вероятно, было достаточно для развития у посевов повышенной зимостойкости. В апреле – мае 2012 г. температурные условия качественно были такими же, как в предыдущем году, но на фоне уменьшенного количества осадков (21 и 37 % месячных норм соответственно; см. рисунок). Их также было гораздо меньше, чем в предыдущие годы, в оставшуюся часть вегетации. Под влиянием засухи у посевов сформировались минимальные за годы наблюдений показатели всех изученных признаков – кроме максимальных за эти годы величин зимостойкости и клейковины (см. табл. 6). Очевидно, под влиянием сильной весенней засухи у посевов не было условий для проявления в полной мере упомянутого выше механизма создания плотности растений, формировавших урожай (общая выживаемость составила 0.13; см. табл. 7).

Последствия засухи 2012 г., несомненно, стали главной причиной самой низкой за годы наблюдений общей выживаемости посевов на следующий год (0.09; см. табл. 7). Первые этапы развития растений в сентябре 2012 г. проходили при повышенной температуре воздуха и недостаточных запасах продуктивной влаги в почве (см. рисунок). Это, очевидно, угнетало развитие растений и их зимостойкости (она была минимальной за все годы) – как следствие, зарегистрирована минимальная выживаемость за период «посев – весна» (0.39; см. табл. 7). У таких максимально изреженных посевов ослабленные зимовкой выжившие растения весной 2013 г., вероятно, не смогли реализовать механизм компенсации плотности растений в весенний период. Об этом свидетельствует минимальная за все годы выживаемость в период «весна – уборка». В результате зарегистрированы минимальные за все годы показатели зимостойкости и числа растений к уборке и пониженные величины продуктивного стеблестоя (несмотря на повышенную кустистость) и урожая (см. табл. 6).



Схематическая динамика среднемесячных температур воздуха и суммы осадков за месяц в процентах от нормы за месяц

A – % нормы за месяц; B – месяцы вегетации растений в течение жизненных циклов; C – границы жизненных циклов; D – годы наблюдений; E – среднемесячная температура воздуха; F – сумма осадков за месяц.

Для осенних посевов в 2013 г. отмечены более благоприятные условия, чем в предыдущем году. Пар за счет зимних, весенних и летних осадков содержал достаточное количество продуктивной влаги, кроме того, в сентябре выпало 121 % месячной нормы, а в октябре, напротив, лишь 82 %. Для растений были созданы условия снижения оводненности тканей перед зимовкой, что благоприятствовало развитию их зимостойкости (максимальной за годы наблюдений; см. табл. 6). Выживаемость в период «всходы – весна» и плотность перезимовавших растений также были максимальными (0.62 и 372 растения / м² соответственно; см. табл. 7). И хотя выживаемость в период «весна – уборка» 2014 г. была низкой за счет действия механизма компенсации плотности растений весной (0.28; см. табл. 7), плотность растений при уборке и продуктивный стеблестой были максимальными, а урожай, в отличие от 2009 г., только повышенным, но не максимальным. Причина, на наш взгляд, связана с тем, что в 2009 г. число растений и число продуктивных стеблей на единицу площади были повышенными, а не максимальными, как в 2014 г. Следовательно, на каждое растение и каждый стебель в 2014 г. могло приходиться меньше ресурсов (влаги и питательных веществ). Так, масса 1000 зерен в 2009 г. была повышенной, а в 2014 г. – пониженной (см. табл. 6). Более того, минимум летних осадков в 2009 г. пришелся на май (57 % месячной нормы, см. рисунок), а в 2014 г. на июнь

(31 % месячной нормы), когда формируется продуктивность индивидуальных растений.

Сопоставление результатов 2013 и 2014 гг. свидетельствует о том, что отбор на засухоустойчивость посевов озимой пшеницы в осенний период и на высокую зимостойкость после осенней засухи может повысить выживаемость озимых сортов в условиях разных лет и, следовательно, стабильность урожаев по годам. Действительно, высокую зимостойкость в засушливую осень способны развивать лишь растения с высокой засухоустойчивостью. Поэтому отбор на повышение зимостойкости в условиях осенней засухи будет повышать устойчивость к обоим факторам (осенней засухе и зимовке).

В 2014 г. осенние посевы развивались в условиях, неблагоприятных для зимостойкого состояния растений: повышенное количество осадков в сентябре и октябре (113 и 181 % месячных норм соответственно; см. рисунок), вероятно, привело к повышенной оводненности тканей растений. Температура воздуха в эти месяцы была пониженной: 83 и 29 % месячных норм соответственно (см. рисунок). В результате достоверно снизились зимостойкость посевов по сравнению с прошлым годом (см. табл. 6; 2015 г.) и выживаемость в период «посев – весна» 2015 г. (0.45; см. табл. 7). Вероятно, из-за повышенных температур воздуха во второй половине апреля (239 от месячной нормы; см. рисунок) механизм компенсации плотности растений весной смог сформировать

лишь пониженную плотность растений к уборке (см. табл. 6). Несмотря на резкие колебания осадков после возобновления вегетации весной, у посевов, по-видимому, поддерживался достаточно благоприятный режим обеспечения влагой. Результатом стали повышенные продуктивный стеблестой (за счет увеличенной кустистости) и урожай, хотя и были достоверно ниже, чем в предыдущем году (см. табл. 6). Это обстоятельство указывает на необходимость увеличения зимостойкости новых сортов и в условиях избыточного осеннего увлажнения. Лишь дважды зимостойкость посевов была либо минимальной (в год урожая 2013 г.: из-за засухи 2012 г. не был накоплен необходимый уровень продуктивной влаги для осеннего развития растений), либо пониженной (в год урожая 2015 г.: из-за сильного переувлажнения осенью 2014 г.). В остальные 5 лет устойчивость посевов сортов к факторам зимовки была высокой (см. табл. 6).

Вес 1000 зерен пять раз был либо максимальным, либо повышенным. Лишь в 2012 г. из-за засухи он достиг минимума, а его пониженный уровень зарегистрирован в 2014 г. в условиях максимальной плотности растений продуктивных стеблей. Вероятно, это произошло из-за минимально доступного объема ресурсов (влаги и питательных веществ), приходившихся на одно растение/стебель. Можно предположить, что такая ситуация стала причиной минимальной или пониженной выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений (числа и веса зерен с растения и числа колосков и зерен в главном колосе) в ряде случаев. Так, в 2009, 2011 и 2014 гг. это произошло из-за повышенной или максимальной плотности растений или продуктивных стеблей; в 2010 г. – из-за засухи в июне – июле; в 2012 г. – из-за засухи 2011–2012 гг. Напротив, максимально продуктивными растения были в 2013 г. – скорее всего, из-за минимальной плотности и пониженного продуктивного стеблестоя при уборке. Число колосков и зерен в главном колосе при этом было пониженным.

Таким образом, вероятно, объем ресурсов, приходившихся на одно растение/стебель в летний период, определял отрицательную зависимость между выраженностью признаков плотности растений/стеблей к уборке и выраженностью признаков продуктивности индивидуальных растений в динамике реагирования сортов на условия окружающей среды в разные годы. Это предположение, на наш взгляд, подтверждает сравнение урожайности (максимальной и повышенной) с количеством осадков, приходившихся на июнь – июль при среднемесячных температурах, близких к норме: 2009, 2011, 2014 и 2015 гг. (см. табл. 1, 7; см. рисунок).

Обсуждение

В резко меняющихся год от года условиях среды (богара) сорта продемонстрировали пластичность, часто достоверно меняя выраженность признаков, обеспечивающих величину и качество урожая. Посевы сортов резко снизили урожайность в 2010 г. под влиянием длительных и сильных заморозков в апреле и засухи летом; в 2012 г. – из-за длительной засухи, начавшейся летом 2011 г. и продолжавшейся весь теплый период 2012 г.; в 2013 г. – из-за недостатка влаги в почве осенью 2012 г. (во многом вследствие засухи

2011–2012 гг.), вызвавшего развитие у посевов слабого уровня зимостойкости.

Селекцию на устойчивость к таким сочетаниям метеорологических факторов следует включить в процесс выведения новых сортов. Для сортов также необходимы устойчивость к пестрому почвенному составу региона, снижение высоты растений и повышение эффективности использования ими питательных веществ (например, отбор на высокую урожайность на почвах с низким плодородием). Это позволит наращивать и стабилизировать по годам урожайность новых сортов, снижая затраты ресурсов на единицу продукции, то есть действовать в рамках представлений об экологически устойчивом сельском хозяйстве (sustainable agriculture).

Три данных случая пониженной или минимальной урожайности за 7 лет наблюдений во многом обусловлены недостатком продуктивной влаги в периоды «посев – весна» (посев по пару) и/или «весна – уборка». Для снижения ущерба для посевов в такие годы у новых сортов следует повышать засухоустойчивость на обоих этапах жизненного цикла растений, добиваясь при этом максимального сбережения влаги в почве для фазы налива зерна. Такое сбережение влаги может существенно увеличить урожай зерна (Borrell et al., 2014).

Как отмечено выше, устойчивость к засухе на этапе «посев – весна» можно повысить путем отбора на высокую зимостойкость растений, проходящих осеннее развитие в условиях засухи, потому что неустойчивые к засухе и, следовательно, угнетенные растения не способны развивать высокую зимостойкость. Также ее повышение прослеживается среди изученных в работе сортов.

В исследованиях яровых культур принято различать засухоустойчивость до и после цветения (Varoquaux et al., 2019). В нашем опыте в посевах озимых происходило весеннее изреживание, так как лишь около трети перезимовавших растений сохранялось до уборки. На процессы жизнедеятельности утраченных в это время растений были затрачены ресурсы (влага, питательные вещества). Их можно было бы использовать для развития остальных растений на стадии цветения – налива зерна. Так как весеннее изреживание во многом зависит от плотности перезимовавших растений, бесполезно затрачиваемые в таких случаях ресурсы можно было бы сохранить путем сокращения плотности перезимовавших растений и внести тем самым вклад в засухоустойчивость этих растений в период «весна – уборка». В свою очередь такое сокращение плотности возможно путем снижения нормы высева и повышения выживаемости в период «посев – весна». Эту выживаемость обеспечивают полевая всхожесть и зимостойкость посевов. Следовательно, повышение выживаемости в период «посев – весна» (в процессе выведения изученных сортов) за счет увеличения зимостойкости и всхожести может внести вклад в рост засухоустойчивости растений как в осенний (отмечено выше), так и весенне-летний период при условии сокращения плотности перезимовывающих растений.

Признано, что сохранение зеленой окраски растений во время засухи после цветения, при наливе зерна, является критерием устойчивости в этом жизненном цикле

растений (Borrell et al., 2014). Такие генотипы называют stay green (оставайся зеленым). Показано, что они повышают урожай зерна у сорго, мягкой пшеницы, кукурузы и риса (Borrell et al., 2014). Это происходит в частности благодаря сокращению транспирационной поверхности листьев (их размеров), увеличению поглощения влаги из почвы из-за изменения архитектуры корневой системы, улучшению взаимодействия корней с арбускулярными микоризными грибами (например, Watts-Williams et al., 2019). Следовательно, необходимо вести селекцию на способность длительно сохранять зеленую окраску в условиях засухи и на снижение листовой поверхности у новых сортов.

Высокая зимостойкость посевов также требуется и в годы с избыточным осенним увлажнением и пониженными температурами (например, осень 2014-го). Такие условия, как и осенняя засуха, угнетают формирование высокой устойчивости.

Таким образом, проблема повышения засухоустойчивости озимых посевов, являясь центральной в вопросе повышения величины и стабильности урожаев, во многом зависит от уровня их зимостойкости в условиях разных лет. Очевидно, такой подход к сбережению ресурсов, способствующий повышению засухоустойчивости посевов, требует дополнительных исследований. Они необходимы еще и потому, что, как ожидается, изменения климата приведут к более частым и сильным засухам, затрагивающим основные полевые культуры (Tuagi et al., 2017). Однако необходимость таких исследований диктует еще одно обстоятельство.

Из результатов дисперсионного анализа следует, что урожайность сортов в среднем за 7 лет повышалась при переходе к новым сортам (в табл. 1–5 сорта приведены в порядке их регистрации). Ее рост сопровождался некоторым снижением выраженности признаков, которые качественно теснее всего связаны с урожайностью: плотность продуктивных стеблей и особенно растений к уборке. В то же время наблюдалось последовательное увеличение выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений: числа и веса зерен как с растения, так и в главном колосе; возрастала и масса 1000 зерен. Таким образом, в условиях богары и при существующей технологии возделывания озимой пшеницы (в первую очередь при норме высева 6 млн всхожих в лабораторных условиях семян на гектар) отбор на повышение урожайности сопровождался снижением выраженности признаков, наиболее тесно связанных с ней, и возрастанием выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений, проявивших обратную связь с урожайностью. То есть в процессе селекции снижение урожайности из-за уменьшения выраженности положительно связанных с ней признаков с превышением компенсировалось ростом выраженности признаков продуктивности индивидуальных растений. Можно предположить, что при выведении новых сортов увеличение их урожайности будет следовать этой тенденции. Эта гипотеза требует экспериментальной проверки в процессе выведения новых сортов при условии снижения нормы высева и повышения зимостойкости и засухоустойчивости.

Так, при указанном условии можно рекомендовать от-

бирать растения, во-первых, с ограниченным сроком весеннего кущения, что позволит выделять формы со стеблями, близкими по высоте и продуктивности, во-вторых, отбирать растения с повышенной продуктивностью: с увеличенной озерненностью колосьев и выровненной увеличенной крупностью зерен в них. В пользу предлагаемой рекомендации косвенно служит следующее наблюдение. Усредненные по всем сортам общая урожайность и урожайность одного растения (см. табл. 7) можно рассматривать как показатели популяции, состоящей из нескольких генотипов. Из табл. 7 следует, что в годы с высокой плотностью растений при уборке и плотностью продуктивных стеблей продуктивность среднего растения была тесно связана с урожайностью всей популяции. Следовательно, при отборе в таких условиях самых продуктивных растений можно рассчитывать на повышенную продуктивность посева их семенами в следующем поколении.

Для увеличения эффективности использования новыми сортами питательных веществ селекцию следует вести на снижение высоты растений на почвах с низким плодородием. Кроме того, по данным литературы, изученные признаки в значительной степени зависят от комплекса почвенных микроорганизмов (например, Vance, 2001). Поэтому в процессе выведения новых сортов необходимо учитывать быстро накапливающиеся данные о вкладе почвенной микробиоты в формирование урожайности сельскохозяйственных культур.

Заключение

На протяжении семи лет изучена динамика четырнадцати количественных признаков у шести сортов озимой мягкой пшеницы. Посевы проведены в условиях богары лесостепной зоны Западной Сибири на выщелоченных суглинистых черноземах полей СибНИИРС (Новосибирск). Сорта выведены одной группой исследователей на основе генетического разнообразия, полученного скрещиванием инбредных клонов (3–5 поколений инбридинга) пырея сизого *Elytrigia intermedia* с сортами озимой пшеницы интенсивного типа. И хотя посевы озимых после возобновления вегетации весной ко времени посева яровых культур успевали пройти часть своего развития за счет зимних осадков, засуха остро ощущалась на стадии налива зерна. На наш взгляд, в условиях применяемой в регионе технологии возделывания озимой пшеницы возможны два направления снижения остроты проблемы, которые следует исследовать в процессе выведения новых сортов. Во-первых, прямая селекция фенотипов, длительно сохраняющих зеленую окраску в условиях засухи, так называемых фенотипов stay green. Во-вторых, сбережение ресурсов (влаги и питательных веществ) на стадиях до налива зерна. Ощутимый вклад в это, на наш взгляд, способно внести изменение технологии. Лишь около трети растений, перезимовывавших в посевах изученных сортов, доживали до уборки. Ресурсы, использованные утраченными растениями, могли быть задействованы оставшимися растениями для повышения их урожайности. Предлагается в дальнейшем вести селекцию, снижая норму высева семян и одновременно повышая их

выживаемость в период «посев – весна» (за счет повышения всхожести семян и зимостойкости посевов). Это позволит снизить плотность перезимовывающих растений и, вероятно, долю озимых растений, утрачиваемых после возобновления вегетации весной. Кроме того, селекцию следует вести на повышение использования растениями питательных веществ, действуя в рамках представлений sustainable agriculture с учетом накапливающихся данных о вкладе в урожайность сельскохозяйственных культур почвенной микробиоты.

Список литературы / References

- Агрогидрологические свойства почв Юго-Восточной части Западной Сибири. Л.: Гидрометеиздат, 1979.
[Agrohydrological properties of soils in the South-Eastern part of Western Siberia. Leningrad: Hydrometeoizdat Publ., 1979. (in Russian)]
- Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 2. М.: Колос, 1989.
[Methods of state variety testing of agricultural crops. Edition two. Moscow: Kolos Publ., 1989. (in Russian)]
- Миллс Ф. Статистические методы. М.: Госстатиздат, 1958.
[Mills F. Statistical methods. Moscow: Gosstatizdat Publ., 1958. (in Russian)]
- Чекуров В.М., Козлов В.Е., Титков И.П., Митрофанов Н.Г. Проблемы и методические подходы к созданию сортов озимой пшеницы для условий Сибири. В: Генетические методы в селекции растений. Новосибирск, 1992;180-209.
[Chekurov V.M., Kozlov V.E., Titkov I.P., Mitrofanov N.G. Problems and methodological approaches in developing winter wheat cultivars in Siberia. In: Genetical methods in plant breeding. Novosibirsk, 1992;180-209. (in Russian)]
- Borrell A.K., van Oosterom E.J., Mullet J.E., George-Jaeggli B., Jordan D.R., Klein P.E., Hammer G.L. Stay-green alleles individually enhance grain yield in sorghum under drought by modifying canopy development and water uptake patterns. *New Phytol.* 2014;203(3):817-830. DOI 10.1111/nph.12869.
- Tyagi J., Sultan E., Mishra A., Kumari M., Pudake R.N. The Impact of AMF Symbiosis in Alleviating Drought Tolerance in Field Crops. In: Varma A., Prasad R., Tuteja N. (Eds.). *Mycorrhiza – Nutrient Uptake, Biocontrol, Ecorestoration*. Cham: Springer, 2017;211-234. DOI 10.1007/978-3-319-68867-1_11.
- Vance C.P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. plant nutrition in a world of declining renewable resources. *Plant Physiol.* 2001;127(2):390-397. DOI 10.1104/pp.010331.
- Varoquaux N., Cole B., Gao C., Pierroz G., Baker C.R., Patel D., Madera M., Jeffers T., Hollingsworth J., Sievert J., Yoshinaga Y., Owiti J.A., Singan V.A., DeGraaf S., Xu L., Blow M.J., Harrison M.J., Visel A., Jansson C., Niyogi K.K., Huttmacher R., Coleman-Derr D., O'Malley R.C., Taylor J.W., Dahlberg J., Vogel J.P., Lemaux P.G., Purdom E. Transcriptomic analysis of field-droughted sorghum from seedling to maturity reveals biotic and metabolic responses. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2019;116(52):27124-27132. DOI 10.1073/pnas.1907500116.
- Watts-Williams S.J., Emmett B.D., Levesque-Tremblay V., MacLean A.M., Sun X., Satterlee J.W., Fei Z., Harrison M.J. Diverse *Sorghum bicolor* accessions show marked variation in growth and transcriptional responses to arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell Environ.* 2019;42(5):1758-1774. DOI 10.1111/pce.13509.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 20.06.2022. После доработки 18.10.2022. Принята к публикации 02.11.2022.