

новлены два типа наследования. При скрещивании Флагман 7 x Сармат, Флагман 7 x Зерноградский 9 и Усатый кормовой x Зерноградский 9 наблюдалась моногенная схема расщепления 1:3 с доминированием больших значений признака. При гибридизации между собой укосных сортов, имеющих относительно высокие проявления признака, установлено сверхдоминирование больших значений.

5. Наследование изучаемых признаков определяется небольшим числом генов, т.е. одной – двумя парами аллелей генов, что позволяет легко комбинировать их в селекционной работе с генами других признаков.

6. Выделены трансгрессивные растения с большими значениями, чем у родителей. Рекомбинантные формы, сформировавшие бобы с 6–7 семенами в условиях сильной засухи, были отобраны в посев следующего года.

#### Литература

1. Вербицкий, Н.М. О продуктивности обычных и мутантных форм гороха. / Н.М. Вербицкий, П.М. Ольховатов, Н.И. Чмых. // Вестн. РАСХН. – 1998. – № 1. – С. 52–54.

2. Чекалин, Н.М. Селекция и генетика отдельных культур (Селекция и генетика гороха) / Н.М. Чекалин, В.Н. Тищенко, М.Е. Баташова. – Полтава, 2009. – 175 с.

УДК 633.1:632.112

Е.В. Ионова, канд. с.-х. наук,  
ГНУ Всероссийский НИИ зерновых культур  
им. И.Г. Калиненко,  
vniizk30@mail.ru

## ЗАСУХА И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ЗЕРНОВЫХ КОЛОСОВЫХ (обзор)

*В статье приведены существующие типы засухи, дано понятие засухоустойчивости растений и показано многообразие защитных свойств растений.*

*In the article these are considered existing types of drought, it is given a concept of plant resistance to drought and shown plant protective properties' manifold.*

**Ключевые слова:** засуха, водный запас, засухоустойчивость, высокие температуры, урожай, защитные свойства растений.

**Keywords:** drought, water reserve, resistance to drought, high temperatures, productivity, plant protective properties.

Засуха характеризуется комплексом неблагоприятных условий, приводящих к глубокому дефициту воды в почве и в растении. Угнетающее действие засухи происходит из-за несоответствия потребностей растения во влаге и поступления ее из почвы. Величина этого несоответствия отражает напряженность засухи [1].

Обычно различают почвенную, атмосферную, суховей и комбинированную засухи.

Почвенная засуха характеризуется отсутствием доступной растениям влаги в почве при сравнительно невысоких температурах воздуха. Атмосферная, или воздушная, засуха обуславливается низкой относительной влажностью воздуха, высокой температурой в дневные часы и может наступить при достаточном количестве влаги в почве.

Суховей – частный случай атмосферной засухи. Признаком суховея на юге России является сильный ветер юго-восточного направления и сохранение высокой температуры воздуха ночью. Часто в какой-либо из описанных выше засух могут присутствовать элементы других типов засухи. В комбинированной засухе недостаток влаги в почве сочетается с высокой температурой воздуха и суховеем [2].

По времени возникновения выделяют три типа засухи: весенняя, летняя и осенняя. Весенняя засуха характеризуется сухими ветрами при сравнительно невысоких температурах воздуха. Летняя – характеризуется низкой относительной влажностью воздуха, высокой температурой и большой испаряемостью.

Осенняя – повышенной температурой, отсутствием дождей, пересыханием почвы на глубину посева семян озимых. Разделяют засухи и по интенсивности: слабая, умеренная, сильная (жесткая).

В условиях Северного Кавказа возможны все разновидности перечисленных засух, но чаще всего растения зерновых колосовых страдают от недостатка влаги в почве во вторую половину вегетации.

Культурные и дикорастущие виды пшеницы приспособлены к степным областям с выпадением осадков 300–400 мм в год.

Водный запас этих зон непрерывно нарушается почвенными, атмосферными и комбинированными засухами. По расчетам В. П. Коновалова (1990), сильно засушливые годы здесь бывают: в Поволжье – один раз в три года; в Центрально-Черноземной зоне – два раза в пять лет; на Дону – один раз в пять лет; в Украине – один раз в восемь лет [5]. За последние десять лет количество засух на Дону увеличилось и теперь они наблюдаются 3 раза в пять лет.

Отсюда изменения засухоустойчивости пшеницы в онтогенезе есть следствие многовекового воздействия на растения режима климатических условий тех регионов, где они возделывались.

В условиях нашей страны, как уже отмечалось, наибольшее влияние на вариабельность урожайности и валовых сборов зерновых культур оказывают засухи. Так, в 1946 г. в СССР удалось собрать всего 39,6 млн т зерна при среднем за пятилетие (1946–1950 гг.) – 64,8 млн т. Засуха 1963 г. охватила почти все зерновые регионы: Украину, Центрально-Черноземный, Центральный, Поволжский, Волго-Вятский, Уральский, Западно-Сибирский и Казахстан. Сильные засухи были в 1927, 1975, 1979, 1981 гг., каждая из которых имела свои особенности. В жесткую засуху 1975 г. в СССР валовой сбор зерновых и зернобобовых культур составил лишь 140 млн т. При этом засуха парализовала все основные зерновые районы страны и по продолжительности, интенсивности и охвату территории не имела аналога за весь предшествующий период наблюдений. Средняя урожайность зерновых культур в 1975 г. составила в целом только 73 % к среднемуголетней. Аналогичная ситуация наблюдалась также в 1979 г. [3].

Наряду с годами сильных засух определенным интересом представляют годы, благоприятные для формирования урожая зерновых культур. К ним относятся 1947, 1958, 1966,

1970, 1971, 1973, 1976 и 1978 гг., когда урожайность зерновых культур в целом по стране составила 111–122 % по отношению к многолетней. Если во влажном 1978 г. в стране собрали 237,4 млн т зерна, то в засушливом 1979 г. – лишь 179,2 млн т. В течение всего лишь четырех лет разница между минимальным валовым сбором в 1975 г. (140 млн т) и максимальным в 1978 (237,4 млн т) составила 97 млн т. Во многих районах она достигала 50 % и более, будучи обусловленной в первую очередь погодными условиями. Заметим, что подобной вариабельности валовых сборов зерна не отмечено ни в одной стране мира, в том числе находящейся в неблагоприятных природно-климатических зонах. Наименьшие варьирования урожайности отмечаются в зонах достаточного увлажнения – Центральном и Волго-Вятском районах. Но из всей площади бывшего СССР, используемой в сельском хозяйстве (около 200 млн га), только треть каждый год получает достаточно осадков, тогда как две трети не имеют гарантированного увлажнения.

Различные типы засух и их комбинаций обуславливают многообразие защитных свойств растений.

Засухоустойчивость – это способность растения в условиях засухи с наименьшим ущербом осуществлять рост, развитие и воспроизведение. Как известно, любой организм представляет собой саморегулирующуюся систему. Изменчивость этой системы, способность адаптироваться к внешним воздействиям – важнейший элемент характеристики общебиологических свойств растительного организма [3, 6, 7, 13].

Предпосылкой адаптации должно быть наличие в генотипе такой нормы реакции к меняющимся факторам среды, которая обусловила бы различные фенотипические модификации организма, обеспечивающие его жизнеспособность в новых условиях.

Диапазон внешних воздействий, в пределах которого способность к адаптации сохраняется, характеризует пластичность генотипа.

Более устойчивые формы чаще всего обладают пониженной продуктивностью, что объясняется и снижением уровня метаболизма. У них найдена обратная зависимость между степенью устойчивости организма и интенсивностью обмена веществ [7]. Однако производству нужны устойчивые и высокопродуктивные сорта, и современная селекция стремится к созданию таких форм, обладающих высокой

продуктивностью, иммунитетом, зимостойкостью и засухоустойчивостью [3].

Многие авторы допускают возможность сочетания в одном растении таких свойств, как засухоустойчивость и продуктивность, то есть возможность создания высокопластичных сортов [4].

Создание высокопродуктивных и засухоустойчивых сортов возможно, если в селекционный процесс включить доноры физиологических признаков, способствующих повышению засухоустойчивости и одновременно положительно влияющих на потенциальную или реальную продуктивность.

Есть данные, подтверждающие возможность сочетания высокой устойчивости против неблагоприятных факторов среды («функциональной устойчивости») с интенсивным ходом физиологических процессов (основной высокой продуктивности).

Растения пшеницы, как и всякий живой организм, могут повреждаться высокими температурами. Для высших растений летальным пределом считается температура 58 °С. Пшеница, в связи с эволюционными особенностями формирования, считается более устойчивой к жаре, поэтому высокие температуры редко вызывают летальный эффект.

Растения пшеницы как яровой, так и озимой к моменту наступления высоких температур (весной и летом), как правило, успевают раскуститься, хорошо укорениться. Поэтому листья затеняют узел кущения и почву, в связи с чем температура растений бывает ниже, чем почвы и воздуха. Исходя из этого, высокие температуры действуют на растение не прямо, а косвенно через обменные и транспирационные процессы.

Исследования ученых показали, что высокие температуры в растениях пшеницы нарушают правильный фотосинтез, приостанавливают их рост и развитие. Устанавливается это с помощью измерения интенсивности дыхания: дыхание ослабевает вследствие уменьшения содержания в растении запасных веществ и, в первую очередь, крахмала и белков [7].

При высоких температурах развивается голодание, вероятно, вследствие того, что температура окружающей среды выше теплового оптимума фотосинтеза. Другие обменные процессы также оказываются более чувствительными к действию высокой температуры, чем дыхание. Ассимиляция азота быстро ослабевает. Кроме того, в результате измененного обмена веществ и возрастает концентрация кле-

точного сока до тех пор, пока не достигнет величины, при которой возникает токсическое действие, вызывающее необратимые изменения в хлоропластах и митохондриях, в результате чего клетки погибают.

Высокая температура резко усиливает транспирацию воды растением, вследствие чего наблюдается загустение протоплазмы. Тем не менее, растения пшеницы способны выжить, а протоплазма со временем вновь приходит в нормальное состояние. Однако, если начинается коагуляция хлоропластов, восстановление протоплазмы уже невозможно [2].

К числу других изменений относятся: образование гранул в протоплазме, вакуолизация, сокращение протоплазмы и высвобождение липоидов. Ядро является наиболее чувствительным к действию высоких температур, причем в покое состоянии оно более устойчиво, чем в стадии развития.

Установлено, что температура почвы от 50 до 53 °С способствует появлению ожогов на листьях, а при температуре 54,5 °С ожоги очень сильные, что приводит к отмиранию растений. Кроме того, высокая температура губительно действует на репродуктивные части растения – цветки не оплодотворяются, снижается озерненность колоса, зерно становится щуплым [4].

Высокие температуры в период созревания, а также при сушке зерна оказывают влияние на хлебопекарные качества муки: уменьшается объемный выход хлеба, снижается его пористость и увеличивается продолжительность замеса теста.

Данные опытов ряда ученых показывают, что температуру воздуха выше 40–45 °С следует считать критической почти для всех видов и сортов пшеницы [6, 9].

Высокие температуры, как правило, сопровождаются почвенными, атмосферными или комбинированными засухами, которые непосредственно связаны с недостатком влаги.

Как известно, ткани растений, находящиеся в состоянии активной вегетации, содержат до 80 % воды. Поэтому, чтобы нормально расти и развиваться, растения должны вырабатывать за счет тех или иных признаков или свойств устойчивость к потере воды. Способность растений за счет признаков или свойств противостоять неблагоприятным условиям вегетации и не снижать хозяйственно-ценный урожай получила название засухоустойчивости, которая определяется как процент снижения продуктивности. Поэтому, чем меньше

снижение урожая, тем выше засухоустойчивость [12].

Попытки связать устойчивость растений к засухе с их анатомо-морфологическими особенностями были едва ли не первыми на пути создания теории засухоустойчивости.

Ученые искали и находили определенную зависимость засухоустойчивости растений от величины клеток, числа и размера устьиц, наличия воскового налета и опущения листа. Увязывали засухоустойчивость с размером и характером жилкования листа, окраской колоса и его остистостью.

Одни засухоустойчивость связывают с темпами нарастания скорости и мощности развития корневой системы, поскольку последняя рассматривается как средство добывания растениями воды и пищи. Поэтому, чем больше скорость нарастания и глубина проникновения корневой системы, тем выше устойчивость растений к засухе. Другие к факторам засухоустойчивости относят сосущую силу клеток надземных органов, обладающих более высокой концентрацией клеточного сока. Однако, по мере накопления данных, исследователи приходят чаще к выводу, что все эти признаки имеют значение для засухоустойчивости растений лишь в совокупности с другими.

Ряд селекционеров и физиологов отмечает положительную связь между засухоустойчивостью и остистостью пшеницы. Наличие остей может удвоить интенсивность фотосинтеза в колосе. Некоторые ученые связывают темно-зеленую окраску листа с лучшей засухоустойчивостью в ранний период развития пшеницы. По ряду исследований ценным признаком засухоустойчивости является длительная фотосинтетическая активность самого колоса, доля которого в фотосинтетическом потенциале растения составляет около 30 %.

В. А. Кумаков (1982) к засухоустойчивости относит особенности формирования листовой поверхности, а именно: изменение соотношения размеров нижних и верхних листьев в пользу верхних, замедленное отмирание листьев во второй половине вегетации, что благоприятствует лучшему наливу зерна.

Растения пшеницы имеют различную устойчивость к недостаточному увлажнению в разные фазы своего развития, которые были открыты Бродновым еще в 1887 году. Однако более детально и подробно эту проблему исследовали Н. Л. Удольская (1936), Г. В. Заблуда (1948), Ф. Д. Сказкин (1961), А. Н. Павлов (1967) [4, 10].

А. Н. Павлов (1967) предположил, что снижение урожая происходит вследствие стресса, возникающего в результате засухи во все стадии развития растения, за исключением периода после наступления восковой спелости [7]. При наличии засухи в любой период развития растений возможно уменьшение урожая, но недостаток влаги наиболее сильно сказывается в начале колошения.

Н. А. Максимов (1944) считал главной причиной снижения урожая в период засухи то, что ростовые процессы вегетативных органов разворачиваются несколько раньше, когда растение наиболее требовательно к свету, и засуха в это время приводит к сокращению интенсивности роста, а критический период наступает, когда интенсивность ростовых процессов снижается вследствие естественных причин и при нормальном водоснабжении.

В критические периоды главной причиной снижения урожая является повреждение микроспор пыльцы, что приводит к стерильности цветков и снижению озерненности колоса. Дальнейшее развитие эта идея получила в работах Г. В. Заблуды (1948):

– наиболее сильно повреждаются засухой те вегетативные и генеративные органы и отдельные их части, которые попадают под влияние засухи в начале формирования и роста;

– в фазе формирования листьев недостаток влаги сказывается на сокращении ассимиляционной поверхности нижнего и среднего ярусов, уменьшении числа колосоносных стеблей и числа колосков в колосе. В результате урожай снижается исключительно за счет уменьшения числа зерен на одно растение, так как масса 1000 семян не снижается;

– влияние засухи в фазе формирования колосков вызывает сокращение ассимиляционной поверхности средних и частично верхних листьев и уменьшение числа колосков в колосе;

– воздействие засухи в период налива зерна приводит к ухудшению налива, щуплости зерна и снижению его качества [4].

В процессе эволюции в растениях вырабатывается ряд механизмов защиты от засухи. По этим механизмам выделили три типа растений, приспособленных к засушливому климату:

– уходящие от засухи, у которых наиболее чувствительные фазы развития проходят до наступления засушливых условий;

– хорошо развивающиеся в засушливых условиях, благодаря мощно развитой корневой системе, достигающей грунтовых вод;

– выдерживающие недостаточное увлажнение с наименьшей потерей продуктивности.

Растения первого типа скороспелые, имеют также ряд других характерных особенностей – малую кустистость, слабую облиственность при высокой продуктивности фотосинтетического аппарата. Сюда относятся преимущественно остистые формы. Корневая система таких форм, быстро развивающаяся и глубоко идущая, зерно стекловидное, характеризующееся высокими мукомольными и хлебопекарными свойствами.

Растения второго типа имеют растянутый период кущения, обладают рядом физиологических и морфологических особенностей – замедленным увяданием, пониженной ассимиляцией в жаркие часы дня, распластанной формой куста и хорошей корневой системой [6]. В этой группе выделено два биотипа растений по устойчивости к засухе:

– растения теряют тургор, увядают, но сохраняют жизнеспособность боковых побегов. При выпадении осадков наблюдается бурный рост, сокращается вторая половина вегетации;

– растения страдают от засухи, верхние листья желтеют, нижние и боковые побеги отмирают, сохраняется только главный колос.

Растения первого типа задерживают развитие, стремясь «пересидеть» засуху, дожидаться более благоприятных условий, сохранив максимум побегов кущения, а растения второго – ускоряют развитие, стремясь быстрее закончить цикл, резко сокращают продуктивность, сохраняют только главный колос.

Даже краткий обзор механизмов и приспособлений, вырабатываемых растением в процессе эволюции для повышения способности организма противостоять неблагоприятным условиям внешней среды, показывает большую сложность оценки засухоустойчивости растений и говорит о трудностях, стоящих пе-

ред селекционерами в создании засухоустойчивых сортов.

### Литература

1. Бучинский, И.Е. Засухи и суховеи / И.Е. Бучинский. – Л.: Гидрометеоздат, 1976. – 214 с.
2. Генкель, П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П.А. Генкель. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
3. Жученко, А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция) / А.А. Жученко. – Пушкино, 1994. – 148 с.
4. Заблуда, Г.В. Влияние условий роста и развития на морфогенез и продуктивность хлебных злаков / Г.В. Заблуда // Агробиология. – 1948. – № 4. – С. 78–91.
5. Коновалов, В.П. Ритмичность засух на Европейской территории страны и возможность их прогнозирования в сельскохозяйственном производстве / В.П. Коновалов // Селекция ячменя на повышение адаптивности с целью увеличения и стабилизации урожая: Сб. науч. тр. / ВСГИ. – Одесса, 1990. – С. 29–32.
6. Красносельская, Т.А. Зависимость быстроты набухания от величины зерна пшеницы / Т.А. Красносельская // Тр. по прикл. бот. – 1926. – Вып. XVI. – № 4. – С. 7–11.
7. Красовская, И.В. Предельная влажность почвы для развития узловых корней / И.В. Красовская // Тр. по прикл. бот. – 1935. – Сер. III. – № 8. – С. 15–18.
8. Макаровский, А.Ф. Уточнение некоторых морфологических разъяснений у пшеницы / А.Ф. Макаровский. – Новочеркасск, 1937. – 51 с.
9. Проблемы засухоустойчивости сельскохозяйственных культур: Сб. науч. тр. / ВИР. Л., 1985. – 115 с.
10. Сказкин, Ф.Д. Критический период у растений к недостаточному водоснабжению / Ф.Д. Сказкин. – М.: Колос, 1961. – 125 с.
11. Удовенко, Г.В. Влияние экстремальных условий среды на структуру урожая с.-х. растений / Г.В. Удовенко, Э.А. Гончарова. – Л.: Гидрометеоздат, 1982. – 144 с.
12. Физиологические аспекты продуктивности озимой пшеницы к стрессовым воздействиям: Сб. науч. тр. / ВСГИ. – Одесса, 1984. – 109 с.
13. Шевелуха, В.С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе / В.С. Шевелуха. – М.: Колос, 1992. – 594 с.