

УДК 631.527.8:633.111.1

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ СИСТЕМИ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНИХ ВІДНОСИН У ГЕНОТИПІВ ПШЕНИЦІ РІЗНОГО ПОХОДЖЕННЯ

© 2013 р. Р. В. Криворученко

*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)*

Проведено системне дослідження комплексу морфологічних ознак донорно-акцепторних відносин в колекції генотипів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) різного походження. Встановлено, що переважна більшість вивчених ознак варіює в широких межах. Значна мінливість ознак свідчить про можливість їх селекційного покращення та створення форм із оптимізованою організацією донорно-акцепторної системи. За результатами кластерного аналізу виділено різні морфологічні типи сучасних сортів пшениці, що відрізняються за організацією процесів синтезу, накопичення та перерозподілу пластичних речовин. В системі донорно-акцепторних відносин виділено два головних фактори, які в цілому відображають її структурно-функціональний стан. В межах одного об'єднуються ознаки, які пов'язані з структурними елементами донора і акцептора, а другого – ознаки функціонального стану системи донорно-акцепторних відносин. Одержані результати з системного аналізу особливостей організації системи донорно-акцепторних відносин запропоновано використовувати при плануванні схрещувань з метою оптимізації даної системи селекційно-генетичними методами.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., донорно-акцепторні відносини, морфологічні ознаки, колекція сортів, вихідний матеріал, кластерний та факторний аналіз

Серед шляхів підвищення продуктивності посівів сільськогосподарських рослин селекція завжди була найбільш ефективним. Загальновізвано, що в підвищенні урожайності основних культур, в тому числі і пшениці, протягом ХХ сторіччя внесок селекції становив понад 50 %. Однак, як зазначають деякі дослідники, селекційний прогрес потенціалу продуктивності пшениці в останні десятиріччя значно знизився і становить близько 0,5 % на рік (Reynolds et al., 2005), в той час як в 70-80 роки минулого сторіччя він, за різними оцінками, сягав 1-2,3 % (Новиков, 2012). Це зумовлює необхідність пошуку нових методичних підходів до створення нових високопродуктивних генотипів пшениці з високим рівнем стійкості до факторів середовища.

Фотосинтез забезпечує формування до 90 % маси сухої речовини і визначає продуктивність. Інтенсивність фотосинтезу, як і кінцевий результат продукційного процесу – урожай, є добутком взаємодії багатьох чинників, що визначаються агроекологічними умовами вирощування та генетичними властивостями сорту. Вивчення фізіології і біохімії фотосинтезу як складових продукційного процесу у рослин пшениці у зв'язку з ознаками зернової урожайності є важливою ланкою формування сучасних уявлень про ідеатип культури і визначення критеріїв для добору цінних генотипів (Кірізій та ін., 2011).

Однак зв'язок фотосинтезу з продуктивністю не завжди однозначний, що зумовлено інтегральністю та багатофакторністю продукційного процесу (Моргун та ін., 2008). Аналізуючи еволюцію уявлень про зв'язок фотосинтезу з продуктивністю рослин, В.І. Чиков (Чиков, 2008) зазначає, що вирішення проблеми такого зв'язку необхідно шукати в межах кон-

Адреса для кореспонденції: Криворученко Роман Володимирович, Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, п/в «Комуніст-1», Харків, 62483, Україна;
e-mail: rvk_72@mail.ru

цепції донорно-акцепторних відносин (source-sink relation).

Незважаючи на широке вивчення зв'язків між донорно-акцепторною системою та продуктивністю рослин, на сучасному етапі залишається відкритим питання про те, яка частина цієї системи лімітує продуктивність, або інакше “що головніше, донор чи акцептор?”. На думку одних авторів власне донор є фактором, який обмежує реальну і потенційну продуктивність пшениці (Sinclair, Jamieson, 2008). З позиції інших дослідників, навпаки, здатність акцептора накопичувати продукти фотосинтезу є чинником, що визначає продуктивність (Reynolds et al., 2005; Fisher, 2007; 2008). Більше того, вважається, що атрагуюча здатність акцепторів виступає фактором, який зумовлює функціональну активність донора (Шадчина, 2010; Крупа, Кірізій, 2011; Кірізій та ін., 2011).

Результати ретроспективного аналізу, виконаного різними авторами на широких наборах сортів пшениці різних періодів селекції в різних умовах, свідчать, що в основному підвищення урожайності було досягнуто за рахунок збільшення “коефіцієнта господарського урожаю” ($K_{\text{госп}}$) або “harvest index” (HI) та кількості зерен з одиниці площі (Кумаков, 1985; Shearman et al., 2005; Giunta et al., 2008; Wang, 2008; Fletcher, Jamieson, 2009; Новиков, 2012). Тобто, підвищення продуктивності відбулося за рахунок перерозподілу пластичних речовин в бік їх більшого накопичення в господарсько-цінних органах. Основу такого перерозподілу становило створення короткостеблових сортів з використанням генів карликовості сорту Norin 10 (Swaminatan, 2006). З іншого боку, зазначається, що з середини 80-х років ХХ сторіччя поступ у збільшенні $K_{\text{госп}}$ нових сортів пшениці практично відсутній (Fisher, 2007). Вважається, що у сучасних сортів пшениці майже досягнута теоретично можлива межа $K_{\text{госп}} - 0,60$ (Mann, 1999; Shearman, 2005).

Подальше зменшення висоти рослини матиме негативні наслідки: зниження $K_{\text{госп}}$ внаслідок скорочення площі листової поверхні, а відповідно і забезпечення рослини асимілятатами, що зумовлює падіння як загальної біологічної, так і зернової продуктивності (Применение..., 2007). Встановлено, що розміри листової поверхні рослин пшениці перебувають в тісній кореляційній залежності з висотою рослини та кількістю зерен в колосі (Орлюк та ін., 2010). Оптимальна висота для нових сортів пшениці визначається в межах 0,7-1,0 м (Fisher, 2007).

Згідно з літературними даними (Кершанская, 2001; Прядкина, Шадчина, 2009), сучасні високоврожайні сорти характеризуються товстішою листовою пластинкою, вищим вмістом хлорофілу в перерахунку на одиницю площі листка, більшими площею листової поверхні та тривалістю життя зелених листків. Усі ці показники забезпечують вищу потенційну потужність фотосинтетичного апарату посіву та тривалішу його роботу.

Найважливішими морфофізіологічними ознаками, покращення яких селекційним шляхом буде зумовлювати подальший поступ в підвищенні урожайності пшениці, вважають наступні: посилення фотосинтетичної активності, через збільшення маси рослин (Reynolds et al.; 2005; Sharma-Natu, Ghildiyal, 2005), підвищення ефективності використання сонячної радіації (Fisher, 2007), посилення активності фотосинтезу на рівні листка (Mann, 1999; Richards, 2000), збільшення площі двох верхніх листків (Гладких, Васютин, 2007), зміни лінійних розмірів прапорцевого листка в бік його вкорочення та збільшення ширини (Орлюк та ін., 2010), збільшення кількості зерен в колосі та маси зерна (Марченко, 2012; Кочмарський, 2013).

Припускають, що скоординоване збільшення потужності донора, тобто фотосинтетичного апарату рослини, оптимізація розподілу асимілятів між донором і акцепторами, а також збільшення попиту на асиміляти з боку головного акцептора (колоса) забезпечать подальше зростання врожайності пшениці (Стасик, Кірізій, 2011).

Виходячи з проаналізованих вище уявлень про продукційний процес у пшениці, можна зазначити, що саме створення сортів зі збалансованою структурно-функціональною організацією системи донорно-акцепторних відносин є найбільш перспективним шляхом вирішення проблеми подальшого селекційного прогресу збільшення урожайності пшениці.

Дотепер в практичній селекції основним принципом підбору батьківських пар для схрещування вважається еколого-географічний. В його основі лежить ідея про те, що чим більш віддаленими є батьківські форми, тим більш генетично відмінними вони є, і це забезпечує широкий формотворчий процес у гібридів. Однак, як справедливо зазначається в деяких дослідженнях, в результаті широкого обміну та використання селекційного матеріалу з різних регіонів світу географічна віддаленість селек-

КРИВОРУЧЕНКО

Таблиця 1. Сорти пшениці м'якої озимої в колекційному розсаднику (2008 – 2011 рр.)

Походження	Сорт
Україна	Альбатрос од. (1), Василина (2), Одеська 267 (3), Колумбія (4), Донецька 16 (5), Веста (11), Носівчанка 2 (14), Боровінка 1 (15), Подолянка (16), Ода (17), Кірія (20), Октава (21), Пошана (25), Херсонська 99 (26), Ремеслівна (30), Миронівська 35 (31), Венера (37), Любава од. (43), Селянка (44), Одеська 161 (45), Вікторія од. (46), Фантазія од. (47), Рута (48), Лузанівка од. (49), Панна (50), Харківська 105 (51), Харківська 96 (52), Астет (53), Спалах (54), Еритроспермум 70 (55), Еритроспермум 8 (56), Еритроспермум 142 (57), Еритроспермум 11 (58), Лютесценс 97 (59), Еритроспермум 72 (60), Лютесценс 72 (61), Еритроспермум 76 (62), Лютесценс 76 (63), Національна (74), Смуглянка (75)
Росія	Вольница (6), Престиж (7), Росинка Тарасовская (10), Тарасовская остистая (12), Горянка (13), Яра (18), Станичная (19), Крошка (22), Воронежская 95 (23), Прикумская 110 (24), Вадимовка (28), Хлебодарка (29)
Польща	Symfonia (34), Liryka (39), Izolda (69)
Німеччина	Ebi (35), Tarso (36), Zentos (41)
Білорусь	Банга (72), Плеяда (73)
Молдова	Молдова 7 (27), Молдова 3 (32)
Чехія	SG - S1915 (9), Saskia (33)
Франція	Bredo (64), Sapiro (65)
Угорщина	GK-Delibad (66), Mv.Magvas (67)
Австрія	Spartacus (71)
Словаччина	Solara (40)
Румунія	Cadet (38)
Канада	Patriot (68)
Туреччина	Cit 930099 (70)
США	N95L158 (42)

Примітка. Номери в дужках відповідають номерам сортів на рис. 2.

ційних центрів втратила своє початкове значення (Ингуен Тхань Тхуан и др., 2010).

Підбір батьківських пар для переважної більшості селекціонерів залишається складним завданням, вони отримують стільки гібридів, скільки їм дозволяють ресурси (Baenziger et al., 2006). Відсутність чітких критеріїв підбору батьків призводить до того, що кількість комбінацій щорічно сягає 1000 і більше, а розробка останніх допоможе їх скоротити в 200 разів, залишивши 5-6 комбінацій (Драгавцев, 2009).

Необхідно зазначити, що серед існуючих принципів підбору батьківських форм, які б враховували фізіологічні особливості з позицій донорно-акцепторних відносин, нам відомий лише морфологічний підхід, запропонований Ю.Б. Коноваловим (Коновалов и др., 1990). Згідно з ним для підбору батьків пропонується використовувати не самі ознаки сортів, а фізіологічні процеси, які їх формують. Автори пропонують використовувати такий показник як коефіцієнт реалізації колоса (КРК), який відображає процеси перерозподілу пластичних речовин в період від цвітіння до повної стиглості зерна. Однак, на нашу думку, в межах такого

підходу залишається поза увагою багато інших аспектів структурно-функціональної організації донорно-акцепторної системи рослин.

Тому метою нашої роботи було системне вивчення колекції генотипів пшениці м'якої озимої різного походження за комплексом морфологічних ознак системи донорно-акцепторних відносин та розробка на цій основі методичних підходів для підбору батьківських пар з метою її оптимізації при комбінаційній селекції.

МЕТОДИКА

Об'єктом досліджень була колекція сортів і селекційних ліній пшениці м'якої озимої різного еколого-географічного походження (табл. 1). Всього вивчалось 75 сортів, як стандарти використовували два сорти: Альбатрос одеський та Василина.

Польові дослідження проводилися в умовах дослідного поля ХНАУ ім. В.В. Докучаєва в 2008, 2009 та 2011 рр. (відсутність даних за 2010 р. зумовлена загибеллю посівів пшениці в результаті комплексу несприятливих факторів 2009-2010 рр.). Облікова площа ділянок колек-

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ

ційного розсадника становила 2 м², повторність триразова. Ділянки в розсаднику розміщували методом стандартів. Посів проводили сівалкою ССФК-7. Норма висіву складала 4,0 млн. схожих насінин на га, ширина міжрядь 15 см. Попередник – чорний пар.

Визначення морфофізіологічних показників продуктивності проводили згідно з методичними вказівками (Методические... 1982). Для вивчення особливостей донорно-акцепторних взаємовідносин визначалися такі розрахункові показники: чиста зернова продуктивність фотосинтезу (ЧЗПФ) – відношення маси зерна з колоса до суми площ прапорцевого та наступного листка, (мг/см²); коефіцієнт господарського урожаю ($K_{госп}$) – відношення маси зерна з колоса до загальної маси пагона в фазі повної стиглості; коефіцієнт реалізації колоса (КРК) – відношення сухої маси колоса в фазі стиглості до сухої маси колоса в фазі колосіння; відношення сухої маси колоса до сухої маси листків (с.м.к./с.м.л.) – відношення абсолютно сухої маси колоса до маси листків в фазі колосіння; частка сухої маси колоса в сухій масі пагона (с.м.к./с.м.п.) – відношення абсолютно сухої маси колоса до загальної маси пагона в фазі колосіння; частка сухої маси стебла в сухій масі пагона (с.м.с./с.м.п.) – відношення абсолютно сухої маси стебла до сухої маси пагона; частка сухої маси листків в сухій масі пагона (с.м.л./с.м.п.) – відношення абсолютно сухої маси листків до сухої маси пагона; поверхнева щільність прапорцевого листка (ПЩЛ) як відношення сухої маси на площу листка (мг/см²). Відбір проб для визначення накопичення сухої маси проводили в фазі колосіння в дворазовому повторенні.

Аналіз елементів структури урожаю (висота рослини, довжина верхнього міжвузля, довжина колоса, кількість колосків і зерен колоса, маса зерна з колоса) проводили відповідно до “Методики державного сортопробування...” (2001). Відбір снопових зразків здійснювали в фазі повної стиглості у дворазовому повторенні.

Математико-статистичну обробку експериментальних даних проводили з використанням пакетів прикладних статистичних програм. Порівняльну оцінку сортів проводили з використанням варіаційного аналізу, визначали середнє значення ознаки, розмах варіювання ознаки в сукупності, максимальне і мінімальне значення ознаки, середнє квадратичне відхилення ознаки. Для встановлення структурно-функціональних особливостей організації сис-

теми донорно-акцепторних відносин використовували багатомірні методи статистичного аналізу – кластерний (метод К-середніх) та факторний (метод головних факторів). Для аналізу використовували середні за роками і повтореннями значення.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Вивчення колекційних сортів за комплексом морфофізіологічних ознак продуктивності дозволило виявити існування значної диференціації між генотипами різного походження (табл. 2).

Істотна диференціація спостерігалась за висотою рослин, яка у вивчених сортів і селекційних ліній суттєво варіювала: від 67,1 см у сорту Cadet до 115,2 см у сорту Національна, розмах варіювання становив 48,1 см. Отже, досліджені сорти були представлені як низькорослими, так і середньо- та високорослими морфобіологічними типами. Відомо, що висота рослини значною мірою визначає її морфофізіологічний тип (Орлюк та ін., 2010), тому колекція генотипів пшениці м'якої озимої в нашому дослідженні була представлена досить широким їх різноманіттям і адекватно відображає існуючі морфофізіологічні типи сучасного генофонду культури.

Довжина колоса, кількість зерен в колосі та їх маса є важливими елементами продуктивності і по суті визначають ємність головного акцептора – колоса. Колекційні сорти пшениці м'якої озимої характеризувалися широкою мінливістю цих ознак. Так, довжина колоса змінювалась в межах від 5,85 (Кірія) до 11,4 см (Плеяда), кількість зерен в колосі – від 23,95 (Станичная) до 56,00 шт (Плеяда). За масою зерна з колоса виділялися такі сортозразки як Смуглянка – 2,19 г та Мv.Magvas – 2,08 г, низькі її значення були у сорту Ebi – 0,98 г, лінії Еритроспермум 70 – 1,01 г.

Як зазначалося вище, кінцевий результат накопичення та перерозподілу пластичних речовин зазвичай характеризують коефіцієнтом господарського урожаю ($K_{госп}$). У наших дослідженнях варіювання цього показника у генотипів пшениці було значним: від 0,33 (Еритроспермум 142) до 0,53 (Liryka).

На думку деяких дослідників, більш адекватно оцінити характер перерозподілу пластичних речовин можна з використанням коефіцієнта реалізації колоса (КРК), оскільки цей показник враховує стартові особливості колоса в фазі колосіння, а не лише результат перероз-

КРИВОРУЧЕНКО

Таблиця 2. Розмах варіювання морфологічних ознак у колекційних сортів пшениці м'якої озимої (середнє за роки досліджень)

Ознаки	Середнє	min	max	інтервал	Середнє квадратичне відхилення
Висота рослин, см	86,44	67,1	115,2	48,1	11,47
Довжина верхнього міжвузля, см	32,08	19,8	40,55	20,75	4,75
Кількість зерен, шт.	36,54	23,95	56,00	32,05	6,03
Озерненість колоска, шт/кол.	1,63	1,39	1,90	0,52	0,12
Маса зерна з колоса, г	1,42	0,98	2,19	1,21	0,24
$K_{\text{госп}}$	0,46	0,33	0,53	0,20	0,04
КРК	3,95	1,40	7,92	6,52	1,10
Площа прапорцевого листка, см^2	18,08	10,14	27,92	17,79	3,60
Площа 2-го листка, см^2	15,57	8,05	26,8	18,75	3,52
Кількість листків, шт.	5,35	4,65	6,5	1,85	0,29
Частка с.м.к/с.м.п.	21,69	15,47	29,57	14,1	3,21
Частка с.м.с/с.м.п.	61,80	49,43	69,49	20,06	4,65
Частка с.м.л/с.м.п.	16,54	8,53	24,18	15,65	3,71
с.м.к/с.м.л.	1,44	0,81	3,43	2,62	0,5
ПЩЛ, $\text{мг}/\text{см}^2$	22,75	11,14	42,81	31,67	6,04
ЧЗПФ, $\text{мг}/\text{см}^2$	44,11	24,48	84,61	60,13	9,46
Тривалість функціонування прапорцевого листка	30,25	21,0	33,0	12,0	2,1

поділу (Кумаков, 1985). Серед вивчених нами колекційних сортів найбільший коефіцієнт реалізації колоса має сорт Пошана, що дорівнює 7,92, найменший – лінія Еритроспермум 11 – 1,40. Інтервал мінливості цього показника був у широких межах (6,52), що свідчить про значне різноманіття досліджених сортів за особливостями функціонування системи “донор-акцептор”.

В процесах формування і наливу зерна в основному відіграють роль два верхні листки (Орлюк та ін., 2010; Марченко, 2012). Тому було доцільним вивчити площу прапорцевого та наступного листка у сортів пшениці як основних структур донора, що забезпечують зернову продуктивність. Найбільша площа прапорцевого листка за ці роки спостерігалася у сортів Банга – 27,92 см^2 та Національна – 27,73 см^2 , а найменша у сортів Престиж – 10,14 см^2 і Станічна – 10,83 см^2 .

Вивчення площі другого зверху листка дозволило більш детально провести оцінку колекційних сортів за особливостями структурної організації фотосинтетичного апарату рослин різних генотипів пшениці м'якої озимої. Нами було встановлено, що у переважній більшості сортів і селекційних ліній цей листок має менші розміри. Розмах мінливості становив від 8,05 (Престиж) до 26,8 см^2 (Банга).

Вважається, що більша товщина листкової пластинки є одним з можливих варіантів покращення функціонування фотосинтетичного апарату рослин пшениці і може забезпечити підвищення продуктивності (Киризий, 2004). Товщину листкової пластинки в основному визначають за її поверхневою щільністю.

Колекція пшениці м'якої озимої характеризувалася значним розмаїттям за ПЩЛ. Так, серед вивчених сортів найвищим показником характеризувався сорт Крошка (42,81 $\text{мг}/\text{см}^2$), а

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ

найнижчим – сортозразки Bredo (11,14) і Харківська 105 (11,88 мг/см²).

Співвідношення сухої маси в фазі колошіння між різними органами пагона характеризують стартові умови розвитку продуктивності колоса та можуть відображати напруженість донорно-акцепторних відносин на початку формування зернової продуктивності (Кумаков, 1985). Найбільшою мірою напруженість в системі “донор-акцептор” відбиває відношення сухої маси колоса до сухої маси листків. Це співвідношення змінювалось в дуже широких межах від 0,81 (Банга) до 3,43 (Харківська 105). Не менш важливими є такі співвідношення, як суха маса колоса до сухої маси пагона, що змінювалось в межах від 15,47 (Лузанівка од.) до 29,57 (Еритроспермум 11); суха маса стебла на суху масу пагона – від 49,43 у Gk-Delibad до 69,49 у Еритроспермум 142; суха маса листка на суху масу пагона – від 8,53 (Харківська 105) до 24,18 (Панна). З наведених результатів видно, що серед вивченого набору генотипів пшениці існує значна різниця за характером напруженості донорно-акцепторних відносин.

Охарактеризувати зернову продуктивність фотосинтезу можна за показником чистої зернової продуктивності фотосинтезу. Максимальне значення за ЧЗПФ мав сорт Престиж –

84,61 мг/см², а мінімальне сорт Венера – 24,48 мг/см². Інтервал мінливості становив 60,13 мг/см².

Тривалість функціонування прапорцевого листка належить до одного з найбільш важливих показників функціонування донора. Як уже зазначалося, саме подовження функціонування листків верхніх ярусів розглядається як один з можливих шляхів підвищення продуктивності рослин пшениці. За цією ознакою розмах варіювання був досить значним і становив 12,0 днів. Це свідчить про існування істотної диференціації між сучасними сортами та, з іншого боку, про можливість селекційного покращення даної ознаки.

З метою виділення груп сортів з різним типом організації системи донорно-акцепторних відносин у сортів пшениці м'якої озимої різного походження нами було проведено кластерний аналіз методом К-середніх за комплексом ознак продуктивності (висота рослини, маса колоса в фазі повної стиглості, маса зерна з колоса) та морфологічних ознак (К_{госп}, КРК, площа прапорцевого листка, частка с.м.к./с.м.п., співвідношення с.м.к./с.м.л., ПЩЛ, ЧЗПФ, тривалість функціонування прапорцевого листка). Для аналізу використовували індекси вивчених ознак (відношення середнього зна-

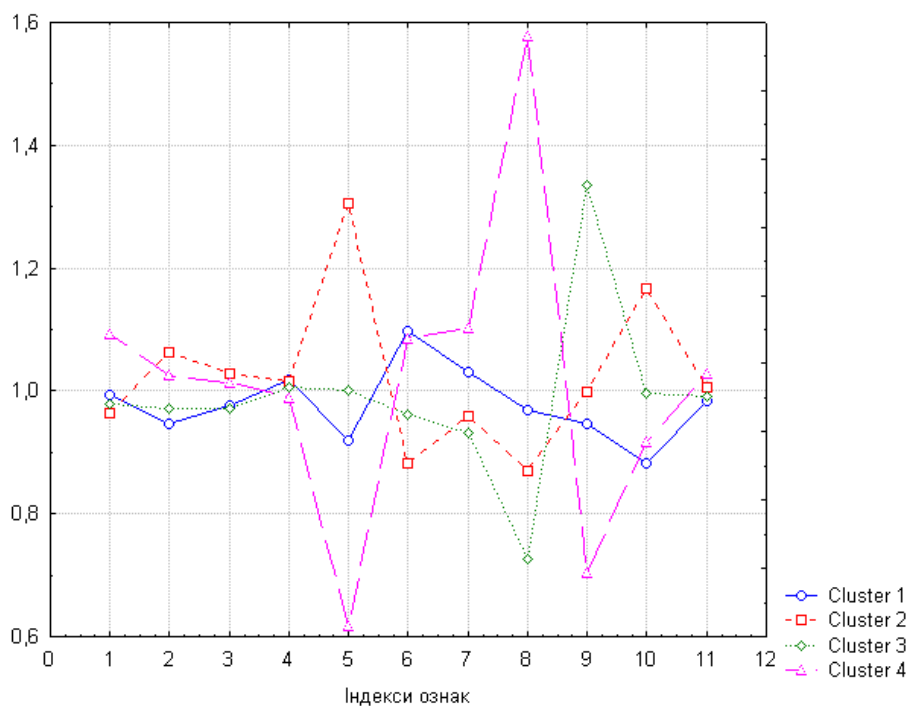


Рис. 1. Результати кластерного аналізу методом К-середніх за комплексом морфологічних ознак системи донорно-акцепторних взаємовідносин (1 – висота рослин, 2 – маса колоса в фазі повної стиглості, 3 – маса зерна з колоса, 4 – К_{госп}, 5 – КРК, 6 – площа прапорцевого листка, 7 – частка с.м.к./с.м.п., 8 – відношення с.м.к./с.м.л., 9 – ПЩЛ, 10 – ЧЗПФ, 11 – тривалість функціонування прапорцевого листка).

КРИВОРУЧЕНКО

чення ознаки у сорту до середнього значення ознаки у сукупності досліджених сортів).

Найбільш повно різноманіття сортів за особливостями донорно-акцепторних взаємовідносин може бути представлено при виділенні чотирьох кластерів (рис. 1). Сорти другого і четвертого кластерів являють собою два принципово різних типи організації донорно-акцепторних систем. Так, сорти другого кластера (23 сорти – Донецька 16, Престиж, SG – S1915, Росинка Тарасовская, Подолянка, Кірія, Saskia, Лірука тощо) характеризуються короткостебловістю, високою масою колоса і зерна, максимальним КРК, найменшою площею прапорцевого листка, низьким с.м.к./с.м.л. в фазі колосіння, середнім рівнем ПЩЛ та максимальним рівнем ЧЗПФ. На нашу думку, серед вивченого набору генотипів пшениці саме сорти цього кластера мають більш-менш збалансовану систему донорно-акцепторних відносин.

З іншого боку, сорти четвертого кластера (14 сортів – Альбатрос од., Харківська 105, Еритроспермум 70, 11, 72, Лютесценс 63 тощо) – високорослі, з низьким КРК, максимальним співвідношенням с.м.к./с.м.л., низькою ПЩЛ та ЧЗПФ. Таким чином, сорти четвертого кластера характеризуються високою напруженістю донорно-акцепторних взаємовідносин, про що свідчать високі значення с.м.к./с.м.л. та низькі

значення КРК і ЧЗПФ.

Сорти першого та третього кластерів (в сумі 38 сортів) мають окремі специфічні особливості в організації системи донорно-акцепторних відносин. Так, сорти першого кластера мають високі значення площі прапорцевого листка, але найменші показники ЧЗПФ, що може свідчити про низький рівень ефективності фотосинтезу у цих сортів, зумовлений відносно низькою ємністю колоса. Для сортів третього кластера характерним було низьке співвідношення с.м.к./с.м.л. та максимальне значення ПЩЛ, що свідчить про добре розвинутий листковий апарат (структури донора), але низькі значення ЧЗПФ та маси зерна з колоса, що можуть бути пов'язані з низькою атрагуючою здатністю колоса (функціональний стан акцептора).

В цілому колекційні сорти пшениці м'якої озимої характеризувалися значним різноманіттям за особливостями організації донорно-акцепторної системи, як за структурами донора, так і акцептора та їх функціональним станом.

За результатами факторного аналізу в сукупності морфологічних ознак системи донорно-акцепторних відносин може бути виділено два головних фактори, які в сумі визначають близько 50% загальної дисперсії (табл. 3). В ме-

Таблиця 3. Факторна модель організації системи донорно-акцепторних відносин у колекційних сортах пшениці м'якої озимої (середньому за роки досліджень)

Ознаки	Факторні навантаження	
	Фактор 1	Фактор 2
Висота рослини, см		0,65
Довжина колоса, см	0,79	
Довжина верхнього міжвузля, см		0,64
Кількість зерен колоса, шт.	0,87	
Озерненість колоска, шт.	0,74	
Маса зерна з колоса, шт.	0,81	
Коефіцієнт реалізації колоса (КРК)		-0,66
Площа прапорцевого листка, см ²	0,66	
Площа 2-го зверху листка, см ²	0,69	
Кількість листків, шт.	0,57	
Частка с.м.к/с.м.п.	-0,50	
Частка с.м.л/с.м.п.		-0,72
Відношення с.м.к/с.м.л.		0,74
ПЩЛ		-0,66
ЧЗПФ		-0,51
Частка дисперсії	23,9	21,7

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ

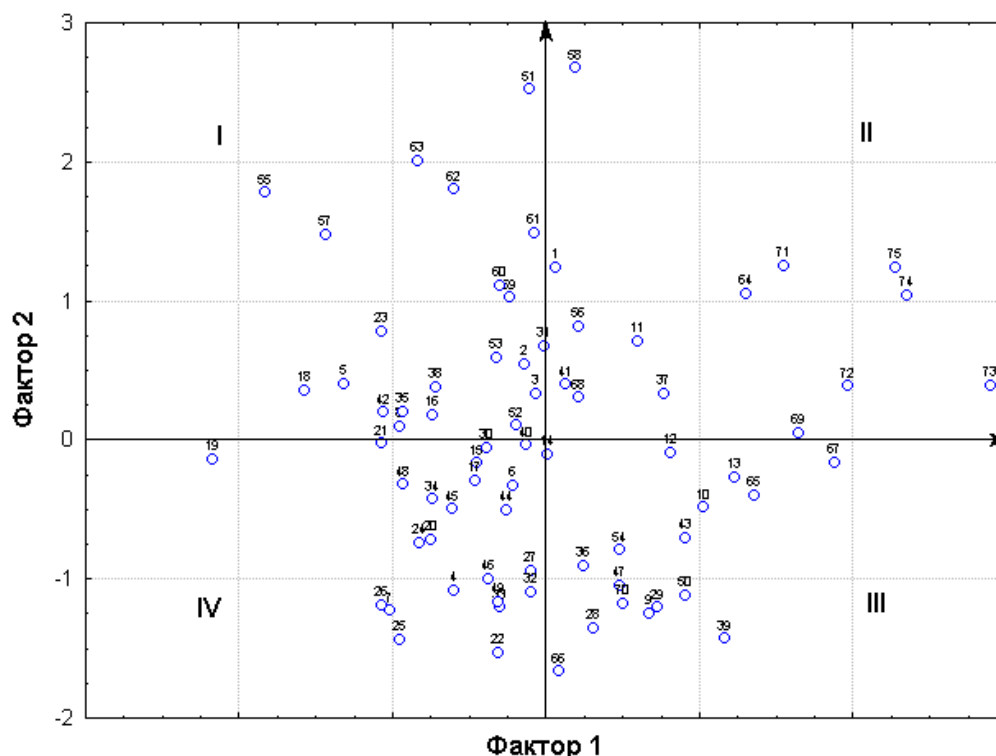


Рис. 2. Розташування колекційних сортів пшениці в просторі головних факторів системи донорно-акцепторних взаємовідносин.

жах першого фактора об'єднуються ознаки структурних компонентів організації як донора – довжина колоса, кількість зерен в колосі, озерненість колоска, маса зерна з колоса, так і акцептора – площа 1-го і 2-го листків, кількість листків, частка с.м.с./с.м.п. При цьому остання протиставляється всім іншим ознакам.

У той же час в другому факторі об'єднані ознаки, які характеризують функціонування системи донор-акцептор: КРК, частка с.м.л./с.м.п., відношення с.м.к./с.м.л., ПЩЛ, ЧЗПФ. Крім того, до цього фактора включаються висота рослини та довжина верхнього міжвузля, що пов'язано з принципово різною організацією донорно-акцепторних систем у рослин високорослих і короткостеблових морфобіологічних типів. Важливо, що ознаки висота рослин, довжина міжвузля та відношення с.м.к./с.м.л. протиставляються іншим ознакам, які цілком відображають процеси перерозподілу пластичних речовин.

Таким чином, в системі донорно-акцепторних відносин можна виділити дві підсистеми або епігенетичні програми – структурну і функціональну, які в цілому визначають особливості організації процесів синтезу, накопичення і перерозподілу пластичних речовин у генотипів пшениці м'якої озимої різного походження. Так, ознаки першої підсистеми визна-

чають особливості синтезу і накопичення, а другої – перерозподілу пластичних речовин між вегетативними і генеративними органами.

Розташовуючи сорти в просторі головних факторів, можна отримати чітке уявлення про особливості організації систем донорно-акцепторних взаємовідносин у сортів різного еколого-географічного походження (рис. 2).

Специфічність розташування сортів в просторі головних факторів свідчить про особливості взаємозв'язків між окремими системами донорно-акцепторних взаємовідносин у цих сортів. Так, для сортів першої групи характерні низькі значення ознак першого (структурного) і високі другого (функціонального) фактора, а сорти третьої групи мають протилежну їм організацію системи донорно-акцепторних відносин. Прямопротилежні типи утворюють друга та четверта групи сортів.

Таким чином, сорти протилежних груп за характером розташування в просторі головних факторів являють собою різні типи структурно-функціональної організації системи донорно-акцепторних відносин. Ці особливості, як і результати кластеризації, можуть використовуватись при плануванні схрещувань з метою отримання селекційного матеріалу з оптимальною структурно-функціональною організацією системи донорно-акцепторних відносин.

ЛІТЕРАТУРА

- Гладких Л.И., Васютин А.А.* Роль листьев разных ярусов при селекции озимой пшеницы на продуктивность // Селекция и семеноводство полевых культур – Воронеж: ФГОУ ВПО ВГАУ, 2007. – Ч. 2. – С. 3-7.
- Драгавцев В.А.* Инновационная наукоемкая технология генетического улучшения полигенных, экономически важных свойств растений, и необходимость реконструкции систем селекции растений // Наук. вісн. Луганського нац. аграрн. ун-ту. Біол. науки. – 2009. – № 1. – С. 43-61.
- Ингуен Тхань Туан, Смирязев А.В., Баженова С.С.* Оценка эффективности метода подбора родительских пар на примере мягкой яровой пшеницы // Известия ТСХА. – 2010. – Вып. 6. – С. 67-74.
- Киризий Д.А.* Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – Киев: Логос, 2004. – 192 с.
- Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О., Прядкіна Г.О., Соколовська-Сергієнко О.Г., Гуляєв Б.І., Ситник С.К.* Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. – К.: Основа, 2011. – 416 с.
- Кершанская О.И.* Концепция оптимального фотосинтетического типа растения пшеницы в оптимизации селекционного процесса // Вестник Башкирского ун-та. – 2001. – № 2 (1). – С. 39-41.
- Коновалов Ю.Б., Тарарина Т.И., Хунацария В.В.* Новые морфо-физиологические показатели для оценки сортов яровой пшеницы // Докл. ВАСХНИЛ. – 1990. – № 12. – С. 2-4.
- Кочмарський В.С.* Створення вихідного матеріалу та сортів пшениці м'якої озимої на підвищену адаптивність для Лісостепу України: Автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук. – Дніпропетровськ, 2013. – 36 с.
- Крупа Н.М., Кірізій Д.А.* Роль вуглекислотного газообміну та атрагувальної здатності колоса у продукційному процесі озимої пшениці // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія – 2011. – Вып. 2 (23). – С. 74-81.
- Кумаков В.А.* Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. – М.: Агропромиздат, 1985. – 270 с.
- Марченко Д.М.* Изучение взаимосвязи морфобиологических признаков мягкой озимой пшеницы с зерновой продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук. – Рассвет, 2012. – 22 с.
- Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур //* Вып. 2. (Зернові, круп'яні та зернобобові культури). / За ред. В.В. Волкодава. – К., 2001. – 65 с.
- Методические указания по определению некоторых физиологических показателей растений пшеницы при сортоизучении.* – М., 1982. – 27 с.
- Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А.* Фізіологічні основи отримання високих урожаїв пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 6. – С. 463-469.
- Новиков А.В.* Изменение уборочного индекса в процессе селекции и его влияние на урожайность пшеницы мягкой озимой: Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук. – Краснодар, 2012. – 25 с.
- Орлюк А.П., Гончарова К.В., Базалій Г.Г., Усик Л.О.* Фізіолого-генетичне обґрунтування селекції сортів пшениці м'якої озимої для умов зрошення // Зб. наук. праць СГІ-НЦНС. – 2010. – Вып.16 (56).– С. 44-66.
- Применение физиологии в селекции пшеницы /* Пер. с англ. под ред. В.В. Моргуна. – Киев: Логос, 2007. – 492 с.
- Прядкина Г.А., Шадчина Т.М.* Связь между показателями мощности развития фотосинтетического аппарата и зерновой продуктивностью озимой пшеницы в разные по погодным условиям годы // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. – Т. 41, № 2. – С. 59-68.
- Стасик О.О., Кірізій Д.А.* Регуляторні зв'язки і лімітувальні чинники в системі фотосинтезу – продукційний процес та перспективи їх оптимізації // Физиология и биохимия культ. растений. – 2011. – Т. 43, № 3. – С. 226-238
- Шадчина Т.М.* Функціональні характеристики фотосинтетичного апарату сучасних сортів озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42, № 4. – С. 339-347.
- Чиков В.И.* Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 1. – С. 140-145.
- Baenziger P.S., Russell W.K., Graef G.L., Campbell B.T.* Improving lives: 50 years of crop breeding, genetics, and cytology (C-1) // Crop Sci. – 2006. – V. 46, № 5. – P. 2230-2244.
- Fischer R.A.* Understanding the physiological basis of yield potential in wheat // J. Agric. Sci. – 2007. – V. 145, № 2. – P. 99-113.
- Fischer R.A.* The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson // Field Crops Res. – 2008. – V. 105, № 1-2. – P. 15-21.
- Fletcher A. L., Jamieson P. D.* Causes of variation in the rate of increase of wheat harvest index // Field Crops Res. – 2009. - V. 113, № 3. – 2009. – P. 268-273.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ

- Giunta F., Motzo R., Pruneddu G.* Has long-term selection for yield in durum wheat also induced changes in leaf and canopy traits? // *Field Crops Res.* – 2008. – V. 106, № 1. – P. 68–76.
- Mann G.C.* Genetic engineers aim to soup up crop photosynthesis // *Science.* – 1999. – V. 283. – P. 314–316.
- Reynolds M.P., Pellegrineschi A., Skovmand B.* Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat // *Ann. Appl. Biol.* – 2005. – V. 146, № 1. – P. 39–49.
- Richards R.A.* Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops // *J. Exp. Bot.* – 2000. – V. 51. – P. 447–458.
- Shearman V.J., Sylvester-Bradley R., Scott R.K., Foulkes M.* Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK // *Crop Sci.* – 2005. – V. 45. – P. 175–185.
- Sharma-Natu P., Ghildiyal M.C.* Potential targets for improving photosynthesis and crop yield // *Curr. Sci.* – 2005. – V. 88, № 12. — P. 1918–1928
- Sinclair T.R., Jamieson P.D.* Yield and grain number of wheat: A correlation or causal relationship? Authors' response to "The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson" by R.A. Fischer // *Field Crops Res.* – 2008. – V. 105, № 1-2. – P. 22–26.
- Swaminathan M.S.* An evergreen revolution // *Crop Sci.* – 2006. – V. 46. – P. 2293–2303.
- Wang H., McCaig T.N., DePauw R.M., Clarke J.M.* Flag leaf physiological traits in two highyielding Canadian Western Red Spring wheat cultivars // *Canad. J. Plant Sci.* – 2008. – V. 88, № 1. – P. 35–42.

Надійшла до редакції
17.05.2013 р.

STRUCTURALLY FUNCTIONAL ORGANIZATION SYSTEMS OF SOURCE-SINK RELATIONS AT GENOTYPES OF WHEAT OF THE DIFFERENT ORIGIN

R. V. Kryvoruchenko

*V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

System research of a complex of a morphophysiological traits of system the source-sink relations in a collection of genotypes of wheat winter (*Triticum aestivum* L.) a various origin is conducted. It is established that the vast majority of the studied traits varies over a wide range. It is obvious that wide variability of these traits indicates possibility of their breeding improvement and creation of forms with the optimized organization the source-sink system. By results of the cluster analysis it is received classification various a morphophysiological types of modern cultivars of wheat. The allocated types differ on the organization of processes of synthesis, accumulation and redistribution of plastic substances. In system the source-sink relations two main factors which as a whole reflect her structurally functional condition are allocated. Within one the traits connected with structural elements of the donor and an acceptor, and another - traits of a functional condition of system source-sink relations unite. Source-sink relations it is offered to use the received results on the system analysis of features of the organization of system when planning crossings for the purpose of optimization of this system by breeding and genetic methods.

Key words: *Triticum aestivum* L., source-sink relations, morphophysiological traits, collection of cultivars, initial material, cluster and factor analysis

КРИВОРУЧЕНКО

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
СИСТЕМЫ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫХ ОТНОШЕНИЙ
У ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

Р. В. Криворученко

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)*

Проведено системное исследование комплекса морфофизиологических признаков донорно-акцепторных отношений в коллекции генотипов пшеницы мягкой озимой (*Triticum aestivum* L.) различного происхождения. Установлено, что подавляющее большинство изученных признаков варьирует в широких пределах. Широкая изменчивость данных признаков указывает на возможность их селекционного улучшения и создания форм с оптимизированной организацией донорно-акцепторной системы. По результатам кластерного анализа выделены различные морфофизиологические типы современных сортов пшеницы, отличающиеся по организации процессов синтеза, накопления и перераспределения пластических веществ. В системе донорно-акцепторных отношений выделено два главных фактора, которые в целом отражают ее структурно-функциональное состояние. В пределах одного объединяются признаки, связанные со структурными элементами донора и акцептора, а второго – признаки функционального состояния системы донорно-акцепторных отношений. Полученные результаты системного анализа особенностей организации системы донорно-акцепторных отношений предложено использовать при планировании скрещиваний с целью оптимизации данной системы селекционно-генетическими методами.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., донорно-акцепторные отношения, морфофизиологические признаки, коллекция сортов, исходный материал, кластерный и факторный анализ