

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН
НАЦИОНАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ УЗБЕКИСТАНА
имени МИРЗО УЛУГБЕКА
ТЕРМЕЗСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

На правах рукописи

УДК 581.1:633.11

КАДЫРОВА ДИЛБАР НОРМУМИНОВНА

**ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ
ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ ПШЕНИЦЫ
03.00.12 – физиология и биохимия растений**

Д и с с е р т а ц и я

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Бекназаров Б.О.

Ташкент- 2009

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ. Физиологический анализ формирования элементов продуктивности и качества пшеницы.....	7
ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ	30
2.1. Условия проведения эксперимента	30
2.1.1. Степная зона (Термез – обеспеченная богара)	30
2.2. Объекты исследований	31
2.3. Методы исследований	34
2.3.1. Схема опыта	34
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ	37
3.1. Периодичность роста и формирования урожая у внутривидовых форм пшеницы	37
3.2 Ритм роста внутривидовых форм пшеницы	52
3.3 Индекс листовой поверхности внутривидовых форм пшеницы.....	56
3.4 Содержание хлорофилла в листьях внутривидовых форм пшеницы.....	64
3.5 Особенности водного режима внутривидовых форм пшеницы.....	70
3.6 Биологические и хозяйственные свойства внутривидовых форм пшеницы.....	75
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	88
ВЫВОДЫ	93
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	94
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.	95
ПРИЛОЖЕНИЕ	116

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Яровая пшеница одна из ведущих зерновых культур в странах Центрально-Азиатского региона, в том числе в Республике Узбекистан. Являясь основным источником питания человека и используемая в качестве сырья для промышленности, корма для животных и многого другого, яровая пшеница служит объектом пристального внимания ученых-селекционеров, деятельность которых направлена на выведение новых сортов интенсивного типа, дающих стабильные урожаи и высококачественное зерно.

Внедрение современных технологий возделывания яровой пшеницы требует от селекционеров создания устойчивых к засухе, низким температурам и другим факторам внешней среды сортов этой культуры, исходя из ее биологических свойств. Как известно сочетание в одном сорте комплекса ценных признаков с широким диапазоном адаптивных реакций возможно лишь при использовании богатых генофондов в качестве доноров хозяйственно ценных признаков.

Также надо отметить, что как раньше [15], [51], [56], [65], так и в настоящее время [4], [7], [8], [16], [17], [25], [36], [70] уделяется особое внимание на селекции и семеноводства пшеницы, так как она является одним из решающих факторов в повышении устойчивости и урожайности, а также и качества зерна пшеницы.

Исходя из того, что проблема формирования урожая у растений, изучения особенностей роста и развития растений, выделения новых адаптивных и высокопродуктивных генотипов пшеницы для селекции еще слабо изучена, исследование особенностей роста и развития некоторых внутривидовых форм пшеницы имеет большую актуальность как в теоретическом, так и в практическом плане.

Степень изученности проблемы. Научная литература располагает

многочисленными данными по вопросам об особенностях суточной периодичности ростовых процессов культурных растений и степени их приспособленности к условиям произрастания. Единичные работы зарубежных исследователей посвящены проблеме влияния процессов роста и развития на формирование конечных признаков пшеницы. Между тем очень мало работ по изучению особенностей роста, развития и формирования урожая у внутривидовых форм пшеницы в зависимости от колебания температуры, относительной влажности воздуха и продолжительности солнечного излучения в разных условиях. Этим и предопределяется выбор темы настоящего исследования.

Связь диссертационной работы с тематическими планами НИР

Диссертационная работа выполнена согласно тематическому плану НИР «Разработка теоретических основ и методов селекции пшеницы с использованием достижений генетики и физиологии, обеспечивающих повышение продуктивности и устойчивости к неблагоприятным условиям» кафедры «Ботаника» Термезского государственного университета.

Цель исследования. Сравнительное изучение особенностей роста и развития внутривидовых форм пшеницы в связи с их устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Задачи исследования.

- изучить влияние гидротермических факторов на рост и развитие некоторых внутривидовых форм пшеницы;
- исследовать формирование морфофизиологических показателей внутривидовых форм пшеницы;
- определить взаимосвязь особенностей роста и развития растений с формированием элементов структуры урожая внутривидовых форм пшеницы.

Объект и предмет исследования. Объектом исследования служили внутривидовые формы пшеницы. Предмет исследования – изучение особенностей роста и развития внутривидовых форм пшеницы в связи с их

устойчивостью к факторам внешней среды.

Методы исследований. В работе применены физиологические и биохимические методы исследования, полевые опыты, фенологические наблюдения.

Гипотеза исследования: Аналитическая оценка ряда морфофизиологических признаков внутривидовых форм позволит осуществлять отбор перспективных генотипов для селекции пшеницы на продуктивность.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Особенности суточной периодичности роста в связи с продуктивностью и приспособленностью внутривидовых форм пшеницы;
2. Изменчивость морфологических признаков в зависимости от условий выращивания;
3. Возможность оценки исходного материала озимой пшеницы на продуктивность, засухоустойчивость, качество зерна;

Научная новизна исследования. В условиях степной зоны Сурхандарьинской области изучено влияние факторов внешней среды на особенности роста и развития внутривидовых форм пшеницы в связи с их продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды.

Установлено сходство и различие в суточном и онтогенетическом ходе ростовых процессов внутривидовых форм пшеницы в зависимости от генотипа и условий выращивания.

Научная и практическая значимость результатов исследования. Показано, что индекс листовой поверхности (ИЛП) зависит от почвенных условий, сроков и плотности посевов. Установлено, что у внутривидовых форм пшеницы содержание хлорофилла в единице площади листа зависит от фазы развития растений и сроков сева. Также показана вариабельность внутривидовых форм пшеницы по динамике оводненности листьев.

Результаты исследования по росту и развитию внутривидовых форм пшеницы могут быть применены в селекции яровой пшеницы на продуктив-

ность и устойчивость к стрессовым факторам внешней среды на основе использования генетического потенциала внутривидовых форм пшеницы при создании новых адаптивных и высокопродуктивных сортов яровой мягкой пшеницы.

Реализация результатов. Результаты исследований могут быть использованы при выращивании новых сортов мягкой яровой пшеницы в зонах с недостаточностью атмосферных осадков.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на научных конференциях профессорско-преподавательского состава Термезского государственного университета (2004-2009); республиканской научно-практических конференциях «Ёш ботаник» (2000); «Биология, экология ва тупроқшуносликнинг долзарб муаммолари» (Ташкент, 2008); международных научных конференциях «Экологические проблемы опустынивания в Узбекистане» (Ташкент, 2008) и « Актуальные проблемы молекулярной биологии растений»(Ташкент, 2008) а также республиканской научно-практической конференции « Актуальные проблемы биологии и ее преподавания» (Ташкент, 2009), Научном семинаре ИГ и ЭБР АН РУз (Ташкент, 2009).

Опубликованность результатов. По основным результатам диссертации опубликовано 8 научных работ, в том числе три журнальных статьи.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, рекомендаций производству, списка использованной литературы, включающего 188 наименований отечественных и иностранных авторов. Диссертация изложена на 115 страницах компьютерного текста, содержит 18 таблиц и 14 рисунков.

**Считаю своим долгом выразить признательность к.б.н., доценту СамГУ И.Ш. Джаббарову за научно-методическую помощь и ценные советы при проведении исследований, а также за практическую помощь в выполнении данной работы.*

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФОРМИРОВАНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ ПРОДУКТИВНОСТИ УРОЖАЯ И КАЧЕСТВА ПШЕНИЦЫ

Пшеница относится к числу наиболее распространенных культур, являясь продуктом питания человека, сырьем крупяной, крахмалопаточной, комбикормовой и других отраслей промышленности, кормом для сельскохозяйственных животных. Полученный из нее хлеб – самый популярный продукт питания, обладающий уникальными питательными и вкусовыми свойствами [30] все это свидетельствует о том, что пшеница как и все другие зерновые культуры является собой экономически и социально важную культуру, особенно в условиях новых независимых Центрально-Азиатских стран [37]. Современная селекция этой культуры основывается, главным образом, на использовании мирового генофонда. Между тем большинство современных сортов не обладает достаточной устойчивостью к резким изменениям внешней среды и стрессовым воздействиям что ведет к снижению их урожайности.

Надо отметить, что в урожайности сельскохозяйственных культур особое значение имеет обеспечение растений минеральными питательными и влагообеспеченность, а также солнечная радиация во все периоды их роста и развития [2], [7], [32], [54].

Значительную роль в росте производства продовольственного зерна и повышении его устойчивости играют яровые зерновые культуры, прежде всего, те из них, которые обеспечивают значительный удельный вес в зерновом балансе Центрально-азиатского региона. Однако специфика селекционной работы по яровой пшенице обусловлена разнообразием агроэкологических зон и возделыванием в неблагоприятных природных условиях региона. С учетом этого важного фактора для селекционного улучшения яровой пшеницы в регионе необходимо создание местных экологически приспособленных сортов, превышающих стандарты по зерновой продуктивности, устойчи-

ности к биогенным и абиогенным неблагоприятным факторам среды, с высоким качеством зерна, адаптированным к различным условиям произрастания. Реализация этой задачи возможна при условии активизации генетических и физиолого - биохимических исследований.

Как известно, в последнее десятилетие наблюдается повышение среднегодовой температуры, особенно в Северном полушарии [71], [125]. Это обуславливает более раннее таяние снега и бесснежный период, приводящий к неоднократным скачкообразным перепадам температур на протяжении одних или нескольких суток, которые зачастую превышают 10°C [114], [121], [123]. В свою очередь, растения после перезимовки становятся ослабленными, поскольку в период зимних оттепелей в результате интенсификации дыхания они уже использовали накопленные осенью резервные вещества (главным образом - сахара). Поэтому весенние заморозки могут привести к массовой гибели растительных и древесных пород [141], [188]. Отчасти все эти перемены касаются погодных условий и растительного мира Средней Азии.

По данным С.В.Климова, существует прямая пропорциональная зависимость между отношением фотосинтеза дыхания при низкой температуре и способностью растений накапливать резервные вещества (прежде всего - водорастворимые углеводы), необходимые для их выживания и для сохранения способности интенсивного развития в весенний период. [38], [39]. Кроме того, согласно мнению этого исследователя, при низкотемпературном фотосинтезе озимой пшеницы в растении накапливаются преимущественно дисахариды (сахароза) [40]. Один из факторов, влияющих на экспрессию генома - концентрация сахара, поскольку он действует в клетке как сигнальная молекула, регулирующая набор генов, контролирующей различные физиологические циклы [113], [126], [136], [137], [165]. К числу способов изменения концентрации сахаров в клетке относится изменение донорно-акцепторных отношений в целостном растении [132], [139], [164].

Геном растительной клетки представляет собой единую систему трех

генофоров - (хромосомы ядра + пластид + митохондрий) и может быть существенно модифицирован посредством внедрения чужеродной цитоплазмы [37]. В частности, взаимодействие генофоров у аллоцитоплазматической формы на базе эгилопса привело к появлению генома нового качества [82].

В последнее время в связи с проблемой глобального изменения климата проводится мониторинг морфофизиологического состояния озимой пшеницы в весенний период [43], [142]. В частности, в Институте физиологии растений им К.А.Тимирязева РАН во главе с профессором С.В.Климовым проводятся работы по изучению особенностей донорно – акцепторных отношений у аллоцитоплазматических форм озимой пшеницы, устойчивых к низкотемпературному стрессу [44].

Известно, что изменение ядерно-цитоплазматического взаимодействия растений, позволяет, с одной стороны, лучше понять природу влияния плазмона на геном, а с другой – осуществлять селекцию сортов с требуемым набором признаков. В этом отношении перспективны аллоцитоплазматические формы пшеницы *Triticum aestivum* L., содержащие чужеродную цитоплазму эгилопса (sp. *Aegilops*) [41], [83], [127], [158]. В частности, более высокоурожайные формы *T. aestivum* L. с *Aegilops ovata* L. обнаруживают повышенную пластичность и устойчивость к ряду стресс-факторов [12]. Одним из факторов, влияющих на урожайность любой культуры, в том числе пшеницы является освещенность. В связи с этим Л.Н. Тимергалиной и другими исследователями изучены содержание гормонов, водный обмен и рост листьев растяжением у растений пшеницы при повышении освещенности [90] и установлено ее положительное воздействие. В естественных условиях изменение освещенности вызвано переменной облачностью, сказывающейся на транспирации. Возрастание транспирации создает дисбаланс между поглощением и потерей воды, что обуславливает увеличение дефицита воды в побеге. Предсказуемым последствием снижения оводненности побега служит замедление роста листа, что проявляется в его растяжении. Между тем такое

прекращение роста при возрастании дефицита воды в побеге кратковременно. Впоследствии отмечается его частичное либо полное восстановление [144], [167], [184]. Механизм восстановления роста в таких условиях изучен в недостаточной мере. Поддержание тургора путем накопления осмотических активных соединений в клетках при дефиците воды способствует возобновлению роста при осмотическом шоке. Тем не менее, при засухе, несмотря на полное восстановление тургора, рост листьев замедляется [90].

Второй вероятный механизм - изменение растяжимости клеточной стенки [133]. Рост листа также зависит от доступности воды, определяемой гидравлической проводимостью [134], которая варьирует и может увеличиваться с возрастанием транспирации [175].

Как известно, на содержание гормонов в растениях значительное влияние оказывает свет и минеральное питание [18], [159]. Однако основное внимание исследователей уделялось изучению перехода растений от полной темноты к освещению светом определенного спектра либо оптимальной интенсивности [166], [171]. Гормональная реакция на изменение интенсивности освещения изучена в гораздо меньшей степени [157].

Следует подчеркнуть, что свет также влияет на структуру и функции фотосинтетического аппарата, в том числе на содержание хлорофилла [26]. Снижение содержания последнего служит одним из показателей старения листьев. Быстрое старение срезанных листьев может замедляться экзогенными цитокининами. Это происходит благодаря активации антиоксидантной системы [140] и синтеза каротиноидов [120]. По мнению ряда исследователей быстрое восстановление скорости роста листа после снижения, вызванного повышением освещенности, связано с увеличением растяжимости листьев, в котором участвуют цитокинины [118], [182].

По данным Л.Н.Тимергалиной и др. [90] повышение освещенности увеличивает растяжимость клеточной стенки семидневных проростков пшеницы. Быстрое восстановление после снижения, скорости роста листа, вы-

званное повышением освещенности, связано с увеличением как растяжимости листьев, при участии цитокининов, так и с увеличением гидравлической проводимости. Предположительно это обусловлено накоплением АБК в зоне роста листа и корнях растений, которое не приводит к закрытию устьиц. Однако такое предположение не согласуется с данными литературы [147]. Вероятно, вызываемому АБК закрытию устьиц могло противодействовать накопление в дифференцированной части листа цитокининов, способных поддерживать устьица в открытом состоянии [89].

Способность АБК повышать уровень экспрессии и фосфорилирования аквапоринов, сказывается на их активности [172]. Следует подчеркнуть, что увеличение накопления АБК при повышенной освещенности в наибольшей степени выражено в зоне роста листа и в корнях, где на пути воды возникает наиболее высокое сопротивление [176]. В свою очередь это говорит о возможности накопления АБК способствовать повышению общей гидравлической проводимости.

По данным других ученых повышение температуры также увеличивает растяжимость клетки растений. Так, например, в экспериментах с растениями кукурузы, повышение температуры воздуха стимулировало рост клеток листа растяжением [178], хотя повышение температуры на 4°C не вызывало увеличения растяжимости листа у растений пшеницы того же возраста [100].

Одной из причин старения листьев может быть их изоляция от источника цитокининов. Некоторыми учеными обнаружено, что в интактном растении воздействие нитратов на индукцию ряда генов опосредовано цитокининами [168], [177]. В свою очередь экзогенное применение цитокининов изменяет экспрессию ряда генов, регулирующих метаболизм азота [117], возможно, за счет их способности повышать стабильность матриц для белков экспансинов [122], но экспрессия гена происходит не только в побеге интактного растения, она может меняться в зависимости от условий [176].

На содержание цитокининов в листьях могут влиять также азотсодер-

жащие соли. Так, например, содержание цитокинина в изолированных листьях пшеницы, обработанных раствором нитрата аммония, продолжало повышаться в последние три дня опыта. Следовательно, накопление цитокинина в листьях пшеницы нельзя объяснить только изменением активности цитокининоксидазы, принимающей участие в регуляции содержания цитокининов в листе [124], [184], [285]. Как известно производные дегидрозеатина также не могут быть источником зеатина и его производных [129].

В последнее время обнаружен широкий спектр цитокининов в хлоропластах табака и пшеницы [115]. Накоплены данные о роли цитокининов в поддержании структуры и функции хлоропластов, в том числе и на молекулярном уровне [145], [146]. Кроме этого показано, что нитраты стимулируют экспрессию генов, ответственных за синтез цитокининов у растений арабидопсиса [150]. Между тем в отдельных источниках обосновываются аргументы в пользу существования альтернативного пути синтеза *транс*-зеатина в растениях арабидопсиса, при котором производные зеатина образуются непосредственно из аденина путем присоединения гидроксильированного радикала [112].

Перед учеными и селекционерами ныне стоит одна из самых главных проблем зернопроизводства повышение устойчивости культур к различным экологическим факторам и болезням. Б. Трошина и др. [91], [92] исследовали влияние салициловой кислоты (СК) на активность оксалатоксидазы и пероксидазы, а также генерацию перекиси водорода (H_2O_2) в клетках листьев мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. при инфицировании возбудителем септориоза *Septoria nodorum* Berk.

Следует отметить, что защитная роль оксалатоксидазы при стрессе и поражении установлена многими учеными [108], [109]. Влияние салициловой кислоты на активность каталазы, содержание H_2O_2 и эндогенной салициловой кислоты в проростках пшеницы изучено и другими специалистами [61]. По мнению вышеуказанных исследователей, гифы гриба распространяются

по межклетникам мезофилла. В инфицированных тканях выявлялось наличие H_2O_2 . Установлено, что генерация активных форм кислорода (АФК) при патогенезе связана с активностью внеклеточных ферментов, локализованных в плазмалемме и клеточной стенке, например, НАДФН - оксидазы, оксалатоксидазы и пероксидазы [53], [99], [153], [180].

Образующаяся в результате окислительного взрыва перекись водорода проникает в клетки растений, где при невысокой концентрации способствует преадаптации растений к последующему действию стрессора [135]. По мнению некоторых ученых, АФК выступают в качестве сигнальных молекул в запуске каскада защитных реакций в растениях [128]. Однако резкое стрессиндуцированное возрастание концентрации молекул АФК может негативно отразиться на жизнедеятельности растительных клеток [149], что требует контроля ее уровня.

Таким образом, в совокупности про- и антиоксидантные ферменты растений образуют сложную полиферментную систему, ответственную за баланс АФК вне- и внутри клетки [84], [93]. К настоящему времени в целях усиления устойчивости пшеницы, особенно мягкой, рекомендуется предобработка семян раствором салициловой кислоты что мобилизует иммунный потенциал растений.

Ф.А. Полимбетова [74] приводит подробную характеристику биологических и морфологических особенностей яровой пшеницы применительно к своеобразным агроэкологическим зонам возделывания. Исследователь отмечает, что процессы интенсивности и продуктивности фотосинтеза, роста и развития листовой поверхности, увеличения биомассы, использования общей и физиологически активной радиации в посевах пшеницы имеют специфические особенности.

В свою очередь, результаты исследований по изучению морфофизиологических особенностей формирования элементов продуктивности колоса показывают, что число колосков, развивающихся зерен и урожай

пшеницы зависят от количества доступных продуктов фотосинтеза [186]. Автор исследования установил, что оптимальное число колосков на единицу площади и процент созревших зерен линейно связаны с содержанием продуктов фотосинтеза. В случае уменьшения числа колосков повышается содержание продуктов фотосинтеза в стебле. С другой стороны, растения с чрезмерно высоким числом колосков могут дать меньший урожай зерна в связи с увеличением числа недоразвитых зерен. Продукты фотосинтеза в растении распределяются между большим числом колосков и, следовательно, между большим числом зерен. Однако аккумуляционная способность последних обычно превышает количество доступных продуктов фотосинтеза, что приводит к снижению числа полностью развитых зерен.

По данным Л.К. Мамонова [56] продуктивность фотосинтеза зависит от положения и формы листьев. Исследователь установил наличие достоверной положительной корреляции между архитектурой растений, потенциальной продуктивностью и устойчивостью к засухе.

Важное условие повышения продуктивности и формирования биологического урожая - регулирование многочисленных факторов, определяющих высокий биологический и особенно хозяйственный урожай. Например, по мнению ряда авторов, в том числе Е.Д. Богданова и др. [9] отмечается, что высокий биологический и хозяйственный урожай зависят от оптимизации факторов, определяющих размер ассимиляционного аппарата: скорость фотосинтеза, скорость перемещения и распределения ассимилятов между органами, число зерновок, их величину и активность в накоплении ассимилятов [154].

Изучение фотосинтетической деятельности растений пшеницы показало наличие достоверной корреляции между продолжительностью жизнедеятельности листьев и урожаем. При этом коэффициент корреляции для нижних листьев составлял от 0.25 до 0.34, для верхних – от 0.43 до 0.54 [57].

По данным [21], [31] теоретической концептуальной базой может слу-

жить положение адаптивной селекции о целесообразности создания агроэкологически специализированных сортов и взаимодополняющего их сочетания в производстве.

Как подчеркивал Н.И.Вавилов [14], вегетационный период растений является основополагающим в селекции на урожайность, поскольку с ним неразрывно связаны многие приспособительные признаки растений. Также им отмечено, что в степных и лесостепных районах наиболее стабильный по годам урожай формируют среднеспелые сорта.

Результатами опытов Н.И. Коробейникова и Н.В.Пешковой по изучению морфобиологических особенностей новых сортов яровой мягкой пшеницы показали, что ритм развития сорта, продолжительность его вегетационного периода особенно важны в условиях неустойчивого проявления экофакторов и определяющих стабилизацию урожайности пшеницы в производственных условиях является ритм развития. Также им установлено, что совместное возделывание сортов различных биотипов, способствуют стабилизации урожайности разных форм пшеницы [46].

Результаты исследования по изучению суточной производительности роста и хода формирования урожайности озимой пшеницы показали следующее [104]:

- рост озимой пшеницы в высоту в течение суток осуществляется ритмично;
- кривая скорости роста, как правило, имеет форму, близкую к синусоиде, с максимумом в дневные часы и минимумом в ранние утренние часы.

Кроме того, показано наличие положительной корреляционной зависимости между суточным приростом пшеницы в высоту и ходом интенсивности накопления сухой массы растений.

Р.А. Цильке и др. [101], [102] приводят результаты своих опытов по изучению генетического контроля ритма роста растений озимой пшеницы. Авторы отмечают, что ростовые процессы строго детерминированы наслед-

ственно, находятся под контролем многочисленных факторов, которые сложно взаимодействуют с генетическими системами, что приводит к значительному фенотипическому варьированию рассматриваемого признака.

Один из важнейших факторов повышения урожайности и качества зерна пшеницы - внедрение в производство широкого набора генетически разнообразных сортов, отличающихся между собой по биологическим и хозяйственно-ценным признакам [78], [79]. Ряд исследователей отмечают особую роль селекции и сорта в увеличении валовых сборов зерна пшеницы. В этих исследованиях показано, что с 30-х годов XX в и по настоящее время селекция позволила поднять уровень урожайности сортов пшеницы с 37.8 до 82.0 ц/га, что обеспечило ежегодный прирост урожайности за счет селекции на 0.61 ц [51], [55], [64], [78], [79]. Исследуя зависимость урожайности от адаптивных свойств сортов пшеницы, Э. Неттевич [63], отмечает, что стабильный рост урожайности возможен лишь при направленности селекционеров на создание сортов с широкими адаптивными свойствами, обеспечивающими получение достаточно высокой урожайности в варьирующих условиях возделывания.

Как свидетельствуют итоги работ ряда авторов, что при выведении новых высокоурожайных сортов озимой пшеницы и ячменя успех селекции зависит не только от создания спектра нужной генотипической изменчивости, но и от того, сумеет ли селекционер найти среди многих тысяч растений то единственное, которое даст начало к новому сорту [94], [95].

На основе опытов по определению генетической структуры сортов озимой пшеницы установлено следующее многие возделываемые коммерческие сорта пшеницы являются сортами - популяциями, поэтому подавляющее большинство их состоит из нескольких биотипов [98]. Также известно, что нормальный рост и развитие растений, особенно когда ту или иную культуру выращивают в целях получения соответствующей продукции, зависят от их обеспеченности влагой, светом, теплом. Исследованиями по изучению возде-

лывания зерновых культур установлено наличие сортовой специфики по этим факторам [17].

Изучением отзывчивость местных селекционных сортов яровой пшеницы к условиям среды, выявлено, что уровень урожая и чувствительность сортов к стрессу оказались независимыми компонентами общей адаптивности [131].

Показано, что индекс чувствительности коррелирует с количеством зерен в колосе, массой зерна и уборочным индексом при наличии стресса. Отсюда следует, что растения пшеницы в агробиоценозе находятся под влиянием многих факторов, действующих в различных сочетаниях и варьирующих как в течение вегетации, так и по годам возделывания [187].

Результаты многолетних исследований по изучению продуктивности зерновых культур показали следующее: продуктивность растения обеспечивают разветвленная корневая система с большой рабочей поверхностью и высокой поглотительной способностью, достаточно большая, длительно работающая листовая поверхность, активная система метаболизма, хорошо развитые хозяйственно- ценные органы [20]. Таким образом, можно утверждать, что наименее отзывчивым к стрессовым условиям является показатель продуктивной кустистости, наиболее реагирующим – число зерен в колосе. Показано, что местные генотипы оказались более адаптированными к жестким условиям по сравнению с улучшенными селекционными сортами. Результаты анализа адаптационной способности компонентов урожая свидетельствуют о том, что генотипы с высоким числом в колосе в большинстве стрессовых условий всегда показывают относительно более высокий урожай зерна [130].

На основе анализа эффекта генетического улучшения на физиологические признаки пшеницы выявлено, что генетическое улучшение пшеницы не привело к изменению надземной биомассы растений и ее физиологических компонентов. По мнению автора [174] изменение урожая зерна и его компо-

нентов было связано с распределением биомассы в репродуктивных органах в период цветения.

В свою очередь исследования по оценке экологической пластичности сортов пшеницы показывают, что для характеристики гомеостаза урожайности лучше использовать показатель стабильности. Прежде всего, это необходимо для того, чтобы получить информацию о пластичности селекционного материала на ранних этапах селекции. Создание устойчивых форм растений к различным неблагоприятным факторам в сочетании с высокой продуктивностью - исключительно сложная задача, решение которой возможно при фундаментальных физиолого-генетических исследованиях. Примером сказанного служат результаты экспериментов по созданию экологических типов пшеницы для местных условий [74]. Результаты этих исследований легли в основу для создания форм и сортов пшеницы, устойчивых к весенне-летней засухе, приостанавливающих ростовые процессы во время засушливого периода, с меньшими потерями воды и усилением ассимиляционной функции верхних листьев. Особое внимание акцентируется на КПД сорта в отношении энергичного включения всех надземных органов. Более того, автор отмечает, что при создании сортов одним из главных условий, определяющих продуктивность фотосинтеза растений пшеницы, является листовая деятельность. Показано, что состояние листовой поверхности положительно коррелирует с физиологической активностью листьев [5], [50], [105].

Результаты опытов по изучению продуктивности сорта по первичному органогенезу побега пшеницы показали, что для пшеницы разного морфогенетического типа характерны признаки, которые на ранних этапах развития определяют продукционные возможности сортов [87]. Автор данной работы отмечает, что к числу таких признаков следует отнести: площадь и число листьев на стебле, длину колоса, число колосков в нем, озерненность колоса.

Определяющими условиями роста, развития и урожайности зерновых культур являются свет, тепло и влага. При этом свет является основным ис-

точником энергии для всех фотосинтезирующих растений, он является важнейшим фактором в жизни пшеничного растения. Продолжительность светового дня, интенсивность освещения и спектральный состав света оказывают влияние не только на интенсивность фотосинтеза, и накопление органического вещества и рост, но и на формирование отдельных органов растений [76], [77].

Аналогичным образом, исследования по изучению влияния факторов среды на различные фазы репродуктивного роста пшеницы показали, что относительное постоянство изменяющейся составляющей флюоресценции положительно коррелирует с урожаем при высокотемпературном режиме [151].

Прежде всего, урожайность растений и пшеницы зависит от оптимального сочетания факторов жизни растений в начальных фазах роста и развития [35].

В исследованиях по изучению температурной потребности итальянских сортов твердой пшеницы на стадии прорастания показано, что для формирования урожая существенное значение имеет не только количество образовавшихся побегов, но и скорость их появления (энергия кущения). Авторами [148] отмечается, что энергия кущения пшеницы в значительной степени определяет мощность растений, характеризующуюся весом сухого вещества .

Результаты исследования динамики роста и развития зерновки озимой пшеницы показали, что пониженная температура почвы в период кущения положительно влияет на образование и развитие узловых корней и тем самым на урожай пшеницы. Отмечается [119], что сумма активных температур за период всходы -колошение составляет 800 - 900°C, а за период колошение – созревание 650-700°C.

Наиболее тесно коррелирующим с размером урожая показателем является площадь листовой поверхности и ее работа. В процессе кущения вырабатывается приспособленность растения к быстрому формированию листовой поверхности за сравнительно короткий период и к размещению листьев

без взаимного их затемнения в приповерхностной зоне, где создаются наиболее благоприятные условия для фотосинтетической деятельности.

На основе результатов многолетнего изучения биологии пшеницы логично утверждать, что именно образование развитого ассимиляционного аппарата при малом расходе пластических веществ на ростовые процессы, является основным преимуществом кушения пшеницы, и это создает энергетическую базу для формирования глубоко проникающей хорошо развитой корневой системы и обеспечивает накопление большого количества запасных веществ.

Исследованиями многих авторов показано, что у пшеницы размер каждого последующего листа на побеге больше предыдущего, а в благоприятных условиях самый верхний лист бывает наиболее крупным [69], [85], [88]. Авторы отмечают, что при недостатке влаги в фазе стеблевания верхние листья оказываются мельче средних и могут служить хорошим индикатором условий увлажнения в период роста.

Результаты исследования по изучению физиологического обоснования моделей сортов пшеницы показали, что величина листовой поверхности растений при разных условиях выращивания является сортовым признаком и имеет большое значение для продуктивности сорта. Результаты исследования по повышению адаптивности яровой пшеницы, свидетельствуют о том, что для засухоустойчивых форм яровой пшеницы характерны малая кустистость, отсутствие подгонов, слабая облиственность, сильно развитая корневая система [4].

Урожайность растений, и пшеницы в том числе, прежде всего зависит от обеспеченности их водой в период репродуктивного развития. Например, исследования М. Тахара и др. (Тахара et.al. 1990) [176] по содержанию воды во время репродуктивного развития пшеницы показали, что между урожаем зерна и относительным содержанием воды в листьях имеется положительная корреляция в период цветения и середины налива зерна. Согласно их мнению

отобранные по максимальной урожайности линии пшеницы имели более высокие показатели относительного содержания воды в листьях.

Известно, что зерновые поля Центрально-Азиатских государств расположены, в основном в зоне рискованного земледелия, характеризующейся ярко выраженным континентальным климатом. Задачи селекции в регионе осложняются тем, что экстремальные по абиотическим факторам годы чередуются с годами благоприятными. Непрогнозируемость такой смены устанавливает определенные требования к сорту. В этих условиях необходима дифференциация сортов, как минимум, на два типа – интенсивных и полунинтенсивных, наиболее приспособленных к конкретным экологическим условиям среды [10]. Очевидно, что для создания таких сортов необходимо учитывать биологические особенности сортовой популяции. Так, например, при выращивании пшеницы сорта Днепровская 155 и Kosutka, в условиях засушливой погоды показано, что скороспелые генотипы наибольшее количество пластических веществ в зерне накапливают в молочную фазу налива и обладают повышенной устойчивостью к затяжной засухе. Авторы исследования установили, что среднеспелые и позднеспелые генотипы не успевают закончить налив зерна до наступления засушливой погоды, у них сокращается продолжительность периода цветения-созревание, вследствие чего формируются слабо выполненные легковесные зерна и наименьший урожай [97].

Важную роль в создании адаптивных и высокопродуктивных сортов пшеницы в условиях ярко выраженного континентального климата играет критерий отбора на продуктивность. Например, по данным Н.В. Тупицына [94] наиболее популярным критерием отбора пшеницы на продуктивность являются отдельные части колоса (верх, середина, низ), так как они сопряжены с урожайностью, но нижняя часть колоса наиболее положительно коррелирует с урожайностью. Например, используя этих критериев в отборе, в Казахстане созданы и, в настоящее время, допущены к производству порядка 13 сортов озимой и 15 сортов яровой мягкой пшеницы, которые составляет со-

ответственно 52 и 28% от общего количества допущенных к использованию в производстве [68].

Отдельно стоит вопрос о продуктивности растений для зон недостаточного увлажнения. Продуктивность растения пшеницы принято разделять на составляющие ее компоненты: продуктивную кустистость, длину колоса, число колосков в колосе, число зерен в колосе, массу 1000 зерен, массу зерна с одного колоса и массу зерна с растения [51].

Исследованиями многих других авторов [55], [62], [155], [156] показано, что компоненты продуктивности можно расположить в порядке возрастания их вариабельности следующим образом: число колосков в колосе, длина колоса, масса 1000 зерен, число зерен в колосе, масса зерна с колоса, продуктивная кустистость, масса зерна с растения. В работах ученых Казахстана выявлены достоверные положительные корреляции признаков: масса зерна одного колоса с продолжительностью вегетационного периода $\Gamma = 0.46$, высота растений $\Gamma = 0.40$, масса 1000 зерен $\Gamma = 0.50$ и число зерен с одного колоса $\Gamma = 0.81$ [80].

Важным фактором увеличения и стабилизации валовых сборов зерна, обеспечивающим улучшение экономических показателей, является создание и внедрение в производство широкого набора генетически разнообразных сортов пшеницы, отличающихся между собой по биологическим и хозяйственно-ценным признакам. Так, например, специальными опытами, по изучению динамики реальной урожайности сортов было доказано, что у пшеницы существуют разные морфофизиологические системы, определяющие потенциальную урожайность.

Н.В.Тупицын отмечает [95], что проявление потенциальной урожайности на уровне реальной искажается разной реакцией генотипов на неблагоприятные факторы внешней среды. Согласно результатам исследований по изучению генотипической структуры местных сортов пшеницы показали, что множество возделываемых сортов пшеницы являются сортами-популяциями,

состоящими из нескольких биотипов. Некоторыми авторами [25], [36] отмечено, что биотипы являются морфологически мало отличимыми, но сильно различающимися по адаптивным свойствам линиями.

Исследованиями по изучению влияния факторов внешней среды на адаптивные свойства растений установлено, что неблагоприятные условия среды играют роль факторов, дифференцирующих популяцию и способствующих проявлению ее полиморфизма [181]. Примером являются результаты исследования, которые показали, что продуктивность растения – масса зерна с одного растения, как и все элементы продуктивности, относится к категории полигенных количественных признаков и подводит итог реализации генетической информации в конкретной экологической нише [36].

А.Ж. Моргунов с соавторами (Morgunov et.al., 1990) [152] приводит результаты исследования по изучению генотипической структуры сортов пшеницы. Исследователи выявили, что сорта, состоящие из различных генотипов, обеспечивают более стабильный урожай в меняющихся условиях окружающей среды благодаря «компенсации» биотип - средового взаимодействия.

Значительное число исследований посвящено характеру наследования компонентов продуктивности в первом поколении. Обширное количество таких сведений появилось в 1960-1970-е годы в связи с широко проводящимися исследованиями по генов разнообразных сортов пшеницы [27], [59], [66], [143]. Опубликованные работы содержат сведения о всевозможных типах наследования по каждому компоненту продуктивности. Так, например, сравнительным изучением изменчивости хозяйственных признаков в потомствах простых и сложных формой твердой пшеницы получены данные о том, что для них показатель наследуемости (h^2) урожая зерна с растения составляет соответственно 19.4 - 35.8 и 15.7 - 35.3 [183].

Опыты с сортами пшеницы Sonalika, Shalira, VL 421, Girija, HB 99, SW 4, HS 81 по изучению эффективности оценки параметров стабильности

урожая показали, что для надежной оценки стабильности урожая перспективных линий пшеницы их следует изучать в различных климатических условиях при разной агротехнике [170].

Исследованиями по изучению генетического контроля урожая зерна мягкой пшеницы установлено, что бипарантальные двухродительские формы превосходят средние показатели по признакам кустистости, числу зерен в колосе, массе 1000 зерен, урожае зерна с растения и индексу продуктивности соответствующих потомств F_2 и F_3 . Авторы отмечают [173], что преимущества таких скрещиваний обеспечиваются накоплением благоприятных генов и разрушением нежелательных сцеплений, что создает возможность генетических рекомбинаций.

Итогом многолетних исследований по изучению наследования агробиологических ценных признаков формы озимой пшеницы служат следующие данные. В наследовании, высоты растений, длины колоса, массы зерна с растения по материнской и отцовской, а зимостойкости – по материнской линиям превалирует аддитивное взаимодействие генов. В работах В.А.Власенко [16] отмечено, что в наследовании продуктивной кустистости по материнской и отцовской, а зимостойкости – по отцовской линиям превалирует влияние генов доминантно-эпистатического типа действия. Использование местных сортовых популяций мягкой пшеницы в отдаленной гибридизации приобретает все большее значение в обогащении флоры культурных растений, расширении их ареалов, повышении урожайности и качества продукции благодаря получению новых высокоценных форм [52].

По изучению межвидовых форм *Triticum aestivum* L. с другими видами культурной тетраплоидной пшеницы показано, что в результате скрещивания местного исходного материала с другими интродуцированными сортами создан селекционный материал. В сравнении с возделываемыми сортами он имеет более высокое содержание белка, лучшее соотношение содержания белка и урожайности, скороспелости и более приспособлен к условиям воз-

дельвания [138].

Результаты исследования идентификации местных стародавних сортов пшеницы по глиадину показали, что на селекции они представляют популяции с высокой степенью гетерогенности по глиадину [22].

Изучением продуктивности форм пшеницы Н.А. Подлипенцевой установлено, что формы растения в F_1 и F_2 обладают высокой потенциальной продуктивностью, и степенью дифференциации цветков в колоске и колоса [82]. Она отмечает, что у формы из-за асинхронности развития цветков в колоске и колосе 73-65% потенциальной продуктивности остается нереализованной.

По результатам изучения засухоустойчивости яровой пшеницы, выявлена большая значимость включения в ступенчатую гибридизацию местных сортов пшеницы для создания высокопродуктивных, засухоустойчивых сортов и вышеуказанными методами созданы засухоустойчивые сорта пшеницы Саратовская 55 и Саратовская 58 [73].

Епремян и др. [29] приводят результаты по изучению морфофизиологических особенностей местных сортов озимой мягкой пшеницы. Оказалось, что для местных сортов пшеницы характерна высокая адаптация к местным условиям, поэтому их можно успешно использовать в качестве исходного материала для улучшения сортов.

Результаты многолетних исследований А.В. Андрущенко и М.Д. Федоровой по изучению продуктивности и качества зерна пшеницы показали, что выделенные сортообразцы из местных популяций отличаются от стандарта пшеницы, высокой устойчивостью к полеганию, более крупным зерном, а также хорошим урожаем [3]. Авторы отмечают, что выделенные сортообразцы, отнесенные к сортам с высокими технологическими свойствами также отличаются по содержанию белка и набухаемости муки. Результаты относительно местных стародавних сортов популяций для генетического улучшения сортов мягкой пшеницы, полученные И.Ш. Джаббаров-

вым [25] свидетельствуют о следующем. Скрещиванием инорайонных сортов с местными сортовыми популяциями яровой мягкой пшеницы приводит к улучшению хозяйственно-ценных признаков и свойств, которые имеет особое значение при создании новых сортов мягкой пшеницы. О важной роли местных стародавних сортовых популяций пшеницы как источника исходного материала для селекции еще в свое время указывал Н.И. Вавилов который утверждал, что «Начиная практическую селекцию, необходимо, прежде всего, знать хорошо местный ассортимент. Он должен служить исходным материалом для дальнейшего улучшения сортов» [15].

Изучая динамику генетического разнообразия болгарских местных сортов мягкой пшеницы, учеными этой страны доказано необходимость привлечения к гибридизации местных сортовых популяций в целях генетического улучшения сортов мягкой пшеницы [116]. Исследователь сообщает, что из скрещивания Марис Нимрод х Садово супер выделены перспективные линии – К 372/3473 и К 373/3473 с многозерными колосьями и устойчивые к полеганию. Кроме того, автор отмечает, что в среднем за три года испытаний выделенные линии превосходили стандарт Садово I (69.2 - 73.4 ц/га) по урожаю зерна на 4.3. и 7.8 ц/га.

Результаты многолетних исследований ученых по изучению физиолого-генетических особенностей пшеницы показали, что в процессе выращивания селекционных форм в экстремальных условиях (пониженные температуры) и последующего отбора были выделены биотипы пшеницы устойчивые к экстремальным факторам внешней среды [161]. По сообщению исследователей оценка их фотосинтетической деятельности и продуктивности позволила сделать вывод, что эти биотипы превосходят исходные формы по размеру ассимиляционного аппарата, способностью усвоения солнечной энергии, образованию и накоплению сухого биологического урожая, а также по урожайности зерна [161].

Отдельно стоит вопрос о создании местных экологически приспособ-

ленных высокопродуктивных сортов мягкой пшеницы с высокими параметрами качества зерна.

При оценке качества зерна пшеницы одним из важных показателей является белковость, составляющая основу пищевой ценности зерна и технологических свойств [163]. Как отмечают ряд исследователей, сопряженность между содержанием белка в зерне и содержанием клейковины зависит от условий вегетации растений пшеницы [1], [24].

Исследованиями многих авторов также показано, что содержание белка в зерне в значительной степени зависит от факторов внешней среды, типа почвы, ее водного режима, предшествующих культур и внесенных азотных удобрений [110], [162], [169].

Как показывают результаты исследования по изучению влияния экологических факторов на содержание белка и клейковины в зерне, кроме экологических факторов и агротехники возделывания, также зависит от биологических и генетических особенностей сорта пшеницы. Отсюда следует, что между содержанием белка и клейковины в зерне, существует достоверная положительная корреляция [67].

Исследования ученых по оценке качества зерна мягкой пшеницы показали, что степень сопряженности между общим белком в зерне и содержанием клейковины зависит от условий вегетации растений пшеницы [58]. По их данным [58] сопряженность между содержанием общего белка и клейковины была высокой и достоверной ($\Gamma = 0.74$). Выявлена положительная взаимозависимость «белок – качество клейковины» на уровне $\Gamma = 0.42$.

В связи с улучшением параметров качества зерна и сохранением его на высоком уровне, весьма актуально применение анализа по спектру электрофоретических компонентов полиморфного белка у самоопылителей [81], [86].

В исследованиях по изучению внутрисортного полиморфизма сортов озимой пшеницы показано, что сорта Жетысу, Богарная-56, Мариям, Красноводопадская-210 и Прогресс состоят основном из 2 - 10 биотипов, различающихся по аллельному состоянию глиадинкодирующих локусов (Gli) и по ряду хозяйственно - ценных признаков [36].

Одна из наиболее важных проблем прикладной ботаники и генетики раскрытие внутригеномной изменчивости. Скрытая изменчивость недоступна обычным методам морфологического анализа. Принципиально новые возможности генетического анализа открывают методы, основанные на использовании белковых маркеров. Использование электрофоретических маркеров, то есть спектров компонентов генетически полиморфных белков, позволяет выйти на уровень идентификации и регистрации сортов, биотипов и линий, а также анализа морфологически однородных естественных, сортовых и гибридных популяций [160].

Аналогичным образом, исследование блоков компонентов глиадина пшеницы показало, что блоки Gli A2f и Gli D2a и их семейств положительно влияют на показатели качества зерна по сравнению с блоками Gli A2b и Gli D2b [49], [75]. Более того, ряд авторов отмечают сопряженность различных аллелей глиадина с адаптивностью растений пшеницы [48], [60].

Таким образом, анализ литературы по формированию элементов продуктивности, урожая и качества мягкой пшеницы показывает, что все элементы продуктивности относятся к категории полигенных количественных признаков, и реализация генетической информации проявляется в конкретной экологической нише.

Множество возделываемых местных сортов мягкой пшеницы является сортами - популяциями, которые состоят их нескольких биотипов. Биотипы являются морфологически мало отличимыми, но сильно различающимися по адаптивным свойствам линиями. Линии, составляющие генетическую основу популяции, обладают потенциалом адаптивности, который зачастую остается

нереализованным. Этим и обусловлен интерес к изучению внутрисортного полиморфизма к адаптивной ценности местных сортовых популяций мягкой пшеницы. Выявление среди них громадного разнообразия по морфологическим, генетическим, физиологическим и биохимическим признакам и использование их в селекционном процессе – основная задача современной селекции.

Надо отметить, что использование местных стародавних сортовых популяций как важного источника исходного материала позволяет создать хорошо приспособленные к почвенно-климатическим особенностям региона сорта с высоким качеством зерна. Поэтому физиолого-генетические оценки местных сортовых популяций являются весьма актуальными так, как к настоящему времени слабо освещен вопрос о физиолого-генетических особенностях местных стародавних сортовых популяций яровой мягкой пшеницы,

В связи вышеуказанными, а также с учетом существующих литературных данных, нами была поставлена цель - изучить особенности роста и развития, а также физиолого-биохимические показатели местных стародавних сортовых популяций яровой мягкой пшеницы и выявить в исходном селекционном материале те формы, которые можно использовать для практической селекции.

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Условия проведения эксперимента

Экспериментальная работа проводилась в 2001-2003гг. на орошаемых полях фермерского хозяйства «Темурбобо» (Сурхан - Шерабадская долина, 450 м над уровнем моря) в степной зоне Сурхандарьинской области.

Сурхандарьинская область расположена на юге Республики Узбекистан. На востоке область граничит с Таджикистаном (Боботаг и Гиссарский хребет), на северо-западе - с Кашкадарьинской областью (Чактаг и Байсун), на западе - с Туркменистаном (Кухитанг), на юге - с Амударьей и Афганистаном. Центральная часть области пролегает в Сурхан - Шерабадской равнине.

Территория области занимает площадь в 20.1 тыс. км² и имеет протяженность с севера на юг 200 км, а с запада на восток 160 км.

2.1.1. Степная зона (Термез – обеспеченная богара)

Почвенный покров представлен типичными малокарбонатными сероземами различного механического состава. Содержание гумуса в пахотном слое почвы составляет 1.1%, изменяясь в пределах 0.90-1.11. Климат зоны характеризуется сравнительно холодной зимой, прохладной и влажной весной, жарким летом, теплой осенью. По среднемноголетним данным, годовое количество осадков составляет 127 мм с отклонением в крайне засушливые годы до 30-40 мм и в дождливые годы до 200 мм. Максимальная температура воздуха в июле-августе достигает 46-50°C (табл.2.1; 2.2). Длина безморозного периода (свыше 0°C) составляет - 246-262 дня, период с температурой свыше 5°C составляет 240 дней. Сумма температур за безморозный период (свыше 10°C) - 2704-3056°C, осадков выпадает мало. Первые осенние заморозки наблюдаются обычно в начале или середине ноября. Снеговой покров

устанавливается в конце ноября и исчезает в марте. Его глубина - 20-25 см, в малоснежные зимы – 8-10 см. Продолжительность зимы в среднем 80 дней.

Осень в степной зоне за годы исследований (2001, 2002, 2003) была сравнительно теплой. За осень 2001г. выпало 80.5 мм осадков, из них 70.3 мм выпало в ноябре. В 2002 г. выпало 128 мм, а в 2003г. количество осадков за три месяца выпало равномерно, составив 40 мм.

Зима за три года исследований была сравнительно теплой, а весна прохладной. В 2001-2002 гг. весна была дождливой, где суммарное количество осадков за весенний период составило 320 и 210 мм, соответственно, причем в апреле 2001 года выпало 190 мм, а в апреле 2002г.– 140 мм, что способствовало нормальному росту и развитию яровых зерновых культур и получению хорошего урожая высокого качества. В 2003г. за весенний период выпало всего 70.2 мм осадков, что привело к недостатку почвенной влаги на посевах зерновых культур. В последующие фазы роста и развития посева яровых зерновых культур также испытывали недостаток почвенной влаги, особенно в период формирования и налива зерна, в результате чего формировались щуплые зерна, и снижалась урожайность.

Лето за два года исследований (2001-2002 гг.) было жарким по сравнению с 2003 г.

Объекты исследований.

В качестве объектов исследований использованы четыре комбинации гексаплоидных форм пшеницы, полученных в результате внутривидовой гибридизации по полной диаллельной схеме. Набор форм пшеницы состоял из следующих трех морфофизиологических типов: 1) Ф -1 (К-55563 х К-24596); 2) Ф - 2 (К-55563 х К-55571) приспособленных к условиям с низким количеством осадков и холодной зимой; приспособленных к условиям с низким количеством осадков и мягкой зимой; Ф - 3 (К-55571 х К-24596) и Ф - 4 К-55572 х К-56572) приспособленные к условиям со средним количеством осадков. Данные формы относятся к универсальным линиям, подходящим

для возделывания в разнообразных почвенно-климатических условиях, и рекомендуются для возделывания как на богарных, так и на неполивных (обеспеченная богара) и поливных землях Юга и Юго-Запада Узбекистана. Формы пшеницы были любезно предоставлены И.Ш.Джаббаровым (Самаркандский государственный университет, г. Самарканд). Приведем краткую морфобиологическую характеристику исследованных форм.

Ф-1. Разновидность Ферругинеум. Колос красный, веретеновидный, длиной 12-15 см, плотный, имеет 22-26 колосков на длину колоскового стержня. Ости негрубые, тонкие, равные по длине колоса, не окрашенные, в нижних колосках имеется остевидное заострение. Зерно сравнительно крупное, удлиненное и имеет желтовато-красную окраску. Характеризуется устойчивостью к желтой ржавчине.

Ф-2. Разновидность Ферругинеум. Колос красный, длиной 12-15 см, плотный, имеет 21-25 колосков. Ости негрубые, тонкие, равные по длине колоса, не окрашенные. Колосковая чешуя со слабо выраженной нервацией. Плечо в нижних колосках скошенное, а в верхних – приподнятое. Зерно сравнительно крупное, удлиненное, красной окраски, основание зерна слабо опушенное с неглубокой бороздкой. Окраска листа в период вегетации темно-зеленая.

Ф-3. Разновидность Граекум. Колос при созревании белый, длиной 11-13 см, плотный, имеет 16-22 колоска на длину колоскового стержня. Ости негрубые, тонкие, равные по длине колоса, не окрашенные. Колосковая чешуя со слабо выраженной нервацией. Зерно крупное, удлиненное, белой окраски. Окраска листа в период вегетации светлая.

Ф-4. Разновидность Эритроспермум. Колос красный, веретеновидный, длиной 10-12 см, средней плотности, имеет 18-22 колоска. Ости грубые, тонкие, средней длины. В нижних колосках имеется остевидное заострение. Колосковая чешуя ланцетовидная, со слабо выраженной нервацией. Длина первого зубца средняя. Зерно крупное, овальное, белой окраски. Окраска листа в

период вегетации светлая. Приспособлен к условиям со средним количеством осадков (табл. 2.1).

Таблица 2.3

Морфологическое описание гибридов яровой пшеницы

Гибриды	Геномная формула	Разновидность	Признаки										Устойчивость к желтой ржавчине	Широкая экологическая пластичность
			Вегационный период, дн.	Колос	Длина первого зубца	Колос при созревании	Ости	Ости	Длина	Форма зерна	Окраска зерна	Окраска листа		
К-55563 х К-24596	ААВВ/ДД	Ферругинеум	286	Плотный	Длинная	Красный	Не окрашенные	Длинные	Удлиненные	Желтовато-красная	Темно-зеленая	Имунные	Приспособленные к жаре и засухе	
К-55563 х К-55571	ААВВ/ДД	Граесум	312	Плотный	Средняя	Белый	Не окрашенные	Длинные	Удлиненные	Белая	Светлая	Имунные	Приспособленные к холодной зиме	
К-55571 х К-24596	ААВВ/ДД	Ферругинеум	291	Плотный	Длинная	Красный	Не окрашенные	Длинные	Удлиненные	Красная	Темно-зеленая	Имунные	Приспособленные к низкому количеству осадков и мягкой зиме	
К-55572 х К-56572	ААВВ/ДД	Эритроспермум	318	Средней плотности	Средняя	Красный	Не окрашенные	Средние	Овальные	Красная	Светлая	Имунные	Приспособленные к среднему количеству осадков	

2.2. Методы исследований

Опыты закладывали на обеспеченных атмосферными осадками богарных землях. Почва – типичный серозем.

Для проведения исследований непосредственно перед закладкой опыта в опытном участке провели агрохимический анализ почвы. Состав пахотного слоя почвы характеризовался следующими агрохимическими показателями: содержание гумуса – 1.1-1.2%, азота – 0,08-0,10%, фосфора – 0.08-0.09% и калия – 2,4-3.0% (табл. 2.2). Агротехника – общепринятая для зоны выращивания. Повторность опыта трехкратная. Площадь каждой делянки – 1 м², ширина междурядий – 15 см, боковые защитные полосы - 30 см, а концевые – 200см. Форма поля прямоугольная. Общая площадь опытного участка – 257.2 м².

Таблица 2.2

Агрохимическая характеристика опытных участков %

Глубина, см	Гумус	Азот	Фосфор	Калий
0-20	1.1-1.2	0.08-0.1	0.08-0.09	2.4-3.0
21-40	0.9-1.0	0.06-0.07	0.06-0.08	1.96-2.32
41-60	0.7-0.8	0.04-0.06	0.04-0.06	1.88-1.96

2.3.1 Схема опыта

Полевые опыты проводили согласно методике [28]. Стандартом служил районированный на необеспеченной богаре степной зоны сорт мягкой пшеницы Съетте Церрос-66. Опыты заложены методом организованных по-

вторений сплошным способом, взаимоортогонально. Каждое повторение состоит из четырех делянок. Посевной материал высевали при норме 150 семян на 1 м². Расстояние между семенами – 3.3 см. Грядки в повторности расположены с запада на восток. Посев проводился вручную в три срока сева: раннем (25 октября), оптимальном (5 ноября) и позднем (20 ноября) по не зерновым предшественникам при температуре 14-15°С на глубину 4-5 см. При температуре почвы 15°С на глубине заделки семян всходы появились на 7-й день после посева и растения интенсивно развивались.

Фенологические наблюдения проводили согласно методическим указаниям [13]. В фазе спелости растений убрали снопы и обмолачивали. Контроль суточного роста растений в полевых условиях вели механическим ауксанографом конструкции В.С. Шевелуха [103]. Смена лент проводилась ежедневно в одно и то же время суток – в 9-10 ч. утра. Этот промежуток времени не совпадал с наиболее характерными проявлениями суточной периодичности роста. Точность работы полевого ауксанографа составляла 0.05 мм. Для получения достоверных показателей скорости роста в посевах изученных форм отбиралось по три выровненных по высоте и фазе растения, которые в течение всего опытного периода имели почти одинаковые показатели суточной периодичности ростовых процессов.

Всего за осенний и весенне-летний периоды вегетации растений за 2001-2003гг. получено и обработано 4620 ауксаногамм роста. Полученные данные были сгруппированы и усреднены по этапам органогенеза и фазам развития растений. Метеорологические данные о температуре и относительной влажности воздуха ежедневно получали от метеостанции города Термеза.

Для характеристики физиологического состояния форм пшеницы пользовались общепринятыми методами [11], [23], [34], [65], [72]. О мощности фотосинтетического аппарата судили по накоплению хлорофиллов *a* и *b* в единице площади листа (1см²) и общей листовой поверхности единицы посе-

ва (1м^2). Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрически, по [19], [34], показатели площади листьев, суточный прирост сухого вещества, биологический и хозяйственный урожай, коэффициент хозяйственной эффективности по методам [28], [65], натурную массу, стекловидность, содержание и качество клейковины согласно методикам [45].

Для анализа количественных признаков растения взяты из второго ряда деланки по 30 растений с корнями. Структурный анализ растений проводили по таким признакам, как: высота растений; продуктивная кустистость; длина колоса; число колосков в колосе; число зерен в колосе; масса зерна с колоса; масса зерна с растения; масса зерна с квадратного метра; масса 1000 зерен; количество зерна.

Оценка биологических показателей форм пшеницы проведена в лаборатории. Определение среднеарифметической ошибки и однофакторный анализ проводили по [28], [49]. Показатель коэффициента корреляции (Γ) между основными хозяйственно-ценными признаками растений вычисляли на основе общепринятых формул. Исходя из значений этого коэффициента, степень связи $\Gamma = 0.1-0.39$ – слабая; $\Gamma = 0.4-0.69$ – средняя; $\Gamma = 0.7$ и выше – высокая. Статистическую обработку проводили с помощью пакета программ Windows Excel (Windows 98).

Таким образом, в работе использовались агрохимические, фенологические, физиологические методы, необходимые для решения поставленных задач. Проводилась статистическая обработка полученных данных.

ГЛАВА 3

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Периодичность роста и формирования урожая у внутривидовых форм пшеницы

Современная селекция пшеницы основывается, главным образом, на использовании мирового генофонда культурных видов. Однако большинство современных сортов не обладает достаточной устойчивостью к резким колебаниям факторов внешней среды и стрессовым воздействиям, что ведет к снижению их урожайности. Местные стародавние сортовые популяции яровой мягкой пшеницы более защищены. Их способность к быстрой адаптации обеспечивает им высокий процент выживаемости в условиях промышленной деятельности человека и нарушений экологического равновесия в природе. В силу этого важного фактора привлечение в селекцию пшеницы генофонда местных стародавних сортовых популяций народной селекции способствует повышению продуктивности, пластичности, устойчивости сортов этой культуры, обеспечивающих получение стабильного урожая высокого качества в большем диапазоне действия каждого фактора внешней среды.

Изучение интенсивности и направленности ростовых процессов у растений позволит установить возможность повышения их продуктивности за счет регуляции колебаний интенсивности роста, вызванных как индивидуальными наследственными особенностями растительного организма, так и влиянием экзогенных факторов.

Между тем для разработки научно обоснованных приемов повышения продуктивности яровой пшеницы изучения одних только фазных ритмов роста растений недостаточно. Необходимо также суточный контроль роста растений, позволяющий иметь непрерывную информацию о ходе накопления урожая и степени удовлетворения потребностей растений в основных эле-

ментах питания, определенной температуре, освещенности и влажности.

Полученные экспериментальные данные позволили провести сравнительный анализ и выявить сходные и отличительные признаки в закономерности ростовых процессов у различных внутривидовых форм яровой мягкой пшеницы в зависимости от геномного состава и природно-климатических условий произрастания.

Установлено, что на всех этапах органогенеза ведущим фактором в определении суточной периодичности роста всех изученных форм выступала температура воздуха (рис. 3.1 - 3.3). Анализом динамики суточной периодичности гибридных комбинаций Ф-1 и Ф-2 установлено следующее. На всех этапах органогенеза данные формы отличаются четкой суточной периодичностью в скорости роста целых растений и их отдельных органов с одним максимумом в дневные часы (от 11 до 18 ч) и одним минимумом в ранние утренние часы (от 5 до 7 ч). В результате такой периодичности скорость роста растений во всех фазах развития имеет форму близкую к синусоиде. Наиболее четкий синусоидальный характер кривой скорости роста у всех изученных форм комбинаций проявляется в период максимального потенциального роста стебля растений (на VI-VIII этапах органогенеза), когда амплитуда колебаний скорости роста за сутки достигает 4-5 см.

Анализ взаимосвязи между суточным ходом роста растений и температурой воздуха показал, что в зависимости от фазы развития растений коэффициент корреляции колеблется от 0.68 до 0.97. Наибольшая степень корреляции ростовых процессов и температуры воздуха наблюдалась в период прохождения растениями IV-VII этапов органогенеза (фаза трубкования, табл. 3.1).

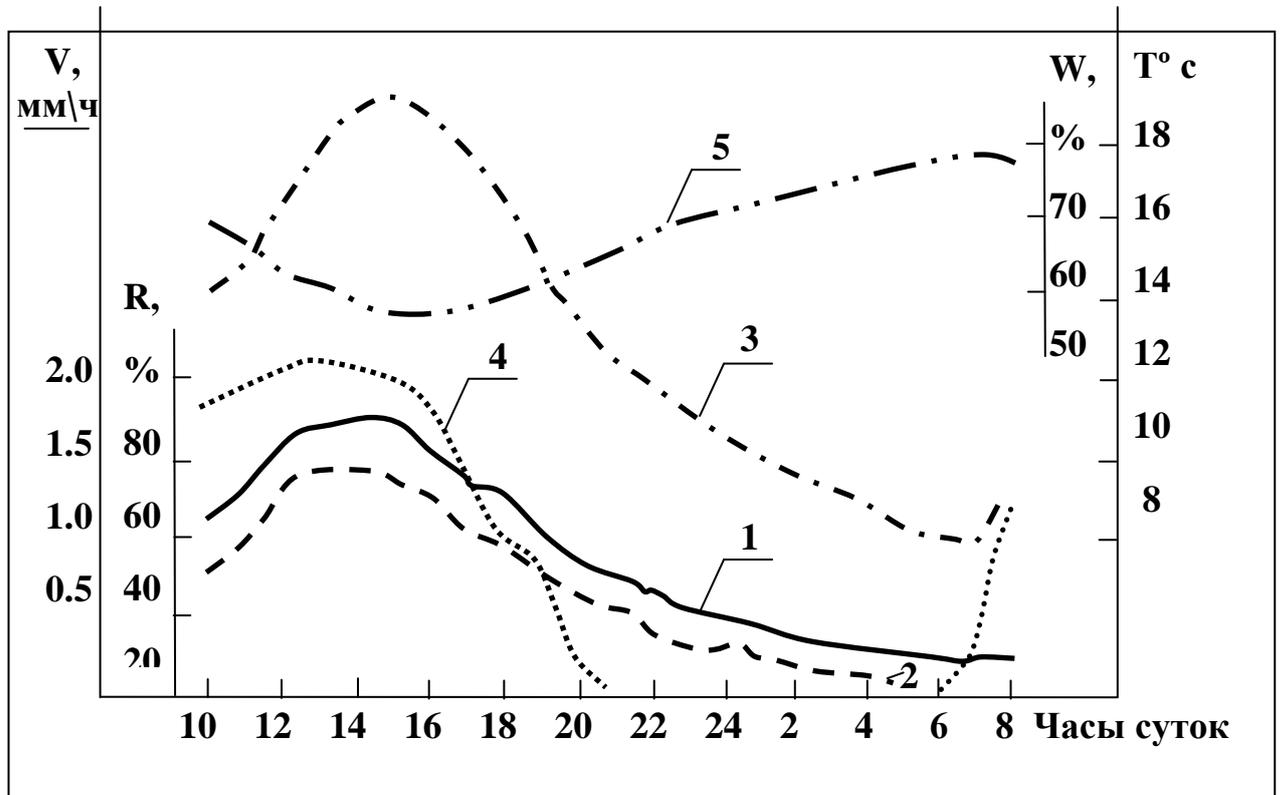


Рис. 3.1. Динамика суточного роста формы Φ -1 (К-55563 x К-24596) за период прохождения I – IX этапов органогенеза (2001-2003гг.): 1 – скорость роста, V , мм/ч; 2 – скорость роста контроль-(Сьетте Церрос 66); 3 – температура воздуха, $T^{\circ}C$; 4 – относительная влажность воздуха, $W, \%$; 5 – продолжительность солнечного излучения, $R, \%$.

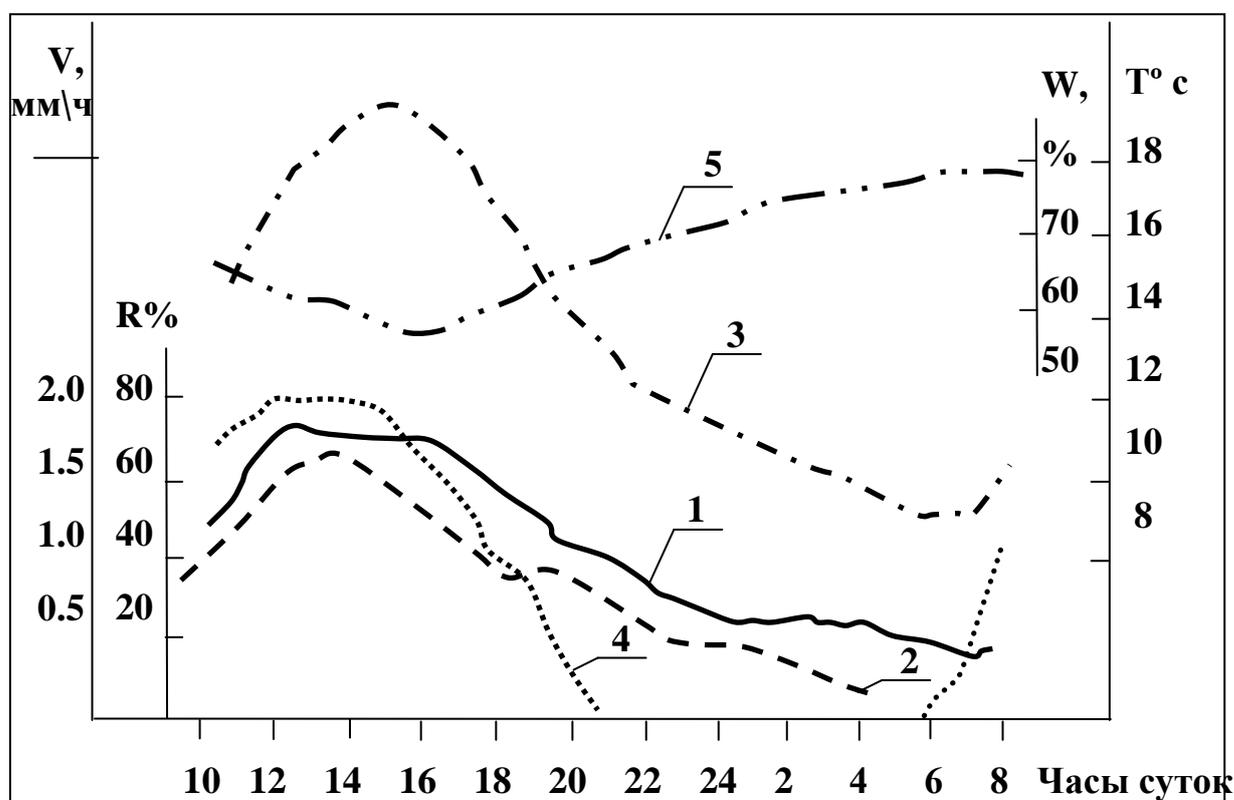


Рис. 3.2. Динамика суточного роста формы Ф-2 (К-55563 x К-55571) за период прохождения I – IX органогенеза (2001-2003 гг.) 1 – скорость роста, V мм/ч; 2 – скорость роста контроль (Сьетте Церрос 66); 3 – температура воздуха, $T^{\circ}\text{C}$; 4 – относительная влажность воздуха, $W\%$; 5 – продолжительность солнечного излучения, $R\%$.

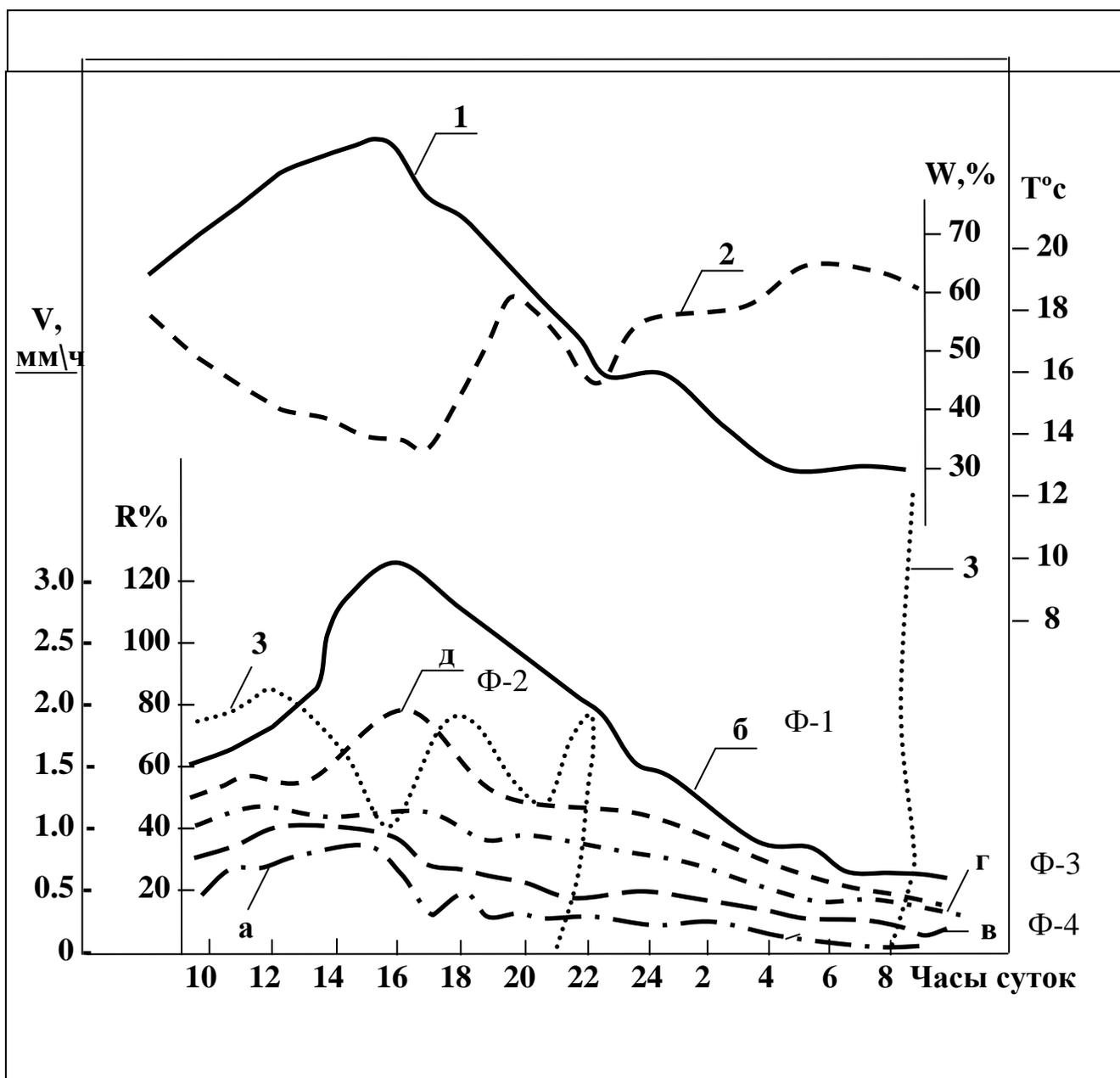


Рис. 3.3. Динамика суточной периодичности роста внутривидовых форм пшеницы (2001-2003 гг.). Скорость роста: контроль (Сьетте Церрос) (а); Φ-1 (К-55563 х К-24596) (б); Φ-2 (К-55563 х К-55571) (д), Φ-4 (К-55572 х К-56572) (в) и Φ-3 (К-53571 х 24596) (г). 1 – температура воздуха, $T^{\circ}\text{C}$; 2 – относительная влажность воздуха $W, \%$; 3 – продолжительность солнечного излучения, R процент от часа.

Таблица 3.1

Показатели коэффициента корреляции между скоростью ростовых процессов и температурой воздуха на разных этапах органогенеза форм пшеницы

Формы	Э т а п ы о р г а н о г е н е з а			
	III	IV-VII	VIII	III-IX
Контроль	0.86±0.03	0.84±0.03	0.81±0.03	0.92±0.04
Ф-1	0.74±0.02	0.93±0.04	0.96±0.04	0.97±0.05
Ф-2	0.80±0.03	0.82±0.03	0.81±0.03	0.93±0.04
Ф-3	0.84±0.03	0.86±0.02	0.68±0.02	0.90±0.04
Ф-4	0.70±0.02	0.88±0.04	0.89±0.04	0.91±0.04

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Как установлено, у всех изученных форм пшеницы на фоне оптимальной температуры воздуха и продолжительности солнечного излучения ускоряются ростовые процессы. Увеличение этих показателей замедляет скорость ростовых процессов в отдельные часы суток.

Отклонение ростовых кривых от синусоидальной температурной кривой, резкие перепады скорости роста от колебаний температуры вызывали различия между суточным ходом роста контрольного сорта и гибридных комбинаций. Так, например, у контроля Сьете Церрос 66 ростовая кривая часто колебалась как в дневное время суток, в период наиболее интенсивного

роста, так и в вечерние и ночные часы. При этом у комбинации К-55563 х К-24596 отмечалось повышение интенсивности роста в те часы, когда температура воздуха либо повышалась на 0.3-0.5°C, либо в течение часа оставалась без изменений.

Зависимость суточного хода скорости ростовых процессов гибридных комбинаций от факторов внешней среды и частое совпадение фаз максимумов и минимумов на их кривых позволяет судить об их ритмах роста, вызванных колебаниями факторов внешней среды.

В годы проведения опытов у изученных форм с контролем на II-VII этапах органогенеза отмечен максимум скорости роста в 12-14 часов что не совпадало с наибольшей температурой воздуха, которая отмечалась в 15-18 ч. Так, например, у комбинации К-55563 х К-24596 несовпадение максимумов показателей ростовых процессов на 3-4 часа с температурой воздуха было вызвано тормозящим действием на рост высокой интенсивности солнечной радиации в сочетании с наиболее высокой температурой и низкой влажностью воздуха в эти часы суток. В обычные дни при нормальной для роста влажности воздуха и оптимальной температуре воздуха максимум скорости роста растений не всегда совпадал с максимумом температуры воздуха. Это дает основание предполагать, что по сравнению с контролем у изученных форм эндогенные ритмы ростовых процессов, вызывающие смещение максимума в скорости роста, проявляются в более ранние часы суток.

Фазы минимума на кривых роста и температуры строго совпали и приходились на промежуток времени 6-7 ч. Однако у комбинаций К-55563 х К-24596 и К-55563 х К-55571 в отличие от контроля фаза минимума на ростовой кривой была растянута на два часа. В результате с повышением температуры воздуха интенсивность ростовых процессов в течение часа сохранялась на постоянном уровне. Это свидетельствует о том, что данные формы комбинации пшеницы в отличие от контроля обладают большей чувствительно-

стью к колебаниям температурного фактора и быстрой реакцией на повышение его значений после длительного спада.

Различия в степени влияния температуры воздуха на ростовые процессы изученных форм пшеницы проявились в значениях минимальной среднесуточной температуры, при которой не сокращался рост растений в высоту. У форм пшеницы комбинации К-55563 х К-24596 минимальная температура воздуха для линейного роста растений достигала -4°C , что оказалось несколько ниже границы температурного минимума контроля. Наиболее высокий уровень характерен для комбинации скрещивания К-55563 х К-55571, у которой линейный рост в высоту не наблюдался при среднесуточной температуре воздуха ниже 2.6°C .

В интервале среднесуточной температуры воздуха от 3.5 до 4.5°C наибольшие величины суточных приростов в высоту отличались у форм пшеницы комбинаций К-55563 х К-24596 и К-55571 х К-24596 (2.15 и 2.35 мм/сутки соответственно). У контрольного сорта Сьетте Церрос 66 темпы роста в период осенней вегетации в среднем за три года исследования оказались ниже и составляли 1.64 мм/сутки. Приведенные данные свидетельствуют о большей устойчивости форм популяций пшеницы к воздействию неблагоприятной низкой температуры воздуха и способности ростовых процессов в большом диапазоне температурного фактора по сравнению с контрольным сортом.

Показана зависимость темпов роста изученных форм в условиях низкой осенней температуры от среднесуточной и максимальной дневной температуры воздуха и продолжительности отрицательной температуры в течение суток.

Выявление границ оптимальной для линейного роста форм растений температуры воздуха позволило выделить ряд отличительных признаков между ними. Так, например, у комбинации К-55571 х К-24596 максимальные часовые приросты в высоту наблюдали при температуре воздуха в интервале

24-28°C. Для комбинации К-55563 х К-24596 характерны максимальные показатели скорости ростовых процессов при сравнительно низком значении температуры воздуха – 18-20°C (табл. 3.2) в отличие от комбинации К-55571 х К-24596, у которой во все годы проведения исследований наибольшие показатели скорости роста отмечались при одинаковых значениях температурного фактора. При этом у комбинации К-55563 х К-24596 в 2001 г. граница оптимальной температуры воздуха оказалась сдвинутой на 20-26°C, что свидетельствует о более широкой норме реакции на температурный фактор.

Результаты исследования показали, что колебания относительной влажности воздуха в пределах 30-50% в большинстве случаев не нарушали суточной периодичности роста изученных форм.

Влияние продолжительности солнечного излучения на ростовые процессы у всех изученных форм было не однозначным и зависело от возраста растений и значений температурного режима.

Показано, что у всех изученных форм пшеницы по мере развития растений их темпы менялись. При этом максимальные суточные приросты в высоту у каждой комбинации проявились на разных этапах органогенеза. По усредненным за три года данным исследования у комбинаций К-55563 х К-24596, К-55563 х К-55571, К-55571 х К-24596 и К-55572 х К-56572 по сравнению с контрольным сортом максимальная интенсивность ростовых процессов отличалась в фазе колошения.

Результаты проведенных исследований показали, что суточные приросты пшеницы в высоту и величина суточных максимумов в росте увеличивается с возрастом растений. В значительной мере эти показатели сходятся с ходом интенсивности накопления сухой биомассы растений. Результаты анализ динамики накопления сухой биомассы форм пшеницы представлены в табл.3.3. В ходе онтогенеза, динамика накопления сухой биомассы растений выглядит в виде двухвершинной кривой с максимумами в фазе трубкования и налива зерна.

Температура воздуха, °С	Съетте Церрос 66	Ф-1	Ф-2	Ф-3	Ф-4
30-32	2.04±0.05	2.24±0.05	1.45±0.04	0.18±0.004	1.14±0.03
28-30	2.63±0.06	2.60±0.06	1.40±0.04	1.54±0.003	1.34±0.03
26-28	2.21±0.05	2.03±0.05	1.38±0.03	1.80±0.04	0.98±0.02
24-26	1.44±0.03	1.26±0.03	1.52±0.03	2.27±0.05	1.24±0.03
22-24	2.30±0.05	2.54±0.06	1.92±0.05	2.80±0.07	1.61±0.04
20-22	2.40±0.06	2.50±0.06	2.14±0.06	2.34±0.05	2.40±0.05
18-20	2.72±0.06	3.21±0.08	2.45±0.07	1.91±0.04	1.73±0.05
16-18	1.70±0.06	1.71±0.04	1.65±0.04	1.74±0.02	1.08±0.02
14-16	1.20±0.06	1.16±0.02	1.50±0.03	1.18±0.03	1.26±0.03
12-14	0.69±0.06	0.72±0.01	0.86±0.02	0.86±0.002	0.52±0.01
10-12	0.48±0.01	0.75±0.01	0.62±0.01	0.70±0.001	0.50±0.01
8-10	0.26±0.06	0.28±0.007	0.24±0.006	0.46±0.001	0.21±0.005
6-8	0.11±0.02	0.33±0.008	0.30±0.007	0.21±0.001	0.9±0.003

Таблица 3.2

Скорость роста гибридов пшенице в высоту на IV-VIII этапах органогенеза в зависимости от температуры воздуха, мм /ч (2002 г).

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Установлено, что в начальные фазы вегетации, изученные формы пшеницы различаются между собой по динамике накопления сухой биомассы. Так, например, если в начальные фазы вегетации комбинация К-55563 х К-24596 занимала промежуточное положение, то в фазе формирования колоса она превосходила контроль и другие комбинации по этому показателю. В пе-

риод интенсивного роста (середина апреля) отмечено значительное преимущество комбинации К-55563 x К-24596 над другими комбинациями скрещивания.

Суточный прирост сухой биомассы, рассчитанный на 1 м² посева, у комбинации К-55563 x К-24596 был выше, что объясняется значительно большей величиной ее листовой поверхности, чем у других комбинаций скрещивания. В начальные фазы вегетационного периода комбинация К-55563 x К-24596 в 2.5-3.0 раза превосходила по приросту сухой биомассы как контроль, так и другие комбинации скрещивания.

Таблица 3.3

**Площадь листьев (ПЛ) и фотосинтетический потенциал (ФП)
внутривидовых форм пшеницы (г/м². сут)**

Фаза развития		Контроль		Ф – 1		Ф - 3	
		ПЛ	ФП	ПЛ	ФП	ПЛ	ФП
Кущение		0.85±0.02	2.7±0.1	0.78±0.02	2.9±0.1	0.81±0.02	2.7±0.1
Выход в трубку:	3/IV	0.82±0.02	14.1±0.4	1.54±0.04	17.6±0.4	1.41±0.04	16.3±0.4
	14/IV	3.57±0.09	26.1±0.7	6.49±0.18	30.0±0.7	5.45±0.13	29.0±0.8
Колошение		4.03±0.10	76,0±1.9	12.07±0.36	89.0±2.2	8.32±0.21	87.5±2.4
Цве- тение	8/V	3.92±0.10	96.6±2.7	6.18±0.15	120.0±2.8	5.11±0.14	113.2±2.7
	19/V	3.86±0.10	37.8±1.1	5.02±0.12	64.0±1.7	4.78±0.12	44.0±1.1
Молочная спе- лость		3.65±0.09	49.6±1.5	5.20±0.14	68.0±1.9	4.10±0.11	56.3±1.3
Восковая спе- лость		0.60±0.01	17.8±0.5	1.02±0.03	31.0±0.8	0.93±0.03	22.6±0.5

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при P<0,05

Результаты определения ассимиляционной поверхности листьев формы пшеницы показали, что у растений комбинации Ф - 1 во всех фазах развития листовая поверхность больше, чем у других комбинаций (табл. 3.3). Так, например, по площади листовой (ПЛ) поверхности эта комбинация превосходила комбинацию Ф - 3 в 3.5 раза, а контроль в 8 раз.

Для выяснения причин, определяющих повышение хозяйственного урожая исследованных форм пшеницы были изучены такие параметры, как фотосинтетический потенциал (ФП) листьев растений, суточный прирост сухой биомассы растений и каждого органа в отдельности за период формирования зерна.

Показано, что прирост сухой биомассы колоса, стебля и целого растения описывается восходящей кривой. Комбинация К-55563 х К-24596 отличалась от контроля и других исследованных форм пшеницы значительно более высоким приростом сухой биомассы растений в целом (рис. 3.4).

У изученных форм накопление сухой биомассы в листьях представлено двухвершинной кривой с пиком в фазе трубкования, когда максимальный прирост у К-55563 х К-24596 достигал 4-6 г/растение, контроля - 1.5 г/растение. Второй, менее выраженный пик у форм пшеницы, наблюдали в фазе молочной спелости. Среди изученных форм пшеницы комбинации К-55563 х К-24596 и К-55571 х К-24596 в фазе формирования зерна интенсивнее накапливали сухую массу во всех органах растений по сравнению с контролем.

Показано, что баланс биомассы между органами в фазе цветения свидетельствует о том, что относительные доли колоса, листьев и стеблей в общем урожае за годы проведения исследований у изучаемых форм пшеницы варьировали незначительно (табл. 3.4).

Коэффициент прироста сухой биомассы колоса форм пшеницы за период формирования зерна

Сорт, формы	Доля органов в общей биомассе растений, %			Отношение сухой биомассы колос/листья	Коэффициент прироста сухой биомассы по фазам развития	
	Лист	Стебель	Колос		Молочная спелость/Цветение	Восковая спелость/Цветение
Контроль	15.8±0.40	62.2±1.56	19.1±0.41	1.2±0.03	2.4±0.07	2.8±0.08
Ф-1	16.2±0.42	64.1±1.60	21.4±0.46	1.3±0.03	2.8±0.08	3.6±0.10
Ф-2	14.2±0.35	63.7±1.58	20.4±0.44	1.4±0.04	2.3±0.06	2.7±0.08
Ф-3	16.3±0.45	63.1±1.50	20.2±0.42	1.2±0.01	1.9±0.05	2.8±0.08
Ф-4	14.6±0.36	62.8±1.57	19.5±0.42	1.3±0.02	2.3±0.07	2.7±0.07

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Однако во всех случаях отмечено увеличение доли колосьев и уменьшение доли листьев, что повышало соотношение колос/листья, что отражает высокие потенциальные возможности колоса.

Итак, большая ассимиляционная поверхность у изучаемых форм пшеницы, возможно, обеспечивает значительные суточные приросты ассимилятов, что в свое время определяет интенсивное накопление сухой биомассы и рост продуктивности растений в период онтогенеза.

Таким образом, для изучаемых форм пшеницы характерен ритмичный процесс роста. Оптимальные условия температуры и влажности воздуха способствуют увеличению интенсивности роста и накоплению сухой биомассы, что связано с большей ассимилирующей поверхностью листьев растений.

Следовательно, эти комбинации форм пшеницы могут быть использованы в селекции яровой мягкой пшеницы как исходный материал для созда-

ния адаптивных и высокопродуктивных сортов пшеницы высокого качества зерна.

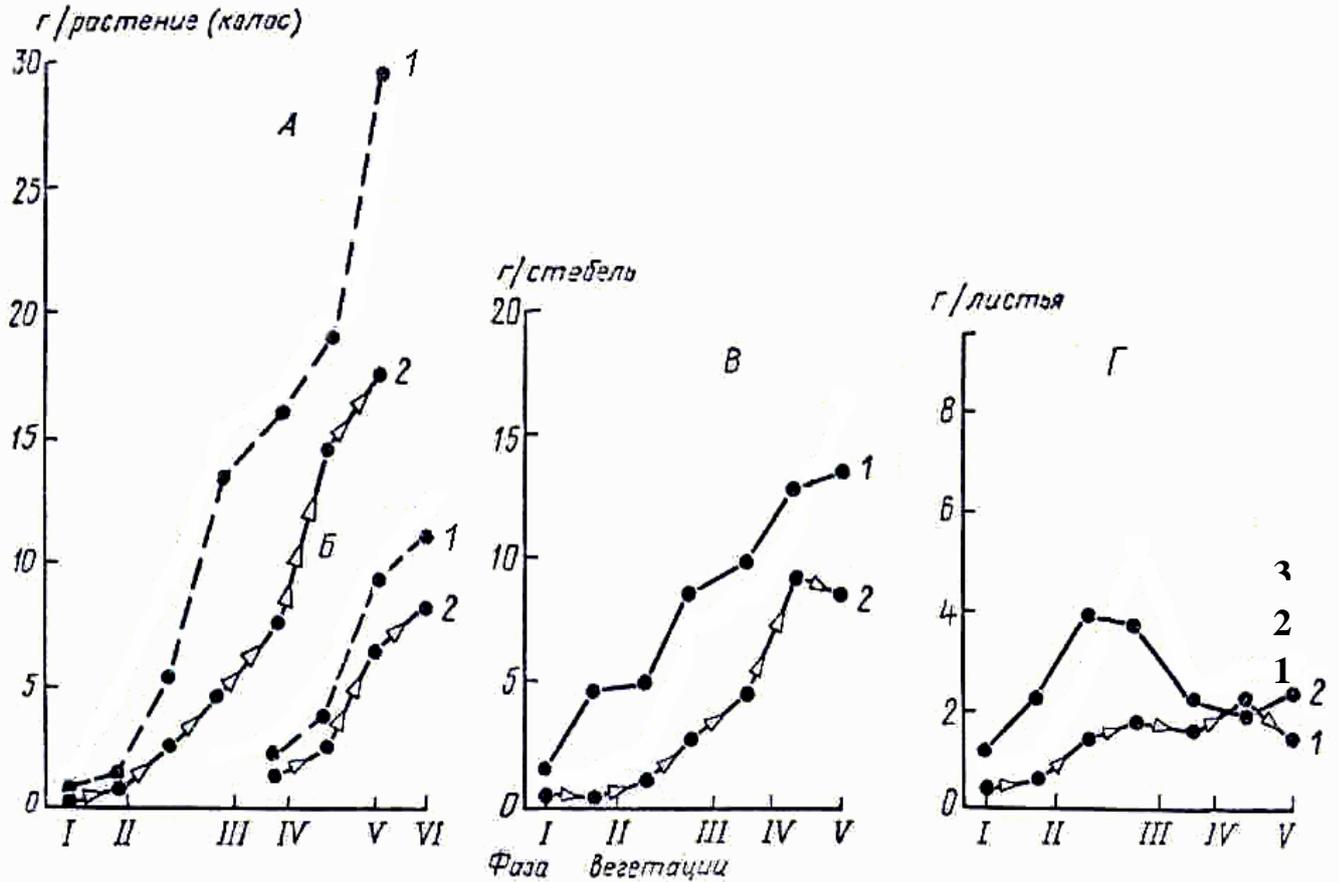


Рис. 3.4. Накопление сухой биомассы надземной частью форм пшеницы: Ф-1 (К 55563 x К-24596) (1), Ф-3 (К-55571 x К-24596) (2) и контроль (3) в онтогенезе. А – колос; Б – стебель; В – листья. I – кущение, II – выход в трубку, III - колошение, IV - цветение, V – молочная спелость, VI – восковая спелость.

3.2. Ритм роста внутривидовых форм пшеницы

Полученные данные по изучению ритма роста внутривидовых форм пшеницы показали, что продолжительность периода от всходов до выхода в трубку варьируется меньше. Что объясняется доминированием данного признака в направлении ускоренного развития форм растений. Однако при поздних сроках сева линейный рост надземной части растений начался после появления всходов (17-18 ноября), следовательно, продолжительность периода от всходов до первого измерения (10 декабря) составила в среднем 22 суток.

В 2001 году скорость роста растений пшеницы, в период от кущения до трубкования у Ф-1 составил 1.84 ± 0.06 см/сутки тогда как для контроля данный показатель составляет 1.42 ± 0.04 см/сутки. Аналогичная картина наблюдалась и на других фазах развития пшеницы (табл. 3.5). Но со временем скорость растений пшеницы во всех вариантах чуть замедляется, но наиболее высокой скоростью роста характеризуются формы Ф-1 и Ф-2. Надо отметить, что период роста и развития пшеницы от трубкования до колошения мало различаются друг от друга и разница колеблется в пределах сорока суток.

Таким образом, результаты проведенных исследований показывают, что скорость ростовых процессов внутривидовых форм мягкой яровой пшеницы варьирует в зависимости от генотипа и условий внешней среды в период вегетации растений.

Результаты проведенных исследований показали, что как родительским образцам, так и исследованных форм пшеницы свойственна нестабильность ростовых процессов в зависимости от условий произрастания, что объясняется значительной зависимостью генотипов от условий выращивания.

**Скорость роста и продолжительность периода трубкования - колошение
форм пшеницы**

Формы пшеницы	Скорость роста растений, см/сутки				Продолжительность периода от трубкования до колошения, сутки	
	от кущения до трубкования		от трубкования до цветения			
	2001г.	2002г.	2001г.	2002г.	2001г.	2002г.
Контроль	1.42±0.04	1.56±0.05	1.38±0.04	1.42±0.05	38.3±0.09	39.1±1.07
Ф-1	1.84±0.06	1.74±0.06	1.46±0.04	1.66±0.06	39.9±0.92	40.1±0.97
Ф-2	1.65±0.05	1.61±0.05	1.44±0.04	1.60±0.05	38.8±0.91	40.2±0.97
Ф-3	1.38±0.04	1.33±0.06	1.42±0.05	1.53±0.06	39.2±1.16	39.4±0.94
Ф-4	1.40±0.05	1.32±0.04	1.41±0.05	1.11±0.04	38.5±0.92	40.3±0.97

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Согласно среднегрупповым данным по скорости роста растений, среднее значение форм Ф-1 ниже, чем у родительские формы, что свидетельствует о доминировании родителя, характеризующегося меньшей активностью суточных ростовых процессов. Среднегрупповые значения скорости роста форм Ф-2 близки к средним родительским формам. Для выявления характера наследования скорости роста в период всходы - колошение форм провели сравнительный анализ данных кривых роста растений родительских форм и форм (рис. 3.5 и 3.6).

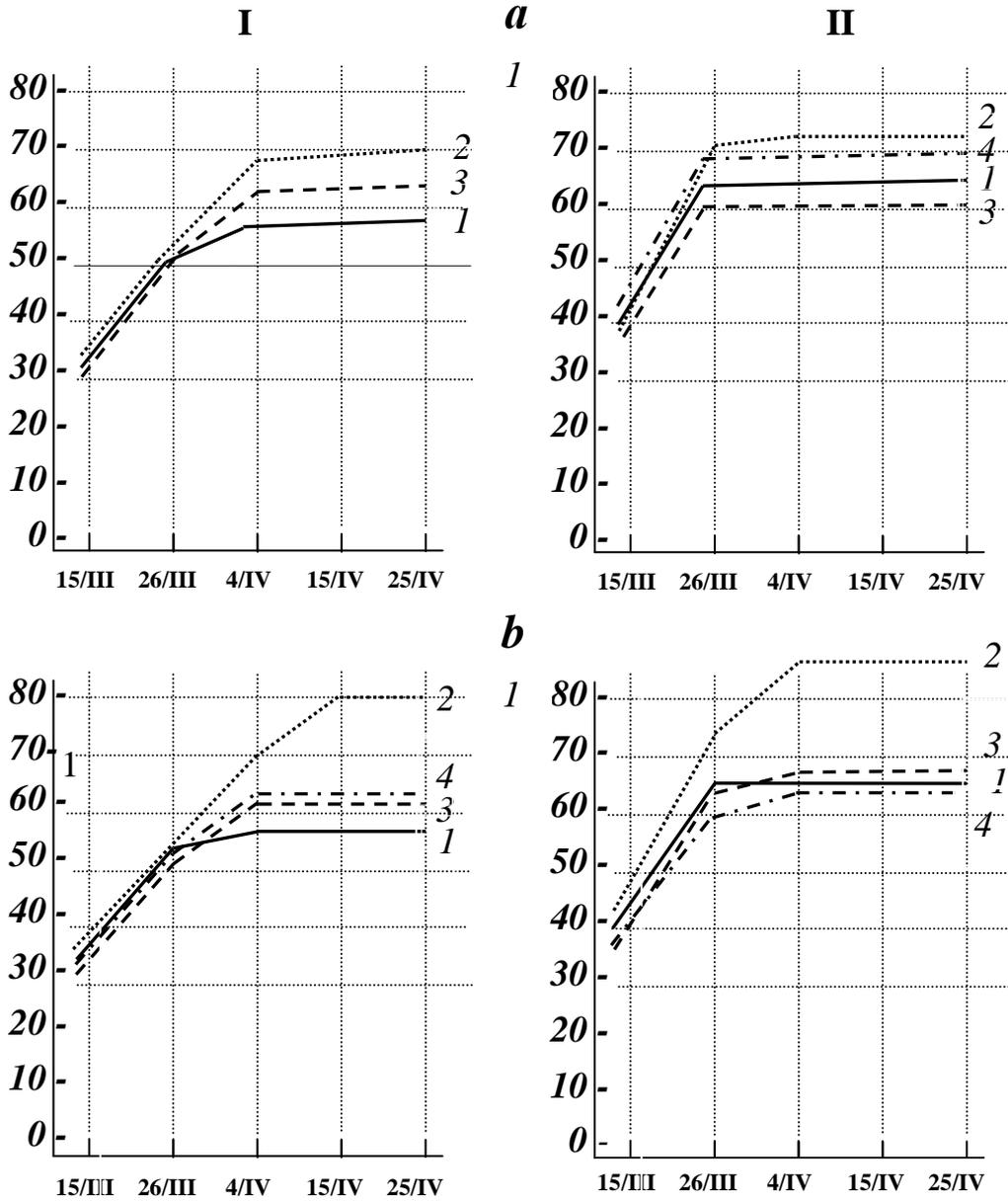


Рис. 3.5. Динамика роста растений внутривидовых форм пшеницы в 2001г. (I) и 2002 (II) г.; см. *a* – Φ-1; *b* – Φ-2.

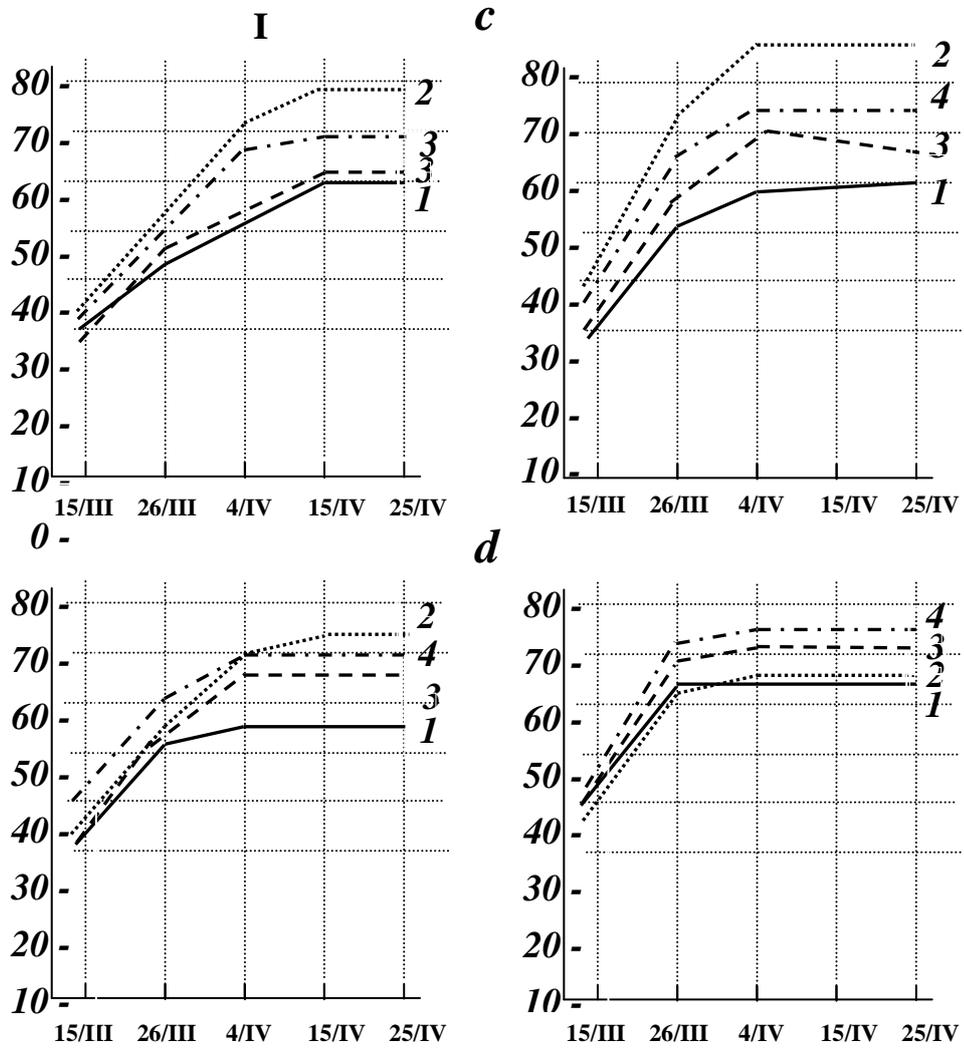


Рис. 3.6. Динамика роста растений внутривидовых форм пшеницы в 2001г. (I) и 2002г. (II); (см) *c* – Ф-3; *d* – Ф-4.

Так, например, если в 2001г. у скороспелой формы Ф-1 рост прекратился 10 мая, то в 2002 году он был прекращен 5 мая. В отличие от скороспелой формы Ф-1 у позднеспелой Ф-2 в оба года исследования не отмечены различия по фазе полной спелости. Среди изученных форм высокорослая форма Ф-1 2002г. отличалась по реакции скорости роста на условия выращивания, ростовые процессы протекали значительно активнее, чем в 2001г.

Наблюдаемые различия ритма роста у этой формы свидетельствуют о проявлении промежуточного наследования до наступления фазы выхода в трубку родителя и форм пшеницы между которыми в 2002г не отмечены достоверные различия. При этом в начале фазы развития растений формы характеризовался менее активным ростом, чем родительские формы, т.е. проявилась выраженная депрессия ростовых процессов

Таким образом, результаты проведенных исследований показывают, что скорость ростовых процессов внутривидовых форм мягкой яровой пшеницы варьирует в зависимости от генотипа и условий внешней среды в период вегетации растений. Обобщая полученные результаты, можно заключить, что форм пшеницы Ф-3 характеризуются меньшей скоростью роста, чем форм пшеницы Ф-1, что связано с ингибированием ростовых процессов, обусловленных доминантными генами.

3.3. Индекс листовой поверхности внутривидовых форм пшеницы

Для увеличения валового сбора зерна в Республике Узбекистан с ее разнообразными агроэкологическими зонами необходимо создание широкого набора сортов, различающихся по физиолого-генетическим, биологическим и хозяйственным признакам, наиболее приспособленных к возделыванию в определенных почвенно-климатических зонах. Создание таких сортов методом отбора почти невозможно. В этом отношении большое значение приобретают гибридизация и отбор перспективных линий, которые являются

наиболее действенными методами получения сортов, удовлетворяющих требованиям современного растениеводства.

Опыт мировой селекции пшеницы показывает, что успех гибридизации зависит от решения проблемы вовлечения в практическую селекцию генофонда рода *Triticum*. Большую роль в этом отношении играет скрещивание местных стародавних сортовых популяций мягкой пшеницы Центральной Азии, которые являются донорами морфологических признаков и хорошо скрещиваются с различными сортами пшеницы.

Одним из таких признаков, свойственных для местных сортовых популяций яровой мягкой пшеницы, являются индекс листовой поверхности (ИЛП).

Индекс листовой поверхности посева определяет активность поглощения солнечных лучей как основной фактор, от которого зависит величина биологического урожая. С учетом этого были проведены физиологические исследования индекса листовой поверхности изученных внутривидовых форм пшеницы, хорошо адаптированных к местным условиям.

Результаты трехлетних опытов показали, что на величину листовой поверхности форм пшеницы растений и их значимость при формировании урожая существенное влияние оказывает плотность посева. Так, например, посевы наиболее урожайной форм комбинации К-55563 x К-24596 (Ф-1) развили листовую поверхность с индексом 3,1-3,2. При этом максимальный урожай зерна у комбинаций форм К-55563 x К-24596 (Ф-1) и К-55571 x К-24596 (Ф-2) получен при индексе листовой поверхности 2.63 и 2.89. Дальнейшее увеличение индекса листовой поверхности под влиянием более высоких норм высева сопровождалось снижением урожая зерна.

Установлено, что на размер и динамику образования листовой поверхности форм растений также оказывают влияние сроки высева. Так, например, у внутривидовых форм комбинации К-55563 x К-24596 при посеве 6 октября и 5 ноября развивалась разная листовая поверхность. При оптимальном сроке

высева (5 ноября) уже на 60-й день весеннего периода вегетации она равнялась 2,5-3,1 м²/м², при более позднем посеве (20 ноября) листья росли медленно и индекс листовой поверхности достиг максимальных величин на 30 дней позже, чем в первом варианте. У изученных форм различная динамика формирования листовой поверхности сказалась на урожае зерна при своевременном сроке посева (рис. 3.7).

Кроме того, исследованиями установлено существенное влияние на формирование листовой поверхности форм растений климатических условий. К примеру у К-55563 х К-55571 в 2001г. средняя величина индекса листовой поверхности составляла 2.47 м²/м² при урожае зерна 540 г/м², то в 2002 г. при урожае зерна 505 г/м² она достигала 2.70 м²/м² (табл. 3.6).

В 2001 – 2002-е годы динамика индекса листовой поверхности у изученных форм приблизилась к модельным значениям (рис. 3.8, А, Б). В благоприятных по температурному режиму и влажности воздуха условиях, ассимилирующая поверхность листьев быстро увеличивалась, и в конце мая показатели индекса листовой поверхности изученных растений достигли максимальных величин, которые сохранились в течение всего месяца. В 2002 – 2003 гг. в связи с низкой температурой воздуха и малым количеством осадков рост листовой поверхности растений замедлился, в результате чего индекс листовой поверхности стал оптимальным лишь в конце мая - начале июня, т.е. на 20 - 30 дней позже. Под влиянием поздних осадков во второй половине вегетации у всех форм пшеницы отмечено ускоренное развитие листовой поверхности, что привело к усилению этого признака.

Выявлено, что погодные условия в период вегетации растений существенно влияют на формирование листового аппарата и образование сухого вещества. Проведенные нами исследования показали зависимость формирования индекса листовой поверхности от метеорологических условий года.

Индекс листовой поверхности и показатели урожайности внутривидовых форм пшеницы .

Формы пшеницы	Показатели продуктивности				
	урожай, кг/м ²		прирост сухого вещества, г/м ² .сутки	ИЛП	КХЭ
	биологический	хозяйственный			
2001					
Контроль	1.78 ± 0.03	0.70 ± 0.01	21.4 ± 0.65	2.70 ± 0.07	0,41
Ф -1	1.84 ± 0.06	0.80 ± 0.02	27.54 ± 0.72	3.14 ± 0.09	0.43
Ф -2	1.74 ± 0.05	0.76 ± 0.02	24.48 ± 0.71	2.47 ± 0.06	0.44
Ф - 3	1.64 ± 0.04	0.75 ± 0.02	20.68 ± 0.61	2.68 ± 0.07	0.43
Ф - 4	1.70 ± 0.05	0.58 ± 0.01	21.04 ± 0.63	2.83 ± 0.08	0.35
2002					
Контроль	1.69 ± 0.05	0.54 ± 0.01	13.74 ± 0.35	2.68 ± 0.06	0.38
Ф -1	1.90 ± 0.06	0.83 ± 0.04	28.35 ± 0.81	3.20 ± 0.09	0.43
Ф -2	1.65 ± 0.04	0.68 ± 0.03	20.04 ± 0.60	2.70 ± 0.07	0.41
Ф - 3	1.68 ± 0.05	0.70 ± 0.03	14.42 ± 0.41	2.65 ± 0.06	0.42
Ф - 4	1.36 ± 0.03	0.72 ± 0.03	14.84 ± 0.41	2.71 ± 0.07	0.52
2003					
Контроль	1.68 ± 0.04	0.48 ± 0.01	13.83 ± 0.38	2.65 ± 0.06	0.32
Ф -1	1.92 ± 0.06	0.78 ± 0.02	26.58 ± 0.81	3.10 ± 0.09	0.41
Ф -2	1.58 ± 0.04	0.62 ± 0.02	19.42 ± 0.59	2.74 ± 0.07	0.39
Ф - 3	1.65 ± 0.05	0.62 ± 0.02	14.32 ± 0.41	2.94 ± 0.08	0.38
Ф - 4	1.48 ± 0.04	0.64 ± 0.02	14.80 ± 0.43	2.80 ± 0.08	0.43

Примечание: полученные значения достоверно отличаются от показателей контрольного варианта при P<0,05

При чем наблюдаемые различия четко заметны в начале весенне-летнего периода вегетации, когда колебания в количестве сухого вещества оказались более значительными во второй половине вегетации.

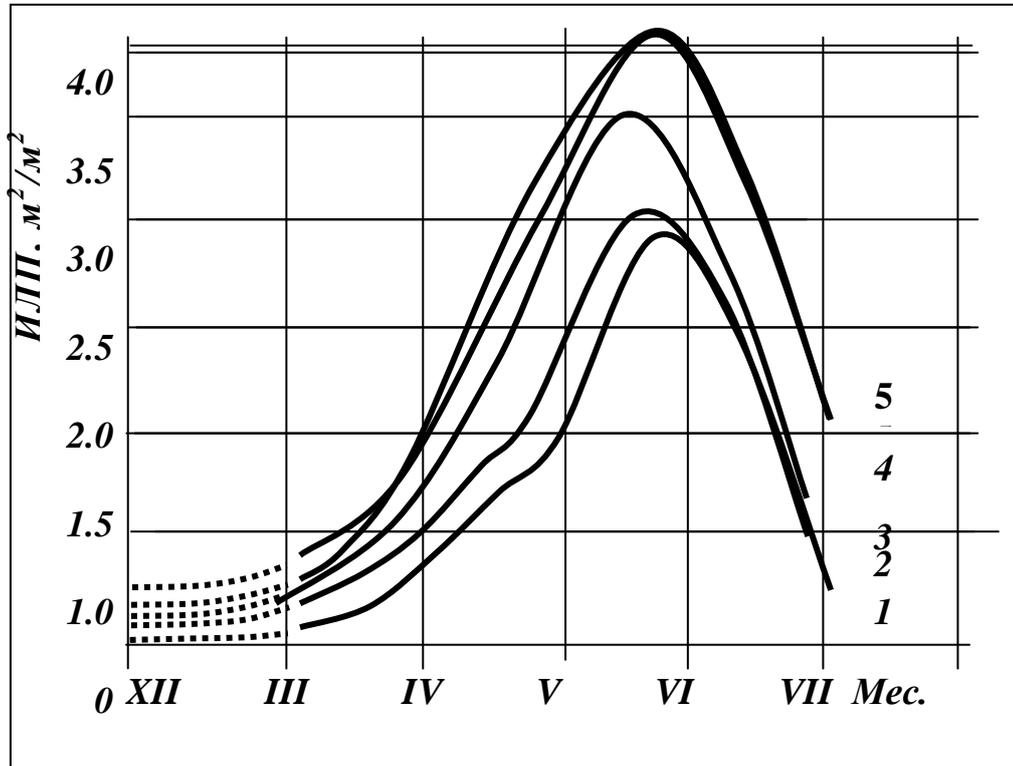


Рис. 3.7. Влияние сроков посева на величину и динамику нарастания листовой поверхности у внутривидовых форм пшеницы. Контроль (1); Φ-4 (2); Φ-3 (3); Φ-2 (4); Φ-1 (5).

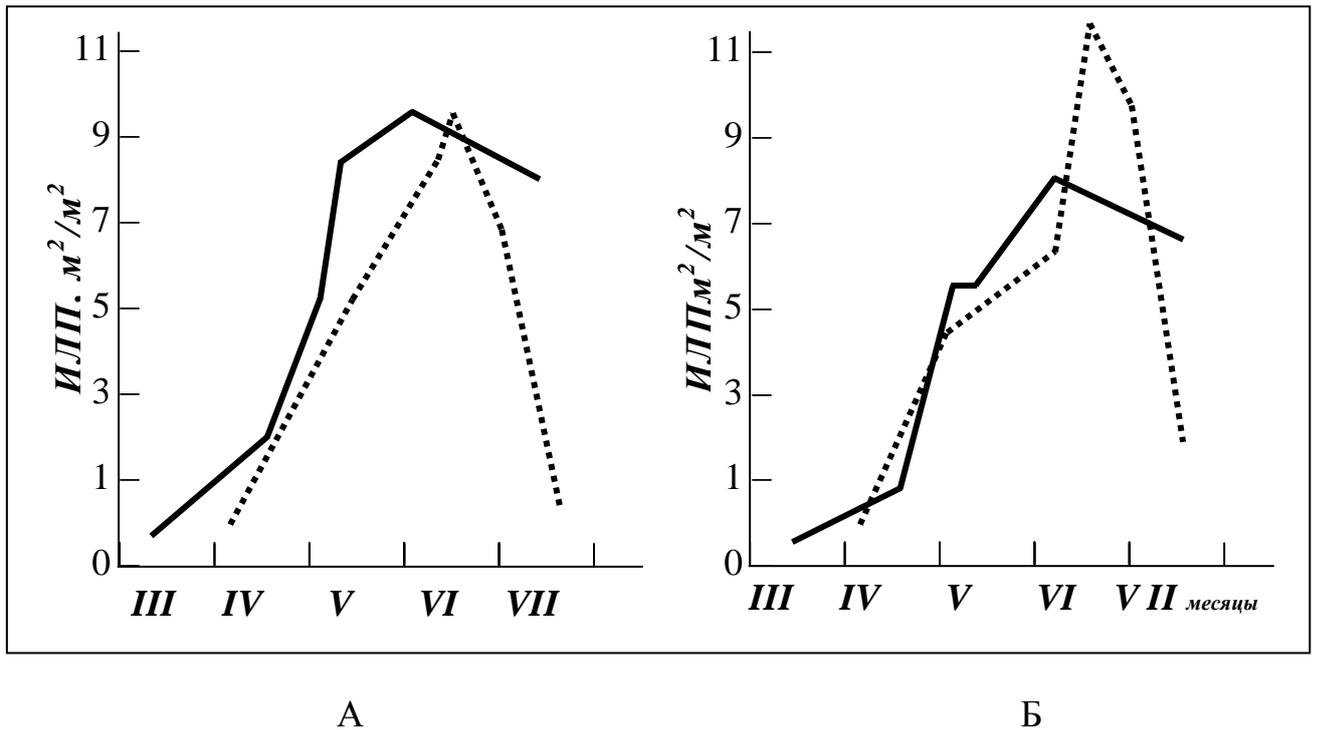


Рис. 3.8. Динамика нарастания листовой поверхности у внутривидовых форм пшеницы: Ф-1 (А); Ф-2 (Б). 1 – 2001 г.; 2 – 2002 г.

Следует отметить, что динамика изменения индекса листовой поверхности у изученных форм пшеницы в первой половине вегетации сказывается на накоплении сухого вещества в конце вегетации растений.

В табл. 3.7 приведены полученные трехлетние данные ассимилирующей поверхности листьев главного и боковых стеблей форм пшеницы. Установлено, что в период вегетации растений на формирование индекса листовой поверхности существенное влияние оказывают листья главного стебля.

Результаты проведенных исследований по изучению зависимости продуктивности растений от индекса листовой поверхности растений показали, что высокая биологическая урожайность форм обуславливается не только высокими показателями листовой поверхности, но и максимальными величинами чистой продуктивности фотосинтеза и прироста сухого вещества (табл. 3.8).

Ассимилирующая поверхность листьев главного и бокового стеблей форм пшеницы %

Комбинация скрещивания	Полное цветение			Молочная спелость			Восковая спелость		
	ГС	БС ₁	БС ₂	ГС	БС ₁	БС ₂	ГС	БС ₁	БС ₂
Контроль	60,4 ±1.38	27,1 ±0.60	8,4 ±0.2	54,7 ±1.35	26,1 ±0.60	6,1 ±0.18	65,3 ±1.40	14,3 ±0.37	3,3 ±0.08
Ф-1	72,1 ±1.80	31,1 ±0.80	8,9 ±0.2	58,3 ±1.40	29,2 ±0.76	8,1 ±0.28	76,8 ±1.98	17,9 ±0.40	3,4 ±0.08
Ф-2	64,4 ±1.60	30,5 ±0.78	8,5 ±0.2	56,8 ±1.37	26,5 ±0.60	7,7 ±0.1	75,3 ±1.98	19,1 ±0.76	3,2 ±0.06
Ф-3	60,5 ±1.80	26,3 ±0.62	8,1 ±0.2	54,1 ±2.19	15,4 ±0.38	6,3 ±0.18	66,2 ±1.40	14,3 ±0.85	3,1 ±0.04
Ф-4	61,7 ±1.38	27,4 ±0.62	8,1 ±0.2	55,2 ±1.80	24,3 ±0.60	7,3 ±2.19	68,1 ±1.42	15,7 ±0.38	3,2 ±0.06

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

ГС – главный стебель; БС₁ – первый боковой стебель;

БС₂ – второй боковой стебель.

Так, например, в 2001 году у форм комбинации К-55571 х К-24596 наибольший урожай зерна по сравнению с контролем и комбинацией К-55563 х К-24596 получен при низких значениях площади листьев, но при высоких показателях чистой продуктивности фотосинтеза, прироста сухого вещества и коэффициента хозяйственной эффективности.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что изученные форм пшеницы реализуют свой потенциал продуктивности благодаря не только нарастанию ассимилирующей поверхности листьев, но и ее активной деятельности и эффективному транспорту продуктов ассимиляции в колосе. В результате быстрого накопления сухого вещества в ранневесеннем периоде

вегетации (апрель) сформировалось достаточное количество пластических веществ для дифференциации структуры будущего колоса.

Таблица 3.8

Продуктивность внутривидовых форм пшеницы.

Формы Растений	Показатели продуктивности					
	урожай, кг/м ²		K _{хоз}	ИЛП	Чистая продуктивность фотосинтеза, г/м ²	Прирост сухого вещества, г/м ² сутки
	биологический	хозяйственный				
Контроль	1.41 ±0,04	0.54 ±0,01	0.38 ±0,01	2. 5 ±0,07	6.24 ±0,17	15.66 ±0,44
Ф-1	1.88 ±0,05	0.80 ±0,02	0.43 ±0,02	3.15 ±0,09	8.37 ±0,22	27.49 ±1,05
Ф-2	1.64 ±0,04	0.68 ±0,02	0.42 ±0,02	2.63 ±0,07	7.31 ±0,21	21.31 ±0,60
Ф-3	1.69 ±0,04	0.61 ±0,02	0.40 ±0,02	2.89 ±0,09	6.49 ±0,19	28.28 ±0,80
Ф-4	1.51 ±0,04	0.60 ±0,01	0.41 ±0,02	2.90 ±0,09	6.41 ±0,18	16.89 ±0,48

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Таким образом, результаты по изучению влияния индекса листовой поверхности на урожайность форм пшеницы показали, что максимум площади листьев является хорошим показателем условий формирования урожая пшеницы. При достаточно надежном определении этой характеристики листовая поверхность может служить основой для расчета ожидаемого урожая с конкретного поля.

3.4. Содержание хлорофилла в листьях внутривидовых форм пшеницы

Как известно продуктивность зерновых культур в значительной мере определяется фотосинтетической деятельностью, связанной с содержанием пигментов в листьях растений. В связи с этим жизнеспособность растений после возобновления вегетации в значительной мере зависит от состояния пигментного комплекса после перезимовки.

Известно, что урожай пшеницы коррелирует с мощностью ассимиляционного аппарата, т.е. с величинами фотосинтетического аппарата и хлорофиллового потенциала растения [53]. С целью выяснения продуктивности отдельных форм растений и содержания пигментов в листьях форм пшеницы исследованы изменения этих параметров у форм пшеницы разной продуктивности и высеянных в разные сроки. О мощности фотосинтетического аппарата судили по показателям развития листовой поверхности и содержания фотосинтетических пигментов.

Согласно результатам, наиболее благоприятные условия для роста и развития фотосинтетического аппарата, обеспечивающие формирование высокого урожая зерна, складывались при оптимальных сроках сева (5 ноября). При изучении линейного роста у всех форм пшеницы были установлены суточная периодичность и периодичность, зависящая от этапов органогенеза. С учетом этих важных факторов изучали динамику биомассы и площади листьев, а также линейный рост на фоне различных метеорологических условий, в которых развивались разновозрастные растения.

В результате исследований установлен более интенсивный линейный прирост для всех форм комбинаций при оптимальных сроках сева (5 ноября), приводящий к развитию большей листовой поверхности и оптимальной кустистости.

В условиях раннего срока сева (20 октября) как контроль, так и все изученные формы имеют наибольшую амплитуду колебаний суточного прироста.

ста и смену основных фенофаз, приводящее к снижению освещенности на уровне листьев нижних ярусов, что вызывало более раннее старение их и отмирание.

Результаты наблюдений за состоянием посевов форм растений пшеницы в осенний период показали, что органо-генетические ритмы роста растений, их периоды колебаний с приближением зимы и снижением температуры воздуха снижаются.

Важный показатель роста разновозрастных растений - площадь листовой поверхности. Эта характеристика представляет интерес в связи с ее определяющим влиянием на фотосинтетическую продуктивность посева. Результаты проведенных трехлетних исследований показали, что у всех изученных форм прирост площади листьев наблюдается в фазе кущения. В ранних посевах (25 октября) максимум листовой поверхности может превышать $3.15 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Ф-1), однако ко времени прекращения осенней вегетации у всех изученных форм пшеницы этот показатель уменьшается за счет пожелтения и частичного отмирания листьев. В посевах второго срока (5 ноября) наибольшая площадь листьев наблюдается перед окончанием осенней вегетации.

При изучении роста и развития форм пшеницы, выявлено различие между ними по жизнеспособности листьев в зависимости от сроков сева. Так, для форм комбинаций Ф-1 (К-55563 x К-24596) и Ф-2 (К-55572 x К-56572) при поздних сроках сева (25 ноября) характерна большая жизнеспособность листьев: в фазе колошения они значительно превосходили стандарт. Проведенные исследования по выявлению изменений суммарного содержания хлорофилла в листьях на единицу посевов показало, что она зависит от срока посева пшеницы.

Оценки при потенциальной продуктивности посевов пшеницы хорошим показателем является «хлорофилловый индекс», отражающий количество хлорофилла, приходящегося на единицу посева. На рис. 3.9 представлены кривые хлорофиллового индекса разных форм пшеницы на единицу посе-

вов в зависимости от срока сева. Установлено, что, поздний срок сева (25 ноября) по сравнению с ранним (25 октября) способствует значительному увеличению величины хлорофиллового комплекса.

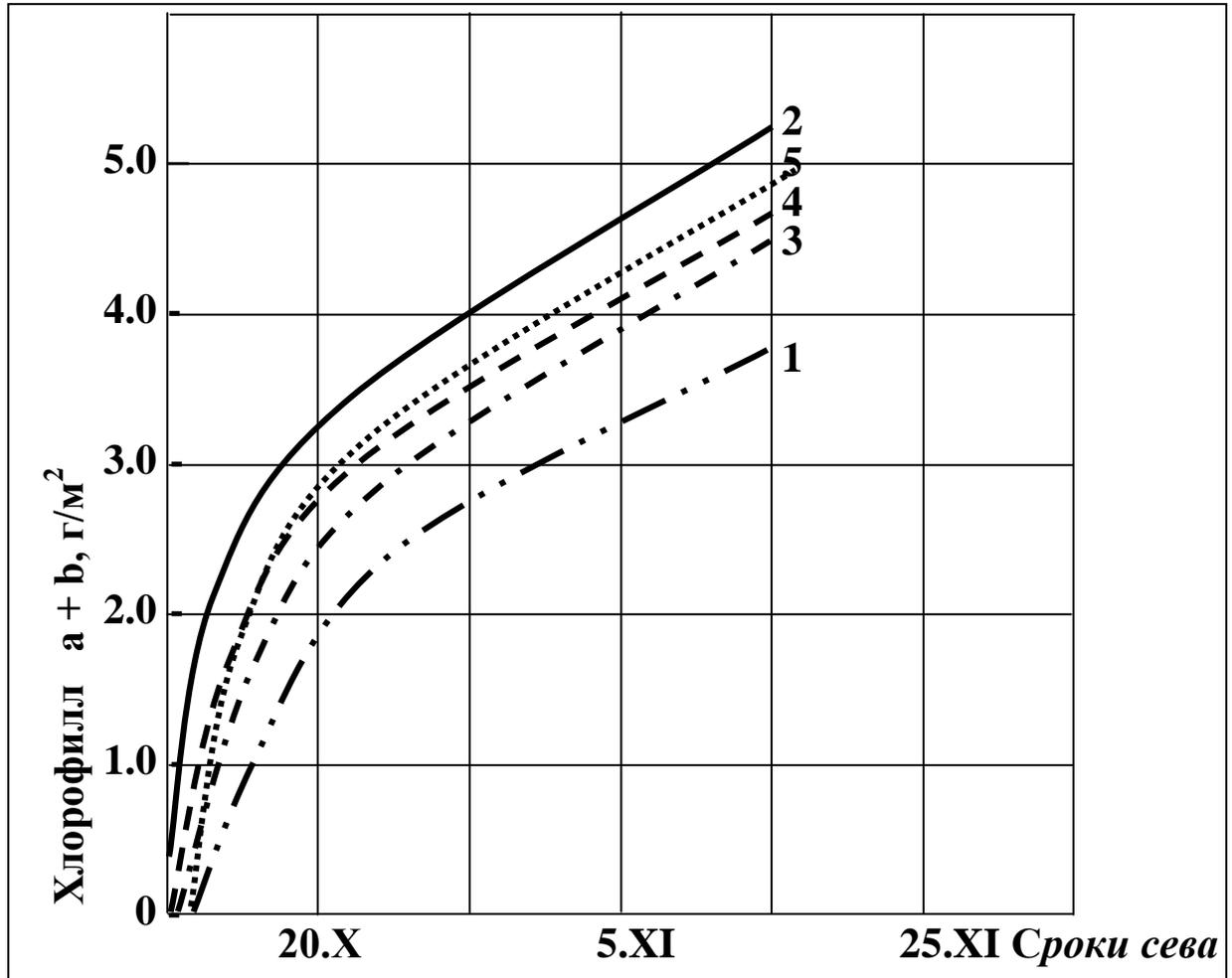


Рис. 3.9. Изменение хлорофиллового индекса у внутривидовых форм пшеницы в зависимости от сроков посева (фаза кущения). 1 - контроль; 2 – Ф-1; 3 – Ф-4; 4 – Ф-3; 5 – Ф-2.

Так, например, если в 2001 году у при раннем сроке сева (20 октября) содержание хлорофилла у высокоурожайной К-55563 x К-24596 в среднем составляло 4.5 г/м^2 , то при позднем (20 ноября) он достигал 5.2 г/м^2 , что статистически достоверно отличается от контроля. Анализ данных содержания хлорофилла на единицу площади листа изученных форм пшеницы в за-

висимости от сроков сева (рис.3.10) показал следующее. Согласно динамике изменения содержания хлорофилла в листьях изученных форм в растениях позднего срока сева отмечено более высокое содержание пигментов, чем в растениях раннего и оптимального сроков сева. В ходе вегетации в содержании хлорофилла на единицу площади листа у изученных форм наблюдается тенденция к постепенному снижению с возрастом растений. Особенно отчетливо это проявлялось у растений раннего срока сева.

Следует отметить наличие достоверной разницы в динамике содержания хлорофилла на единицу площади листа между контролем и различными комбинациями от сроков сева (табл. 3.9).

Таблица 3.9

Показатели дисперсионного анализа содержания хлорофилла на 1 см² листа внутривидовых форм пшеницы в зависимости от комбинации скрещивания и метеорологических условий в посевах разного срока

Источник вари- рования	Критерий Фишера (F)			F табличное	
	20.X	5.XI	20.XI	P = 0.05	P = 0.01
	3 x 3 см	5 x 5 см	10x10 см		
Общий	6.12 **	7.00 **	3.48 **	2.28	3.16
Фактор I (формы)	2.46 *	1.67	1.80	2.62	3.90
Фактор II (год)	47.86 **	58.36 **	27.34 **	3.72	6.19

Примечание: * - достоверно при P_{0.05}; ** - достоверно при P_{0.01}

Результаты изучения относительного содержания хлорофилла на единицу листовой поверхности (рис.3.11) дают основание утверждать, что изученные форм обладают более высокой устойчивостью фотосинтетического аппарата.

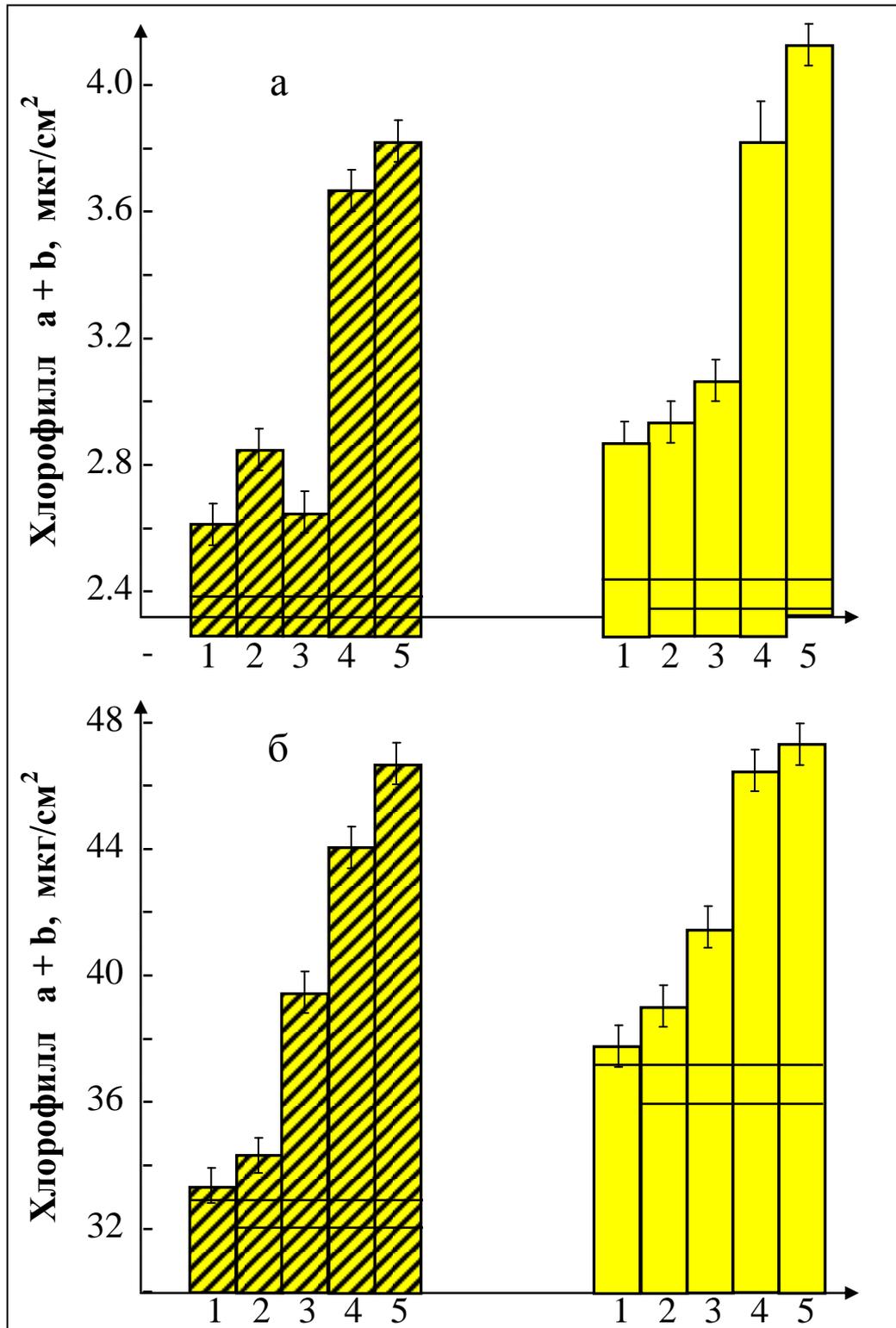


Рис. 3.10. Изменчивость содержания хлорофилла в единице площади листа внутривидовых форм пшеницы в ранний () и поздний () сроки сева а – 2001г., б – 2002 г. Обозначение форм то же, что на рис. 3.9. Горизонтальными линиями соединены комбинации достоверно различающиеся при $P \leq 0.05$.

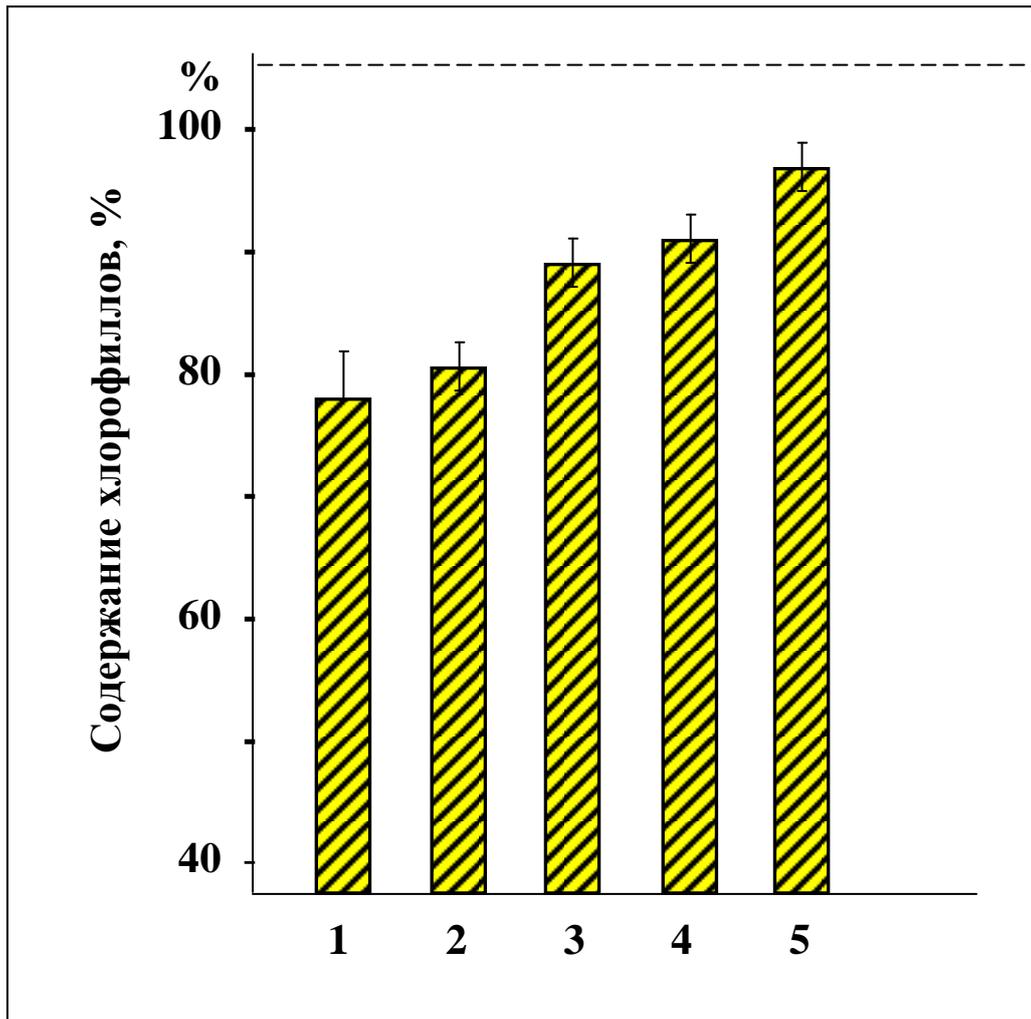


Рис. 3.11. Относительное содержание хлорофилла в единице листовой поверхности у внутривидовых форм пшеницы при разных сроках сева (в процентах к раннему сроку, обозначенному пунктирной линией). Обозначения те же что, на рис. 3.9.

Таким образом, на примере изменения содержания фотосинтетических пигментов четко продемонстрирована большая устойчивость фотосинтетического аппарата изученных форм пшеницы к изменению условий выращивания.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что потенциал исследованных генотипов пшеницы более наглядно проявляется не в оптимальных, а в экстремальных условиях возделывания. Это объясняется тем, что уже на ранней фазе развития (кущение) преимущества анализируемых

линий форм пшеницы по сравнению с контролем отчетливо проявляются по содержанию фотосинтетических сегментов на единице поверхности листа, а на более поздней фазе (колошение–налив зерна) - в более высокой жизнеспособности листьев. При поздних сроках сева одновременно с повышением мощности фотосинтетического аппарата, выявлена прямая корреляционная зависимость между содержанием хлорофилла на единице площади листа и потенциальной способностью растения к формированию высокого урожая.

3.5 Особенности водного режима внутривидовых форм пшеницы

Процессы роста и фотосинтеза пшеницы, обуславливающие накопление биомассы и урожая, определяются в большой степени регуляцией водного режима растений в период вегетации. Недостаточная влажность сдерживает поглощение растением воды, вследствие чего замедляются рост и развитие растений. В свою очередь это приводит к дефициту воды в растениях, которые вынуждены регулировать водный режим. В связи с этим значительный интерес представляют исследования водообеспеченности листьев в течение вегетации растений.

Результаты исследований показали, что форм растений на разных фазах развития отличаются по динамике содержания воды в листьях по сравнению с контролем (табл. 3.10).

Как установлено, наиболее интенсивный процесс обезвоживания в листьях растения происходит в конце октября – начале ноября. При этом у К-55563 x К-24596 под влиянием недостаточного водоснабжения обезвоживание листьев продолжалось вплоть до прекращения вегетации, а у остальных, менее устойчивых общее содержание воды в листьях стабилизируется в начале ноября и таким остается вплоть до зимы. Заметно различие в ходе обезвоживания листьев разновозрастных форм растений. Наиболее интенсивно этот процесс протекает у растений оптимального срока сева (5 ноября) по сравнению с поздним (20 ноября). Выявлено, что процесс вегетации и ди-

намика водного режима у изученных форм изменялись в пределах, обуславливающих меньшее число нарушений жизненных функций растения. Следует отметить, что содержание воды в листьях не остается постоянным: оно заметно меняется по фазам развития растений. Максимальная величина оводненности листьев по сравнению с контролем и другими наблюдалась у Ф-1.

Например, если у этой комбинации Ф-1 в фазе кущения содержание общей воды в листьях составляло 72.7%, то в фазе трубкования – 69.2%. Небольшое колебание содержания воды в листьях растения этой комбинации в разных фазах развития, возможно, связано с такими морфологическими особенностями листьев, как способность свертывать листовые пластинки в экстремальных условиях.

Важной функцией растений служит транспирация, в большой степени связанная с физиологической адаптацией растения к неблагоприятным факторам среды. В связи с этим проведена работа по исследованию изменчивости транспирации у разных форм пшеницы. Анализ полученных данных по транспирации внутривидовых форм пшеницы на разных фазах развития (табл.3.11) дает основание утверждать, что степень водообеспеченности различных форм растений отчетливо проявляется в фазах кущения и трубкования.

Показано, что резкий спад общей оводненности листьев растений отмечается в фазе налива зерна. В результате этого содержание воды в листьях растений не остается постоянным как в течение дня, так и в период вегетации. Следует отметить, что наименьшая оводненность для всех комбинаций отмечается в утренние часы, затем в середине дня она повышается. К вечеру опять наблюдается снижение содержания воды в листьях, хотя оно не достигает уровня утренних часов. Максимальная величина оводненности листьев отмечается в апреле (фаза колошение-цветение), минимальная - в мае (фаза налива зерна). При этом наблюдается различие по показателям общей оводненности листьев растений в зависимости от форм пшеницы.

Таблица 3.10

Содержание воды у внутривидовых форм пшеницы в разные фазы развития, % от сырого веса

Формы, пшеницы	Кущение				Трубкавание			
	общая	свободная	связан- ная	связанная <u>вода</u> свободная вода	общая	свободная	связан- ная	связанная <u>вода</u> свободная вода
Контроль	63.6 ±1.59	30.2±0.76	33.4±0.81	1.11±0.04	66.2±1.53	32.2±0.78	34.0±0.82	1.06±0.03
Ф-1	72.7±1.75	35.6±0.86	37.1±0.86	1.05±0.03	69.2±1.73	33.0±0.80	36.2±0.87	1.10±0.04
Ф-2	70.5±1.70	34.6±0.83	35.9±0.83	1.04±0.03	66.2±1.52	32.1±0.75	34.1±0.85	1.07±0.03
Ф-3	64.6±1.60	31.5±0.74	33.1±0.77	1.05±0.02	66.6±1.56	32.2±0.78	34.4±0.86	1.07±0.03
Ф-4	71.5±1.74	36.1±0.87	36.4±0.84	1.04±0.03	63.4±1.75	31.1±0.72	32.3±0.78	1.04±0.03
	Колошение				Налив зерна			
Контроль	64.5±1.55	31.4±0.73	33.1±0.77	1.06±0.03	53.5±1.40	23.4±0.54	30.1±0.70	1.29±0.04
Ф-1	66.6±1.8	32.1±0.74	34.5±0.85	1.08±0.03	57.4±1.50	25.1±0.61	32.3±0.78	1.29±0.03
Ф-2	65.3±1.57	32.2±0.74	33.1±0.80	1.03±0.02	55.3±1.44	24.2±0.56	31.1±0.74	1.29±0.03
Ф-3	64.5±1.55	31.2±0.72	33.3±0.82	1.07±0.03	53.5±1.40	23.2±0.54	30.3±0.71	1.31±0.03
Ф-4	60.6±1.46	28.8±0.67	31.8±0.74	1.11±0.04	54.7±1.32	24.1±0.56	30.6±0.73	1.27±0.03

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Таблица 3.11

**Интенсивность транспирации внутривидовых форм пшеницы,
в течение суток мг/ч**

Формы пшеницы	Часы				Среднее за день
	8	12	15	18	
Кушения					
Контроль	356.8±10.7	510.9±15.3	518.6±15.5	392.1±11.7	444.6±13.3
Ф-1	346.6±10.3	496.4±14.8	509.8±15.2	376.8±11.3	432.3±12.9
Ф-2	358.8±10.4	501.6±15.0	521.4±15.6	386.2±11.6	441.7±13.1
Ф-3	361.6±10.8	503.4±15.1	523.2±15.4	387.8±11.5	444.0±13.3
Ф-4	341.4±10.2	490.8±14.7	506.1±15.1	377.3±11.3	428.9±12.8
Трубкавание					
Контроль	418.8±12.5	670.8±20.1	780.3±23.4	312.5±9.3	545.6±16.3
Ф-1	423.6±12.7	665.2±19.9	730.5±21.9	328.6±9.8	536.9±16.1
Ф-2	431.1±12.9	675.3±20.2	772.6±23.1	319.3±9.5	549.5±16.4
Ф-3	398.2±11.9	671.2±20.1	736.6±22.0	339.3±10.1	536.3±16.1
Ф-4	442.2±13.2	636.5±19.0	748.4±22.4	316.6±9.3	535.9±16.2
Колошения					
Контроль	936.8±28.1	946.4±28.3	968.8±28.9	542.3±16.2	848.5±25.4
Ф-1	918.2±27.8	940.8±28.1	965.9±28.7	534.2±16.0	842.3±25.2
Ф-2	949.3±28.4	965.7±28.9	983.4±29.3	528.4±15.8	856.7±25.7
Ф-3	958.4±28.7	976.5±29.2	986.8±29.3	533.6±16.1	863.8±25.9
Ф-4	933.2±27.9	966.4±28.9	963.1±28.8	540.6±16.2	850.8±25.5
Налив зерно					
Контроль	709.6±21.2	912.4±27.3	1028.4±30.8	642.6±19.2	823.2±24.6
Ф-1	702.1±21.0	917.6±27.5	1027.6±30.5	636.8±19.1	818.5±24.5
Ф-2	712.8±21.3	938.8±28.1	1134.2±34.0	654.2±19.6	860.0±25.8
Ф-3	716.6±21.4	946.5±28.3	1053.8±31.6	626.1±18.7	835.7±25.0
Ф-4	709.8±21.2	931.6±27.9	1142.4±34.2	651.3±19.5	858.7±25.7

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

В фазе трубкования в середине дня наименьшая интенсивность транспирации отмечена у комбинаций Ф-1 и Ф-3 (423,6 и 398,2 мг/г сутки сухой массы соответственно).

Снижение транспирации в листьях растений этих комбинаций в середине дня объясняется уменьшением содержания воды в корнеобитаемом слое почвы.

Показано, что у всех форм пшеницы интенсивность среднедневной транспирации листьев была выше в середине лета, чем в начале. Это объясняется большей напряженностью температурного режима.

В таблице 3.12 приведены данные по интенсивности транспирации за один час у формы растений в зависимости от фазы развития. Выявлено, что у Ф-1 в среднем за три года исследований установлен наименьший показатель потери воды за определенный промежуток времени (от 15 до 60 мин.) по сравнению с контролем и другими формами пшеницы.

В результате проведенных исследований установлено, что в течение трех сроков определения за первые 30 минут листья пшеницы формы К-55563 х К-55571 и К-55571 х К-24596 больше теряли воды, чем листья К-55563 х К-24596, что свидетельствует о меньшей устойчивости этих форм в экстремальных условиях, в частности в условиях засухи.

Таблица 3.12

Интенсивность транспирации у разных форм в течение часа, %

Формы пшеницы	Фазы развития			
	кущение	трубкование	колошение	налив зерна
Контроль	24.6±0.59	32.6±0.65	40.1±0.97	36.8±0.85
Ф-1	23.3±0.56	30.5±0.50	36.8±0.96	33.8±0.90
Ф-2	24.7±0.59	31.2±0.64	39.6±0.95	36.3±0.84
Ф-3	23.8±0.57	33.4±0.52	38.3±0.88	35.6±0.82
Ф-4	24.2±0.58	32.3±0.65	33.8±0.90	36.3±0.84

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Обобщая полученные результаты можно заключить, что оптимальная оводненность тканей в течение вегетации при дефиците влаги способствует лучшему формированию элементов структуры продуктивности и, тем самым, повышению урожайности растения.

Таким образом, сравнение различных внутривидовых форм пшеницы по особенностям водного режима показало, что генетически обусловленный признак «свертывание листа», срабатывающий в ответ на экстремальное воздействие факторов окружающей среды, способствует меньшим колебаниям общей оводненности тканей и расходу воды на транспирацию.

3.6. Биологические и хозяйственные свойства внутривидовых форм пшеницы

Главной целью селекции мягкой яровой пшеницы в Центральной Азии является расширение сортового разнообразия культуры за счет местных, хорошо приспособленных к почвенно-климатическим условиям региона, сортов.

Создание местных экологически приспособленных сортов яровой мягкой пшеницы, превосходящих стандарты по зерновой продуктивности и устойчивости к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды, с высокими параметрами качества зерна имеет большое значение для стабильного производства высококачественного зерна. В связи с этим остается актуальной проблема улучшения яровой мягкой пшеницы на основе устойчивости к основным лимитирующим урожайность абиогенным и биогенным факторам среды. Были проведены исследования по изучению биологических и хозяйственных особенностей внутривидовых форм пшеницы, результаты которых представлены в табл.3.13. Установлены различия между форм по формированию элементов структуры урожая. Наблюдаемые различия объясняются генотипическими особенностями форм и условиями выра-

щивания растений. В частности, в зависимости от условий выращивания форм формировали разное число продуктивных стеблей.

Так, например, в 2002 г. условия для побегообразования были менее благоприятные, и все формы пшеницы формировали меньшее число продуктивных стеблей. Хотя условия вегетации оказывают определенное влияние на продуктивную кустистость, решающим является генотип (см. таблицу 3.13). В анализируемые годы проведения исследований все формы пшеницы достоверно превысили стандарт по изучаемому признаку.

Согласно формуле структуры урожая Сапегина-Савицкого, урожай зерновых колосовых культур включает три элемента: плотность продуктивного стеблестоя, число зерен в колосе и массу 1000 зерен. Исходя из этой формулы структуры урожая, предложенной Сапегиним-Савицким, было интересно выявить взаимосвязь между этими элементами для оценки урожайности изученных форм.

Результаты корреляционного анализа показали, что между признаками 1000 зерен и плотностью продуктивного стеблестоя существует тесная криволинейная связь ($G = 0.57 \pm 0.09$), характер которой в значительной мере определяется условиями влагообеспеченности растений.

В таблице 3.13 представлены данные взаимосвязи урожайности форм пшеницы от плотности продуктивного стеблестоя и массы 1000 зерен. Связь массы 1000 зерен с числом зерен в колосе, криволинейна, но выражена слабее. Установлено, что у всех форм пшеницы увеличение показателя массы зерен с колоса сопровождается улучшением качества зерна.

В противоположность этому, связь между числом зерен в колосе и густотой продуктивных стеблей отсутствует. Следует отметить, что с увеличением плотности продуктивного стеблестоя урожайность форм пшеницы растет, затем темп роста урожайности замедляется и при определенном значении продуктивных стеблей, зависящем от массы 1000 зерен, рост урожайно-

сти прекращается. Так, например, для высокопродуктивного Ф-1 наиболее высокий урожай-586 г/м² отмечен при плотности 385 продуктивных стеблей на 1 м².

Одним из элементов, имеющих важное значение в формировании продуктивности колоса у пшеницы является число колосков в колосе. Из данных, представленных в таблице 3.13 следует, что изученные формы пшеницы различаются между собой по формированию числа колосков в колосе. Выявлено, что на формирование этого признака существенное влияние оказывают условия выращивания.

Так, например, если в 2001 г. среднее число колосков главного колоса варьировало от 14.2 (Ф-3) до 17.6 (Ф-1), то в 2002 г. от 12.8 (Ф-3) до 15.8 (Ф-1), а в 2003 году от 13.1 (Ф-3) до 15.9 (Ф-1). Наибольшее число колосков в колосе пшеницы формировали в условиях вегетации 2001 г.

Неоднозначность годов выращивания растений по погодным условиям также явилась причиной варьирования числа колосков в колосе изученных форм. Определено, что, в среднем наибольшее число колосков в главном колосе имели формы Ф-3 и Ф-1.

Результаты изучения элементов структуры урожая показали, что все формы пшеницы, достоверно формируют большее число зерен в колосе по сравнению со стандартом. Среднее значение числа зерен в колосе у форм пшеницы по годам свидетельствует о том, что по числу колосков и зерен в колосе нет существенных различий в зависимости от условий выращивания, т.е. эти признаки показывают незначительное взаимодействие генотип - среда.

Одним из элементов, имеющих важное значение в формировании продуктивности колоса пшеницы, является масса зерна с колоса. От полученных данных по изучению комплексной оценки элементов структуры урожая внутривидовых форм пшеницы (рис. 3.12-3.13) следует, что масса зерен с колоса изменяется в зависимости от генотипа и условий внешней среды.

Таблица 3.13

Элементы структуры урожая внутривидовых форм пшеницы

Сорт и формы	Высота растений, см	Продуктивная кустистость, шт.	Число колосков в колосе, шт.	Число зерен с главного колоса, шт.	Масса зерна с главного колоса, г	Масса зерна с 1-го растения, г	Масса 1000 зерен, г	Масса зерна, г/м ²
2001 г.								
Контроль	110.4±2,8	9.1±0,23	11.6±0,3	26.1±0,70	0.87±0,02	1.0±0,25	36.4±0,92	404±10,3
Ф-1	114.6±2,9	12.4±0,3	17.6±0,45	40.2±1,03	1.24±0,03	1.87±0,05	39.4±1,02	550±14,3
Ф-2	109.8±2,6	9.3±0,23	14.8±0,40	34.7±1,0	1.15±0,03	1.68±0,045	36,0±0,9	540±14,0
Ф-3	103.4±2,5	9.5±0,24	14.2±0,35	33.1±0,9	1.13±0,03	1.26±0,03	37.1±0,95	430±14,2
Ф-4	111.8±2,6	10.1±0,25	14.5±0,35	37.8±1,0	1.33±0,04	1.72±0,03	37.4±0,95	385±9,6
2002 г.								
Контроль	108.2±2,7	9.2±0,23	11.3±0,30	25.4±0,67	0.85±0,02	1.0±0,026	36.3±0,9	416±10,4
Ф-1	110.2±2,8	11.6±0,3	15.8±0,40	40.3±1,03	1.64±0,04	2.32±0,06	37.0±0,94	596±15,0
Ф-2	110.1±2,8	8.6±0,22	14.5±0,36	34.5±0,89	1.27±0,03	1.86±0,04	35.8±0,87	505±12,6
Ф-3	106.2±2,6	9.1±0,23	12.8±0,33	29.7±0,78	1.07±0,02	1.52±0,04	36.7±0,9	480±12,0
Ф-4	112.4±3,0	9.8±0,24	13.9±0,37	37.9±1,0	1.41±0,04	1.90±0,05	35.4±0,85	460±11,5
2003 г.								
Контроль	108.7±2,7	9.1±0,2	12.4±0,30	25.8±0,65	0.94±0,02	1.36±0,03	37.1±0,93	424±10,6
Ф-1	106.4±2,6	10.2±0,26	15.9±0,40	41.8±1,0	1.53±0,04	2.04±0,06	39.8±1,0	612±15,3
Ф-2	107.4±2,6	10.5±0,25	14.3±0,36	37.2±0,93	1.38±0,04	1.54±0,04	36.2±0,9	524±13,0
Ф-3	107.3±2,6	9.5±0,22	13.1±0,33	32.3±0,80	1.25±0,03	1.94±0,05	38.1±0,95	463±11,5
Ф-4	102.5±2,5	8.9±0,20	15.1±0,38	40.6±1,02	1.40±0,04	1.62±0,045	38.7±0,97	520±13,2

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при P<0,05

Так, например, если у Ф-1 в 2001 г. масса зерен с главного колоса составляла 1.24 г, то в 2002 г. она равнялась 1.64 г, а в 2003 г. – 1.53 г., соответственно.

В других форм пшеницы также наблюдалось варьирование элементов структуры в зависимости от условий выращивания. Показателем, характеризующим размер зерна, т.е. массу зерновки, служит масса 1000 зерен. Как известно, повышение продуктивности колоса у пшеницы в селекционном процессе зависит от увеличения числа зерен и их массы.

Из данных таблицы 3.13 следует, что у изученных форм пшеницы выраженность признака масса 1000 зерен значительно варьирует в зависимости от метеорологических условий года выращивания. Так например, если в 2001 году масса 1000 зерен у Ф-2 варьировала от 36.6 г до 39.4г. то в 2002 г. варьирование признака оказалось намного меньше - от 35.4 г (Ф-4) до 37.0 г (Ф-1).

Сравнение средних значений признаков по годам выращивания растений показало что, наиболее благоприятными для формирования высокой массы 1000 зерен оказались условия 2003 г., а наименее благоприятными – условия 2002 г. Следует отметить, что погода 2002 г. в период налива зерна характеризовалась жарким и сухим летом. Недостаток почвенной влаги и высокая температура воздуха в период налива зерна лимитировали формирование оптимальной массы 1000 зерен у мало адаптированных к этим условиям генотипов.

Известно, что продуктивность пшеничного растения зависит от выраженности элементов структуры урожая, и они находятся в постоянной сильной связи с урожайностью зерна.

Комплексная зависимость урожайности изученных форм пшеницы от элементов структуры урожая представлена на рис. 3.14. Установлено, что между урожайностью и структурными элементами продуктивности имеется

прямая связь. Статистически достоверная корреляция выявлена между урожайностью и признаком массы зерна с главного колоса (0.72 ± 0.09).

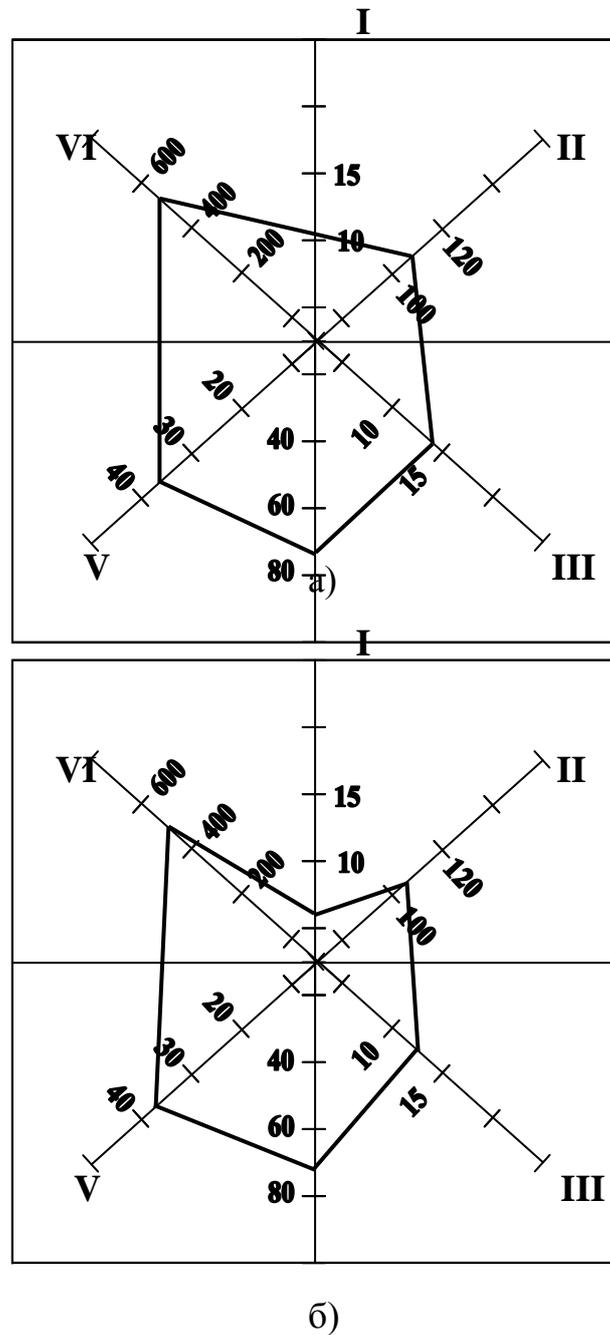
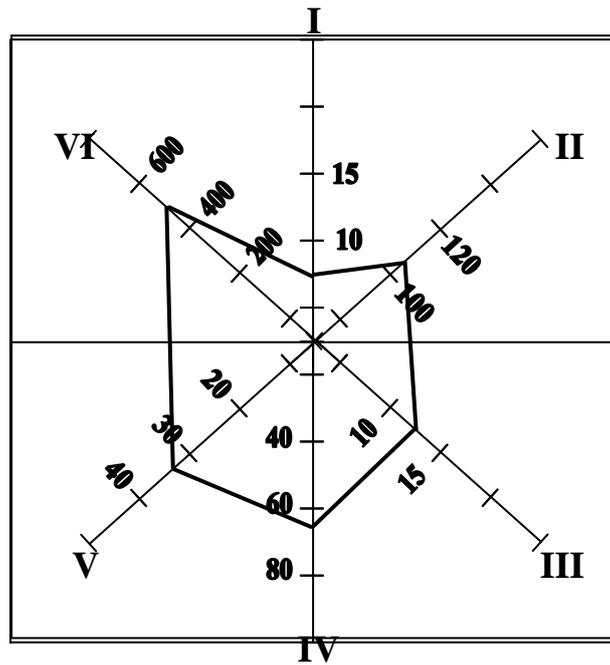
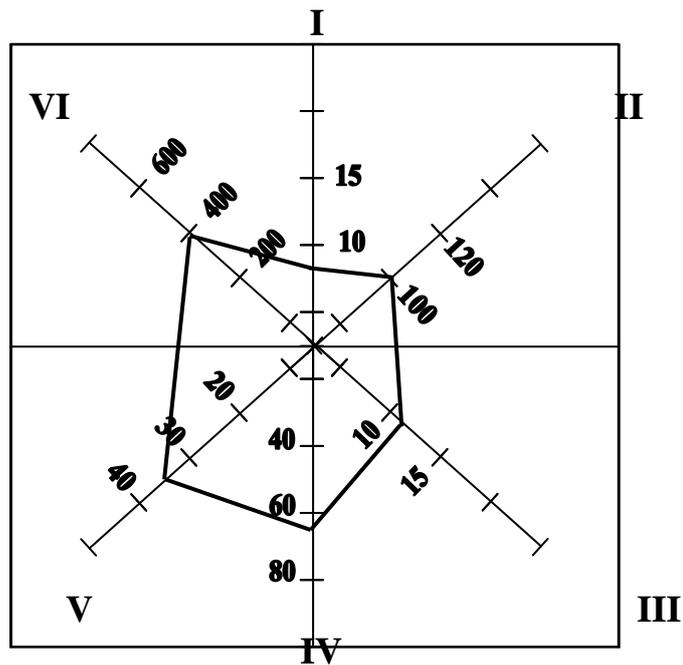


Рис. 3.12. Комплексная оценка элементов продуктивности (КОЭП) форм пшеницы Ф-1 (а) и Ф-2 (б).

I - продуктивная кустистость, шт; II - длина стебля, см; III - длина колоса, см; IV - число зерен в колосе; V - масса 1000 зерен, г; VI - урожайность, г/м²



а)



б) IV

3.13. Комплексная оценка элементов продуктивности (КОЭП) у форм пшеницы Ф-3 (а) и Ф-4 (б) за 2001-2003гг. I - продуктивная кустистость, шт., II- длина стебля, см.; III-длина колоса, см.; IV – число зерен в колосе г.; V – урожайность, г/ м²

Известно, что масса зерна с главного колоса—генетически обусловленный признак, поэтому крупнозерные форм Ф-1 и Ф-3 в годы с весенне-летней засухой и дождливой погоды (второй половины вегетации) полностью реализуют свои потенциальные возможности в период налива зерна, чем средне- и мелкозерные формы. Выявлено, что корреляционная связь с продуктивным стеблестоем и элементами структуры урожая является достоверно положительной.

В связи с этим значительное внимание уделялось анализу стабильности урожая —зерна изученных форм по годам и их технологическому качеству. В таблице 3.14 представлены данные урожайности у форм внутривидовой пшеницы по годам.

Таблица 3.14

**Урожайность внутривидовых форм пшеницы
(2001 –2003 гг.)**

Сорт и формы	Урожайность по годам, г/м ²			Средняя урожайность, г/м ²
	2001г.	2002г.	2003г.	
Контроль	404±10,1	416±10,5	424±10,7	414±10,4
Ф-1	550±13,5	596±13,9	612±15,1	586±13,7
Ф-2	540±13,1	505±12,5	524±12,7	523±12,65
Ф-3	430±10,8	460±11,1	463±11,2	451±11,0
Ф-4	385±9,3	460±11,2	520±12,6	455±11,2

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

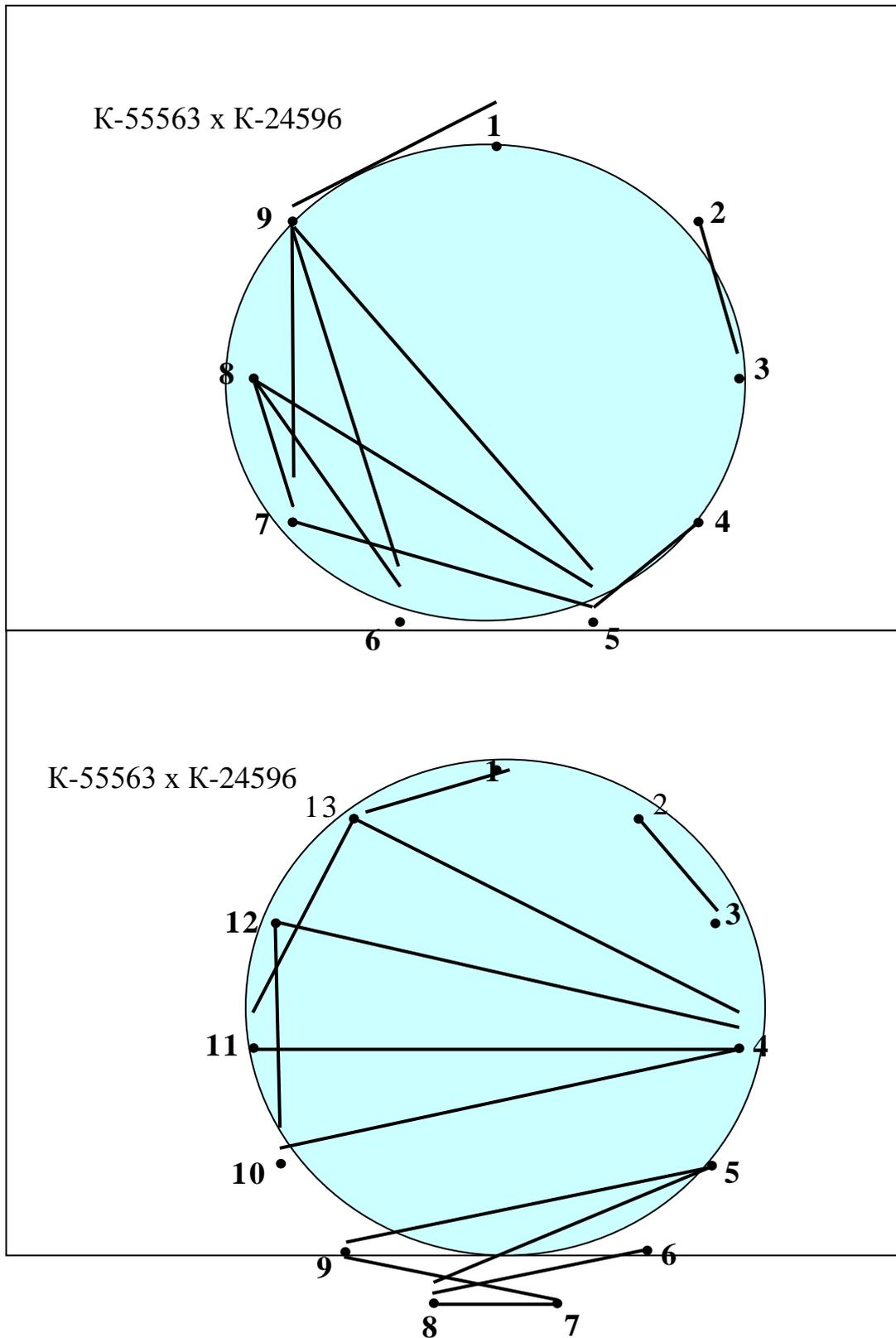


Рис. 3.14. Структура сильных корреляционных связей между элементами продуктивности пшеницы ($\gamma \geq 0.7$): 1 – высота растения; 2 – длина верхнего междоузлия; 3 – вынос верхнего междоузлия; 4 – продуктивное кушение; 5 – главный колос; 6 – масса главного колоса; 7 – число зерен в главном колосе; 8 – длина главного колоса; 9 – масса растения; 10 – масса боковых колосьев;

ев; 11 – масса зерна боковых колосьев; 12 – число зерен боковых колосьев; 13 – длина боковых колосьев

Установлено, что погодные условия 2002 г. характеризовались более благоприятными для роста и развития растений, в результате чего у форм формировались высокие урожаи. Сравнительный анализ по урожайности показал, что наибольший урожай зерна имели формы Ф-1 и Ф-2 - 586 – 523 г/м². Выявлено, что изученные формы по реакции на условия среды выращивания различаются между собой.

Форма Ф-1 была единственной из всех изученных комбинаций, которая стабильно проявил высокую урожайность во все годы исследования по сравнению со стандартом и другими формами. Формы Ф-3 и Ф-4 являются нестабильными в проявлении этого признака.

Представлялось интересным проследить проявление биологического и хозяйственного урожая изученных формы пшеницы в годы проведения опытов. В таблице 3.15 представлены полученные усредненные трехлетние данные биологического и хозяйственного урожая внутривидовых форм пшеницы. Показано что, формы Ф-1 и Ф-2 формируют биомассу надземной части растений, превышающую стандарт и другие. При этом у формы Ф-3 и Ф-4 отмечена более низкая значимость по массе зерна в 1 м² посева.

Один из основных показателей, определяющих формирование урожая зерна пшеницы отношение массы зерна растения к общей массе надземных органов, характеризующееся коэффициентом хозяйственной эффективности ($K_{\text{хоз}}$). Надо отметить, что хорошими сортами являются те, у которых отношение зерна к соломе составляет от 1:1 до 1:2 (или $K_{\text{хоз}} = 0.50 \dots 0.45$). В условиях современного земледелия важно увеличение не столько вегетативной массы, сколько массы зерна с растения.

Результаты трехлетних исследований по изучению биологического и хозяйственного урожая внутривидовых форм пшеницы показали различие по показателю $K_{\text{хоз}}$. Так, например, в среднем за три года исследований у форм

Ф-1 показатель $K_{\text{хоз}}$ составлял 0.38 ± 0.03 , что было больше по сравнению со стандартом и другими формами.

Таблица 3.15

Биологический и хозяйственный урожай внутривидовых форм пшеницы за (2001 – 2003 гг.)

Сорт и формы	Общая сухая биомасса, г/м ²	Масса зерна, г/м ²	Число продуктивных стеблей на 1 м ²	$K_{\text{хоз}}$
Контроль	1365±218	414±81	320±52	0,30±0,009
Ф-1	1524±257	586±124	385±82	0.38±0.01
Ф-2	1490±213	523±82	390±84	0.35±0.01
Ф-3	1487±220	451±86	301±57	0.30±0.009
Ф-4	1432±206	455±87	360±80	0.31±0.009

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Одним из признаков, характеризующих технологическое качество зерна пшеницы, является содержание белка в зерне и клейковины в муке.

В таблице 3.16 представлены осредненные данные, по этому показателю внутривидовых форм пшеницы. Из данных таблицы 3.16 следует, что содержание белка в зерне и сырой клейковины в муке изученных форм варьируют в зависимости от генотипа. Содержание белка в зерне форм растений варьировало от 14.8 (Ф-2) до 15.0% (Ф-1). Установлено, что минимальное содержание белка в зерне характерно для Ф-4, а максимальное- для Ф1.

В целом содержание белка в зернах изученных форм в значительной степени определяется как его натурой, стекловидностью и сырой клейковиной в муке, так и условиями выращивания растения. Анализируя в целом результаты по урожайности и элементов продуктивности, изученных внутривидовых форм пшеницы, а также технологического качества зерен можно отметить следующее: элементы структуры урожая варьируют в зависимости от особенностей генотипа форм растений и условий выращивания.

Таблица 3.16

Показатели технологического качества зерна внутривидовых форм пшеницы за 2001 – 2003 гг.

Формы растений	Масса 1000 зерен, г	Натура зерна, г/л	Стекло-видность, %	Содержание белка в зерне, %	Содержание клейковины в муке, %
контроль	36.6±0,92	771±17,7	61±0.15	14.1±0.33	23.9±0.58
Ф-1	38.8±0,97	792±19,0	66±0.16	15.0±0.41	26.0±0.65
Ф-2	37.3±0,94	782±18,3	63±0.16	14.8±0.37	24.7±0.62
Ф-3	37.2±0,92	776±18,0	62±0.15	14.6±0.40	23.4±0.56
Ф-4	36.2±0,9	770±17,5	62±0.15	13.9±0.35	23.1±0.54

Примечание: полученные значения достоверно отличается от показателей контрольного варианта при $P < 0,05$

Урожай складывается из комплекса элементов продуктивности, причем решающее значение в урожайности у разных форм вносят разные признаки. Например, у форм К-55563 х К-24596 – продуктивная кустистость, масса 1000 зерен, у К-55563 х К-55571- масса 1000 зерен, у К-55572 х К-56572 – масса 1000 зерен, число зерен в колосе.

На основании вышеприведенных данных можно заключить, что на рост и формирование урожая изученных внутривидовых форм пшеницы оказывает влияние множество факторов окружающей среды. Так, ритмы ростовых

процессов варьируют как в зависимости от генотипа, так и от времени суток, среднесуточной температуры, колебаний влажности воздуха. Динамика накопления сухой биомассы пшеницы коррелирует с величиной ассимилирующей поверхности листьев, которая в свою очередь, зависит от плотности посевов, почвенных условий, фазы вегетационного периода и метеорологических условий.

Высокая биологическая урожайность форм растений зависит от площади листовой поверхности и максимальной величины продуктивности фотосинтеза растения. Содержание фотосинтетических пигментов листовой поверхности достаточно устойчиво к изменениям условий выращивания растений и коррелирует с потенциальной способностью к формированию высоких урожаев.

Содержание общей воды в листьях зависит от фазы вегетации, времени суток, водного режима. Внутривидовые формы пшеницы, обладающие генетически обусловленным признаком «свертывание листа» в условиях засухи, представляют определенный интерес для селекции пшеницы.

Таким образом, из набора изученных внутривидовых форм мягкой яровой пшеницы можно выделить генотипы, сочетающие высокую продуктивность с устойчивостью к стрессовым факторам внешней среды, представляющими практический интерес для использования в селекции как исходный материал при создании новых высокопродуктивных сортов пшеницы, устойчивых к неблагоприятным факторам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из основных задач настоящего диссертационного исследования являлось изучение особенностей роста и развития внутривидовых форм яровой мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды.

В обзоре литературы были приведены многочисленные примеры особенностей роста и развития и их связи с элементами продуктивности растения. Значение особенностей ритма роста в разных фазах развития растения позволяет более целенаправленно осуществлять подбор исходного материала для рекомбинационной селекции на устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды.

Выявлено, что у исследованных форм пшеницы за счет более интенсивного линейного роста увеличивается общая высота растения, что не всегда можно отнести к положительному эффекту с хозяйственной точки зрения. При сравнении структуры элементов урожая изученных форм полученного в разные годы, с величиной среднесуточного прироста в высоту за весь период вегетации растения выявлено, что у каждого генотипа повышение скорости линейного роста растений положительным образом связано с продуктивностью колоса и вызывает возрастание таких показателей, как длина колоса, число колосков в колосе, число зерен и масса зерен с колоса. Однако сопоставление скорости роста растений и показателей урожайности между формами показало, что не всегда повышенная интенсивность роста обуславливает более высокую продуктивность колоса. Так, например, скорость линейного роста форм Ф-1 и Ф-2 превышала интенсивность ростовых процессов других комбинаций, что в результате обеспечивало большие значения таких показателей, как высота растения, длина колоса, число колосков и число зерен в колосе. Однако по признаку массы зерен с колоса и массы 1000 зерен у Ф-2 уступал комбинациям Ф-1 и Ф-4.

Показано, что на всех этапах органогенеза ведущим фактором в определении суточной периодичности роста изученных форм пшеницы выступала температура воздуха. Выявлено, что низкая температура воздуха в период осенней вегетации обуславливала пульсирующий характер ростовых процессов и вызывала отклонения суточного хода роста форм растений от обычной синусоидальной кривой, причем воздействие температурного фактора в разной мере отражалось на росте отдельных форм. Такие признаки, как слабая чувствительность ростовых процессов к колебаниям температуры воздуха, выровненный суточный и онтогенетический ход роста, широкие пределы оптимальной для линейного роста растения температуры воздуха обеспечивают пластичность внутривидовых форм пшеницы, широкие адаптационные возможности, что свидетельствует о возможности их использования в качестве исходного материала в практической селекции.

Создание устойчивых форм растений к различным неблагоприятным факторам внешней среды с высокой продуктивностью – исключительно сложная задача, если учесть динамичность этих свойств и их зависимость от условий развития. Одна из главных причин изменчивости генетических параметров по элементам продуктивности растений связана с лабильностью ритма роста, которая обусловлена реакцией генотипа на отдельные факторы или комплекс факторов внешней среды в процессе онтогенеза. Поэтому для создания устойчивых форм и форм к стрессовым факторам среды с высокой адаптационной способностью необходимо изучение характера наследования ритма роста, связанного с элементами продуктивности растений.

Результаты исследований по изучению генетического контроля ритма роста внутривидовых форм пшеницы и их родительских форм показали, что в суточном и онтогенетическом ходе ростовых процессов в основном, повторяется ход, присущий отцовской и материнской формам. Наследование признаков роста у исследованных форм идет по смешанному типу. Так, например у форм Ф - 1 и Ф - 2 зависимость влияния продолжительности солнечно-

го излучения на скорость ростовых процессов от возрастного состояния растения унаследована от K-55563 Var. *Pamiricum*, а несовпадение фаз минимума на ростовой и температурной кривых, временная остановка роста в условиях низких температур – от формы K-24596 Var. *Ferrugineum*.

Показано, что на формирование листового аппарата и образование сухого вещества существенное влияние оказывают погодные условия. Так, например, если индекс листовой поверхности зависит от метеорологических условий года в начале весенне-летнего периода вегетации, то более значительные колебания в количестве сухого вещества наблюдались во второй половине вегетации. Следовательно, значение индекса листовой поверхности в первой половине вегетации сказывается на накоплении сухого вещества в конце вегетации.

Выявлено, что изученные формы пшеницы различаются по характеру реакции на сроки сева, т.е. имеют разные адаптационные возможности. В условиях позднего сева уже на ранней фазе развития (фаза кущения) преимущество форм растений в сравнении со стандартом отчетливо проявляется по содержанию фотосинтетических пигментов на единицу поверхности листа, а на более поздней фазе (колошение-налив зерна) – в более высокой жизнеспособности листьев. В то же время у форм пшеницы Ф - 1 и Ф - 2 в зависимости от срока сева существенно изменяется хлорофилловый индекс, поскольку у этих форм пшеницы вариабельность показателя хлорофиллового индекса в зависимости от условий выращивания меньше.

На основе изучения динамики оводненности листьев внутривидовых форм пшеницы на разных фазах развития установлено отличие форм по этому показателю. Выявлено повышение содержания связанной воды в листьях растений по мере приближения к зиме. Так, если в начальные периоды развития (октябрь, фаза кущения) отношение связанной воды к свободной составляет 6.20%, то во второй половине ноября оно увеличивается до 7.57%. Обеспеченность форм растений водой отчетливо проявляется в фазах куще-

ния и трубкования. Резкий спад оводненности листьев растений отмечается в фазе налива зерна. В результате этого содержание воды в листьях остается постоянным как в течение дня, так и в период вегетации. Установлено, что в процессе вегетации динамика водного режима у форм пшеницы изменялась в пределах, обуславливающих меньшее число нарушений жизненных функций. Максимальная величина оводненности листьев отмечается в март, апрель (фаза колошение-цветение), минимальная - в мае (фаза налива зерна). В целом, выявление закономерностей в изменении таких показателей, как содержание общей воды и ее фракционный состав, интенсивность транспирации и водоудерживающей способности листьев могут быть использованы при отборе засухоустойчивых форм пшеницы.

Показано, что изученные формы растений значительно различаются между собой по формированию элементов структуры урожая. Наблюдаемые различия в формировании элементов структуры урожая объясняются генотипическими особенностями формы и условий выращивания растений. В зависимости от условий выращивания изученные формы пшеницы формировали разное число продуктивных стеблей, число колосков и зерен в колосе, а также массу зерна в колосе и в растении. Установлено, что между признаками 1000 зерен и плотностью стеблестоя существует криволинейная связь, характер которой в значительной мере определяется условиями влагообеспеченности растений.

С увеличением плотности продуктивных стеблестоев урожайность растет, затем темп роста урожайности снижается и при определенном значении продуктивных стеблей, зависящем от массы 1000 зерен, повышение урожайности прекращается.

Совершенно очевидно, что урожайность сортов пшеницы формируется под воздействием комплекса факторов, которые в зависимости от условий и генотипа вносят определенный вклад в формирование урожая. По нашим данным решающим показателем у форм пшеницы в формировании урожай-

ности стала масса 1000 зерен. Формы растений, у которых этот показатель составил от 37.3 до 38.8 – были выделены как наиболее продуктивные. К ним относятся Ф - 1 и Ф - 2. Доказано, что каждый из элементов продуктивности в той или иной степени оказывает свое влияние на конечный результат. Несмотря на общий фон температурного и водного режима, каждая форма растений в данных условиях проявляет свою индивидуальность. Так, например, форма Ф - 4 при низком показателе числа растений на единицу площади сформировал достаточно высокую урожайность за счет таких факторов, как продуктивная кустистость, число зерен с колоса, масса зерен с одного растения и масса 1000 зерен.

Определено, что форма Ф - 1 была единственной из всех изученных форм, которая стабильно проявляла высокую биологическую и хозяйственную урожайность во все годы исследования и превосходит стандарт по этому показателю на 40.6%.

По содержанию белка в зерне отличается формы Ф - 1 . Максимальное количество сырой клейковины характерно для форм Ф - 1 и Ф - 2, наименьшее – у Ф - 4..

Показано, что форму Ф-1 и Ф-2 сочетающей засухоустойчивость с высокой продуктивностью в разных условиях выращивания, что её можно использовать как исходный материал для практической селекции при создании новых адаптивных и высокопродуктивных сортов яровой мягкой пшеницы. Статистически достоверно установлено, что формы пшеницы Ф - 1 и Ф - 4 по реализации зерновой продуктивности в условиях позднего сева (20 ноября) превосходят сорт Съетте Церрос и другие изученные формы.

Выводы

1. Выявлено, что в условиях степной зоны Сурхандарьинской области внутривидовые формы пшеницы различаются по ритму роста. Проявляется близкая к синусоидальной суточная периодичность роста растений с максимумом в дневные (12-14 часов) и минимумом в утренние часы (6-8 часов), причем такой тип кривой скорости роста сохраняется на всех этапах органогенеза.

2. Установлено, что суточная периодичность роста внутривидовых форм пшеницы зависит продолжительности солнечной радиации, температурного фактора и их генотипических особенности форм.

3. Показано, что из всех изученных форм, у форм $\Phi - 1$ и $\Phi - 2$ наиболее широкая норма реакции на температурный фактор, обуславливающая их повышенную пластичность к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды.

4. Сравнительное изучение листовой поверхности высокопродуктивных форм пшеницы в онтогенезе позволило установить, что индекс листовой поверхности зависит от почвенных условий, сроков и плотности посевов. Высокие показатели ИЛП пропорциональны урожайности. Показано, что из всех изученных форм пшеницы $\Phi - 1$ и $\Phi - 2$ обладают наибольшей листовой поверхностью.

5. Установлено, что у внутривидовых форм пшеницы содержание хлорофилла в единице площади листа зависит от фазы развития растений и сроков сева. При поздних сроках сева содержание хлорофилла увеличивается, что способствует формированию высокого урожая.

6. Показана переменность внутривидовых форм пшеницы по динамике оводненности листьев, которая зависит от фазы вегетации, сроков посева и биологических особенностей форм. Высокое содержание свободной и связанной воды, интенсивность транспирации и генетически обусловленный

признак « свертываемость листа» могут быть использованы при отборе засухоустойчивых форм пшеницы.

7. Сравнение структуры урожая разных генотипов пшеницы статистически достоверно показало, что формы Ф – 1 и Ф – 2 по реализации зерновой продуктивности в условиях позднего сева (20 ноября) превосходят сорт Сьетте Церрос 66 и другие изученные формы, что позволяет использовать их в селекции пшеницы.

Практические рекомендации

1. Выделенные формы пшеницы Ф – 1 и Ф – 2, которые отличаются по продуктивности, засухоустойчивости, качеству зерна, можно рекомендовать для использования при создании новых высокопродуктивных сортов мягкой яровой пшеницы. При отборе перспективных генотипов в селекции на продуктивность рекомендуется использовать ряд морфофизиологических признаков, таких как индекс листовой поверхности, суточные приросты сухой биомассы и др.

.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдугалиева А.И. Оценка исходного материала на качество зерна // Материалы 1-й Центрально-Азиатской конференции по пшенице. – Алматы, 2003. - С. 197-201.
2. Алехина А.Д., Болонкин Ю.В., Гавриленко В.Ф. Физиология растений Москва: Академия, 2007. – 640 с.
3. Андрущенко А.В., Федорова М.Д., Исходный материал на продуктивность и качество зерна яровой пшеницы // Селекция семеноводство и технология возделывания зерновых культур в Северо-Западной зоне РСФСР. -Л.: 1996. - С. 60-63.
4. Байтасов А.А., Миргунов А.И., Зеленский Ю.И. Повышение адаптивности яровой пшеницы путем отбора на фоне посевного стресса // Материалы 2-й Центрально-азиатской конференции по зерновым культурам.- Бишкек: 2006. - С. 18-21.
5. Беденко В.П. Фотосинтез и продуктивность пшеницы на Юго-Востоке Казахстана. – Алма-Ата, 1980. - С. 220 - 222.
6. Бедо З. Селекция озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по типам адаптации в условиях многофункционального сельскохозяйственного производства // Вестник региональной сети по внедрению сортов пшеницы и семеноводству. – Алматы, 2003. - № 3(6). - С. 99 – 105.
7. Березина Н.А., Афанасьева Н.Б. Физиология растений. Москва: Академия, 2009. - 400 с.
8. Беспалова Л. Селекция полукарликовых сортов озимой мягкой пшеницы: Автореф. дисс. ... докт. с/х наук. – Краснодар: Краснодарский институт зерноводства, 1998. - 50 с.
9. Богданова Е.Д. Морфогенетическая изменчивость пшеницы, индуцированная никотиновой кислотой. – Алма-Ата: 1984. – 165 с.

10. Богданова Е.Д., Полимбетова Ф.А., Махмудова К.Х., Юсупова А.Г. Использование генетической коллекции (*Triticum aestivum* L.) в адаптивной коллекции // Материалы 2-й Центральноазиатской конференции по зерновым культурам: – Бишкек, 2006. - С. 195-198.
11. Большой практикум по физиологии растений / Под ред. Рубин Б.А.-М., 1978. – 408 с.
12. Бормотова Т.С., Холодова В.П. Участие антиоксидантных защитных систем в формировании засухоустойчивости у аллоцитоплазматических форм // Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия: Тез. докл. - Вологда, 2005. - С. 18-23.
13. Вавилов П.П., Гриценко В.В., Кузнецов В.С. Практикум по растениеводству. - М.: Колос, 1983. - 352 с.
14. Вавилов Н.И. Генетика на службе социалистического земледелия // Избранные сочинения: генетика и селекция. – М.: Колос, 1966. – 32 с.
15. Вавилов Н.И. Избранные сочинения. – М., Колос, 1966. - 177 С.
16. Власенко В.А. Наследование агробиологически ценных признаков при использовании в скрещиваниях современных сортообразцов озимой пшеницы различного географического происхождения // Интенсификация селекционного процесса зерновых культур. – Мироновка, 1998. - С. 58 -64.
17. Возделывание зерновых / Под ред. Постникова А.Н. – М.: Аграрная наука, 1998. - 26. С.
18. Высоцкая Л.Б., Тимергалина Л.Н., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Влияние азотсодержащих солей на содержание цитокининов в изолированных листьях пшеницы. // Физиология растений . 2007. Том 54. - № 2, - С. 217-222.
19. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.«Академия» 2003. – 256 с.
20. Головинская О.Н., Калинина А.В, Степанов С.А. Физиологические аспекты межметамерных взаимосвязей в онтогенезе побега яровой пшеницы //

Журнал проблемы общей биологии и прикладной экологии. – Саратов, 1997. №1. - С. 24 – 28.

21. Гончаров П.Л. Пути интенсификации селекционного процесса // Селекция и семеноводство в Сибири и на Дальнем Востоке. – Новосибирск, 1987. - №2. - С. 4-8.

22. Губарева Н.К., Гайденкова Н.В. Сортовая идентификация и регистрация генофонда мягкой пшеницы // Прикладной ботанике, генетике и селекции: Сбор. науч. Тр. –Москва, 1997. -С. 14 – 24.

23. Гусев Н.А. Состояния воды в растении. М.: Наука, 1974. – 134 с.

24. Гусейнов С.И., Байрамова Д.А. Качество зерна различных по засухоустойчивости сортов мягкой и твердой пшеницы // 1-й Центральноазиатской конференции по пшенице: Тез. докл. - Алматы, 2003. - С. 195-202.

25. Джаббаров И.Ш. Внедрение генофонда *Triticum aestivum* L. Центральной Азии в селекционный процесс // Материалы Респ. конф. Узбекистонда буғдой селекцияси уруғчилиги ва етиштириш технологияси: – Т.: 2004. -С. 56–58.

26. Дмитриева Г.А., Кузнецов В.В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2006. - 742 с.

27. Добротворская Т.В., Мартынова С.П., Пухальский В.А. Тенденции изменения генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы, реализованных на территории России в 1929 – 2003 гг. - М.: Генетика, – 2004. - С. 1509 – 1522.

28. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М., 1985. Агропромиздат, -351 с.

29. Епремян Дж., Суварян Э., Казарян Р., Моргунов А., Бедошвили Д., Семерджян С. Изучение местных и зарубежных сортов озимой мягкой пшеницы в условиях Араратской долины Армении -М.: Агромеридиан, – 2005. № 4, С. 53–57 с.

30. Животков Л.А. Пшеница. – Киев: Урожай, 2000. - С. 18.
31. Жученко А.А. Фундаментальные и прикладные научные приоритеты адаптивной интенсификации растениеводства в XXI веке. – Саратов, 2000. – 275 с.
32. Зитте П., Войлер И.В., Кадеройт Й.В., Брезински А., Кернер К. Ботаника В 4 т. Физиология растений. М.: Академия, - 2008. - Т.2. - 496с.
33. Зыкин В.А., Мешков В.В. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к отрицательным абиотическим факторам в условиях Западной Сибири // Селекция засухоустойчивых, среднеспелых и скороспелых зерновых культур. – Новосибирск, 1986. - С. 3.
34. Иванов В.Б. Практикум по физиология. – М.: Academia, 2001. - 144 с.
35. Игнатъев Л.А., Калиммулина Ф.Р. Характеристика отдельных элементов продукционного процесса яровой пшеницы как показателей индуцированного повышения и жароустойчивости // Физиология и биохимия культурных растений. – Москва, 1989. - № 2. - С. 172 – 177.
36. Кахметова А.М. // Генотипическая структура сорта озимой пшеницы Прогресс // Агромеридиан. – 2005. - №2. - С. 59 – 65.
37. Кененбаев С.Б., Нурпеисов И.А. Творческое сотрудничество НПЦ земледелия и растениеводства с научно-исследовательскими институтами России // Агромеридиан. - Москва, 2005. - № 5. - С. 5-20.
38. Климов С.В., Попов В.Н., Трунова Т.И. Холодостойкость различных органов томата и огурца в связи с фотосинтезом // Физиология растений. – Москва, 2000. - № 4. – С. 501-506.
39. Климов С.В. Пути адаптации растений к низким температурам // Успехи современной биологии. -Москва, 2001. Т. 121. - № 1.- С. 3-22.
40. Климов С.В. Холодовое закаливание растений- результат повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 1.- С. 57-62.

41. Климов С.В., Дубинина И.М., Бураханова Е.А. и др. Связь CO₂-газообмена с накоплением сахаров и активностью инвертаз при холодовом закаливании озимой пшеницы // Журнал докл. РАН. Москва, 2004. № 1.- С. 135-138
42. Климов С.В., Астахова Н.В., Алиева Г.П. и др. Влияние чужеродной цитоплазмы эгилопса на биологические и физиологические особенности аллоцитоплазматических форм (АЦПГ) озимой пшеницы // Изв. РАН. Сер. биол. Москва, 2005.-№ 3. - С. 287-293.
43. Климов С.В., Бураханова Е.А., Дубинина И.М., Алиева Г.П., Сальникова Е.Б., Трунова Т.И. Мониторинг морфофизиологического состояния озимой пшеницы в весенний период в связи с проблемой глобального изменения климата. // Известия РАН. Серия биологическая. 2006. - № 4. - С. 448-456.
44. Климов С.В., Бураханова И.М., Дубинина И.М., Алиева Г.П., Сальникова Е.Б., Суворова Т.А., Семенов О.Г. Особенности донорно-акцепторных отношений у аллоцитоплазматического форм озимой пшеницы в связи с устойчивостью к низкотемпературному стрессу.// Известия РАН. Серия биологическая, 2007. - № 4. - С. 413-419.
45. Козьмина Н.П. Зерно. – Москва, Колос, 1969. – 368 с.
46. Коробейников Н.И., Пешкова Н.В. Морфобиологические особенности новых сортов яровой мягкой пшеницы Алтайского селекцентра // Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве и растениеводстве. – Барнаул, 2003. № 1. -С. 32.
47. Кудрявцев А.М., Менаковский Е.В. Глиадин пшеницы: генетика и возможность использования блоков компонентов глиадина в качестве генетических маркеров в хозяйственно-ценных признаков пшеницы и в филогенетических исследованиях // Журнал Генетика, - Москва, 1993. Т.29. -№ 1. – С. 13-27.

48. Культурная флора СССР. Пшеница: Сб. науч. Тр. ЛГУ – Л.: 1979. - 347 с.
49. Лакин Г.Ф. Биометрия. – Учеб. пособие для биол. спец. ВУЗов -4-е изд, перераб. и доп. - М.: Высшая школа, 1990. - 352 с.
50. Лисич Б.Б., Бабакина А.П. Исходный материал для селекции интенсивных сортов мягкой яровой пшеницы в Зауралье: Сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. - Москва, 1997. – С. 88-90.
51. Лукьяненко П.П. Выведение новых сортов озимой пшеницы интенсивного типа // Журнал вестник сельскохозяйственной науки. – Москва, 1970. - № 4. - С. 51 - 61.
52. Любимова В.Ф. Проблемы отдаленной формизации растений.// Общая биология. - Москва, 1998. - № 6. - С. 792 – 800.
53. Максимов И.В., Черепанова Е.А., Сурина О.Б., Сахабутдинова А.Р. Влияние салициловой кислоты на активность пероксидазы в совместных культурах каллусов пшеницы с возбудителем твердой головни *Tilletia caries* // Физиология растений. - Москва, 2004. - Т. 51.- № 4. - С. 534-540.
54. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Г.В. Фотосинтез. Физиолого – экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. - 448с.
55. Малокостова Е.И., Осыкина А.Н., Цеван Е.А., Богарников Л.А. Эффективность использования сортового потенциала в селекции яровой твердой пшеницы // Новое в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур. Каменная степь, 1998. - №4. - С. 14 – 118.
56. Мамонов Л.К. О предварительной физиологической модели сорта яровой пшеницы для Северного Казахстана // Повышение продуктивности и устойчивости зерновых культур. Сб. науч. трудов. – Алма-Ата, 1989. С. 26 – 33.
57. Мамонов Л.К., Ким Г.Г. Фотосинтетическая деятельность растений и посев яровой пшеницы в лимитирующих продукционные процессы условиях

Северного Казахстана // Повышение устойчивости и продуктивности зерновых культур. Сб. науч. трудов. – Алма-Ата, 1991. – С. 61 – 74.

58. Мамынина С.С., Дашкевич С.М., Демидова Э.Г., Быхалова Н.А. К вопросу оценки качества зерна яровой мягкой пшеницы на севере Казахстана // Материалы 2-й Центрально-Азиатской конференции по зерновым культурам. Бишкек, 2006. - С. 160- 164.

59. Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Анализ генетического разнообразия сортов яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf), районированных на территории России в 1929 – 2004 гг. // Генетика. – Москва, 2005. - № 10. - С. 1358 – 1408.

60. Метаковский Е.В., Коваль С.Ф., Новосельская А.Ю. Изучение адаптационной и селекционной ценностей аллелей глиадинкодирующих локусов хромосомы 1Д яровой пшеницы с помощью анализа формы популяции и количественного набора сортов // Генетика. – Москва, 1986. - Т. 22. - № 5. - С. 843 – 850.

61. Молодченкова О.О. Влияние салициловой кислоты и *Fuzarium graminearum* на активность каталазы, содержание H_2O_2 и эндогенной салициловой кислоты в проростках пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. - Киев, 2005. -Т. 37. - № 1. - С. 37-42.

62. Назарматов А.Р., Нурбеков А.И. Изменчивость, наследуемость и эффективность отбора по некоторым количественным признакам мягкой пшеницы // Материалы 2-й Центральноазиатской конференции по зерновым культурам. – Бишкек, 2006. - С. 34 – 38.

63. Неттевич Э. Проблемные вопросы селекции зерновых культур в Нечерноземье // Доклады научно-практической конференции «Ученые Нечерноземья – развитию сельского хозяйства зоны». – М.-Немчиновка: Агентство массовой информации, 1991. - С. 126 – 130.

64. Неттевич Э. Итоги селекции основных зерновых культур к началу 3-го тысячелетия (Аналитический обзор Госреестра селекционных достижений за 2000-й год). – М.: РИЦ МГИУ, 2002. – С. 45 - 48.
65. Ничипорович А.А., Строганова Л.Е., Чмора С.Н. Физиологические деятельности растений в посевах. – М., 1961. – С. 34-42.
66. Новосельская-Драгович А.Ю., Крупнов В.А., Сайфулин Р.А., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия саратовских сортов мягкой пшеницы *Triticum aestivum* (по глиадинкодирующим локусам) за 80-летний период научной селекции // Генетика. – Москва, 2003. – Т. 39. – № 10. – С. 1338 – 1346.
67. Носатовский А.И. Пшеница. – Москва: биология. 1965. – С. 586.
68. Нурпеисов И.А. Достижения НППЦР в области селекции сельскохозяйственных культур // Материалы 2-й Центральноазиатской конференции по зерновым культурам. – Бишкек: 2006. – С. 37-46.
69. Оканенко А.А., Мусиенко Н.Н., Таран Н.Ю. Липидный состав листьев пшеницы как показатель ее жаростойкости // Прикладная биохимия и микробиология. – Москва. 1990. – Т. 26. – № 5. – С. 680 – 687.
70. Оманов А.А. Ўзбекистонда дон етиштиришнинг ҳолати ва истиқболлари // Ўзбекистонда бугдой селекцияси уруғчилиги ва етиштириш технологияси: - Тошкент, 2004. – Б. 1 – 17.
71. Оценки экологических и социально-экономических последствий изменения климата.- Спб.: Гидрометеиздат, 1992. 250 с.
72. Перуанский Ю.В., Абугалиева А.И., Савин В.Н. Методы биохимической оценки коллекционного и селекционного материала / Под ред. Перуанского Ю.В. – Алма-ата, 1996. – С. 123.
73. Подлипенцева Н.А. Реализация потенциальной продуктивности у формовых озимой пшеницы // Морфогенетические показатели продуктивности

растений и использование их в селекционно-семеноводческой работе. М., 1999. - С. 13-17.

74. Полимбетова Ф.А. Оптимизация устойчивости и продуктивности пшеницы // Повышение устойчивости и продуктивности зерновых культур. – Алма-ата: Гылым, 1991. - С. 6.

75. Попереля Ф.А. Полиморфизм глиаина и его связь с продуктивностью и адаптивными свойствами сортов мягкой пшеницы // Селекция, семеноводство и интенсивная технология возделывания озимой пшеницы. – М., 1989. С. 138 – 150.

76. Пухальский В.А., Упельник В.П., Мартынова С.П., Генетический мониторинг сортов мягкой и твердой пшеницы // Материалы 2-ой конференции МОГиС им. Н.И. Вавилова «Актуальные проблемы генетики» М., 2003.- С. 206-207.

77. Пухальский В.А. Проблемы генетической теории селекции // Вестник ВОГиС. –Москва, – 2005. – Т. 9. - № 3. – С. 306-316.

78. Романенко А., Беспалова Л., Кудряшов И., Аблова И. Новая сортовая политика и сортовая агротехника озимой пшеницы. – Краснодар, 2005. – 224 с..

79. Романенко А.А., Беспалова Л.А., Кудряшов И.Н. Мозаика сортов в адаптивном сельскохозяйственном производстве// Журнал Агромеридиан. – 2005. - № 5. - С. 12-19.

80. Садвакасова С.С., Мырзабаева Г.А. Образцы коллекции симмит как источники и доноры хозяйственноценных признаков озимой пшеницы для условий Юго-Востока Казахстана // Материалы 2-й Центральноазиатской конференции по зерновым культурам. – Казахстан, 2006. - С. 32.

81. Сариев Б.С. Селекционно-генетические аспекты использования гордеиновых биотипов ячменя в создании новых сортов // Генетические основы селекции зерновых культур. – Алматы, 1998. - С. 29–39.

82. Семенов О.Г. Аллоцитоплазматическая пшеница// Биологические основы селекции.- М. Изд-во УДН, 2000. – С. 208 .
83. Симоненко В.К., Хангильдин В.В., Власенко В.А. Влияние генома сорта на адаптивные особенности аллоцитоплазматических линий озимой пшеницы // Цитологии и генетика. – Москва, 2000. - Т. - 34. - № 3. - С. 21-27.
84. Скулачев В.П. Возможная роль активных форм кислорода в защите от вирусных инфекций // Биохимия. – Москва, 1998. - Т. 63. - № 12. - С. 1691-1694.
85. Смирнов Г.Ф., Пак Дон Чер, Вайпан Т.Н. Исследования транспирации пшеницы в условиях высоких температур воздушной среды // Физиология и биохимия культурных растений. – Киев, 1987. – Т. 19. - № 3. – С. 266 – 270.
86. Собко Е.А., Созинов А.А. Анализ генотипической структуры возделываемых на Украине сортов пшеницы с использованием генетических маркеров // Цитология и генетика. – М.: 1999. – Т. 33. - № 35. – С. 30–40.
87. Степанов С.А., Мостовая Л.А. Оценка продуктивности сорта по первичному органогенезу побега пшеницы // Продукционный процесс, его моделирование и полевой контроль. НИИ с.-х. Юго-Востока, НПО «Элита Поволжья». – Саратов, 1990. - С. 151–155.
88. Сухоруков А.Ф. Изменчивость элементов продуктивности сортовой озимой пшеницы в условиях засухи // Селекция и семеноводство. – 1990. - № 3. – С. 10–12.
89. Теплова И.Р., Фархутдинов Р.Г., Митриченко А.Н., Иванов И.И., Веселов С.Ю., Вальке Р.Л., Кудоярова Г.Р. Реакция у трансформированных *ipt*-геном растений табака на повышенную температуру // Физиология растений. –Москва, 2000. -Т. 47. - С. 416-419.
90. Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Содержание гормонов, водный обмен и рост листьев растяжением у растений

пшеницы при повышении освещенности. // Физиология растений.- 2007. – Москва, Т 54. -№ 5. – С. 715-721.

91. Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Паничкин Л.А. Практикум по физиологии растений.-М.: Агропромиздат, 1990. - 270 с.

92. Трошина Н.Б., Максимов И.В., Яруллина Л.Г., Валиев А.Ш., И.В.Максимов. Индукция салициловой кислотой устойчивости пшеницы к *Septoria nodorum* Berk. // Известия РАН. –Москва, Серия Биологическая, 2007. - № 5. – С. 545-550.

93. Турпаев К.Т., Активные формы кислорода и регуляция экспрессии генов // Биохимия. –Москва, 2002. Т. 67. № 3. – С. 339-352.

94. Тупицын Н.В. Результаты и методы создания сортов озимой пшеницы и ячменя в Научно-производственном центре «Селекция» // Агромеридиан. – Москва, 2005. - №3. – С. 19-21.

95. Тупицын Н.В. Законы эволюции в приложении к селекции // Аграрная наука. –Москва, 2004. - № 4. - С. 8 – 10.

96. Удачин Р.А., Головченко А.П. Методика оценки экологической пластичности сортов пшеницы // Селекция и семеноводство.– 1990.- № 5. - С. 2 б.

97. Удачин Р.А., Косов В.Ю. Биологические особенности озимой мягкой пшеницы в связи с селекцией на скороспелость и продуктивность // Рекомбинационная селекция растений в Сибири. – Новосибирск, 1998. - С. 44-54.

98. Уразалиев Р.А. Биологические принципы адаптивной селекции растений // Биологические основы селекции зерновых культур. – Алматы, 1996. - С. 5 – 18.

99. Хайруллин Р.М., Яруллина Л.Г., Трошина Н.Б., Ахметова И.Э. Активация хитоолигосахаридами окисления ортофенилендиамина в присутствии щавелевой кислоты // Биохимия. –Москва, 2001. Т. 66. -№ 6. - С. 354-358.

100. Фархутдинов Р.Г., Веселова С.В., Веселов Д.С., Митриченко А.Н., Дедов А.В., Кудоярова Г.Р. Регуляция скорости роста листьев пшеницы при быстром повышении температуры // Физиология растений. – Москва, 2003.- Т.50. - С. 275-279.
101. Цильке Р.А., Качур О.Т., Садыкова С.А. Изменчивость генетических параметров при диаллельном анализе количественных признаков мягкой пшеницы. Сообщение VI. Масса зерна колоса // Генетика. – Москва, 1979. - Т. XVI. - № 7.– С. 1243.
102. Цильке Р.А., Герасименко И.И. Генетический контроль ритма роста растений мягкой яровой пшеницы в условиях засухи // Генетика.- Москва, Т. XXIII, - № 2. – 1987. - С. 325.
103. Шевелуха В.С., Шевелуха Т.А. Ауксанографический метод контроля за ростом полевых культур // Сельскохозяйственная биология. – Москва, 1968. – Т. III. - № 3. - С. 16.
104. Шевелуха В.С., Ковалев В.М. Суточная периодичность роста и ход формирования урожая озимой пшеницы в Нечерноземной зоне // Физиология и биохимия растений. – Москва, 1980. - № 10. - С. 56.
105. Шитова И.П. Изменчивость корреляций морфологических и хозяйственных признаков у мягкой пшеницы // Проблемы микроэволюции. – Москва, 1998. - №3. - С. 79.
106. Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. Высшая школа: 2009. - 296 с.
107. Яковлев Г.П., Челомбытько В.А., Дорофеев В.И. Ботаника. –Москва: Наука, 2008. – 688 с.
108. Яруллина Л.Г., Трошина Н.Б., Максимов И.В., Хайруллин Р.М. Участие оксалатоксидазы в неспецифичной защитной активации окисления ортофенилдиамина проростками пшеницы при стрессе // Агробиология.- 2003.- № 12. - С. 54-59.

109. Яруллина Л.Г., Муртазина И. С., Максимов И.В. Защитная роль оксалаксоксидазы при поражении пшеницы возбудителем корневой гнили *Viralis sorokiniana* // Микология и фитопатология. 2005. -Т. 39.- № 4. - С. 92-96.
110. Ackmann A., Dufft J. Heimischer nahrungsweisen für die Dunsstproduktion // Getreidewirtschaft. – 1996. – 20. - № 3. -P. 68 – 70.
111. Araus J.L., Amaro T., Voltas J., Nakkoul H. and Nachit M.M. Chlorophyll fluorescence as a selection criteria for grain yield in durum wheat under Mediterranean conditions// Field crops. Res. 55. - 1998. P. 209 – 223.
112. Astot C., Dolezal K., Nordstrom A., Wang Q., Kunkel T., Moritz T., Chua N., Sandberg G. An Alternative Cytokinin Biosynthesis Pathway // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. -2000. -V. 97.- P. 14 778-14 783.
113. Avonce N., Leyman B., Thevelein J., Iturriaga G. Trehalose metabolism and glucose sensing in plants // Biochem. Soc. Trans. 2005. -V. 33.- Pt. 1. - P. 276-279.
114. Belanger D., Rochette P., Bootsma A. et. al. Will agricultural perennial plants survive climate change? // Pap. Meet. Palace Roy. Hotel “Plant and microbe adaptations to cold”, May 25-29. Quebec City, 2003. -P. 35.
115. Benkova E., Witters T., van Dongen W., Kolar J., Motyka V., Brzobohaty B., van Onckelen H.A., Machackova I. Cytokinins in Tobacco and Wheat Chloroplasts. Occurrence and Changes due to Light/Dark Treatment// Plant Physiol. 1999.- V. 121. P. 245-251.
116. Boyadjieva D. Genetic improvement possibilities of wheat productivity by introduction of English cultivars in the breeding programme // Cereal Res. Communic Sreged. – 2000. – 1. – P. 33 – 38.
117. Brenner W.G., Romanov G.A., Kollmer I. Burkle L., Schmulling T. Immediate-Early and Delayed Cytokinin Response Genes of *Arabidopsis Thaliana* Identified by Genome-Wide Expression Profiling Reveal Novel Cytokinin-

Sensitive Processes and Suggest Cytokinin Action through Transcriptional Cascades // *Plant J.*- 2005.- V. 44. - P. 314-333.

118. Carimi F., Terzi M., de Michele R., Zottini N., le Schiavo F. High Levels of the Cytokinin BAP Induce PCD by Acceleration Senescence // *Plant Sci.*- 2004.- V. 166.- P. 963-969.

119. Chatabi Z.S., Day W., Willington V.B., Biscol P.V. Grain growth dynamics in winter wheat crops // “*Ann. Bot.*” (USA). – 1998. – 61. - № 4. – P. 459 – 472.

120. Chernyad' ev I.I. Ontogenetic Changes in the Photosynthetic Apparatus and Effects of Cytokinins // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000.- V.36.- P. 527-539.

121. Crawford R.M. The consequences of climatic warming for northern crop production // *New biological approaches to understand and improve winter survival of plants*// Sem. № 259. Nord. Ass. Sci. NJF. Arhus (Denmark), 1996. Eco-1.

122. Downes P.B., Steinbaker C.R., Crowell D.N. Expression and Processing of a Hormonally Regulated B-Expansin from Soybean // *Plant Physiol.* 2001.- V.126. P.244-252

123. Hanninen H., Lundell R., Sardine T. Boreal trees under climatic warming: Is there an increased risk of frost damage? // *Pap. Meet. Palase Roy. Hotel “Plant and microbe adaptations to cold”*”, May 25-29.- Quebec City, 2003. P. 47.

124. Hare P.D., van Staden J. Cytokinin Oxidase: Biochemical Features and Physiological Significance // *Physiol. Plant.*- 1994.- V. 91.- P. 128-136.

125. Houghton J.T., Ding J., Griggs D.J. et. al. Climate change 2001: The scientific basis // *Contribution of working group 1 in the third assessment report of intergovernmental panel on climate change.* Cambridge: Univ. Press, 2001. 456 p.

126. Ho S., Chao Y., Tong W., Yu S. Sugar coordinately and differentially regulates growth-and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms // *Plant Physiol.* -2001. V. 125.- № 2. - P. 877-890.

127. Hou N., Wu Y.W., Liu C.G. et al. Studies of salt tolerance of alloplasmic wheat // *Yi Chuan Xue Bao*. 2000.- V. 27.- № 4. P. 325-330.
128. Huckelhoven R., Kogel H. Reactive oxygen intermediates in plant-microbe interactions: who is who in powdery mildew resistance? // *Planta*. 2003. V. 216.- P. 819-902.
129. Hwang I., Sakakibara H. Cytokinin Biosynthesis and Perception // *Physiol. Plant*. 2006/- V. -P. 528-53
130. Ehdai B. C., Waines J.G. Adaptation of landrace and improved spring wheat genotypes to stress environments // *Genet and Breed*. 1999. 43. - № 3. -P. 151-155.
131. Endais B., Waines J.G., Holl A.E. Differential responses of Landrace and improved spring wheat genotypes to stress environments // *Grop-Sci*. - 1999. - 28. - № 5. - P. 838 - 842.
132. Escobar-Gutierrez A.J., Daudet F., Guadillere J. et al. Modelling of allocation and balance of carbon in walnut (*Juglans regia* L.) seedlings during heterotrophyautotrophy transition // *J. Theor. Biol*. 1998.- V. 194.- № 1.- P. 29-47/
133. Frensch J. Primary Responses of Root and Leaf Elongation to Water Deficit in the Atmosphere and Soil Solution // *J/ Exp. Bot*. 1977- V.48P. 985-999/
134. Fricke W. Biophysical Limitation of Cell Elongation in Cereal Leaves // *Ann. Bot*. 2002. V. 90. P. 157-167.
135. Gechev T., Gadiev I., Van Breusegem F. et al. Hydrogen peroxide protects tobacco from oxidative stress by inducing a set of antioxidant enzymes // *Cell. Moll. Life Sci*. 2002.- V. 59.- P. 708-714.
136. Geigenberger P., Kolbe A., Tiessen A. Redox regulation of carbon storage and partitioning in response to light and sugars // *J. Exp. Bot*. 2005. V. 56. № 416. -P. 1469-1479.

137. Gupta A.K., Kaur N. Sugar signaling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants // *J.Biosci.* 2005. -V. 30.- №5 -P. 761-776.
138. Juuti Tapio. Targest in the breeding of spring wheat // *J. Agr. Finl.* – 1998. – 60. - № 4. – P. 281 – 291.
139. Lee J.W., Lee D.S., Bhoo S.H. et al. Transgenic Arabidopsis plants expressing *Escherichia coli* pyrophosphatase display both altered carbon partitioning in their source leaves and reduced photosynthetic activity // *Plant Cell Rep.*- 2005. - V. 24.- № 6.- P. 374-382.
140. Liu X.H., Huang B.R. Cytokinin Effects on Creeping Bent Grass Response and Antioxidant Metabolism // *Crop Sci.*- V.42.- P. 466-472.
141. Lundell R., Saarinen T., Hanninen H. Climatic warning in the North-effects of winter warm periods on field layer plants in the boreal zone // *Pap. Meet. Palace Roy. Hotel “Plant and microbe adaptations to cold”*, May 25-29. Quebec City, 2003. -P. 53.
142. Klimov S.V., Astakhova N.V., Trunova T.I. Changes in photosynthesis, dark respiration rates and photosynthetic carbon partitioning in winter rye and wheat seedlings during cold hardening// *J. Plant Physiol.* 1999.- V. 155.- № 6. -P. 734-739.
143. Korostyleva T.V., Koslovskaya G.V., Pukhol'skiy V.A. // *Annual wheat newsletter.* - Juny, 2005. – V. 51. – P. 151 – 152.
144. Kudoyarova G.R., Farhutdinov R.G., Mitrichenko A.N/, Teplova I/R/ Fast Changes in Growth Rate and Cytokinin Content of the Shoot Following Rapid Cooling of Roots of Wheat Seedlings // *Plant Growth Regul.* -1998.-V.26.-P.105-108.
145. Kusnetsov V.V., Oelmueller R., Sarwat M.J., Porfirova S.A., Cherepneva G.N., Hermann R.G., Kulaeva O.N. Cytokinins, Abscisic Acid and Light Affect

- Accumulation of Chloroplast Proteins in *Lupinus luteus* Cotyledons without Notable Effect on Steady-State mRNA Levels // *Planta*.- 1994.- V. 194.- P. 318-327.
146. Kusnetsov V., Landsberger M., Meurer J., Oelmuller R. The Assembly of CAAT-Box Binding Complex at a Photosynthesis Gene Promoter Is Regulated by Light, Cytokinin, and the Stage of the Plastids // *J. Biol. Chem.* 1999.- V. 274.- P. 36 009-36 014.
147. Mansfield T.A., McAinsh M.R. Hormones as Regulators of Water Balance // *Plant Hormones* / Ed. Davies P.J. Dordrecht: Kluwer,- 1995. P. 598-616.
148. Macchia M., Benvenuti A., Balardi M. Temperature requirements of Italian *Triticum durum* cultivars in the germination stage // "Seed Sci. and Technol.". – 1998. – 14. - № 1. – P. 41 – 48.
149. Mazel A., Levine A. Induction of cell death in *Arabidopsis* by superoxide in combination with salicylic acid or with protein synthesis inhibitors // *Free Rad. Biol. Med.* 2001.- V. 30.- P. 98-106.
150. Miyawaki K., Matsumoto-Kitano M., Kakimoto T. Expression of Cytokinin Biosynthetic Isopentenyltransferase Genes in *Arabidopsis*: Tissue Specificity and Regulation by Auxin, Cytokinin, and Nitrate // *Plant J.* 2004. V. 37. -P. 128-138.
151. Moffatt J.M., Sears R.G., Paulsen S.M. Wheat high temperature tolerance during reproductive growth. I. Evolution by chlorophyll fluorescence // *Crop. Sci.* – 1999. – 30. - № 4. – P. 881 – 885.
152. Morgounov A.J., Rogers W.J., Metakowski E.V. The High – Molecular – Weight Glutenin Subunit Composition of Soviet wheat varieties // *Euphytica.* – 1990. – Vol. 51. – № 1. – P. 41 – 50.
153. Palmer C.L., Skinner W. *Mycosphaella graminicola*: latent infection, crop devastation and genomics // *Mol. Plant Pathol.* 2002.- V. 3.- -P. 63-70.
154. Petr J. Studium fotosyntetické produktivity hospod Významných odrůd hrachu // *Záv. Zpráva VSZ.* – Praha, 1992. C. 1 – 12.

155. Pickett A.A. Factors effecting seed production of F₁ Qybrid wheat // J. "Nat. Inst. Agr. Bot." – 2000. – 17. - № 3. – P. 303 – 312.
156. Pinthus M.J. Vield, grain weight and height relationships in two random samples of early semidwarf genotypes of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Breed. – 1999. – № 1. – P. 34 – 40.
157. Pons T.S., Wilco J., Kuiper D. Acclimation of Plants to Light Gradients in Leaf Canopies: Evidence for a Possible Role for Cytokinins Transported in the Transpiration Stream // J. Exp. Bot.- 2001.- V. 52.- P. 1563-1574.
158. Provan J., Wolters P., Caldwell K.H., Powell W. High-resolution organellar genome analysis of *Triticum* and *Aegilops* sheds new light on cytoplasm evolution in wheat // Theor. Appl. Genet.- 2004.- V. 108.-№ 6.- P. 1182-1190.
159. Rashotte A.M., Chae H.C., Mazwell B.B., Kiber J.J. The Interaction of Cytokinin with Other Signals // Physiol. Plant.- 2005. V. 123.- P. 184-194.
160. Remy R., Ambard-Drettiville F. Two dimentional analisis of chloroplast proteins from normal and sytoplasmic male sterile *Brassica napus* // Theor. Appl. Genet. – 2000. – 64. – 3. – P. 249 – 253.
161. Richards R.A., Lukacs Z. Seedling vigour in wheat – sources of variation for genetic and agronomic improvement // Aust. J. Agric. Res. – 2001. –№ 1 P. 52.
162. Rixhon L. Qualite at teneur en proteines des bles. Influence des conditions ecologiques et agronomiques // "Note techn. Cent. rech. agron. etat gembloux". – 1999. - № 7/42. – P. 35 – 47.
163. Rodriguer-Ouijano M., Varguer J.F., Carillo J.M. Variation of hingh molecular weight glutenin subunits in Spanish landraces of *Triticum aestivum* ssp. vulgare and ssp. spelta UJ. Genet and Breed. – 2001. – 44. - № 2. – P. 121 – 125.
164. Roitsch T. Source-sink regulation by sugar and stress // Curr. Opin. Plant Biol.- 1999. - V. 2. -№ 3.- P. 198-206.
165. Rolland F., Sheen J. Sugar sensing and signaling networks in plants // Biochem. Soc. Trans. 2005. - V. 33.- Pt. 1.- P. 269-271.

166. Quail P.H., Boylan M.T., Parks B.M., Short T.W., Xu Y., Wagner D. Phytochromes: Photosensory Perception and Signal Transduction // *Science*.- 1995. V. 268.- P. 675-680.
167. Salah H.B., Tardieu F. Quantitative Analysis of the Combined Effects of Temperature, Evaporative Demand and Light on Leaf Elongation Rate in Well-Watered Field and Laboratory-Grown Maize Plants // *J. Exp. Bot.*- 1996- V. 47.- P. 1689-1698.
168. Sasakibara H., Suzuki M., Takei K., Deji A., Taniguchi M., Sugiyama T.A. Response-Regulator Homologue Possibly Involved in Nitrogen Signal Transduction Mediated by Cytokinin in Maize // *Plant J.*- 1998.- V. 15 -P. 337-344.
169. Sasek A., Kubanek J., Cerny J. Gliadin and glutenin polymorphism of some cultivars – populations of common wheat (*T. aestivum* L.) // “*Sc. agr. bohemosl*” . – 1997. – 19. - № 2. – P. 93 – 100.
170. Satija D.R., Gupta V.P. Efficacy of unilocation and multi location environments in estimating stability parameters in wheat // *J. Genet. And plant Breed.* – 1998. – 45. – № 2. – P. 354 – 357.
171. Schafer E., Bowle C. Phytochrome-Mediated Photoperception and Signal Transduction in Higher Plants // *EMBO Rep.* 2002. V. 52. -P. 1563-1574.
172. Schaffner A.R. Aquaporin Function, Structure and Expression: Are There More Surprises to Surface in Plant Water Relations? // *Planta.* 1998. - V. 204.- P. 131-139.
173. Singh G., Bhullar G.S. Genetic control of grain yield and its related traits in bread wheat // “*Theor. And Appl. Genet*”. – 2001. –V 72. – № 4. – P. 536 – 540.
174. Slafer A., Andrade F.H., Satorre E.H. Genetic – improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain-yield // *Field crops Res.* – 1998. – 23. - № 3-4. – P. 255 – 263.
175. Steudle E., Peterson C.A. How Does Water Get through Roots // *J. Exp. Bot.* 1998. V. 123. -P. 184-194.

176. Tahara M., Carver B., Johnson R., Smith E. Relationship between relative water content during reproductive development and winter wheat grain yield // *Euphytica*. – 1990. – V.49. - № 3. – P. 256 – 262.
177. Takei K., Sakakibara H., Taniguchi M., Sugiyama T.A. Nitrogen-Dependent Accumulation of Cytokinin in Root and the Translocation to Leaf: Implication of Cytokinin Species That Induced // *Plant Cell Physiol.*- 2001.- V. 42. -P. 85-93.
178. Tanaka M., Takei K., Kojima M., Sakakibara H., Mori H. Auxin Controls Local Cytokinin Biosynthesis in the Nodal Stem in Apical Dominance // *Plant J.* 2006.- V. 45.- P. 1028-1036.
179. Tardieu F., Reymond M., Hamard P., Granier C., Muller B. Spatial Distributions of Expansion Rate, Cell Division Rate and Cell Size in Maize Leaves: A Synthesis of the Effects of Soil Water Status, Evaporative Demand and Temperature // *J. Exp. Bot.*- 2000. - V. 51.- P. 1505-1514.
180. Thordal-Christensen H., Zhang Z., Wei Y., Collinge D.B. Subcellular localization of H₂O₂ accumulation in papillae and hypersensitive response during the barley-powdery mildew interaction // *Plant J.* -1997.- V. 11.- P. 1187-1194.
181. Veo A.K., Veo M.E., Flowers T.J. Selektion of Lines with High Sodium Transport Within Varieties of an Inbreeding Species Rice (O Sativa rice L.) // *Phytologist*. – 1998. – Vol. 110. - № 1. – P. 13 – 19.
182. Viskova A., Spundova M., Kotabova E., Novotny R., Dolezal K., Naus J. Protective Cytokinin Action Switches to Damaging during Senescence of Detached Wheat Leaves in Continuous Light // *Physiol. Plant.*- 2006-. V. 126.- P. 257-267.
183. Verenesi F. Applicazione dellincrocio multiplonel miglioramento genetico del frumento duro (*Triticum durum* Desf) // “Ann. Fac. agr. univ. studi Perugia”. – 1998. – 39. – P. 95 – 107.

184. Vysotskaya L.B., Kudoyarova G.R., Veselov S.Yu., Jones H.G. Unusual Stomatal Behaviour on Partial Root Excision in Wheat Seedlings // *Plant Cell Environ.*- 2004.- V. 27.- P. 69-77.
185. Vysotskaya L.B., Timergalina L.N., Simonyan M.V., Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R. Growth Rate, IAA and Cytokinin Content of Wheat Seedlings after Root Pruning // *Plant Growth Regul.*- 2001-. V. 33.- P. 51-57.
186. Wada G. The effect of nitrogenous nutrition on the yield-defermining process of rice plant // *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci (Jap.) ser. A.* – 1998. – P. 27 – 167.
187. Williams R.F. *The shoot apex and leaf growth: a study in qualitative biology.* L.; N. V.: Camb. Univ. Press. 1997. – P. 256.
188. Woodward F. I., Lomas M.R. Vegetation dynamics – simulating response to climatic change // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*- 2004. V. 79. № 3. -P. 643-670.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Метеорологические условия 2000-2001 гг.
(данные метеостанции г. «Термез»)

Месяц	Декады	Температура воздуха, °С			Температура воздуха на глубине 10 см почвы, °С	Относительная влажность		Осадки, мм	Скорость ветра, м/с
		средняя	максимальная	Минимальная		средняя	минимальная		
Октябрь	I	21.9	35.0	11.0	25.0	53	16.0	-	-
	II	19.5	32.0	9.0	23.0	56.0	12.0	-	-
	III	16.9	30.0	7.0	20.0	59.0	19.0	-	15
Ноябрь	I	14.6	28.9	6.5	18.0	68.0	18.0	3.4	-
	II	11.7	27.6	-0.5	15.2	71.0	20.0	0.5	14
	III	8.4	21.8	-2.5	11.9	66.0	29.0	1.2	-
Декабрь	I	-1.4	14.7	-18.5	4.9	72.0	4.9	4.5	15
	II	2.4	15.0	-3.3	5.3	80.0	71.0	35.2	18
	III	3.6	14.5	-3.7	5.0	78.0	41.0	9.5	21
Январь	I	7.2	18.0	-1.5	7.0	72.0	37.0	2.0	-
	II	6.2	18.5	1.2	7.1	79.0	29.0	3.0	16
	III	4.9	13.6	-1.7	6.7	86.0	50.0	6.6	15
Февраль	I	8.3	21.1	-0.6	8.4	63.0	16.0	1.9	20
	II	6.5	21.4	-3.0	8.0	69.0	17.0	10.6	19
	III	8.1	17.0	2.0	9.0	85.0	50.0	17.3	18
Март	I	6.6	20.6	-3.0	8.0	63.0	23.0	7.7	16
	II	12.8	25.5	4.4	13.8	64.0	15.0	8.5	23
	III	14.2	28.9	3.5	15.0	72.0	25.0	24.6	26
Апрель	I	16.9	33.5	3.9	27.6	61.0	20.0	1.2	15
	II	14.3	32.9	3.4	18.6	68.0	33.0	15.4	21
	III	20.9	35.4	7.0	21.9	57.0	18.0	1.9	14
Май	I	17.3	34.5	5.6	21.6	48.0	13.0	0.6	21
	II	23.1	35.9	11.2	26.9	44.5	13.0	-	10
	III	24.3	36.6	12.0	28.1	46.0	14.0	5.8	18
Июнь	I	27.1	44.0	14.6	31.3	42.0	12.0	1.5	21
	II	27.2	40.1	16.3	31.7	35.0	9.0	-	18
	III	29.0	41.4	17.6	33.2	33.0	11.0	-	20
Июль	I	31.2	44.6	18.7	34.4	33.0	10.0	-	21
	II	31.8	45.5	19.5	35.5	35.0	11.0	-	27
	III	30.4	46.0	18.8	35.2	31.0	11.0	-	16
Август	I	28.6	43.3	15.5	33.3	31.0	10.0	-	13
	II	29.7	41.2	17.4	34.2	35.0	10.0	-	11
	III	27.8	37.9	16.4	32.6	36.0	13.0	-	-
Сентябрь	I	27.3	39.6	16.0	31.7	40.0	14.0	-	-
	II	24.5	38.2	12.2	29.3	39.0	13.0	-	-
	III	18.7	32.3	6.9	24.7	40.0	9.0	-	-

Метеорологические условия 2002-2003 гг.**(данные метеостанции г. «Термез»)**

Месяц	Де-ка-д	Температура воздуха, °С			Температура воздуха на глубине 10 см почвы, °С	Относительная влажность		Осадки, мм	Скорость ветра, м/с
		сред-няя	макси-мальная	мини-мальная		сред-няя	мини-мальная		
Октябрь	I	17.7	32.7	5.1	22.9	43.0	12.0	-	14
	II	14.4	29.4	4.6	20.1	53.7	17.0	-	9
	III	15.0	29.8	3.4	18.0	53.0	9.0	-	13
Ноябрь	I	14.0	26.3	2.7	17.2	62.0	16.0	1.6	7
	II	14.2	23.4	5.1	16.5	72.0	17.0	18.8	10
	III	11.7	24.1	0.4	13.1	77.0	29.0	7.9	19
Декабрь	I	2.9	13.5	-1.6	4.8	86.0	37.0	19.0	10
	II	8.6	21.0	-3.0	9.7	84.0	43.0	13.3	17
	III	5.8	18.6	-3.0	7.7	78.0	40.0	2.8	20
Январь	I	6.1	13.6	-1.6	6.5	84.0	55.0	2.6	15
	II	4.4	13.5	-3.3	5.8	71.0	31.0	8.5	13
	III	5.1	16.4	-3.5	6.1	76.0	31.0	9.3	15
Февраль	I	4.8	13.5	-2.0	6.3	77.6	52.0	4.4	18
	II	0.9	13.0	-4.7	4.0	78.0	29.0	20.2	15
	III	4.6	21.5	-4.7	6.3	76.0	29.0	-	14
Март	I	15.0	25.8	5.4	15.2	59.9	20.0	17.5	15
	II	16.2	28.9	7.6	17.2	22.0	6.2	2.6	16
	III	13.3	28.2	0.3	16.3	61.6	17.0	5.5	21
Апрель	I	13.0	31.2	2.4	16.8	57.0	15.0	-	22
	II	20.1	34.8	5.4	21.6	43.8	8.0	-	10
	III	24.1	35.5	12.8	27.7	47.0	16.0	21.4	12
Май	I	22.8	34.8	11.8	26.1	60.0	19.0	0.6	24
	II	21.8	32.6	9.3	26.2	45.5	8.0	30.	18
	III	23.0	36.0	9.1	27.0	49.3	8.0	7.5	14
Июнь	I	27.9	38.6	18.4	31.5	44.0	11.0	-	18
	II	29.3	41.1	15.5	32.2	44.1	11.0	-	14
	III	31.6	45.7	19.0	34.8	31.1	6.0	-	16
Июль	I	32.3	44.9	19.4	35.6	31.7	10.0	-	12
	II	30.5	41.5	17.2	34.9	29.0	11.0	-	14
	III	30.5	40.1	19.5	35.1	33.0	14.0	-	12
Август	I	29.9	41.1	19.2	35.1	37.6	15.0	-	12
	II	28.9	38.6	16.4	34.1	36.8	11.0	-	11
	III	25.4	39.3	10.8	31.2	36.5	15.0	-	16
Сентябрь	I	26.7	39.8	16.4	31.4	38.0	13.0	-	10
	II	24.6	36.6	12.4	29.6	40.6	12.0	-	10
	III	21.8	33.7	9.0	27.0	44.0	14.0	-	8

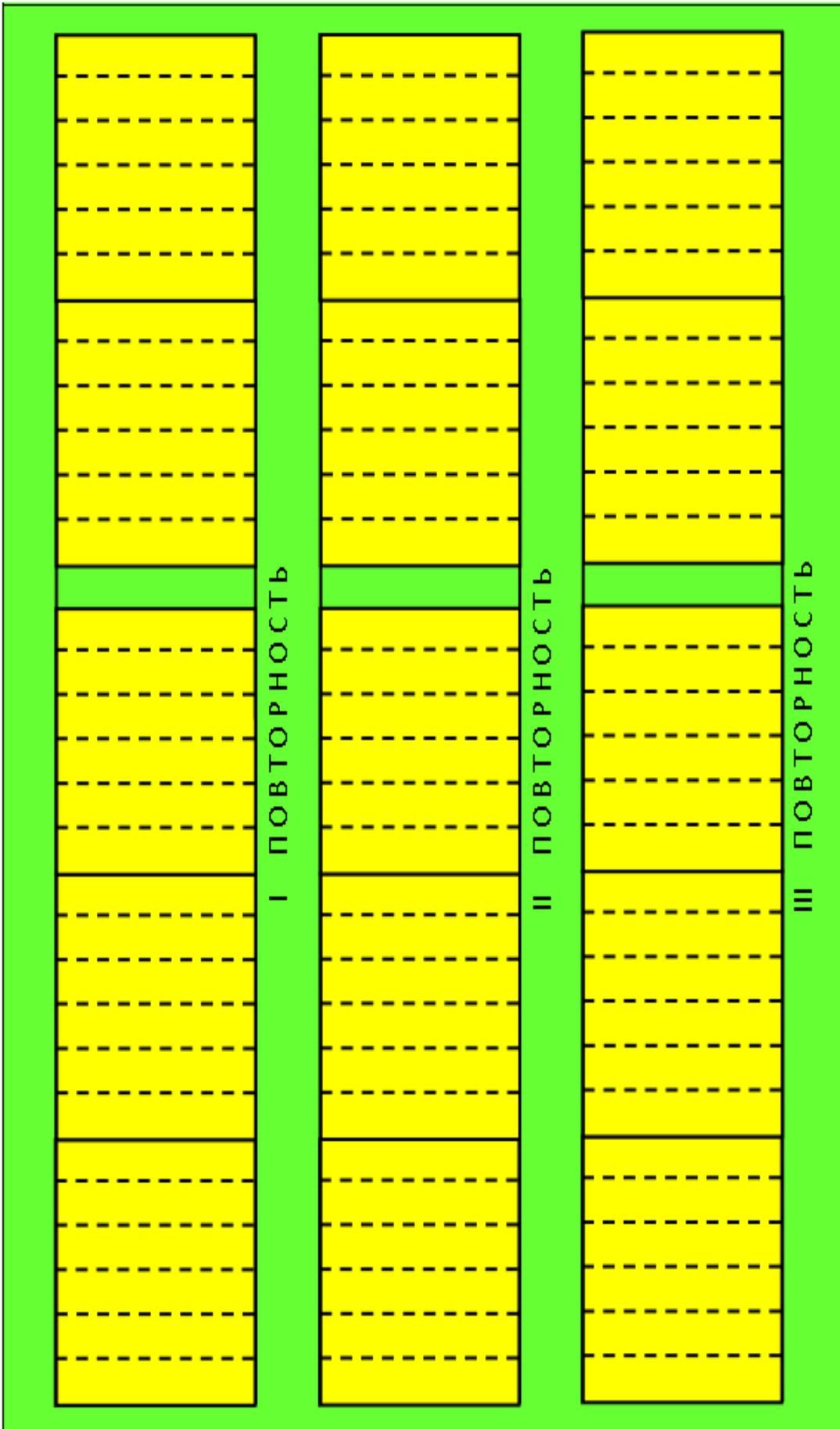


Рис. 1. Схема проведения опыта



Рис 2. Развитие формных растений пшеницы. 130 дней после посева (кущение)



Рис 3. Общий вид экспериментального участка



Рис 4. Общий вид участка (начало полной спелости растений).

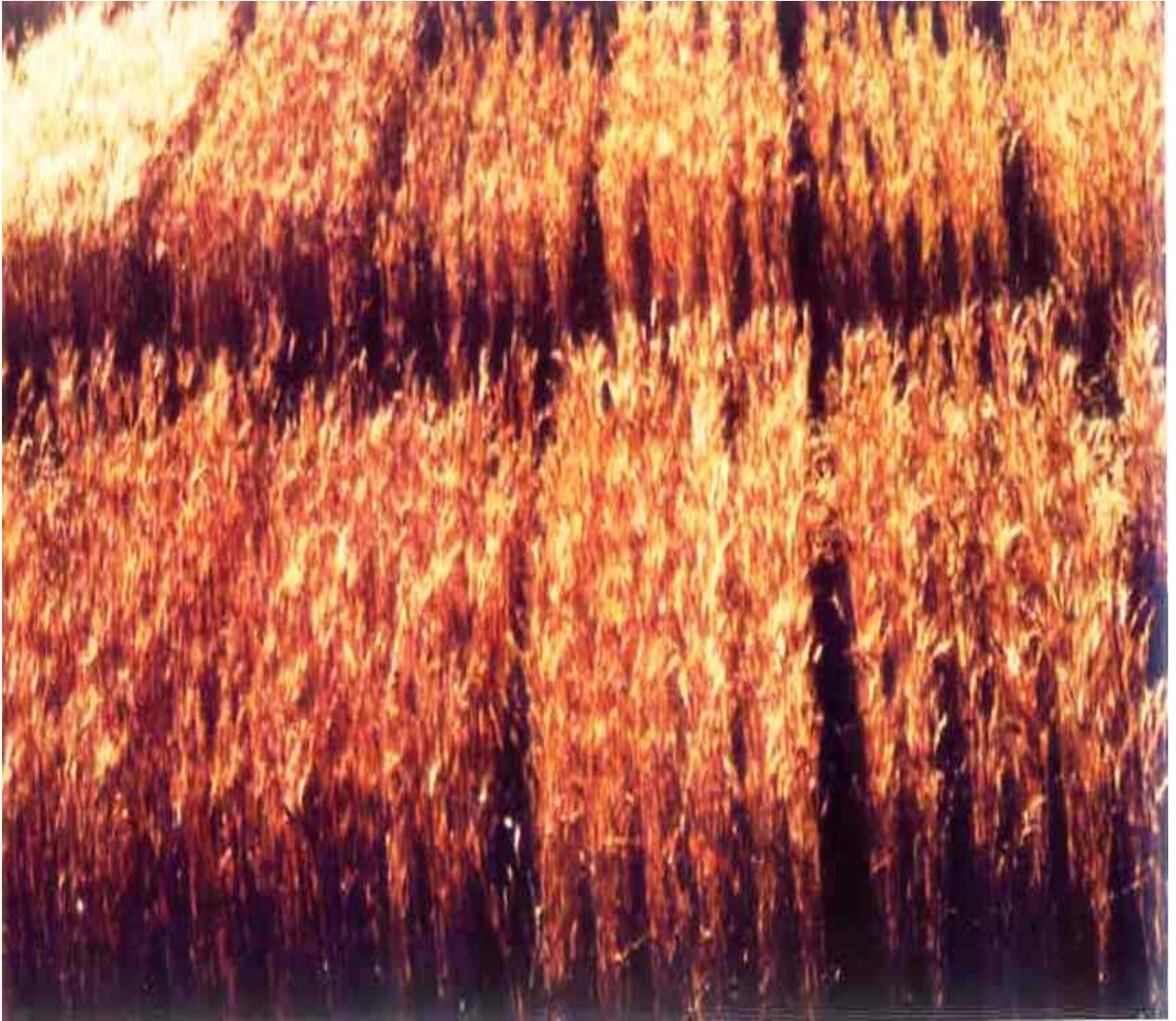


Рис 5. Общий вид участка (стадия полной спелости растений).

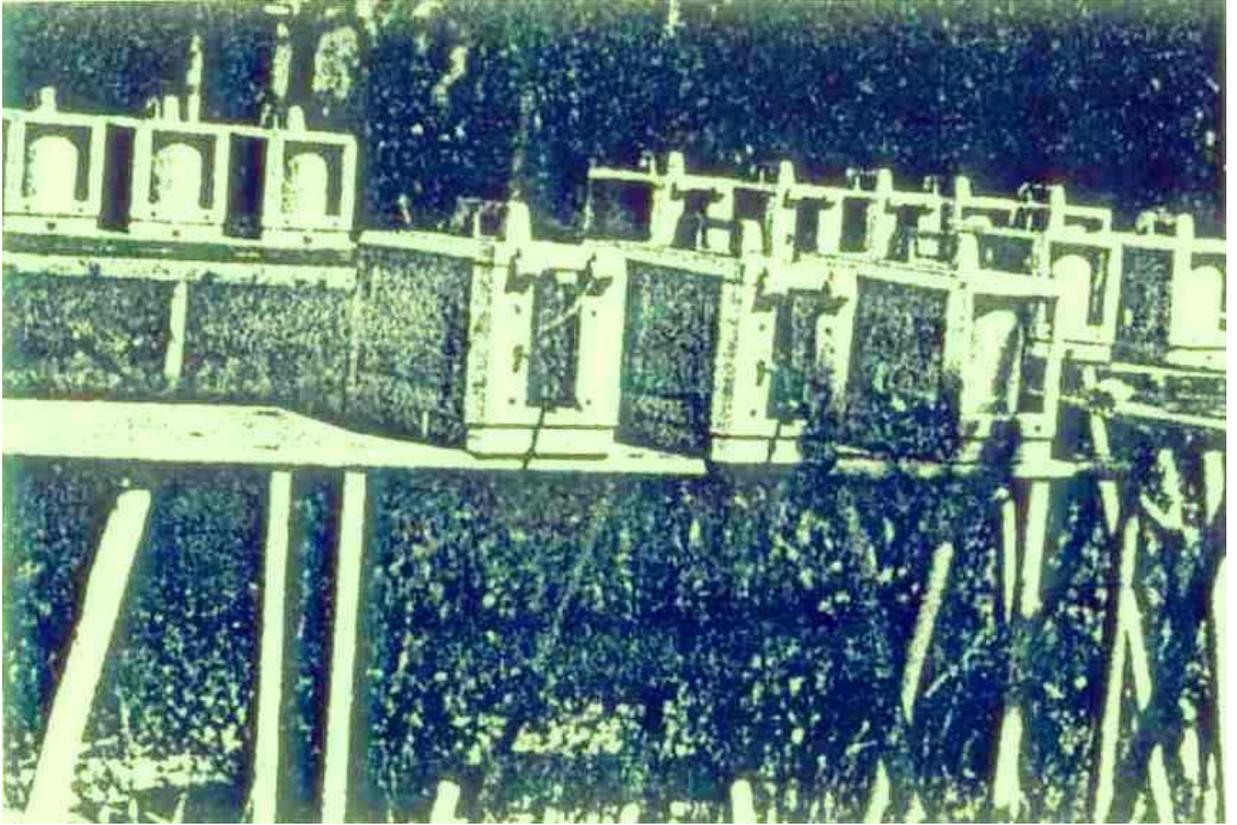


Рис 6. Расположение ауксанографов на экспериментальном участке.