

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ Н.В. ПАРАХИНА»

На правах рукописи



ЧЕКАЛИН ЕВГЕНИЙ ИВАНОВИЧ

**Научно-методическое обоснование селекции
зерновых и зернобобовых культур на повышение
активности и эффективности фотосинтеза**

Специальность:

4.1.2 Селекция, семеноводство и биотехнология растений

Диссертация на соискания ученой степени
доктора сельскохозяйственных наук

Научный консультант:
Амелин Александр Васильевич,
доктор сельскохозяйственных наук

Орёл
2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	6
1 ФOTOSИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР.....	18
1.1 Значение фотосинтеза для роста, развития и формирования продуктивности.....	18
1.2 Эндогенные факторы, определяющие активность и эффективность фотосинтеза	21
1.3 Влияние условий среды на фотосинтетическую деятельность	31
1.4 Видовые и генотипические особенности фотосинтетической деятельности растений	47
1.5 Использование показателей фотосинтеза растений в селекции.....	58
2 МЕСТО, ОПЫТНЫЙ МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	66
2.1 Место проведения исследования.....	66
2.2 Опытный материал.....	68
2.3 Методика проведения учетов и наблюдений.....	70
2.4 Условия проведения исследования.....	76
3 ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФOTOSИНТЕЗА, ТРАНСПИРАЦИИ И УСТЬИЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ ЛИСТЬЕВ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ.....	84
3.1 Видовые особенности фотосинтетической, транспирационной и устычной активности листьев растений.....	84
3.1.1 Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев.....	84
3.1.2 Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев.....	91
3.1.3 Устьичная проводимость и ее влияние на интенсивность фотосинтеза и транспирацию листьев растений.....	97
3.1.4 Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений.....	98
3.1.5 Влияние интенсивности света на фотосинтез листьев растений....	100
3.2 Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у яровой пшеницы.....	103
3.2.1 Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры.....	103
3.2.2 Транспирационная активность и особенности ее влияния на фотосинтез листьев у различных генотипов культуры.....	109
3.2.3 Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры.....	113
3.2.4 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений.....	115
3.2.5 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений.....	116
4 ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФOTOSИНТЕЗА ЛИСТЬЕВ У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ.....	124
4.1 Видовые особенности фотосинтетической активности листьев растений и влияние на нее эндо- и экзогенных факторов.....	124

4.1.1	Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев.....	124
4.1.2	Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев.....	129
4.1.3	Устьичная проводимость и ее влияние на интенсивность фотосинтеза и транспирацию листьев растений.....	132
4.1.4	Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений.....	134
4.1.5	Влияние интенсивности света на фотосинтез листьев растений...	138
4.2	Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у озимой пшеницы.....	143
4.2.1	Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры.....	144
4.2.2	Генотипическая специфика проявления транспирационной активности у растений культуры.....	146
4.2.3	Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры.....	149
4.2.4	Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений.....	154
4.2.5	Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений.....	156
5	ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА, ТРАНСПИРАЦИИ И УСТЬИЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ ЛИСТЬЕВ У ГОРОХА ПОСЕВНОГО.....	163
5.1	Видовые особенности фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений.....	163
5.1.1	Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев.....	163
5.1.2	Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев.....	168
5.1.3	Особенности проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры.....	174
5.1.4	Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений.....	176
5.1.5	Влияние интенсивности света на активность фотосинтеза листьев растений.....	180
5.2	Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у гороха посевного.....	183
5.2.1	Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры.....	183
5.2.2	Генотипическая специфика проявления транспирационной активности листьев у растений культуры.....	189
5.2.3	Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры.....	193
5.2.4	Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений.....	194
5.2.5	Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений.....	195

6 ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА, ТРАНСПИРАЦИИ И УСТЫЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ ЛИСТЬЕВ У СОИ.....	200
6.1 Видовые особенности фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений.....	200
6.1.1 Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев.....	200
6.1.2 Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев.....	205
6.1.3 Устьичная проводимость и ее влияние на интенсивность фотосинтеза и транспирацию листьев растений.....	209
6.1.4 Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений.....	214
6.1.5 Влияние интенсивности света на фотосинтез листьев растений...	217
6.2 Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у культуры сои.....	221
6.2.1 Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры.....	221
6.2.2 Генотипическая специфика проявления транспирационной активности листьев у растений культуры.....	227
6.2.3 Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры.....	231
6.2.4 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений.....	235
6.2.5 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений.....	238
6.3 Фотосинтетическая активность листьев у растений кормовых бобов, чечевицы обыкновенной.....	242
7 МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ, СПОСОБЫ ОЦЕНКИ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА И ОТБОР ПЕРСПЕКТИВНЫХ ФОРМ.....	248
7.1 Отбор перспективного исходного материала по показателям фотосинтетической активности.....	250
7.1.1 Отбор по интенсивности фотосинтеза листьев.....	265
7.1.2 Отбор по устьичной проводимости.....	266
7.1.3 Отбор на светолюбивость.....	268
7.1.4 Отбор по эффективности использования воды.....	269
7.1.5 Отбор на повышенное содержание углекислого газа в воздухе....	272
7.2 Перспективный селекционный материал и источники высокой активности и эффективности использования энергии фотосинтеза....	274
7.3 Связь производственно-экономических показателей сорта с фотосинтетической деятельностью растений зерновых и зернобобовых культур.....	277
7.3.1 Взаимосвязь урожайности и качества зерна с показателями фотосинтеза растений.....	278
7.3.2 Экономическая и социальная значимость полученных результатов исследования.....	292
7.3.3 Внедрение результатов исследования в селекцию, производство и образование.....	299
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	302

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	307
ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	308
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	309
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	394
Приложение А. Погодные условия в годы проведения исследования.....	395
Приложение Б. Характеристика основного опытного материала	396
Приложение В. Показатели фотосинтетической деятельности у сортов яровой пшеницы.....	401
Приложение Г. Показатели фотосинтетической деятельности у сортов озимой пшеницы.....	403
Приложение Д. Показатели фотосинтетической деятельности у сортов гороха посевного.....	412
Приложение Е. Показатели фотосинтетической деятельности у сортов сои.....	416
Приложение Ж. Интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов у сортов сельскохозяйственных культур.....	421
Приложение З. Копии патентов.....	422
Приложение И. Копии авторских свидетельств.....	427
Приложение К. Копии актов внедрения результатов исследования.....	430

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. В настоящее время традиционные методы селекции не в полной мере отвечают стоящим государственным задачам по обеспечению продовольственной безопасности России. На это указывает тот факт, что вследствие искусственного отбора у сельскохозяйственных растений снижается качество зерна, устойчивость к болезням, вредителям и экстремальным факторам погоды (Ильина Л.Г., 1970; Молчан И.М. и др., 1996; Амелин А.В., 2001; Боровик, А.Н. и др., 2012; Омелянюк Л.В. и др., 2023), а у бобовых наблюдается потеря азотфиксирующей способности (Тихонович И.А. и др., 1998). Современные сорта формируют высокий и стабильный урожай лишь в благоприятных погодных условиях и высоком уровне культуры земледелия (Неттевич Э.Д., 1986; Молчан И.М. и др., 1996; Омелянюк Л.В. и др., 2020; Вертикова, Е. А. и др., 2022).

По мнению ряда ученых, это связано с тем, что в результате селекции фотосинтетическая активность растений не увеличивается, а фактически остается на достигнутом в ходе эволюции уровне (Кумаков В.А., 1974, 1985; Абдуллаев Х.А. и др. 2010; Evans L.T. et al., 1970; Evans L.T., 1993, 1997). И, очевидно, энергетических возможностей в настоящее время уже не хватает, чтобы одновременно обеспечить получение высокого, качественного и стабильного урожая, так как для этого требуется значительно больше энергии, чем ее усваивают современные культурные растения (Амелин А.В., 2001). Поэтому и предлагается проводить целенаправленную работу на повышение активности и эффективности фотосинтеза растений, где имеются огромные потенциальные резервы (Ничипорович А.А., 1979; Мокроносков, А.Т., 1981; Long S.P. et al., 2010; Zhu X.G. et al., 2010; Evans J.R., 2013). Это позволит получать не только высокий, стабильный, качественный, но и экологически безопасный урожай за счет существенного снижения применяемых химических средств защиты растений и эффективного использования продуктивной влаги и элементов минерального питания (азота) (Paul F. et al., 2019). Если удастся это

сделать, то сельскохозяйственное производство перейдет на качественно новый этап развития, в основе которого будет лежать использование восполняемого природного источника энергии солнца. Страны, обладающие такими сортами, будут иметь неоспоримые преимущества на агропродовольственном рынке по сравнению с другими его участниками. Поэтому за рубежом в этом направлении активно осуществляется масштабная селекционная работа (Long R. et al., 2008; Zhu X.G. et al., 2010; Ort D., et al., 2015; Carmo-Silva et. al., 2017; Adachi S et al., 2019).

В России селекция по данной проблеме по разным причинам практически не осуществляется. Поэтому разработка научно-методических основ создания сортов с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза является для страны весьма актуальной проблемой, решению которой и посвящена настоящая исследовательская работа.

Степень разработанности проблемы. Теоретические исследования фотосинтеза как физиологического процесса связаны с научными изысканиями К.А Тимирязева (1957), а изучать как фактор продукционного процесса впервые начал А.Л. Иванов (1941), а затем продолжил А.А. Ничипорович (1956), который разработал теорию фотосинтетической продуктивности, доказав, что за счет данного процесса образуется более 95 % сухого вещества растительных организмов (Ничипорович А.А. и др., 1961, 1975,1979). Позже было выявлено, что основными фотосинтетическими органами растений являются листья: у бобов их вклад в фотосистеме растения может достигать 92...94% (Koscielniak J. et al., 1988), у пшеницы – 82% (Кумаков В.А., 1982), у растений гороха – 86% (Амелин А.В., 1997, 1998). Роль же других органов (стебель, колос, ость, бобы) в фотосинтетическом процессе существенно возрастает на завершающих этапах развития растений (Тарчевский И.А., 1977; Чиков В.И. и др., 1977; Чиков В.И., 1987; Игошин А.М. и др.,1982). При этом проявляется выраженная видовая и сортовая специфика (Гавриленко В.Ф, и др., 1980; Абдуллаев Х.А. и др., 2010, 2011, 2013; Зеленский М.И., 1995; Кошкин Е.И., 2008 и др.).

Но, несмотря на это, целенаправленная селекция на повышение фотоэнергетического потенциала культурных растений на основе использования показателей активности и эффективности фотосинтеза растений до первого десятилетия 21-го века фактически не проводилась ни в России, ни в других странах мира (Миракилов Х.М., 2009; Zhu X.G. et al., 2008; 2010), что обусловлено рядом объективных и субъективных причин (Образцов А.С., 1981; Кумаков В.А., 1981,1985; Говенджи, 1987; Richards R.A., 2000; Long R., et al., 2008; Амелин А.В. и др., 2015).

Поэтому рост урожайности сельскохозяйственных культур по-прежнему достигается преимущественно традиционными методами, которые в настоящее время исчерпываются, и для дальнейшего увеличения урожайности требуется активизация фотосинтеза растений (Володарский Н.И. и др., 1978; Гавриленко В.Ф. и др., 1980; Моргун В.В., Прядкина Г.А., 2014; Austin R.B., 1994; Mitchell P.L., Sheehy J.E., 2006; Lawson T. et al., 2012; Ort D., et al., 2015), несмотря на всю сложность этой проблемы (Мокроносов А.Т., 1981; Насыров, 1982; El-Sharkawy M.A., 2004, 2005, 2006). Для ее решения необходимо владеть научно обоснованными методическими подходами и эффективными способами учета показателей фотосинтетической и транспирационной активности листьев при оценке исходного материала и отборе из него перспективных форм.

Цель и задачи исследования.

Цель – повышение конкурентоспособности и эффективности отечественной селекции зерновых и зернобобовых культур на основе разработки научно-методических подходов создания сортов нового поколения, формирующих высокий, стабильный и качественный урожай за счет повышенной активности и эффективности фотосинтетической деятельности растений.

Для достижения данной цели решали *следующие задачи*:

1. Выявить видовые особенности проявления фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений у зерновых (озимая и яровая пшеницы) и зернобобовых (горох, соя, кормовые бобы, чечевица) культур.

2. Выявить сортовую специфику фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений у зерновых и зернобобовых культур.

3. Установить влияние экзогенных факторов на фотосинтетическую, транспирационную и устьичную активность листьев у сортов зерновых и зернобобовых культур.

4. Установить влияние эндогенных факторов на фотосинтетическую, транспирационную и устьичную активность листьев у сортов зерновых и зернобобовых культур.

5. Определить роль показателей активности фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости листьев растений в формировании урожая и качества зерна сортами зерновых и зернобобовых культур.

6. Разработать научно-методические подходы оценки селекционного материала и способы выделения перспективного генетического материала по показателям активности и эффективности фотосинтеза листьев.

7. Выделить источники ценных фотосинтетических признаков и свойств растений для селекции сортов с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза листьев.

8. Вовлечь в селекционный процесс перспективный генетический материал для создания сортов нового поколения – с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза листьев.

Научная новизна диссертационного исследования.

Впервые в России дано научное и методическое обоснование новому направлению селекции – повышение активности и эффективности фотосинтеза на основе комплексной оценки современных сортов и перспективных генотипов у зерновых (озимая и яровая пшеницы) и зернобобовых (горох, соя, кормовые бобы, чечевица) культур по показателям: квантовому выходу флуоресценции хлорофилла, активности электронно-транспортной цепи, интенсивности фотосинтеза, устьичной проводимости, интенсивности транспирации и эффективности использования воды. Выявлен широкий генетический полиморфизм показателей фотосинтетической деятельности листьев растений:

по активности электронно-транспортной цепи: у озимой пшеницы – 50,2-119,3, яровой пшеницы – 56,3-128,9, гороха посевного – 78,5-160,6, сои 101,8-151,2; по квантовому выходу флуоресценции хлорофилла: у озимой пшеницы – 0,120-0,284, яровой пшеницы – 0,134-0,307, гороха посевного – 0,100-0,383, сои – 0,260-0,357; по интенсивность фотосинтеза: у озимой пшеницы – 10,97-25,63, яровой пшеницы – 8,73-17,15, гороха посевного – 7,27-21,38; сои – 6,12-14,38; чечевицы – 2,31-10,01; кормовых бобов – 1,35-4,19 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$.

Установлена зависимость фотосинтетической активности листьев растений зерновых и зернобобовых культур от генотипа, фазы роста, яруса листьев, дневного времени суток, устьичной проводимости, интенсивности транспирации, водного, температурного и светового режимов, концентрации в воздухе CO_2 .

Выявлены видовые закономерности по фотосинтетической активности листьев: в среднем за вегетацию по квантовому выходу флуоресценции хлорофилла листьев зернобобовые культуры (соя и горох посевной) превышают зерновые (яровую и озимую пшеницу) на 62,0%, а по активности электронно-транспортной цепи – на 26,8%. По интенсивности фотосинтеза на единицу поверхности листьев зернобобовые культуры существенно уступают зерновым: в фазу цветения в среднем на 34%, а в фазу налива – на 14%. Но вследствие формирования у растений большей площади листьев (у гороха в 2-3 раза, у сои в 5-8 раз) по сравнению с зерновыми они имеют значительно более высокие потенциальные возможности не только поглощать и усваивать кванты солнечного света (в среднем на 41 %), но и ассимилировать CO_2 из воздуха (в среднем на растение на 93 %).

Выявлены сортовые аспекты протекания реакций фотосинтеза, которые необходимо учитывать при оценке селекционного материала. У сортов зерновых культур наблюдается 2 пика фотосинтетической активности: один в 9:00, а другой – в 13:00 часов. В то же время у сортов сои второй пик активности самый высокий и приходится на 15:00, а у гороха он один и отмечается в 9:00. Наиболее выраженные генотипические различия по интенсивности фотосинтеза у зерновых культур с 8:00 до 11:00 часов, а у

зернобобовых культур: у гороха посевного – с 8:00 до 11:00 часов, у сои – с 9:30 до 12:30 часов по московскому времени. У сортов зерновых культур интенсивность фотосинтеза флаговых листьев изменялась от 13,65 до 14,43 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, у зернобобовых культур ее значение у верхних листьев (3-4-й сверху) варьировало от 10,50 до 11,11 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. Сорты с высокой интенсивностью фотосинтеза верхних листьев, как правило, характеризуются повышенной активностью фотосинтеза по сравнению с нижерасположенными.

Определена степень влияния экзогенных и эндогенных факторов на фотосинтетическую активность современных сортов зерновых и зернобобовых культур.

Выявлена связь показателей фотосинтетической деятельности растений с их урожайностью: у озимой пшеницы – с эффективностью использования воды ($r = 0,46$); у яровой пшеницы – с интенсивностью транспирации ($r = 0,71$); у гороха посевного – с интенсивностью фотосинтеза (r от +0,33 до +0,56); у сои – с интенсивностью фотосинтеза ($r = 0,72$) и устьичной проводимостью ($r = 0,54$).

Теоритическая и практическая значимость работы.

Разработаны способы оценки и отбора перспективного генетического материала по интенсивности фотосинтеза (патент РФ 2626586), устьичной проводимости паров воды (патент РФ 2685151), отзывчивости на освещенность (патент РФ 2694197), эффективности использования воды (патент РФ 2720426 01) и отзывчивости на концентрацию углекислого газа (патент РФ 2740216).

Выделены ценные источники высокой активности фотосистемы II, интенсивности фотосинтеза, устьичной проводимости, эффективности использования воды, отзывчивости на свет и адаптивности к условиям среды для использования в селекции озимой и яровой пшеницы, гороха посевного, сои, кормовых бобов и чечевицы обыкновенной.

Для создания сортов зерновых (озимая и яровая пшеницы) и зернобобовых (горох, соя, кормовые бобы, чечевица) культур с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза разработан методический порядок оценки исходного материала: у зерновых культур по флаговому листу в период

массового налива зерновок с 8:00 до 11:00 часов, а у зернобобовых – по листьям 1-го плодоносящего узла в фазу плоского боба с 8:00 до 11:00 часов у гороха посевного и с 9:30 до 12:30 часов у сои на 3 листе сверху главного стебля. Разработанные способы отбора перспективного генетического материала и методический порядок оценки исходного материала внедрены в селекционном процессе научных учреждений региона при создании сои Мезенка (А.с. №61032 от 11.08.2016), гороха Оптимус (А.с. № 61033 от 19.03.2015) и гречихи Даша (А.с. №68891 от 17.2018).

Экономическая оценка выращивания генотипов с разной активностью и эффективностью фотосинтетической деятельности растений показала, что сорта гороха посевного с высокой интенсивностью фотосинтеза формировали урожайность на 18% больше и сои с высокой устьичной проводимостью на 38%, что позволило повысить рентабельность производства до 70,3%, а прибыль от реализации продукции на 66% и 91%, соответственно.

Целенаправленная селекция зерновых и зернобобовых культур на повышение активности и эффективности фотосинтеза растений позволит повысить их урожайность на 15–20 %, а разработанные способы и методы отбора могут существенно сократить время и трудоемкость селекции на 1-2 года.

С целью практической реализации на горохе посевном было проведено 8 комбинаций парных скрещиваний. Полученные гибриды отличались высокой интенсивностью фотосинтеза: от 7,0 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ у Фараон х Спартак и до 9,5 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ у Пап 485/4 х Фараон. Их оценка по показателям фотосинтеза, продуктивности и биохимическому качеству зерна позволила создать и зарегистрировать сорт гороха посевного Оптимус (авторское свидетельство №61033), районированный по Северо-Западному, Западно-Сибирскому региону страны. Оценка коллекции перспективных сортов и генотипов сои по показателям качества зерна и фотосинтетической деятельности растений послужила основой для выведения сорта Мезенка (авторское свидетельство №61032).

Для создания адаптивных сортов озимой пшеницы предложена схема скрещивания выделенных генотипов по комплексу полезно-хозяйственных признаков, полученные гибриды в настоящий момент находятся в селекционной проработке. Установленное широкое варьирование генотипов яровой пшеницы по показателям фотосинтеза позволило выделить родительские формы и составить схемы скрещивания, полученные гибридные линии по показателям фотосинтеза превышают или не уступают родителям. Их можно рекомендовать для селекции культуры по созданию сортов нового поколения – с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза.

Результаты исследования о видовых и сортовых особенностях фотосинтетической активности листьев растений зерновых и зернобобовых культур используются в образовательном процессе при подготовке магистров по направлению 35.04.04 «Агрономия», профиль «Научно-методические основы селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур» и при подготовке аспирантов по специальности 4.1.2 «Селекция, семеноводство и биотехнология растений», а также на курсах повышения квалификации по дополнительной профессиональной программе «Показатели фотосинтетической деятельности растений в селекции сельскохозяйственных культур».

Методология и методы исследования.

Исследование проводилось полевыми, вегетационными и лабораторными методами на основе системного подхода в селекции (Образцов А.С., 1981; 1987) с использованием современного научного оборудования и приборов, позволяющих исследовать фенотипические и генотипические особенности реакций световой и темновой фаз фотосинтеза. Сорты и генотипы для исследования подбирались исходя из основных принципов морфофизиологического моделирования перспективных сортов (Кумаков В.А., 1980).

Полученные в ходе проведенных экспериментов данные проходили математическую и статистическую обработку (дисперсионный и корреляционный анализ) с помощью компьютерных программ на основе методики полевого опыта Б.А. Доспехова (1985).

Положения, выносимые на защиту.

1. Видовые особенности фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений у зерновых (озимая и яровая пшеницы) и зернобобовых (горох посевной, соя) культур в условиях Центрально-Черноземного региона РФ и их значение в селекции.

2. Генотипическая специфика фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев у зерновых (озимая и яровая пшеницы) и зернобобовых (горох посевной, соя) культур и ее использование при создании сортов нового поколения, формирующих высокий, стабильный и экологически безопасный урожай за счет повышенной активности и эффективности фотосинтетической деятельности растений.

3. Способы отбора перспективного исходного материала у озимой и яровой пшеницы, гороха посевного и сои по интенсивности фотосинтеза, устьичной проводимости, эффективности водопотребления, отзывчивости на инсоляцию и повышенную концентрацию CO₂ в воздухе.

4. Перспективный исходный материал и источники повышенной активности и эффективности фотосинтеза листьев для использования в селекции зерновых (озимая и яровая пшеницы) и зернобобовых (горох посевной, соя, кормовые бобы, чечевица) культур.

Степень достоверности и апробация результатов исследования. Достоверность результатов исследований подтверждена многолетними полевыми, вегетационными и лабораторными опытами, которые были проведены на высоком методическом уровне с использованием современных высокоточных приборов, а также статистической обработкой данных, публикациями автора и публичным их представлением на различных научных мероприятиях.

Материалы диссертации доложены: на ежегодных заседаниях кафедры земледелия, селекции и растениеводства ФГБОУ ВО Орловского ГАУ; Межвузовском региональном конкурсе научных работ среди студентов, аспирантов, молодых ученых, посвященном 125-летию со дня рождения Н.И.

Вавилова (ФГБОУ ВО Орловский ГАУ г. Орел, 13-14 ноября 2012 г.) (очно); Региональной научно-практической конференции «Использование генетических ресурсов сельскохозяйственных растений в современном земледелии» (ФГБОУ ВО Орловский ГАУ, г. Орел, 21-22 марта 2012 г.) (очно); VIII Международной научно-практической конференции «ИнформАгро-2016» «Научно-информационное обеспечение инновационного развития АПК» (заочно) (ФГБОУ ВО «РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева», г. Москва, 25-27 мая 2016 г.); Московском международном салоне образования (очно) (г. Москва, ВДНХ, 13-16 апреля 2016 г.); III Среднерусском экономическом форуме (очно) (2014 г., г. Курск); Международной научно-практической конференции, посвященной 130-ой годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова «Вавиловские чтения – 2017» (заочно) (ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ, г. Саратов, 15–16 ноября 2017); Международной научно-практической конференции, посвященной 131-ой годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова «Вавиловские чтения – 2018» (заочно) (ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ, г. Саратов, 2018); Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Роль молодых ученых в инновационном развитии сельского хозяйства» (очно) (ФГБНУ ФНЦ ЗБК, г. Орел, 11-14 ноября 2019 г.); Международной научно-практической конференции «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям», посвященной 100-летию монографии Н.И. Вавилова (очно) (ФГБНУ ВНИИФ, г. Москва 25-28 июня 2019 г.); Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию открытия закона гомологических рядов и 133-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова (заочно) (ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ, г. Саратов, 2020); Международной научно-практической онлайн-конференция молодых ученых и специалистов «Актуальные вопросы и инновационные направления развития АПК глазами молодых ученых» (он-лайн) (ФГБНУ ФНЦ ЗБК, г. Орел, 24 ноября 2021 г.) и др.

Исследования были также представлены на выставках и конкурсах: конкурс научных достижений в области АПК «Золотая осень-2017», октябрь 2017 года, г. Москва, ВДНХ (серебряная медаль); конкурс научных достижений

в области АПК «Золотая осень-2018», октябрь 2018 года, г. Москва, ВДНХ (золотая медаль); конкурс инновационных проектов в рамках Международной выставки в Воронежском ГАУ 13-14 ноября 2019 года, г. Воронеж (золотая медаль); Международная выставка «Хлеб, ты – мир», октябрь 2019 года, г. Калуга (диплом участника); конкурс научных достижений в области АПК «Золотая осень-2021», октябрь 2021 года, г. Москва (бронзовая медаль), конкурс научных достижений в области АПК «Золотая осень-2022», октябрь 2022 года, г. Москва (серебряная медаль).

Соответствие диссертации паспорту научной специальности. Исследование выполнено в соответствии с паспортом специальностей ВАК Министерства науки и высшего образования РФ по специальности 4.1.2. «Селекция, семеноводство и биотехнология растений» (пп. 2, 4, 5, 6, 7, 14, 15).

Публикация результатов исследования. Научные результаты исследования опубликованы в 75 научных работах, из них в рецензируемых научных изданиях – 23, в журналах, индексируемых в базах Web of Science и Scopus – 3, монография (в соавторстве) – 1, патентов РФ – 5, авторских свидетельств на сорта – 3.

Личный вклад соискателя. Соискатель лично проводил анализ литературных сведений по теме диссертации; определял подходы и методы исследования, планировал и проводил опыты; осуществлял текущие учеты и наблюдения, статистическую обработку, анализ и обобщение полученных экспериментальных данных; готовил научные статьи для публикации, доклады выступлений на научных конференциях, круглых столах, кафедральных отчетах и семинарах.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 435 страницах и включает: обзор литературы, экспериментальную часть из 7 глав, заключение, предложения по использованию результатов исследования, список литературы и приложения. В работе содержится 53 таблицы, 195 рисунков и 10 приложений. Список литературы включает 735 литературных источников, из которых 494 на иностранных языках.

***Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность научному консультанту – профессору кафедры земледелия, селекции и растениеводства, директору ЦКП Орловского ГАУ «Генетические ресурсы растений и их использование», доктору сельскохозяйственных наук Амелину Александру Васильевичу за ценные советы в проведении исследований и подготовке диссертации; руководителю научного центра ФГБНУ ФНЦ ЗБК, член-корреспонденту РАН, доктору сельскохозяйственных наук Зотикову В.И. и зав. лабораторией Шатиловской СХОС, доктору сельскохозяйственных наук Мазалову В.И. за предоставленные возможности использования материально-технической базы учреждения; селекционеру ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ, кандидату сельскохозяйственных наук Городову В.Т. за плодотворную совместную работу, а также сотрудникам ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование», аспирантам кафедры земледелия, селекции и растениеводства ФГБОУ ВО Орловский ГАУ, коллегам и членам семьи за поддержку и помощь.*

1 ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Солнечная энергия – это самый доступный и распространенный источник возобновляемой энергии на нашей планете (Тимирязев А.К., 1957; Ничипорович А.А., 1979; Мокроносков А.Т., 1979, 1981). Эволюция породила широкий спектр организмов как автотрофных, так и полуавтотрофных (Wang L. et al., 2011), способных использовать эту энергию для синтеза биомассы посредством фотосинтеза (Ballottari M. et al., 2012). Поэтому знания о механизмах данного уникального процесса, о его видовых и генотипических особенностях у культурных растений имеет исключительное и теоретическое, и практическое значение, в том числе для селекции.

1.1 Значение фотосинтеза для роста, развития и формирования продуктивности

Фотосинтез – это биологический процесс, в результате которого производятся органические соединения углерода с использованием солнечной энергии, воды и атмосферного углекислого газа (CO_2). В этом процессе атмосферный CO_2 после прохождения ряда этапов фотосинтетического восстановления превращается в углеводы (Evans J.R., 2013).

С момента открытия Джозефом Пристли (Hill R., 1972) и до настоящего времени фотосинтез является одной из важных областей современных исследований продукционного процесса растений в целом и сельскохозяйственных культур в частности (Ничипорович А.А., 1979; Мокроносков А.Т., 1979, 1981 Коломейченко В.В., Беденко В.П., 2008; Ort D. et al., 2015; Carmo-Silva E. et al., 2017).

Интерес к изучению данного процесса состоит в том, что за счет него образуется более 95 % сухого вещества растительных организмов (Ничипорович А.А. и др., 1961). Сложность в данном случае определяется тем, что контроль фотосинтеза распределяется между многими метаболическими компонентами и процессами, которые могут различаться по важности в

зависимости от различных условий окружающей среды и особенностей растений (генетических, физиологических и структурных) (Курсанов А.Л., 1976, 1984; Мокроносов А.Т., 1983; Lawlor D.W., Tezara W. 2009).

Основной целью современных сельскохозяйственных исследований является повышение урожайности при оптимизации эффективности использования ресурсов (Carmo-Silva E. et al., 2017). В нашей стране активные исследования по оптимизации продукционного процесса растений, фотосинтеза и урожайности начались с разработки сначала А.Л. Ивановым (1941), а затем А.А. Ничипоровичем (1956) теории фотосинтетической продуктивности. Между максимальной скоростью роста многих культур и потенциальным фотосинтезом листьев была обнаружена положительная корреляция (Murata Y., 1981).

Однако существуют ограничения для продуктивности сельскохозяйственных культур, которые устанавливаются их термодинамическими взаимодействиями со средой выращивания и приводят к существенным изменениям в эффективности поглощения (захвата) световой энергии и эффективности ее преобразования в биомассу (Murchie E.H. et al., 2009).

В продукционном процессе растений формирующиеся при фотосинтезе ассимиляты распределяются между аттрагирующими частями растения (вегетативные или генеративные органы, ткани) в зависимости от их запросов, которые значительно меняются в онтогенезе (Курсанов А.Л., 1976) и активности протекающих в них биосинтетических процессов при тесной связи с факторами окружающей среды (Коновалов Ю.Б., 1981).

Повышенная сила оттока ассимилятов также может способствовать усилению ассимиляции CO_2 и, следовательно, вкладу фотосинтеза в урожайность зерна (Richards R.A., 2000; Pepler S. et al., 2005).

Однако оптимальный баланс между донором и акцептором в равной степени зависит от силы как одного, так и другого. Это позволяет сортам с высоким фотосинтетическим потенциалом листьев в различных условиях поддерживать активный рост на протяжении всего развития и стабильно обеспечивать высокие урожаи (Carmo-Silva E. et al., 2017).

При разработке Ничипоровичем А.А. (1956) теории фотосинтетической продуктивности было установлено и научно обосновано, что при сложившейся системе земледелия и растениеводства сорта преобразуют фотосинтетически активную радиацию в накоплении урожая с КПД всего лишь 0,1–0,5%, в лучших случаях – 1–2%. В современных условиях интенсивные сорта сельскохозяйственных культур могут использовать ФАР с КПД 2-3% (Monteith J.L., 1977; Piedade M.T.F. et al., 1991; Beale C.V., Long S.P., 1995), тогда как теоретический верхний предел эффективности фотосинтеза растений может достигать 4,6% для растений С3 и 6,0% для растений С4 (Zhu X.G. et al., 2008, 2010), этого возможно достигнуть путем целенаправленного изменения на уровне растений или агроценоза (Ничипорович А.А., 1977).

Теоретический верхний предел для эффективности фотосинтеза растений был оценен на основе подробного поэтапного анализа биофизических и биохимических подпроцессов растений при условии, когда температура листа составляет 30 °С, концентрация атмосферного CO₂ 387 ppm и относительно полный солнечный спектр на поверхности Земли (Zhu X.G. et al., 2008, 2010). Эффективность использования солнечной энергии возрастает более чем вдвое, если рассчитывать ее только в отношении фотосинтетически активного излучения – ФАР (Zhu X.G. et al., 2008).

Самые высокие краткосрочные коэффициенты полезного действия, наблюдаемые для растений в полевых условиях, оцениваемые по максимальным темпам роста, составляют около 3,5% для С3 и 4,3% для растений С4, и снижаются до 2,4% и 3,4% при расчете в течение полного вегетационного периода (Monteith J.L., 1977; Piedade M.T.F. et al., 1991; Beale C.V. et al., 1995).

Потенциальная фотоассимиляционная способность, как правило, существенно превышает показатели, наблюдаемые в производственных условиях (Murchie E.H. et al., 2009), так как на показатели фотосинтеза значительно влияют условия его реализации в агроценозе.

1.2 Эндегенные факторы, определяющие активность и эффективность фотосинтеза

Первые исследования в области изучения генотипических особенностей фотосинтетической деятельности сельскохозяйственных культур были сосредоточены на вопросах оптимизации ассимиляционной листовой поверхности, архитектоники растений (Кумаков В.А., 1971, 1982, 1985; Mahon J. D. et al., 1981) и агрофитоценоза (Ничипорович А.А., 1977, 1979), в том числе посредством разработки моделей перспективных сортов (Кумаков В.А., 1980, 1985; Образцов А.С., 1981, 1987; Роджер М. и др., 1987; Амелин А.В., 2001).

Архитектоника растения и ее влияние на фотосинтетическую активность и эффективность агрофитоценоза. Фотосинтез сельскохозяйственных растений во многом определяется их взаимодействием в агрофитоценозе, а также существенно зависит от направления света и его распределении в посевах (Goudriaan J. et al., 1994; Шульгин И.А., 1973; Тооминг Х.Г., 1977; Росс Ю.К., 1975). Свет в посевах культур неоднородно распределен в горизонтальной и вертикальной плоскости (Li T. et al, 2014). Интенсивность света обычно уменьшается экспоненциально сверху вниз в пологом посевах, а распределение описывается законом Ламберта-Бера (Monsi M. et al., 2005) и зависит от положения солнца над уровнем горизонта (Allen L.H., 1974; Morris J.T., 1989).

В естественной среде плотность потока фотосинтетических фотонов (PPFD) колеблется в зависимости от времени суток и сезонов (Assmann S.M. et al., 2001), что обусловлено изменениями облачности в течение дня, угла наклона солнца и затенения от соседних листьев в посевах (Pearcy R.W., 1990; Chazdon R.L. et al., 1991; Way D.A. et al., 2012).

На распределение света и фотосинтез листьев большое влияние оказывает архитектоника растений (Шульгин И.А. и др., 1975; Li T. et al, 2014; Sarlikioti V. et al. 2011a, b), а также густота посева (Ахмедова П.М., 2013).

На эффективность фотосинтетической деятельности агроценозов и распределение света вглубь посева не маловажное значение оказывают

облиственность растений, их устойчивость к полеганию, ветвление и ориентация листьев (Амелин А.В., 2001; Зеленский Г.Л. и др. 2004).

Например, структура посева, в которой верхние листья ориентированы вертикально, улучшает распределение света внутри его и тем самым повышает эффективность использования фотосинтетического углерода. Данная стратегия, к примеру, способствовала повышению урожайности супергибридного риса (Long S.P. et al., 2006).

Вглубь полога посева проникает в первую очередь рассеянный свет, в силу этого предполагается, что нижние листья в целом получают в среднем более высокую интенсивность света (Li T. et al, 2014), например, в пасмурную погоду. Многие исследования показывают, что растения используют рассеянный свет более эффективно, чем прямой свет (Cohan D.S. et al., 2002; Farquhar G.D. et al., 2003; Gu L. et al., 2003; Alton P.V. et al., 2007; Mercado L.M. et al., 2009). В то же время, ежедневный фотосинтез плотных посевов растений ограничен количеством света, достигающего нижних листьев. Поэтому оптимальная архитектура растений для монокультуры заключается в минимальном размере светособирающей площади для верхних листьев с постепенным увеличением фотоассимиляционной поверхности при уменьшении интенсивности света в глубине посева (Ort D.R. et al., 2011). То есть активность и эффективность фотосинтеза листьев в пологе посева определяется их расположением на разных ярусах растений.

Фотосинтетическая активность листьев на разных ярусах растения определяется не только интенсивностью света, проникающего в полог посева, но и приспособленностью их к рассеянному или прямому свету, что достигается посредством изменения их морфологических и анатомических признаков (Spitters C.J.T., 1986; De Pury D.G.G. et al., 1997; Wang Y.P. et al., 1998; Hemming S. et al., 2007; Brodersen C.R. et al., 2008; Johnson I.R. et al., 2010; Markvart J. et al., 2010).

В последнее время растет интерес к генетическому контролю габитуса растений (Kessler S. et al., 2004). Например, зеленая революция во многом была

достигнута внедрением генов карликовости (Rht у пшеницы, а у гороха det) и увеличением распределения ассимилятов в зерно (Hedden P., 2003).

Динамика фотосинтетической активности листьев в онтогенезе растений. Известно, что в период генеративного развития растений, формирующиеся семена и плоды становятся главными аттрагирующими центрами образующихся фотоассимилятов. В силу этого повышенный на них запрос способствует активному росту фотосинтетической активности листьев (Курсанов А.Л., 1984; Мокронос А.Т., 1982; Richards R.A., 2000; Pepler S. et al., 2005). И закономерно, что по мере созревания плодов и семян наблюдается выраженный спад фотосинтетической активности листьев, сопровождаемый в том числе и процессами их старения (Мокронос А.Т., 1982; Carmo-Silva E., et al., 2017).

На фоне таких общих тенденций в динамике фотосинтетической активности растений обнаружены и значимые видовые различия (Кошкин Е.И., 2014). По нашим данным у гречихи, сои и гороха посевного пик фотосинтетической активности обычно проявляется в период формирования и массового налива семян: при переходе растений от вегетативных фаз роста к генеративному периоду развития интенсивность фотосинтеза листьев увеличивается на 18 и 25 % соответственно. У растений же злаковых культур пик фотоактивности листьев приходится на фазу трубкования (Чекалин Е.И. и др., 2020), что совпадает с закладкой колоса и продолжением активного вегетативного роста растений в этот период развития растений (Куперман Ф.М., 1977).

У злаковых зерновых культур отмечается одинаковый характер в фотосинтетической деятельности растений и при дальнейшем развитии растений: начиная с фазы трубкования проявляется постепенное затухание интенсивности поглощения молекул углекислого газа (Кошкин Е.И., 2014). Заметнее всего интенсивность фотосинтеза растений пшеницы убывает после фазы цветения, что некоторые исследователи связывают со снижением и активности, и количества Рубиско в листьях (Carmo-Silva E., et al., 2017).

Такой характер проявления активности фотосинтеза листьев в онтогенезе растений, очевидно, можно объяснить соответствующими изменениями донорно-

акцепторных отношений между ассимилирующими и запасающими органами (Мокроносов А.Т., 1981, 1988; Чиков В.И., 1987, 2008; Кефели В.Н. и др., 1988).

Роль фотоассимиляционной поверхности в продукционном процессе растений. Урожай культур во многом обусловлен сложными физиологическими и биохимическими реакциями фотосинтеза прежде всего листьев (Biswal A.K. et al., 2013), несмотря на то, что в процессе фотосинтеза принимают участие все хлорофилл содержащие органы растения, (Кумаков В.А., 1982).

К примеру, у гороха на долю листьев приходится 85...90% фотовосстановительного и хлорофильного потенциала растения, тогда как вклад стебля оценивается всего лишь в 3...5% (Амелин А.В., 2001). По мнению Р.Х. Макашевой (1973, 1979), у гороха типы листа влияют на продуктивность в большой степени по причине различной ассимиляционной поверхности.

У зерновых культур основным фотосинтезирующим органом во время репродуктивного развития являются флаговые листья – основные источники ассимилятов, необходимые для роста растений и развития зерновок (Waters S.P. et al., 1980; Simpson R.J. et al., 1983; Fischer R.A. et al., 1998; Lopes M.S. et al., 2006; Gaju O. et al., 2016), а также считывания сигналов окружающей среды для адаптации (Biswal A.K. et al., 2013; Tian Y. et al., 2015).

Но на завершающих этапах развития существенно возрастает роль других органов в фотосистеме растений (Тарчевский И.А., 1977; Чиков В.И., и др., 1977; Игошин А.М. и др., 1982). Например, установлено, что в период налива и созревания зерна у пшеницы фотосинтез колосовых чешуй вносит даже больший вклад в формирования зерна, чем флаговые листья (Araus J.L. et al., 1987; Zhu C.-W. et al., 2008; Sanchez-Bragado R. et al., 2014). При благоприятных условиях и в зависимости от генотипа пшеницы флаговый лист пшеницы обеспечивает 45–58% характеристик фотосинтеза (Xu H. et al., 1995) и 41-43% ассимилятов, используемых при заполнении зерна после цветения (Sharma S.N. et al., 2003).

У ряда культур установлена тесная связь площади листьев с продуктивностью и урожайностью культуры (Васаев В.А., 1977; Зуборева К.Ю., 2001). Отмечается, что взаимосвязь листовой поверхности с конечной

урожайностью сорта сохраняется лишь до определенных размеров (Ничипорович А.А., 1963, 1966; Устенко Г.П., 1963; Довнар В.С., 1970) и во многом определяется индексом листовой поверхности (Роджер М. и др., 1987).

Для селекции рекомендуют определять и добиваться оптимальной площади и структуры площади листьев для каждой культуры и сорта в конкретной природно-климатической зоне, так как оптимальная архитектура посевов обеспечивает возможность максимально эффективно и без потерь поглощать солнечную энергию и тем самым повышать продуктивность фотосинтеза и, в конечном счете, урожая (Ничипорович А.А., 1966, 1977; Шульгин И.А., 1973; Росс Ю.К., 1975; Тооминг Х.Г., 1972, 1977; Беденко В.П., 1980).

У зерновых выявлена высокая взаимосвязь между временем функционирования флагового листа с урожайностью зерна и уборочным индексом после фазы цветения (Carmo-Silva E., et al., 2017). Поэтому контролируемое продление срока жизни листьев обеспечивает непрерывное поступление ресурсов для налива зерна, увеличивая тем самым урожайность сорта (Pepler S. et al., 2005).

Большую роль играет фотоактивность и в начальные фазы роста растений, так как позволяет обеспечить конкурентное преимущество растений культуры перед сорняками (Coleman R.K. et al., 2001; Ort D.R. et al., 2011). Быстрое смыкание растений в посевах увеличивает фотосинтетическую эффективность агрофитоценоза (Richards R.A., 2000).

Тем не менее чрезмерное нарастание листовой поверхности при благоприятных условиях не всегда выгодно растениям, так как может вызвать самозатенение листьев в посевах (Evans L.T., 1993). Поэтому предлагается определить оптимальный баланс между быстрым и ранним развитием и чрезмерным нарастанием листовой поверхности (Carmo-Silva E. et al., 2017).

По мере старения листьев показатели фотосинтеза снижаются: содержание хлорофилла, общее содержание растворимого белка, а также количество и активность Rubisco (Carmo-Silva E. et al., 2017).

Влияние устьичной проводимости листьев на параметры фотосинтеза и транспирации растений. Фотосинтетическая деятельность листьев во многом определяется деятельностью устьичного аппарата – устьичной проводимостью. Устьица регулируют диффузию газов между листом и внешней атмосферой, определяя скорость ассимиляции CO_2 , потерю воды и испарительное охлаждение (Farquhar G.D. et al., 1989; Atkinson C.J. et al., 2000; Li F. et al., 2002). При этом интенсивность прохождения воды через устьица на порядок больше, чем скорость поглощения CO_2 , что определяется большим градиентом концентрации воды между межклеточными пространствами внутри листа и внешней атмосферой, а также биохимическими ограничениями фотосинтеза. Чтобы поддерживать оптимальный баланс между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией, замыкающие клетки устьиц постоянно приспосабливаются к внешним и внутриклеточным сигналам (Lawson T. et al., 2014).

Ряд исследований показал сильную корреляцию между интенсивностью фотосинтеза и устьичной проводимостью (Wong S. et al., 1979; Farquhar G.D. et al., 1982). Причем высокие значения проводимости обычно связаны с высоким уровнем фотосинтеза и урожайности культур (Fischer R.A. et al., 1998). Эта корреляция обычно наблюдается в контролируемых условиях, однако в условиях полевых опытов устьичная проводимость не всегда тесно связана с интенсивностью фотосинтеза (Knapp A.K. et al., 1987, 1990).

Теоретическая максимальная устьичная проводимость листовой поверхности во многом определяется плотностью устьиц на листе, размером и максимальной площадью пор (Franks P.J. et al., 2009). Отмечается, что плотность устьиц положительно связана с фотосинтетической способностью растений (Frank D.C. et al., 2015; Mc Elwain J.C. et al., 2016). При этом проявляются видовые особенности, к примеру, у изогенных линий ячменя не наблюдается увеличения устьичной проводимости при увеличении плотности устьиц, что авторы связывают с одновременным уменьшением их размера (Jones H.G., 1977).

Устьичная проводимость определяется анатомическими и

поведенческими характеристиками (Faralli M. et al., 2019), но и те и другие сильно различаются между видами и внутри видов (Tichá I., 1982; Lawson T. et al., 1999; Lawson T. et al., 1998). Связано это с тем, что устьица постоянно регулируют апертуру в ответ на воздействие факторов окружающей среды, например, свет, доступность воды растениям (Lin Y.S., et al., 2015), гормональные изменения, например, содержание абсцизовой кислоты (Hassidim M., et al., 2017; Haworth M., et al., 2018), а также изменения в мезофилле листа (Lawson T. et al., 2018; Matthews J.S., et al., 2018). В конечном счете это направлено на регулирование баланса между поглощением CO₂ и потерей воды.

Изменения в устьицах тесно связаны с динамикой тургора листа в течение дня: открытие устьиц утром увеличивает транспирацию и снижает водный потенциал листа и, следовательно, тургорное давление (Ache P. et al., 2010). Динамика тургора листа, в свою очередь, влияет на устьичную проводимость (Buckley T.N., 2005; Mc Adam S.A.M. et al., 2016).

Особенно сильно устьичная проводимость уменьшается с увеличением уровня водного стресса в почве, что приводит к снижению водного потенциала листьев (Goto K. et al., 2021) и потенциала воды в стебле (Morandi B. et al., 2014).

Поэтому, чтобы противодействовать высокой транспирации в сухом воздухе или при высоких скоростях ветра, устьица большинства растений ссужают свои отверстия (Franks P.J. et al., 1999) и, соответственно, уменьшают устьичную проводимость. А так как тургорное давление в клетках хорошо коррелирует с максимальной устьичной проводимостью, изменения температуры воздуха в течение дня во многом определяет и дневные вариации устьичной проводимости листьев, вызывая полуденное снижение фотосинтеза (Rodriguez-Dominguez C.M. et al, 2019).

Несомненно, такой характер изменения в устьичном аппарате и устьичной проводимости нужно учитывать при изучении и оценке генотипов сельскохозяйственных культур, особенно в полевых исследованиях, принимая во внимание, что высокоэффективная регуляция устьиц характерна для растений с высокой интенсивностью фотосинтеза (Haworth M. et al., 2018).

Взаимосвязь эффективности использования воды и фотосинтеза. Доступность воды является одним из основных факторов, определяющих производство сельскохозяйственных культур и качество урожая (Chandler J.W. et al., 2003), так как существенно влияет на работу устьиц (Ache P. et al., 2010), которые обеспечивают активное регулирование углеводного и водного обменов растений, то есть фотосинтез и транспирацию (Fischer R.A. et al., 1998).

На транспирацию растения иногда затрачивают до 60-70% преобразованной солнечной энергии фотосинтезом (Слейчер Р., 1970), но она жизненно необходима для полноценного роста и развития растений (Тимирязев К.А., 1957). Поэтому на современном этапе селекции сельскохозяйственных культур все больше внимания уделяют эффективности использования воды растениями.

Показатель эффективности использования воды растениями в последнее время определяют методом расчета соотношения интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации (Polley W.H., 2002). Чаще всего его используют для выделения сортов с повышенной засухоустойчивостью (Li H. et al., 2017) и в изучении этапов эволюции фотосинтеза (Рахманкулова З.Ф. и др., 2018).

Известно, что у растений эффективность водопотребления существенно зависит как от технологии их культивирования и экологических условий произрастания, так и наследственных особенностей (Zhang S.Q. et al., 2002).

Исследования показывают, что более мелкие и быстро реагирующие устьица минимизируют воздействие чрезмерных градиентов водного потенциала через растение и помогают защитить ксилему растения от нарушения водного транспорта (Franks P.J. et al., 2009). То есть устьица меньшего размера способны быстрее реагировать на изменения внешней среды (Hetherington A.M. et al., 2003; Franks P.J. et al., 2007), что позволяет повысить эффективность водопользования и оптимизировать накопление углерода по отношению к потере воды (Cowan I.R. et al., 1977). Контроль открытия и закрытия устьиц определяет долю максимальной устьичной проводимости, при которой лист работает (Franks P.J. et al., 2001).

При этом краткосрочные динамические изменения в окружающей среде

приводят к отсутствию синхронности между устьичной проводимостью и интенсивностью фотосинтеза, поскольку устьичные реакции на изменение сигналов окружающей среды часто значительно медленнее, чем фотосинтез, что приводит к временному разрыву сопряженности между данными процессами. Поэтому это может ограничивать фотосинтетическую ассимиляцию углерода и снижать эффективность использования воды растениями (Matthews J.S. et al., 2018, Lawson T., 2014; Mc Ausland L., 2016).

Пигменты и ферменты растений, влияющие на фотосинтетическую деятельность растений. У высших растений выделяют следующие пигменты: хлорофиллы (Андрианова Ю.Е. и др., 2000), каротиноиды (Demmig-Adams et al., 1996), ксантофиллы, пигменты виолксантинового цикла (Demmig-Adams et al., 1995), к которым часто относят антоцианы (Novak, A.B. et al., 2011). Пигменты высших растений не только определяют окраску фотосинтезирующих органов (Юркова А.А., 2021), но и являются основными субединицами клетки, в которой происходят реакции фотосинтеза (Говинджи, 1987).

Первый этап фотосинтеза состоит в поглощении солнечной энергии пигментами, связанными с белковыми комплексами, называемыми фотосистемами, которые катализируют транспорт электронов от доноров электронов, расположенных на внутренней поверхности тилакоида, к акцепторам, расположенным на внешней поверхности (Ben Shem A. et al., 2003; Voeckema E.J. et al., 1995). В рамках фотосистем функционируют светособирающие комплексы, которые отвечают за сбор света и передачу энергии в реакционные центры (Ballottari M. et al., 2012).

В случае высокого светового напряжения светособирающие комплексы антенной системы фотосистемы II (PSII) эффективно рассеивают энергию, поглощенную в избытке в виде тепла, с помощью фотозащитного механизма, известного как нефотохимическое гашение (NPQ). Этот процесс ограничивает чрезмерное сокращение цепи переноса электронов и энергии к кислороду с образованием токсичных активных форм кислорода (АФК) (Horton P., 1996, Niyogi K.K., 1999).

Кроме этого, пигменты, входящие в светособирающие комплексы, также играют роль в фотозащите: в условиях избыточного освещения реакционные центры не могут эффективно гасить возбужденные состояния хлорофилла, приводя к увеличению времени его жизни (Niyogi K.K., 1999).

Ксантофиллы играют роль как в поглощении света, так и в фотозащите, поэтому являются важными компонентами светособирающих антенн (Liu Z. et al., 2004). Основой светособирающего комплекса II являются: лютеин, неоксантин и пигменты виолаксантинового цикла (виолаксантин, зеаксантин) (Liu Z. et al., 2004).

На оптимальную концентрацию фотосинтетических пигментов влияют пространственные и временные неоднородности света внутри посева (Zhu X.G. et al., 2004a). Оптимальная концентрация хлорофилла может зависеть от интенсивности развития посева, так как определяет, насколько быстро происходит самозатенение (Ort D.R. et al., 2011). Кроме того, листья разных ярусов внутри посева часто выполняют разные физиологические и фотосинтетические свойства, например: листья, адаптированные к затенению, характеризуются развитым светособирающим комплексом по сравнению с листьями, адаптированными к сильному освещению (Evans J. R., 1989; Nikosaka K. et al., 1995). Листья разных культур могут иметь различные физиологические свойства. К примеру, длительное время оставаться зелеными и поддерживать активный фотосинтез растений (Wright et al., 2004) и оптимальную концентрацию хлорофилла (Ort D.R. et al., 2011).

Скорость ассимиляции CO_2 определяется не только переносом электронов между фотосистемами, но и активностью фермента Рибулозо-1,5-бисфосфат (RuBP) карбоксилаза / оксигеназа (Rubisco, EC 4.1.1.39) (Ogren W., 1971) или РБФК/О (Кулаева О.Н., 1997), на долю которого приходится более половины растворимого белка в листьях (Carmo-Silva E. et al., 2017).

РБФК/О является самым распространенным белком на Земле (Ellis R.J., 1979; Raven J.A., 2013). Он характеризуется относительно низкой скоростью каталитического оборота (Mc Nevin et al. 2006), поэтому для поддержания

адекватных скоростей фотосинтеза требуются большие количества фермента (Carmo-Silva E. et al., 2015). При низких уровнях освещения ассимиляция CO_2 , как правило, ограничивается регенерацией РБФК/О (von Caemmerer S., 2000), что очень часто оказывает существенное влияние на скорость фотосинтеза в посевах полевых культур (Spreitzer R.J. et al., 2002).

Оптимальный фотосинтез требует точного баланса между активностью Rubisco и циклом Кальвина (Salvucci M.E., 1989; Raines C.A., 2003), а максимальное производство растительной биомассы зависит от адекватной способности потребляющих органов эффективно использовать фотоассимиляты (Carmo-Silva E. et al., 2015). Повышение эффективности карбоксилирования РБФК может способствовать поддержанию или улучшению усвоения CO_2 при одновременном снижении распределения ресурсов для Rubisco, что должно привести к повышению эффективности использования ресурсов (Carmo-Silva E. et al., 2015). Прогнозируется, что снижение содержания Rubisco на 15-20% приведет к 10% сокращению потребности азота в растениях (Reynolds M. et al., 2012).

1.3 Влияние условий среды на фотосинтетическую деятельность

Ограниченные способности растений регулировать свою внутреннюю среду (особенно температурный и водный режимы) определяют необычайно высокую зависимость растениеводства от почвенно-климатических и погодных условий, основные параметры которых в полевых условиях оптимизировать только за счет агротехники невозможно (Жученко А.А., 2011).

Влияние условий произрастания на продолжительность и характер вегетации бывает настолько значительным, что приводит к резкому снижению урожайности и даже полной гибели посевов. Следовательно, недооценка одного из факторов может привести к неправильным выводам и рекомендациям, а в конечном итоге – к негативным последствиям (Korpen D. et al., 1985; Wurbs A.A., 1986).

Важнейшие адаптивные свойства биологических компонентов агроэкосистем эволюционно и генетически ограничены (Жученко А.А., 2011). Рост потенциальной продуктивности сортов и гибридов в результате селекции приводит к снижению их устойчивости к неблагоприятным (абиотическим и биотическим) факторам внешней среды (Молчан А.И. и др., 1996). В результате вариабельность относительной величины и качества урожая при погодных флуктуациях возрастает (Жученко А.А., 1990).

Растения гораздо более динамичны, чем мы обычно ожидаем. Такое динамическое поведение имеет первостепенное значение для их работы в естественных условиях, когда ресурсы распределены неоднородно в пространстве и времени. Однако даже в условиях, которые не оказывают немедленного стресса, растения работают во временной и пространственной гетерогенной среде. Выбор более эффективных структур или функций для использования неоднородно распределенных ресурсов в процессе эволюции очевиден (Schurr U. et al., 2006). Рост гораздо более защищен от прямого воздействия на окружающую среду, чем процессы формирования ресурсов, такие как фотосинтез (Schurr U. et al., 2006).

Многие абиотические стрессы снижают способность фотосинтеза (Ortiz-Lopez A. et al., 1990). На уровне посева на фотосинтез листьев накладываются процессы физиологической регуляции (Terashima I. et al., 1995). В то время как в большинстве ситуаций в адаптации роста надземных частей растений к условиям окружающей среды преобладают эндогенные ритмы (Walter A. et al., 2005).

Влияние времени суток на фотосинтетическую активность листьев сельскохозяйственных растений. Многие физиологические процессы, в том числе показатели фотосинтеза, у растений зависят от сезонных и суточных ритмов и подчиняются им (Кашулин П.А. и др., 2015; Варушкина А.М. и др., 2019). В идеальных условиях в течении дня у растений интенсивность фотосинтеза плавно возрастает к полудню (12 часов дня) и затем постепенно снижается – такая закономерность обычно наблюдается в условиях вегетационного опыта в контролируемых условиях (Варушкина А.М. и др.,

2019). В полевых условиях в течение дня растения подвержены динамическому изменению интенсивности освещения, температуры, что приводит в полуденное время к спаду фотосинтетической активности растений сельскохозяйственных культур (Тарчевский И.А., 1971)

Свет и его роль в фотосинтетической деятельности сельскохозяйственных растений. Свет оказывает глубокое воздействие на растения. Наличие соседних растений либо самозатенение внутри посева снижают доступность ФАР и изменяют качество света для каждого растения (Valladares F. et al., 2008).

В благоприятные по погодным условиям годы основным лимитирующим фактором продуктивности сельскохозяйственных культур является недостаток света (Пасечнюк А.Д. 1986; Terashima I. et al., 1995). При росте и контроле развития в качестве источника информации из окружающей среды растения используют такие параметры света, как спектральный состав, интенсивность света, направление и его продолжительность (Fiorucci A.S. et al., 2017).

Отмечается существенная зависимость формирования урожая от света как у зерновых культур (Мошков Б.С., 1966; Тооминг Х.Г., 1977; Лисовский Г.М. и др., 1986), так и у зернобобовых (Романовская Р.Н. и др., 1979; Гаврикова А.А. и др., 1981). Режимы естественного освещения листьев растений далеко не постоянны: они могут изменяться в течение миллисекунд, если, например, растения подвергаются затенению или высокому освещению (Schurr U. et al., 2006).

Хотя спектральный состав солнечного излучения довольно постоянен в течение дня, в сумерках он значительно обогащается синими и дальними красными длинами волн. Облачность также уменьшает интенсивность света до 90%, но без существенного влияния на цветовой спектр (Smith H., 1982).

Растения сталкиваются и с сезонными колебаниями состава света, особенно в высоких широтах, когда солнце остается на горизонте низко (Fiorucci A.S. et al., 2017). Предположительно, растения используют

информацию о свете в дополнение к фотопериоду для адаптации к сезонным изменениям (Franklin K.A. et al., 2007).

В целом фотосинтетически активное излучение приблизительно соответствует спектру, видимому человеческому глазу (400–700 нм), но поглощение его фотосинтетическими пигментами происходит в основном в синем (400–500 нм) и красном (600–700 нм) спектрах. Параллельно большая часть дальнего красного света (700–750 нм) поглощается, передается или отражается тканями растений (Fiogucci A.S. et al., 2017).

Растения динамически изменяют свою фотосинтетическую систему к этим колебаниям света и хорошо адаптируются к разным природным условиям. С одной стороны, они оптимизируют свой рост для повышения поглощения энергии для фиксации углерода. С другой стороны, для контроля чувствительности фотосистемы к чрезмерному энергопотреблению и защите светосборающих комплексов от фотоповреждений при высокой освещенности (Schurr U. et al., 2006).

Чрезмерная световая энергия, поглощаемая растениями в условиях высокой освещенности, обычно приводит к фотоингибированию (Powles S.B., 1984, Long S.P. et al. 1994). Это может привести к значительной потере усвоения углерода в естественных условиях даже без других стрессов (Ögren E. et al. 1992, Werner C. et al. 2001), что существенно ограничивает эффективность использования солнечной радиации и реализации потенциальной урожайности у сельскохозяйственных культур (Reynolds M.P. et al., 2000).

Сильное излучение включает и фотозащитные механизмы (Li Z. et al., 2009), которые снижают фотоповреждение (Melis A., 1999; Zhu X.G. et al., 2004a). У растений выработано множество нефотохимических механизмов тушения, которые либо являются конститутивно активными, либо активируются по требованию (Demmig-Adams B. et al., 1992, 1996; Niyogi K.K., 2000). Больше проникновение света за пределы верхних слоев фотосинтетической ткани снижает потери эффективности, связанные с насыщением света (Ort D.R. et al., 2011).

Колебания интенсивности света порядка нескольких минут могут вызвать чрезмерное напряжение и повреждение фотосинтетического аппарата и привести к активации системы биохимической защиты пигментов (Demmig-Adams V. et al., 1992, 1996; Horton P., 1996). Ксантофиллы играют роль как в поглощении света, так и в фотозащите, поэтому являются важными компонентами светособирающего комплекса (Liu Z. et al., 2004), рассеивая избыточные электроны в периоды сильного освещения, и активируются в течение нескольких минут, чтобы обеспечить максимальный перенос фотосинтетических электронов в условиях низкой освещенности (Demmig-Adams V. et al., 1992, 1996; Horton P., 1996).

Недавно обнаружен второй пигментный цикл, который включает превращение лютеина в лютеин-эпоксид. Преобразование и гашение энергии в данном случае работает по аналогии с циклом ксантофилла, но этот так называемый цикл полностью активируется после нескольких часов интенсивного освещения и блокирует высокие освещенности (Matsubara S. et al. 2005b). То есть данный цикл является адаптивным механизмом защиты листьев от более продолжительных условий высокой освещенности при их развитии в условиях затенения (Schurr U. et al., 2006).

В случае высокого светового напряжения компоненты светособирающих комплексов фотосистемы PSII эффективно рассеивают в виде тепла поглощенную в избытке энергию с помощью фотозащитного механизма, известного как нефотохимическое гашение. Этот процесс ограничивает чрезмерное сокращение цепи переноса электронов и переноса энергии к кислороду с образованием токсичных активных форм кислорода (АФК) (Horton P., 1996; Niyogi K.K., 1999). Возможность растения увеличивать свою способность к нефотохимическому гашению энергии может влиять на его выживание, развитие и конкуренцию в области, где интенсивность излучения высока (Scholes J.D. et al., 1997).

В светонасыщенных листьях фотосинтез имеет тенденцию ограничиваться активностью Rubisco, в то время как в листьях, недостаточно

освещенных, фотосинтез имеет тенденцию ограничиваться скоростью переноса электронов (Zhu X.G. et al., 2004).

Можно выделить две протиположные стратегии приспособления растений к тени: устойчивость к затенению и избегание затенения (Gong W.Z. et al., 2015). Уклонение от тени включает в себя ряд признаков, которые можно использовать для достижения света, таких как удлинение стебля и черешков, уменьшение ветвления и ускорение цветения (Ballaré C. L., 1999; Smith H., 2000; Franklin K. A. et al., 2005; Vandebussche F. et al. 2005; Casal J.J., 2012; Fiorucci A.S. et al., 2017).

Популяции, выращенные в тени, более высокорослые и обладают вытянутыми междоузлиями, чем растущие на полном солнце, а популяции открытой среды обитания более чувствительны к тени (Dudley S.A. et al., 1995). При низкой освещенности уменьшается площадь листьев и их толщина, в первую очередь, за счет палисадной паренхимы. Падает интенсивность фотосинтеза и темновое дыхание, а также снижается соотношение хлорофилла *a/b*, но повышается активность фотосистемы PSII (Givnish T.J., 1988; Valladares F. et al., 2008; Niinemets Ü., 2010; Gong W.Z. et al., 2015), поскольку светособирающий комплекс PSII содержит большую часть хлорофилла *b* (Evans J.R., 1989).

Излучение модулирует анатомию и физиологию листьев растений (Boardman N.K., 1977; Lichtenthaler H.K. et al. 1981; Anderson J.M., 1986). Соответствующие морфологические и анатомические изменения в развитии связаны с повышением приспособленности в конкурентной среде и образованием биомассы (Schmitt J. et al., 1995; Libenson S. et al., 2002; Ugarte C.C. et al., 2010). Предполагается, что ценой данной стратегии является снижение способности растений защищаться от различных патогенных микроорганизмов (Ballaré C.L., 2014).

В рассеивании избытка солнечной энергии могут участвовать и другие механизмы, такие как фотодыхание (Streb P. et al., 1998; Savitch L.V. et al., 2001) или реакция Mehler (Savitch L.V. et al., 2000b). Усиление ферментативной

активности, связанной с фиксацией CO₂ и синтезом сахарозы, зависит частично и от увеличения синтеза белка (Strand Å. et al., 1999; Hurry V.M. et al., 2000).

Светолюбивые виды обычно обладают более высокой общей фенотипической пластичностью, чем устойчивые к затенению (Dudley S.A., Schmitt J., 1995; Valladares F. et al. 2000; Sánchez-Gómez D. et al., 2006; Portsmouth A. et al., 2007), в том числе и большей пластичностью показателей фотосинтеза (Gommers C. M. et al. 2013).

По мере развития ценоза (агроценоза) и с увеличением индекса площади листьев количество пропускаемого к нижним ярусам света постепенно уменьшается, а большая часть синей, красной и ультрафиолетовой длин волн поглощается верхними листьями (Pierik R. et al., 2004; Sellaro R. et al., 2010). В таких условиях светолюбивые виды, к которым относится большинство сельскохозяйственных культур (томаты, злаки, бобовые и т.д.), демонстрируют активное удлинение стебля, при этом интенсивность ответной реакции зависит от плотности растений (Carriedo L.G. et al., 2016). Тогда как многие травянистые виды, обитающие в лесном пологе, не могут превзойти высокие деревья и выработали стратегии защиты от теней, чтобы справиться с тусклым светом и оптимизировать захват света (Gommers C.M. et al., 2013). Например, у вида бегонии, обитающего в тропическом лесу, есть специализированные эпидермальные хлоропласты или иридопласты, физические свойства которых улучшают сбор света и выход фотосинтеза в условиях слабого освещения, особенно в зеленой области спектра (Jacobs M. et al., 2016).

Растения имеют тенденцию переориентировать свой рост в сторону более благоприятной световой среды (Ballare C.L., 1999). К примеру, стеблеподобные структуры изгибаются для изменения положения фотосинтетических органов для оптимизации поглощения света (Ballare C.L., 1999; Iino M., 2001; Goyal A. et al., 2016) за счет двух фоторецепторов фототропины, phot1 и phot2, реагирующих на синий свет. Phot1 функционирует в широком диапазоне интенсивностей, а phot2 активен только при высокой интенсивности синего света (Sakai T. et al., 2001). Кроме этого, в растениях присутствуют фитохромы,

которые являются центральными интеграторами внутренних и внешних сигналов, регулирующих рост и развитие растений (Leivar P. et al., 2014; Lee N. et al., 2017; de Lucas M. et al., 2014).

Основным механизмом, с помощью которого фитохромы модулируют рост, является контроль биосинтеза и передачи сигналов ауксина (Hornitschek P. et al., 2012). При отсутствии освещения у проростков в семядолях посредством фитохромов вырабатывается ауксин с последующим транспортом в гипокотиль (Procko C. et al., 2014). У взрослых растений фитохромы и синтез ауксина необходимы для удлинения черешка, вызванного густотой посева (de Wit M. et al., 2015; Kozuka T., 2010; Nozue K. et al., 2015).

Другими гормонами, связанными с ростом, являются brassinosteroids, которые необходимы для удлинения гипокотыля и черешка при затенении (Kozuka T., 2010; Procko C., et al., 2016; Keuskamp D.H. et al., 2011). Криптохромы также важны для правильной реакции фототропизма и могут действовать вместе с фототропинами и фитохромами (Goyal A. et al., 2013, 2016; Lasceve G. et al., 1999; Tsuchida-Mayama T. et al., 2010; Whippo C.W. et al., 2003).

Данные адаптационные механизмы растений позволяют им более эффективно переориентировать свой рост для оптимизации и эффективного поглощения света (Fiorucci A.S. et al., 2017). Если растение не может акклиматизироваться и использовать дополнительное количество падающего излучения для фотосинтеза, то избыточная энергия должна рассеиваться, чтобы предотвратить образование активных форм кислорода и фотоокисление хлорофилла (Scholes J.D. et al., 1997).

Влияние температуры на фотосинтез растений. Температурный режим, который меняется в течение суток и в зависимости от сезона, очень важен для газообмена растений (Harley P.C. et al., 1995).

Исходная модель, используемая в настоящий момент в переносных полевых системах при оценке интенсивности фотосинтеза растений, разработана Farquhar G.D. с сотрудниками для температуры листа 25° C (Farquhar G.D. et al., 1980).

При температурах ниже 20 °C из-за меньшей емкости Rubisco и его содержания в С4 по сравнению с растениями С3 активность Rubisco является основным фактором ограничения ассимиляции углерода (Sage R.F., 2002; Kubien D.S. et al., 2003).

Снижение скорости фотосинтеза листьев также связано с нестабильностью пируватфосфатдикиназы в холодных условиях, что снижает способность регенерировать фосфоенолпируват в клетках мезофилла (Naidu S.L. et al., 2003; Naidu S.L. et al., 2004; Wang D. et al., 2008).

Реакция фотосинтеза на низкую температуру роста зависит не только от вида сельскохозяйственной культуры (Huner N.P.A. et al., 1993; Savitch L.V. et al., 2001), например, у растений клевера интенсивность фотосинтеза угнетается меньше чем у растений люцерны, но при этом проявляются и сортовые особенности устойчивости к холоду (Antolín M.C. et al., 2005).

Длительная акклиматизация, обеспечивающая рост и развитие при низких температурах, приводит не только к накоплению растворимых сахаридов, но также к увеличению способности к фотосинтезу (Hurry V.M. et al., 1998). В целом, увеличение фотосинтетической способности после роста при низких температурах связано с увеличением доступности ортофосфата (Pi) (Hurry V.M. et al., 1993; Pérez P. et al., 2001), с активностями ферментов цикла Кальвина, таких как рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза / оксигеназы (RuBPCO) и стромальной фруктозо-1,6-бис-фосфатазы (sFBPase) (Pérez P. et al., 2001; Antolín M.C. et al., 2005) и с ферментами, ответственными за синтез сахарозы (Guy C.L. et al., 1992; Holaday A.S. et al., 1992; Hurry V.M. et al., 1995a,b; Savitch L.V. et al., 2000a).

У травянистых растений (Huner N.P.A. et al., 1993), например: у озимой ржи, пшеницы и рапса (Hurry V.M. et al., 1995a,b), длительное привыкание к холоду тесно связано с ростом нетто-фотосинтеза и экспортом углерода при понижении температуры (Leonardos E.D. et al., 2003), а также с требованием поддерживать пул растворимых сахаридов, которые могут действовать как осмотики или защищать специфические макромолекулы во время вызванной холодом дегидратации (Guy C.L. et al., 1992, Larcher W., 2003). Таким образом,

холодная акклиматизация приводит к перепрограммированию метаболизма углерода, и, как следствие, к сдвигу в распределении фиксированного углерода на синтез сахарозы, а не крахмала (Strand A. et al., 1999, 2003; Stitt M. et al., 2002).

Кроме этого, развитие растений в условиях низких температурах приводит к анатомическим изменениям листьев (Strand A. et al., 1999). К примеру, наблюдается увеличение объема цитоплазмы, что служит важным механизмом увеличения содержания ферментов и метаболитов в акклиматизированных к холоду листьях (Antolín M.C. et al., 2005), увеличивается их толщина в результате формирования большего количества фотосинтетически активной массы на единицу поверхности (Boese S.R. et al., 1990).

У устойчивых к холоду сортов меняется содержание фотосинтезирующих пигментов, в частности повышается соотношения хлорофилла (a+b) и каротиноидов (Antolín M.C. et al., 2005). Это соотношение является показателем зелени растений и обычно составляет от 4,2 до 5,0 у растений, подверженных воздействию солнца (Lichtenthaler, H.K. et al., 2001). У люцерны развитие в холодных условиях приводило к двукратному увеличению пигментов листьев, особенно хлорофилла «а» (и уменьшенным отношением хлорофилла a / b) (Antolín M.C. et al., 2005), что может указывать на изменение внутренней структуры тилакоидной мембраны, индуцированное во время роста при низкой температуре (Huner N.P.A. et al. 1984).

По всей видимости, данный механизм необходим для адаптации растений к пониженным температурам в вечернее, ночное и утреннее время (Tombesi S. et al., 2019; Liu Y. et al., 2019). Более высокие значения NPQ отражают большую степень теплового рассеяния энергии возбуждения и могут быть важным механизмом, позволяющим избежать фотоингибирующих повреждений при длительном воздействии низких температур (Germino M.J. et al., 2000). Например, наблюдаемые у устойчивых сортов клевера в виде высокого NPQ при высокой плотности падающего фотосинтетического потока фотонов (Antolín M.C. et al., 2005) согласуются с теми, которые наблюдались ранее у

холодоустойчивых озимых злаков (Huner N.P.A. et al., 1993, Hurry V.M. et al., 1995a). В частности, у адаптивных сортов люцерны степень развития NPQ в листьях коррелирует с содержанием каротиноидов ($r = 0,59$, $P < 0,01$) (Antolín M.C. et al., 2005) и с образованием зеаксантина (Roháček K. et al., 1999). В то время как у неустойчивых сортов избыток поглощённой солнечной энергии обеспечивается нерадиационным рассеиванием при стрессах от низких температур (Verhoeven A.S. et al., 1996).

При низкой температуре могут происходить и другие процессы, такие как уменьшение размеров пула фосфорилированных промежуточных соединений (Stitt M. et al., 1988, Holaday A.S. et al., 1992, Pérez P. et al., 2001) или изменения в доступности ортофосфатов (Strand A. et al., 1999, Hurry V.M. et al., 2000).

Не меньшее воздействие на растения оказывают и высокие температуры воздуха, которые представляют серьезную угрозу для растениеводства в мире (Mearns L.O. et al., 1984). Тепловой стресс существенно влияет на процессы фотосинтеза и метаболизма, а в конечном итоге на производство биомассы, плодов и зерна (Hay R.K.M. et al., 1989; Orbovic V. et al., 2007). Ключевой фермент фотосинтеза Rubisco очень чувствителен к повышенным температурам, поэтому в условиях относительно умеренного теплового стресса значительно ограничивает его активность у некоторых видов (Crafts-Brandner S.J. et al., 2000; Sage R.F. et al., 2008).

Исследования с арабидопсисом показали, что повышение термостабильности Rubisco улучшает фотосинтез и рост растений при умеренном тепловом стрессе (Kurek I. et al., 2007; Kumar A. et al., 2009). У видов, обитающих в теплой среде, фермент Rubisco менее чувствителен к тепловым воздействиям, чем у видов, обитающих в прохладной среде (Crafts-Brandner S.J. et al., 2000; Carmo-Silva A.E. et al., 2011, 2012). Например, у дикого родственника риса более высокое состояние активации Rubisco было связано с улучшенной фотосинтетической термотолерантностью (Scafaro A.P. et al., 2012).

Считается, что оптимизация функции и регулирования Rubisco для ряда условий окружающей среды позволит улучшить характеристики фотосинтеза и

будет способствовать смягчению последствий изменения климата для ассимиляции CO₂ и производства биомассы (Carmo-Silva E. et al., 2015).

Значение водного режима в обеспечении фотосинтетической деятельности растений. В сельском хозяйстве засуха является основным фактором, ограничивающим урожайность сельскохозяйственных культур, влияя на различные уровни процессов в растениях от экспрессии генов до воздействия на фотосинтез, характер роста и накопление биомассы (Flexas J. et al., 2006; Pinheiro C. et al., 2011). Вариации этих факторов связаны со скоростью нарастания нехватки воды (Bertolli S.C. et al., 2012).

В целом, дефицит воды нарушает баланс между улавливанием и преобразованием энергии (Kaiser W.M., 1987; Lawlor D.W. et al., 2002; Lawlor D.W. et al., 2009; Pinheiro C. et al., 2011). Различные реакции фотосинтеза могут наблюдаться, когда растение подвергается дефициту воды, который индуцируется медленно или быстро развивающейся засухой (Oliveira M.N.S. et al., 2002; Silva J.M. et al., 2004). Ögren E. (1990) наблюдал различия между эффектами быстрого обезвоживания и медленно налагаемого водного стресса на характеристики флуоресценции хлорофилла. Например, в листьях ивы нефотохимическое гашение (NPQ) снижалось в условиях быстрого обезвоживания, но оставалось постоянным при медленном обезвоживании, видимо, по причине того, что PSII устойчива к водному стрессу и может (Saccardy K. et al., 1998) или не может (Shangguan Z.P. et al., 2000) пострадать в условиях сильной засухи. Снижение же параметров флуоресценции при дефиците воды может указывать на фотоингибирование или подавление фотосинтеза (Souza R.P. et al., 2004).

В условиях нарастающей засухи у растений груши в первую очередь снижается потенциал воды в стебле, который определяет поток соков по ксилеме, что отражалось в уменьшении суточного роста плодов. Фотосинтез листьев снизился только после 95 дней после полного цветения, и при этом не сразу отразился в уменьшении потока флоэмы, что наблюдалось только на 145 день после полного цветения (Morandi B. et al., 2014).

Ограничение ассимиляции CO_2 , налагаемое закрытием устьиц, может способствовать дисбалансу между фотосинтетической активностью PSII и электронами, используемыми для фотосинтеза, что приводит к чрезмерному возбуждению и последующему повреждению реакционных центров PSII из-за фотоингибирования (Krause G.H., 1988; Raven J.A., 2011). В конечном итоге может произойти повреждение фотосинтезирующего аппарата, что накладывает ограничение на фотосинтез растений (Bertolli S.C. et al., 2012).

При умеренной нехватке воды фотохимические процессы существенно не затрагиваются, тогда как фиксация CO_2 снижается. Причины снижения биохимических процессов связаны с различными факторами, начиная от устьичных ограничений на поступление CO_2 , проводимости мезофилла, ограничения синтеза рибулозо-1,5-бисфосфата (РБФК) и ингибирования ферментов цикла Кальвина. Уменьшение пула АТФ уменьшает синтез РБФК, что приводит к снижению потенциала фотосинтеза, сопровождающемуся падением активности Rubisco (Parry M.A.J. et al., 2002; Chaves M.M. et al., 2004; Lawlor D.W. et al., 2009).

Повреждение структуры тилакоидных мембран может вызывать изменения в фотосинтетическом аппарате растения, препятствуя процессам фотосинтеза (Kaiser W.M., 1987). А ответы нефотохимического и, главным образом, фотохимического гашения (NPQ и qP, соответственно), которые показали высокую чувствительность к изменениям водного статуса растения, указывают на то, что поток электронов может быть переключен с фотохимических на нефотохимические процессы рассеивания энергии (Ögren E., 1990; Tezara W. et al., 2003; Bertolli S.C. et al., 2012). Увеличения значений NPQ в ответ на снижение RWC способствует защитному эффекту фотоингибирования (Scholes J.D. et al., 1997; Raven J.A., 2011; Bertolli S.C. et al., 2012).

Разные виды демонстрируют различные механизмы в ответ на состояние водного стресса (Bertolli S.C. et al., 2012). Показатели фотосинтеза, такие как интенсивность ассимиляции CO_2 , устьичная проводимость, эффективность использования воды, параметры флуоресценции хлорофилла (электрон-

транспортная цепь, фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла), сильно коррелировали с относительным содержанием воды. У культуры вигна данные параметры более чувствительны, чем у сои (Bertolli S.C. et al., 2012).

Установлено, что основные механизмы адаптации к засухе у вигны связаны с уменьшением площади листьев для минимизации потерь воды при транспирации и развитием корневой системы с высокой гидравлической проводимостью для максимального поглощения воды и контроля открытия устьиц (Subbarao G.V. et al., 1995; Souza R.P. et al., 2004). Такие механизмы придают высокую устойчивость к засухе, что позволяет культивировать вигну в засушливых и полузасушливых районах (Souza R.P. et al., 2004; Singh S. K. et al., 2011). При этом растения перца чили увеличивают общее содержание хлорофилла и уменьшают соотношение хлорофилла a/b , чтобы компенсировать уменьшение площади листьев в ответ на водный стресс почвы (Goto K. et al., 2021).

Напротив, у растений сои наличие воды особенно важно в течение двух периодов развития: между прорастанием и появлением всходов, а также между цветением и наливом бобов. В эти периоды как дефицит воды, так и затопление могут быть потенциально вредными для сельскохозяйственных культур (Doss B.D. et al., 1974; Câmara G.M.S. et al., 2000), а дефицит воды вызывает значительные потери в урожае (Gopfert H. et al., 1993; Catuchi T.A. et al., 2011).

Однако защитный механизм, основанный на закрытии устьиц, может быть не столь эффективным во время долгосрочных последствий засухи. Результаты показывают, что биохимические повреждения в фотосинтетическом аппарате труднее восстановить, чем устьичные и фотохимические ограничения, вызванные дефицитом воды (Bertolli S.C. et al., 2012).

Обезвоживание может вызвать изменения в структуре мембраны на биофизическом уровне, которые могут быть обратимыми, когда условия окружающей среды станут более благоприятными (Leshem Y.Y. et al., 1992). Восстановление фотосинтеза после периода умеренной нехватки воды происходит очень быстро – через один день после регидратации почти

завершается (Flexas J. et al., 2006). Напротив, после периода сильного стресса восстановление фотосинтеза является медленным (продолжительностью от нескольких дней до нескольких недель) и иногда неполным (Souza R.P. et al., 2004; Miyashita K. et al., 2005; Flexas J. et al., 2006).

Снижение количества Rubisco наблюдалось у некоторых видов в условиях дефицита воды (Parry M.A.J. et al., 2002; Tezara W. et al., 2002). В некоторых случаях повышенное состояние активации может компенсировать более низкие суммы Rubisco. Оптимизация эффективности карбоксилирования РБФК может повысить эффективность использования растительной воды за счет снижения концентрации CO_2 , необходимой для достижения высоких скоростей фотосинтеза (Parry M.A.J. et al., 2007).

Влияние концентрации углекислого газа на фотосинтетическую деятельность растений. Одной из основных задач современной селекции является создание сортов сельскохозяйственных растений, формирующих не только высокий, но и стабильный урожай в разных условиях выращивания. Важное значение в данном случае имеет эффективность использования растениями углекислого газа из воздуха.

Быстрое увеличение содержания CO_2 в атмосфере в первую очередь окажет прямое влияние на рост урожая C_3 , поскольку оно отражает увеличение количества сырья (углерода), необходимого для фотосинтеза растений (Keen R.A., 2001; Pérez P. et al., 2007). Более высокий уровень CO_2 , необходимый для насыщения фотосинтеза, может привести к усилению чистого фотосинтеза (Knopik D. et al., 1986; Long S.P., 1991).

Травянистые виды, фиксирующие N_2 , как правило, наиболее чувствительны к CO_2 бобовые, за которыми следуют небобовые виды C_3 , а наименее чувствительны C_4 виды (Poorter H., 1993; Wand S.J.E. et al., 1999).

Виды C_4 , как и C_3 , значительно увеличивают общую биомассу в повышенных концентрациях CO_2 – на 33 и 44% соответственно. При повышенном содержании CO_2 у видов C_3 наблюдалось большее увеличение кущения, тогда как у C_4 – увеличение площади листьев. При этом у обоих

типов обнаружены более высокие уровни ассимиляции углерода: у С3 на 33%, у С4 – на 25% (Wand S.J.E. et al., 1999).

Amthor J.S. (2001) в обзоре по формированию урожайности пшеницы отмечает, что обогащение CO_2 увеличивает массу зерна в среднем на 31%. Ainsworth E.A. с соавторами (2002), проводя подобный анализ результатов экспериментов на сое, опубликованных в период с 1980 по 2000 год, обнаружили, что при повышении концентрации CO_2 в воздухе урожайность (количество бобов) увеличивалась на 24%, общая биомасса на 37% по сравнению с растениями, выращенными в естественных условиях окружающей среды. При этом у сои рост интенсивности фотосинтеза листьев при повышенной концентрации CO_2 составил 39%, несмотря на снижение устьичной проводимости на 40%, а активности Rubisco на 11% (Ainsworth E.A. et al., 2002).

У некоторых видов С3 повышенный уровень CO_2 в воздухе улучшил устойчивость фотосинтеза к высоким температурам (Taub D.R. et al., 2000; Gutiérrez D. et al., 2009). Однако увеличение концентрации CO_2 не всегда защищает реакции фотосинтеза от повреждений (Hamilton E.W et al., 2008; Qu M.N. et al., 2014), а в некоторых случаях даже снижает устойчивость к высоким температурам (Wang D. et al., 2008).

У злаковых культур при повышенной концентрации CO_2 фотосинтетический аппарат колосьев показывает производительность даже более высокую, чем флаговый лист (Knorr D. et al., 1986, Wechsung F. et al., 2000). Поскольку концентрация CO_2 в окружающей среде продолжает расти, роль колоса относительно флагового листа может иметь большее значение в обеспечении ассимилятами зерна пшеницы (Zhu C.-W. et al., 2008).

Фотосинтез флагового листа при повышенной концентрации CO_2 менее чувствителен к более высокой температуре и засухе, чем при естественной концентрации (Long S.P. et al., 2004). Старение флагового листа отмечается раньше и более выражено, чем у колоса из-за обогащения воздуха CO_2 (Zhu C.-W. et al., 2008). Поэтому возлагаются большие надежды на разработку методов повышения концентрации CO_2 при выращивании сельскохозяйственных

культур и на создание или выделение сортов с выраженной реакцией отзывчивости продукционного процесса на высокую концентрацию CO_2 (Leahey A.D.V. et al., 2009).

1.4 Видовые и генотипические особенности фотосинтетической деятельности растений

В фотосинтетических свойствах между видами растений существует не так много различий по сравнению с разнообразием их форм, которое эволюционировало для использования разных экосистем (Evans J.R., 2013). Отличительной чертой в эволюции наземных органов растений в первую очередь является лист (Burne M.E., 2006). При этом наиболее важные различия отмечаются в пути фиксации CO_2 . Как известно, все растения катализируют фиксацию CO_2 в стабильный трехуглеродный промежуточный продукт ферментом карбоксилазы, называемым Rubisco (Evans J.R., 2013).

Все виды растений по типу фотосинтеза делятся на 4 большие группы: C3, C4, C3-C4 (или C2) и CAM фотосинтезом (Yamori W. et al. 2014; Bhatla S.C. et al, 2018). У изученных видов C3 и C4 скорость фотосинтеза на единицу сухой массы листьев изменяется в порядке: злаковые C3 < двудольные C3 < аспаргат-C4 < малат-C4 (Mahendra S.L. et al., 1974). В каждой из этих групп растений также отмечается огромный генетический полиморфизм по признакам и показателям фотосинтетического аппарата (Зеленский М.И., 1995; Murata Y., 1981).

Виды с C4 фотосинтезом имеют ряд преимуществ перед видами C3. Во-первых, благодаря концентрации CO_2 реакции карбоксилирования Rubisco усиливаются по сравнению с оксигенацией, что приводит к тому, что на каждый поглощенный фотон в листьях видов C4 фиксируется больше CO_2 , чем в листьях C3 (Ehleringer J. et al., 1983; Skillman J.B., 2008). Повышение парциального давления CO_2 вокруг Rubisco у C4 растений означает, что фермент работает с максимальной каталитической скоростью, поэтому для достижения заданной скорости усвоения CO_2 требуется меньше фермента Rubisco (Evans J.R., 2013).

Поскольку в цикле C4 значительно меньше требуется фермента Rubisco, это приводит к тому, что листья C4 имеют более высокие скорости ассимиляции CO₂ на единицу листового азота, чем листья видов C3 (Evans J.R., 2013).

Активность PEP-карбоксилаза может достигать скоростей, достаточных для удовлетворения потребности C4 растений при парциальных давлениях внутриклеточного CO₂, значительно меньших, чем в листьях C3 (Bauwe H., 1986; von Caemmerer S., 2000). Листья C4 работают с отношением парциального давления CO₂ между клетками и окружающей средой около 0,3 по сравнению с листьями C3, которые функционируют при 0,7 и высокой освещенности (Wong S.C. et al., 1985). В то же время растения C4 обладают большей эффективностью транспирации, получая больше углерода на единицу транспортируемой воды, чем растения C3 (Evans J.R., 2013). Скорость транспирации листьев, как правило, была ниже у растений C4, что приводило к гораздо более высокой у них эффективности использования воды. Это было огромным достижением в эффективности поглощения воды растениями, свидетельствующим о сравнительном превосходстве видов C4 над C3 (El-Sharkawy M. A. et al., 1965).

Эффективность использования солнечной радиации видами C4 также превышает виды C3 (Monteith J.L., 1978; Kiniry J.R. et al., 1989; Evans J.R., von Caemmerer S., 2000; Mitchell P.L. et al., 2000; Sheehy J.E. et al., 2007). Растения C4 не только имеют более высокий выход фотонов, но и максимальные скорости фотосинтеза, которые увеличивают ежедневную валовую ассимиляцию CO₂ на единицу перехваченного света (Evans J.R., 2013).

Комбинация этих трех атрибутов и позволяет растениям C4 фиксировать больше углерода на единицу света, на единицу азота и на единицу воды, чем растениям C3 (Ghannoum O. et al., 2011).

Кроме того, очень высокая активность PEPC (> 25% значений, наблюдаемых у типичных видов C4, таких как кукуруза и сорго) была обнаружена у диких видов *Manihot*, таких как *M. rubricaulis* и *M. grahami*. Эти дикие виды являются важными генетическими источниками для дальнейшего

улучшения фотосинтеза в культуре (El-Sharkawy M.A., 2006). Листья этих диких видов обладают очень высокой интенсивностью фотосинтеза (> 50 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), высокой активностью фосфоенолпируват карбоксилазой (PEPC) в экстрактах листьев: от 1,5 до 5,5 мкмоль на мг хлорофилла в минуту по сравнению с 6-12 в сорго, вид C4, и 0,2-0,4 у обыкновенных бобов, вид C3. Их листья также имеют второй, но короткий палисадный слой на нижней поверхности, соединенный с многочисленными устьицами как на верхней, так и на нижней поверхности (амфистоматозные листья), которые положительно увеличивают поглощение CO_2 по сравнению с листьями культивируемой маниоки (El-Sharkawy M.A., 2004).

В результате отбора были выявлены линии маниоки, которые были устойчивы к засухе, что в конечном итоге привело к получению лучших сортов. Линии маниоки СМС 40 и СМ 489-1, отобранные для устойчивости к засухе, имели высокую сухую массу корней, высокие показатели фотосинтеза листьев, высокую активность PEPC и высокие соотношения активности PEPC / RuBPCO (El-Sharkawy M.A., 2004, 2006).

По данным Murata Y. (1981), рис и пшеница имеют более высокий фотосинтез, чем другие злаковые культуры C3. Автор отмечает широкое разнообразие по интенсивности поглощения углекислоты растениями разных сельскохозяйственных культур (Murata Y. 1981). У высокоурожайных гибридов риса верхние листья ориентированы вертикально, что улучшает распределение света внутри посева и тем самым повышает эффективность увеличения фотосинтетического углерода (Long S.P. et al., 2006).

Экспериментально доказано, что основными фотосинтетическими органами растений являются листья: у бобов их вклад в фотосистеме растения может достигать 92...94% (Koscielniak J. et al., 1988), у пшеницы – 82% (Кумаков В.А., 1982), у растений гороха – 86% (Амелин А.В., 1998; Амелин А.В. и др., 1997). Роль же других органов (стебель, колос, ость, бобы) в фотосинтетическом процессе существенно возрастает на завершающих этапах

развития растений (Тарчевский И.А., 1977; Чиков В.И. и др., 1977; Чиков В.И., 1987; Игошин А.М. и др., 1982).

В селекции зерновых культур (пшеница, ячмень, овес) основной прогресс за последние 50-60 лет достигался главным образом за счет повышения устойчивости к полеганию, продуктивной кустистости, размера и количества зерновок в колосе, площади листовой поверхности, толерантности к загущению, отзывчивости на внесение высоких доз удобрений (Кумаков В.А. 1980; Чайка М.Т. и др. 1990; Шевелуха В.С., 2001; Jain Н.К., 1986).

При этом у большинства современных сортов пшеницы фотосинтез после цветения уменьшается по сравнению с фазами до цветения, что связано со снижением активности и численности Rubisco (Carmo-Silva E. et al., 2017).

Благодаря генетическому улучшению эффективности использования радиации, потенциал урожайности у пшеницы, может быть увеличен еще на 50% (Reynolds M. et al., 2011). Поэтому формы с повышенной фотосинтетической активностью рекомендуется брать на учет и использовать в селекции как исходный материал, а величину фотоактивности хлоропластов и энергетической эффективности электронно-транспортной цепи рассматривать критерием на повышение активности фотосинтетического аппарата (Кумаков В.А., 1982; Быстрых Е.Е., 1984; Пискунова Н.П., 1985; Амелин А.В., 2001; Амелин А.В. и др., 2004).

Во многом схожие тенденции отмечены исследователями и в селекции зернобобовых культур, в частности у гороха посевного, где ощутимый прорыв в селекции на высокую семенную продуктивность был обеспечен за счет отбора форм с физиологически и генетически ограниченным ростом стебля с высотой растений от 69 до 108 см, с числом продуктивных узлов от 3 до 5. Это позволило оптимизировать развитие агроценопопуляций и в пространстве (они стали более плотными и компактными), и во времени (за счет дальнейшего изменения продолжительности межфазных периодов развития), существенно увеличив показатели производственной эффективности сорта. Израстание растений снизилось, несмотря на погодные условия и высокий агрофон, а

устойчивость к полеганию и толерантность к загущению повысились в 2,7 раза и на 10-12% соответственно. При этом продолжительность фазы цветения сократилась в среднем на 12 дней, а период налива семян (плоский боб – зеленая спелость бобов), наоборот, на 2...5 дней удлинился по сравнению с дикорастущими формами, местными образцами и первыми промышленными сортами. Вследствие этого новые сорта стали характеризоваться ускоренным цветением, дружным плодообразованием и равномерным созреванием семян. Развитие генеративных органов у них стало проходить в более благоприятных и погодных, и ценологических условиях (Амелин А.В., 1999; 2000).

Повышение устойчивости к полеганию сыграло в данном случае одну из главных ролей в повышении производственной эффективности сорта, очевидно, потому, что эта проблема носит не агротехнический, а физиологический характер. Проведенные А.В. Амелиным (1997) полевые модельные опыты на 6 зерновых сортах гороха с подвязыванием растений на 10 м² показали, что даже в благоприятных погодных условиях при раннем полегании агроценоза у растений существенно снижаются физиологические возможности их продукционного процесса: листовая поверхность – на 34%; удельная поверхностная плотность листочков и прилистников – на 18%; фотохимическая активность хлоропластов – на 19%; сухая масса надземных органов – на 31%, масса семян – на 41%. Если во время полегания отмечается прохладная и дождливая погода, то у растений большая часть стебля снизу и все листья вплоть до верхнего яруса отмирают. Агроценоз утрачивает свои аэродинамические свойства (не продувается), и в нем начинают проявляться разного рода грибковые заболевания и патологические процессы, связанные с гниением (Амелин А.В. ,1997).

Также показано, что уменьшение полегания растений гороха поддерживает более низкие температуры полога посевов (вследствии полегания температура растительного покрова повышается с 24,9 °С до 27,8 °С), что очень важно в условиях жары и засухи, которые негативно сказываются на фотосинтезе и, как следствие, урожайности культуры (Tafesse E.G. et al., 2019).

Поэтому повышение устойчивости к полеганию средствами селекции следует рассматривать важнейшим фактором роста как фотосинтетической эффективности, так и продуктивности агроценоза (Амелин А.В., 1997).

В результате селекции гороха посевного было создано большое разнообразие морфогенотипов по фотоассимиляционной поверхности, которая выражается в различных фенотипах листьев и прилистников: безлисточковые (усатые), с редуцированными прилистниками, с акациевидными листочками (Hobbs S.L.A. 1986), а также рассеченно-листочковые и хамелеоны (Зеленов А.А. и др., 2017). Данные морфотипы были получены с использованием в основном рецессивных генов *af* и *st*, которые влияют на общую площадь листьев растения (Harvey D.M., 1972; Hedley C.L., et al. 1983). В результате существенно повысилась эффективность перехвата солнечного излучения в агроценозе на единицу фотосинтезирующей площади (Heath M.C. et al., 1985).

Резкое уменьшение листовой поверхности в данном случае компенсировалось повышением фотохимической активности хлоропластов и усилением фотосинтетической функции у нелистовых органов растений (Амелин А.В., 2001). Согласно экспериментальным данным, в фазу плоского боба у растений гороха наиболее активно фотосинтезируют створки «молодых» бобов, превосходя по ФВАХ черешки и стебель в среднем на 26%, а листочки с прилистниками – на 20%. Очевидно, это связано с тем, что хлоропласты створок бобов находятся в непосредственной близости к семенам, являющимся наиболее активными потребителями фотоассимилятов в период своего развития, тогда как другие хлорофиллсодержащие органы, по-видимому, меньше испытывают фотосинтетическую нагрузку и по этой причине в целостной системе растения функционируют медленнее. Однако совокупный вклад листочков и прилистников в фотовосстановительном потенциале растения составляет 86%, а створок бобов, стебля, черешков листьев всего лишь 14% (Амелин А.В., 1998). То есть фотоактивность различных частей растений во многом определяется характером их донорно-акцепторных отношений (Мокроносов А.Т., 1983).

По результатам других исследователей (Harvey D.M., 1972; Harvey D. M. et al., 1978; Guillon P. et al., 1982; Evans L.T., 1983; Hobbs S.L.A., 1986), вследствие редукции листочков у растений гороха морфогенотипов (afafStSt) произошло увеличение активности ассимиляции диоксида углерода и усиками. При этом по интенсивности работы фермента РБФК в расчете на единицу сырой массы различий между морфогенотипами гороха не установлено. Но, когда активность измерялась на единицу хлорофилла, значения для усиков были значительно выше, чем для листочков (Lafond G. et al., 1981).

Важно также отметить, что у безлистных генотипов содержание хлорофилла было значительно ниже, а усики имели более низкий индекс межклеточного пространства, чем генотипы с листьями (Lafond G. et al., 1981). Количество устьиц на усиках составляет лишь 50% от среднего их числа на верхней и нижней поверхности листочков (Harvey D.M., 1972).

Hobbs S.L.A. (1986) установил, что интенсивность поглощения углекислого газа у разных морфогенотипов гороха изменяется от 0,80 до 1,78 нмоль/см²с. У генотипов AfAfStSt ее величина составила 1,32 нмоль CO₂/см²с, у AfAfststTITl – 1,18 нмоль CO₂/см²с, у AfAfststltl – 1,50 нмоль CO₂/см²с, у генотипов с усатым типом листа afafstStTITl – 0,87 нмоль CO₂/см²с, у afafststTITl – 0,80 нмоль CO₂/см²с, у генотипов с акациевидными листочками afafStStltl – 1,29 нмоль CO₂/см²с, у afafststltl – 1,35 нмоль CO₂/см²с.

Côté R. с соавторами (1990), изучая газообмен в листочках, прилистниках и усиках у обычных и безлисточковых фенотипов *Pisum sativum* L., установили, что у листочков интенсивность фотосинтеза находится на уровне 12,5 μмоль CO₂/м²с, у прилистников листочкового фенотипа – 10 μмоль CO₂/м²с, а безлисточкового – 12 μмоль CO₂/м²с, у усиков листочкового фенотипа – 11 μмоль CO₂/м²с, а безлисточкового – 14 μмоль CO₂/м²с (Côté R. et al., 1990).

Abdulmajeed A.M. с соавторами (2019) в исследованиях по изучению влияния стрессоров окружающей среды на физиологические процессы растений гороха (*Pisum sativum*) на разных стадиях роста отмечают, что интенсивность фотосинтеза при низких температурах (при дневной 22 °С, и

ночной 18 °С) составляет 15,28 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а при высоких (при дневной 28°С, и ночной 22 °С) – 14,58 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$; интенсивность транспирации – 4,09 и 8,68 $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$; устьичная проводимость – 0,14 и 0,36 $\text{моль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$; эффективность использования воды – 4,00 и 2,20 $\mu\text{моль CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$; квантовый выход флуоресценции хлорофилла – 0,75 и 0,73 соответственно (Abdulmajeed A.M. et al., 2019)

Что касается другой наиболее распространенной зернобобовой культуры – сои, то, по мнению М.В. Труновой (2017), в условиях южно-европейской части России создание у нее ветвящихся сортов нецелесообразно по причине больших затрат ассимилятов на формирование дополнительной вегетативной массы. Высокопродуктивные сорта в основном характеризуются пониженной ветвистостью.

В своих исследованиях Синеговская В.Т. с соавторами (2009) указывает, что у растений сои площадь листьев достигает максимума к фазе «налив семян» и составляет 25,9 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$., а чистая продуктивность фотосинтеза достигает наибольших значений в период образования бобов. При этом сильное влияние на них оказывает засоренность посевов (Синеговская В.Т., 2019). Поэтому использование гербицидов создает благоприятные условия для работы фотоассимиляционной поверхности посевов культуры (Синеговская В.Т. и др., 2019). При их применении в широкорядном посеве в условиях южных регионов России площадь листьев может достигать 68,6-69,4 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$ (Омаров Ф.Б. и др., 2019), а в условиях Дальнего Востока при рядовом способе ее размер достигает 26,0 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$ (Синеговская В.Т. и др., 2019). Видимо, поэтому в селекции сои за рубежом в настоящее время большое внимание уделяется созданию сортов устойчивых к глифосатам (Ainsworth E.A. et al., 2012).

У сортов сои площадь листьев различается в 1,5-2 раза (Лопаткина Э.Ф., 1991 [цит. по Тильба В.А. и др., 2016]). В то время как Н.Б. Сальникова (2019) отмечает даже более широкое различие сортов сои по формируемой площади листьев: от 755,4 до 1822,3 $\text{см}^2/\text{раст.}$ – в 2,4 раза. При этом продуктивность фотосинтеза не всегда соответствует формируемой площади листьев (Ващенко

А.Л. и др., 2010 [цит. по Тильба В.А. и др., 2016]).

В условиях ЦЧР (Орловская область) у современных сортов сои площадь листьев достигает 69,4 тыс. м²/га, а у перспективных селекционных линий может составлять 120 тыс. м²/га. При этом сортам с высоким фотосинтетическим потенциалом свойственна высокая (Головина Е.В. и др., 2019) и стабильная урожайность семян (Кузнецов И.И., 2012). При этом отмечается, что сорта северного экотипа характеризуются формированием в фазу налива семян мощной листовой поверхности (в среднем 2441 см²/раст.), с квантовым выходом фотосистемы II – 0,67 отн. ед. и интенсивностью фотосинтеза – 11,5 мкмольСО₂/м²с (Кузнецов И.И., 2012).

По данным Gordon A.J. с соавторами (1982), интенсивность фотосинтеза зрелых листьев, измеренных при высоком освещении, увеличивалась по мере развития растений с 22 мкмоль СО₂/м²св июне до 30–44 мкмоль СО₂/м²с в начале августа. При этом сорта с ранним созреванием имели более высокие пиковые скорости (38-44 мкмоль СО₂/м²с), чем сорта с более поздним созреванием (30-35 мкмоль СО₂/м²с). Причем темпы фотосинтеза у рано созревающих сортов быстро снижались после достижения своего пика, тогда как листья более позднеспелых сортов сохраняли свою фотосинтетическую активность гораздо дольше (Gordon A. J. et al., 1982).

Однако в условиях вегетационного опыта интенсивность фотосинтеза растений сои составляла всего 15 мкмоль СО₂/м²с при высокой обеспеченности азотом и 10 мкмоль СО₂/м²с – при низкой (Li Y.T., 2020). Схожую интенсивность фотосинтеза у растений сои отмечает и Zhang et al. (2020): от 8,94 до 10,20 мкмоль СО₂/м²с. Интенсивность транспирация при этом варьировала от 8,08 до 11,69 ммоль Н₂О/м²с, устьичная проводимость – от 0,38 до 0,49 моль Н₂О/м²с, а эффективность использования воды – от 0,95 до 1,36 мкмоль СО₂/ ммоль Н₂О (Zhang et al., 2020).

Ретроспективный анализ за 50 лет селекции сои в Китае показал, что современные сорта культуры обладают более высокими показателями фотосинтеза, чем их предшественники. У растений современных сортов

культуры отмечается увеличение: скорости фотосинтеза – в среднем на 33%; сухой массы растений – на 10,6%; индекса урожая – на 19,0%. Повысились также устойчивость растений к полеганию и семян к болезням и вредителям, но одновременно снизились индекс площади листа (в среднем на 17,3%) и высота растений (Jin J. et al., 2010).

Аналогичные результаты получены учеными и в Канаде (Morrison M.J., et al., 2000). При изучении ими изменений сортов сои в результате селекции за период с 1934 до 1992 года было обнаружено, что урожай семян, уборочный индекс и скорость фотосинтеза увеличивались на 0,5% в год, в то время как индекс листовой поверхности уменьшался на 0,4% в год. При этом рост урожайности семян коррелировал с увеличением уборочного индекса, интенсивностью фотосинтеза, устьичной проводимостью и уменьшением индекса листовой поверхности растений. Современные сорта также характеризуются более эффективным распределением фотоассимилятов на семена, чем их предшественники (Morrison M.J. et al., 2000).

Изучение 189 генотипов сои, выращенных в различных полевых условиях, продемонстрировало высокое разнообразие и по флуоресценции хлорофилла с наследованием показателя от 0,4 до 36,8%. (Herritt M. et al., 2018), а на поздних стадиях развития растений наследование варьировало от 37,6 до 41,1% (Hao D et al., 2012).

В то же время при изучении сортов тонковолокнистого хлопчатника, выведенных на селекционных станциях разных стран, разными методами селекции, в разные годы, различающихся продуктивностью и различной формой листовой пластины, выращенных в одинаковых климатических и агротехнических условиях, исследователи из Таджикистана отмечают отсутствие различий по параметрам системы ассимиляции CO₂: интенсивность видимого фотосинтеза, скорость реакции карбоксилирования (истинный фотосинтез), интенсивность фотосинтеза при насыщающих концентрациях CO₂ (потенциальный фотосинтез), интенсивность фотосинтеза, приведенная к одинаковой концентрации CO₂ в мезофилле листа, проводимость мезофилла

листа при нормальной концентрации O_2 , устьичное сопротивление (Абдуллаев Х.А. и др., 2010; 2011; 2013). Делается вывод о том, что в течение многолетней селекции этой культуры практическая селекция не затронула непосредственно сам фотосинтетический аппарат хлопчатника, что, на их взгляд, может быть связано с генетическими особенностями развития листового аппарата культуры хлопчатника (Абзалов М.Ф., 1991), а также с проводимостью мезофилла листа. Имеются сведения, что даже между отдельными видами хлопчатника (*G. hirsutum* L., *G. barbadense* L., *G. arboreum* L. и *G. herbaceum* L.) по проводимости мезофилла листа для CO_2 -потока и динамике устьичного сопротивления существенных различий нет (Расулов Б.Х., 1994).

Средняя интенсивность фотосинтеза сортов при этом варьировала в пределах от 31,8 до 39,7 мг $CO_2/дм^2 \cdot ч$ (или 20,1-25,1 $\mu\text{моль } CO_2/м^2\text{с}$), при этом положительной связи между интенсивностью фотосинтеза и урожайностью культуры также не установлено (Абдуллаев Х.А. и др., 2010)

Таким образом, фотосинтетической активностью фактически обладают все хлорофиллсодержащие органы растений (Березина О.В., 1989; Амелин А.В. и др., 1997; Можайская Л.О., 1997; Амелин А.В., 2001; Watson D.J. et al., 1958). Эффективность их деятельности определяется сложной системой интеграции и кооперативных связей фотосинтеза со всеми функциями растительного организма (Мокроносов А.Т., 1988; Амелин А.В., 2001). При этом, как отмечалось ранее, основная фотосинтетическая нагрузка в системе целого растения приходится на листья (Кумаков В.А., 1982; Амелин А.В., 1998; Амелин А.В. и др., 1997; Koscielniak J. et al., 1988), а вклад в фотосинтез других органов (стебель, колос, бобы) возрастает на завершающих этапах роста и развития растений (Тарчевский И.А., 1977; Чиков В.И. и др., 1977; Чиков В.И., 1987; Игошин А.М. и др., 1982).

Причем потенциальные возможности самого хлоропласта достаточно велики: он может давать устойчивое увеличение фотосинтетической активности на фенотипическом уровне даже при естественной концентрации CO_2 , а создание сортов с высоким K_{xoz} неизбежно включает интенсификацию фотосинтеза на

генетическом уровне (Мокроносов А.Т., 1982). Это связано с тем, что фотосинтез в системе целого растения является не только поставщиком энергопластических субстратов и регуляторных соединений в аттрагирующие центры, но и сам подвержен регуляторному влиянию последних через гормонально-ингибиторную систему (Образцов А.С., 1981; Мокроносов А.Т., 1981; 1983; 1988; Чиков, В.И., 1987; Кефели В.И. и др., 1988). То есть фотосинтетический процесс растений может ограничиваться как фотосинтетической активностью листьев, так и активностью аттрагирующих центров. Поэтому увеличение $K_{хоз}$ у новых сортов должно сопровождаться и повышением активности фотосинтетического аппарата, если к тому же учитывать, что прирост урожайности за счет размера фотосинтетического потенциала на современном этапе селекции сельскохозяйственных культур в известной степени ограничен (Кумаков В.А., 1971; 1982; 1985; Мокроносов А.Т., 1981).

Существующие генотипические вариации в эффективности фотосинтеза могут быть использованы путем выявления перспективных сортов и признаков для последующей интеграции в селекционные программы, направленные на повышение урожайности (Fischer R.A. et al., 2010; Lawson T. et al., 2012). Чтобы быть эффективным, этот подход требует детальной характеристики доступного разнообразия и понимания лежащих в основе процессов, которые определяют наблюдаемое изменение в скоростях ассимиляции CO_2 , измеренных в различных условиях окружающей среды (Lawson T. et al., 2012).

1.5 Использование показателей фотосинтеза растений в селекции

Системная масштабная селекция на повышение фотоэнергетического потенциала культурных растений на основе использования показателей активности и эффективности фотосинтеза растений до первого десятилетия 21-го века фактически не проводилась ни в России, ни в других странах мира (Миракилов Х.М., 2009; Zhu X.G. et al., 2008; 2010).

По нашему мнению, это обусловлено рядом объективных и субъективных причин (Амелин А.В. и др., 2015). Первая заключается в том, что во второй

половине прошлого столетия множеством исследований не было установлено положительной устойчивой связи между интенсивностью фотосинтеза и урожайностью многих сельскохозяйственных культур (рис, томаты, пшеница, сорго, фасоль, хлопчатник, арабидопсис) (Беликов П.С., 1961; Карпилов Ю.С., 1969; Кумаков В.А., 1971; Калашник, Н.С., 1972; Усманов, П.Д., 1984; Жакотэ, А.Г. и др., 1990). Удвоение урожайности зерновых культур в период зеленой революции не сопровождалось повышением скорости протекания фотосинтеза на единицу площади поверхности листа (Расулов Б.Х., 1994; Evans L.T. et al., 1984; Richards R.A., 2000). В результате это привело к резкому снижению интереса ученых к вопросу использования возможностей фотосинтеза в селекции, хотя были получены доказательства, что изменения фотосинтетических признаков в результате селекции у сельскохозяйственных культур не однотипны, а многовариантны (Жакотэ А.Г., 1984).

Во-вторых, практические попытки целенаправленно повлиять на активность фотосинтеза за счет изменения отдельных показателей не дали тогда желаемых результатов, по-видимому, и потому, что фотосинтез представляет собою весьма сложный по организации и функционированию процесс, к тому же весьма консервативный (Кумаков, В.А., 1971; 1985; Гулов М.К., 1990; Миракилов Х.М., 2009; Palmer J.D., 1983), активность и эффективность которого зависит не от одного, а множества взаимосвязанных факторов (Кефели В.И., 1988; Мокронос А.Т., 1981; 1982; 1988; Чиков В.И., 1987), имеющих сложную систему наследования (Насыров Ю.С., 1975; Абдулаев Г.А., 1988).

В-третьих, в тот исторический период селекционеры еще не обладали необходимыми технологиями учета показателей активности фотосинтеза, позволяющими на ранних этапах отбора экспресс-методами оценивать в режиме реального времени большое количество генетического материала, выявлять из него перспективные образцы и, главное, сохранять для последующей практической работы.

Поэтому в настоящее время рост урожайности сельскохозяйственных культур по-прежнему достигается преимущественно традиционными методами,

опираясь в большей степени на морфологические признаки растений и элементы структуры урожая, которые во многом оптимизированы для основных сельскохозяйственных культур в производственных зонах их возделывания. При этом показатели фотосинтетической деятельности фактически не учитываются. А оценка селекционного материала по фотосинтетической деятельности растений если проводится, то преимущественно в научных целях и трудоемкими лабораторными методами, разработанными 50-70 лет назад главным образом по показателям: количество и площадь листьев, чистая продуктивность фотосинтеза и фотосинтетический потенциал (Миракилов Х.М., 2009). Вследствие этого огромные потенциальные резервы возобновляемого природного источника энергии фотосинтеза по-прежнему остаются мало использованными (Ничипорович А.А., 1977; 1979; Мокроносов, А.Т., 1981; Ort D.R. et al., 2015).

В то же время данное направление селекции может быть эффективным. Ведь многие признаки и показатели фотосинтетической деятельности имеют широкую генетическую изменчивость (Murata Y., 1981; Зеленский В.Р., 1995) и высокую наследуемость (Carmo-Silva E. et al., 2017), вследствие чего поддаются фенотипическому отбору (Poland J. et al., 2012; Hill C.B. et al., 2013; Poland J., 2015).

Увеличение урожайности зерновых за последние десятилетия связано в первую очередь с технологиями и генетическими улучшениями растений в сторону увеличения уборочного индекса у современных сортов (Новикова и др., 1989; Кумаков В.А. и др., 1990; Амелин А.В., 2001; Austin R., 1999; Peng S. et al., 2008). Однако традиционные методы селекции зерновых в настоящее время достигли своего предела, и для дальнейшего увеличения урожайности требуется активизация фотосинтеза растений (Austin R.B., 1994; Mitchell P.L. et al., 2006; Lawson T. et al., 2012), несмотря на сложность этой работы в полевых условиях (El-Sharkawy M.A., 2004, 2005, 2006). Уже на протяжении нескольких десятилетий (Austin R.B. et al., 1980) высокая интенсивность фотосинтеза растений рассматривается как одна из самых важных стратегий селекции сельскохозяйственных культур.

Отмечается, что у пшеницы селекция новых сортов должна быть направлена на повышение эффективности работы фотосинтеза флаговых листьев в посеве (Ort D.R. et al., 2011), что может способствовать увеличению урожайности и биомассы (Кумаков В.А., 1971; Юсов В.С. и др., 2011; Кошкин Е.И., 2014; Hao X.M. et al., 1999; Gutiérrez-Rodríguez M. et al., 2000; Untiedt R. et al., 2004; Wang D. et al., 2008).

Хорошо известно, что при благоприятных условиях роста генетическое улучшение сельскохозяйственных культур может повысить скорость фотосинтеза и содержание сухого вещества (Karmakar P.G. et al., 1996; Specht J.E. et al., 1999, Wilcox J.R., 2001). По данным исследователей, селекция на урожайность пшеницы в Великобритании привела к одновременному отбору генотипов с высоким фотосинтетическим потенциалом и перераспределением ассимилятов в пользу зерна (Carmo-Silva E. et al., 2017). Аналогичный вывод был сделан для восьми сортов яровой пшеницы, выращенных в Мексике в течение трех вегетационных периодов в полевых условиях с орошением, где повышенный фотосинтез был в основном обусловлен улучшением устьичной проводимости листа (Fischer R.A. et al., 1998).

Более высокие урожаи у карликовых сортов пшеницы по сравнению с высокими местными популяциями были связаны с большим количеством зерен на колосок и колос, то есть с «силой оттока» (Cock J.H., 1969; Syme J.R., 1967) и с более высокими показателями фотосинтеза флаговых листьев и колосовых чешуй (Lupton F.G.H., 1972; Ruckenbauer P., 1975).

В настоящее время у большинства зерновых уборочный индекс оптимизирован путем селекции и находится на уровне своего теоретического максимума, а именно 0,64 для пшеницы, или близко к нему (Evans L.T., 1993; Austin R.B. et al., 1980; Shearman V.J. et al., 2005; Foulkes M.J. et al., 2007, 2011). Благодаря селекции улучшилось и поглощение солнечного света растениями (Horton P., 2000; Zhu X.G. et al., 2010). Однако для большинства видов сельскохозяйственных культур эффективность преобразования энергии в биомассу является низкой, составляющей всего около одной трети от ее

теоретического максимума, и, следовательно, имеет потенциал для дальнейшего улучшения (Zhu X.G. et al., 2008; Ort D.R. et al., 2011).

Теоретический верхний предел для эффективности фотосинтеза растений был оценен на основе подробного поэтапного анализа биофизических и биохимических подпроцессов и составляет около 4,6% для растений С3 и 6,0% для растений С4 (Ничипорович А.А., 1956, 1961, 1979; Zhu X.G. et al., 2008, 2010).

Самые высокие краткосрочные коэффициенты полезного действия, наблюдаемые для растений в полевых условиях, оцениваемые по максимальным темпам роста, достигают 3,5% для С3 и 4,3% для растений С4, которые снижаются до 2,4 и 3,4% при расчете в течение полного вегетационного периода (Monteith J.L., 1977; Piedade M.T.F. et al., 1991; Beale C.V. et al., 1995). Наиболее высокие показатели фотосинтеза С4 культур были установлены у кукурузы (*Zea mays*) и сахарного тростника (*Saccharum officinarum*) и всегда были связаны с высокой продуктивностью в сравнении с С3 культурами. С другой стороны, при сравнении различных генотипов культуры часто наблюдается отсутствие корреляции между фотосинтезом и урожайностью растений (Evans L.T. et al., 1970; Takano Y. et al., 1971; Makino A., 2011).

Основной причиной, по которой самая высокая наблюдаемая эффективность фотосинтеза на 30% или более ниже, чем теоретическая эффективность, является световое насыщение фотосинтеза. Фотосинтез нелинейно реагирует на увеличение инсоляции. Например, фотосинтез листьев С3 культур насыщен приблизительно на 25% от максимального полного солнечного света, и свет, перехваченный выше этого количества, снижает эффективность фотосинтеза пропорционально поглощенному избыточному свету (Ort D.R. et al., 2011).

Было обнаружено, что толерантность к фотоингибированию зависит от генотипа (Wang S.W., 2000; Monneveux P. et al., 2003; Yang P. et al., 2006; Li H.W. et al., 2010; Chen X.Y. et al., 2011). Поэтому, отбор сортов с повышенной устойчивостью к фотоингибированию является важным подходом в селекции новых высокоурожайных сортов пшеницы (Reynolds M. et al., 2000). Были

разработаны лабораторные (Jiao D.M., 1992; Li H.W. et al., 2010) и полевые (Li H. et al., 2017) методы повышения эффективности селекции культуры при создании новых устойчивых к фотоингибированию сортов.

Значимая роль в селекции озимой пшеницы отводится двум направлениям: первое – созданию высокоурожайных сортов с большим поступлением фотоассимилятов в колосья на фоне минимальной фотопериодической чувствительности, а второе – создание морозостойких сортов на фоне повышенной фотопериодической чувствительности (Мусич В.Н. и др., 1996).

В селекции сои отношение содержания хлорофиллов «а» и «в» рассматривается как способ оптимизации посевов в производственных условиях посредством регулирования плотности посева (Fritschi F.V. et al., 2007). Это соотношение у генотипов культуры обычно составляет 4,2-5,0 у растений, подверженных воздействию солнца, и 5,5-7,0 у растений, подверженных воздействию тени (Lichtenthaler H.K. et al., 2001). Исходя из этого, данный показатель может быть успешно применен при создании высокоурожайных сортов сои (Voldeng H.D. et al., 1999; Kumudini S. et al., 2001).

Достижения в области исследований фотосинтеза в последние годы привели к выявлению ряда целей по созданию растений с улучшенным усвоением углерода и повышенной биомассой (Raines C.A., 2011; Parry M.A.J. et al., 2013). Например, повышение у генотипов способности рибулозо-1,5-бисфосфата к регенерации (RuBP) (Driever S.M. et al., 2017) или эффективности регуляции Rubisco являются для селекции стратегией в повышении фотосинтеза и эффективности использования ресурсов (Carmo-Silva E. et al., 2015). Следовательно, улучшение ассимиляции фотосинтеза CO₂ следует рассматривать основной целью для повышения продуктивности основных сельскохозяйственных культур (Parry M.A. et al., 2011; Simkin A.J. et al., 2015).

За последние полвека в связи с глобальным потеплением климата отмечено быстрое увеличение содержания углекислого газа в атмосфере (Kerr R.A., 2001), что положительно сказывается на увеличении фотосинтеза и продуктивности большинства сельскохозяйственных культур (Jablonski L.M. et al., 2002).

В настоящее время разработаны системы по обогащению углекислотой воздуха в посевах сельскохозяйственных культур как в защищённом грунте (Патент РФ № 2402898, 2010), так и на производственных посевах в естественных условиях среды (FACE) (Ainsworth E.A. et al., 2005).

Исследование Driever S.M. с коллегами (2014) не обнаружило значительной корреляции между максимальными скоростями фотосинтеза и урожайностью, измеренными в оптимальных условиях при высоком освещении и высоком CO_2 у флаговых листьев злаковых до появления колосьев. С другой стороны, Gaju O. с соавторами (2016) сообщили о сильной положительной взаимосвязи между показателями фотосинтеза флаговых листьев, измеренными в поле при высокой освещенности и окружающей среде CO_2 и урожайностью для 15 генотипов в течение двух полевых сезонов. Эти наблюдения позволяют предположить, что наблюдаемые в полевых условиях скорости фотосинтеза, а не максимальная фотосинтетическая способность, вносят вклад в урожайность, как и предполагалось ранее (Lawson T. et al., 2012).

В то же время для поиска оптимальной архитектоники зерновых культур (Тороп А.А. и др., 2015) необходимо знать вклад листьев разных ярусов и колосьев растений в фотосинтетическую продуктивность растений (Carmo-Silva E. et al., 2017). У злаковых зерновых культур, включая озимую мягкую пшеницу, определяющую роль вносят в данном случае флаговые листья (Голева Г.Г. и др., 2016).

Mahon и Hobbs отмечают, что у гороха скорость фотосинтетического обмена углекислого газа (CER) растений является генетически изменчивым признаком и просто передается по наследству (Mahon J.D. et al., 1981; Hobbs S.L.A. et al., 1982). Но при этом другие признаки листа, такие как удельный вес, содержание хлорофилла, устьичное сопротивление, которые были предложены в качестве простых тестов на фотосинтетическую активность растений, не были положительно связаны с обменом углекислого газа (CER). И только в ряде случаев активность рибулозобисфосфаткарбоксилазы (РБФК) и содержание растворимого белка в листьях взаимосвязано с обменом углекислого газа

растений. Поэтому считается, что прямое определение поглощения CO₂ может быть самым простым и надежным способом оценки генетических различий в эффективности фотосинтеза растений (Mahon J.D. et al., 2011).

Полевые испытания максимально объективно отражают взаимодействие генотипа и окружающей среды (Gu J. et al., 2014) и, соответственно, позволяют эффективно выявить адаптированные к условиям производства генотипы (Кильчевский А.В. и др., 1997). Поэтому считается, что разработка полевых методов для фенотипирования и выявления важных признаков фотосинтетической деятельности растений будет способствовать обнаружению генотипов с высокой активностью и эффективностью фотосинтеза их растений для последующего использования в селекционных программах (Carmo-Silva E. et al., 2017).

В связи с этим целью наших исследований являлось повышение конкурентоспособности и эффективности отечественной селекции зерновых и зернобобовых культур на основе разработки научно-методических подходов создания сортов нового поколения, формирующих высокий, стабильный и качественный урожай за счет повышенной активности и эффективности фотосинтетической деятельности растений.

2 МЕСТО, ОПЫТНЫЙ МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Место проведения исследования

Исследование осуществлялось в рамках тематического плана Центра коллективного пользования «Генетические ресурсы растений и их использование» и кафедры земледелия, селекции и растениеводства Орловского ГАУ при поддержке Министерства сельского хозяйства РФ в форме грантов и тематических заданий: «Разработать инновационные (нетрадиционные) методы и способы оценки генофонда сельскохозяйственных растений для мобилизации их потенциальных возможностей в селекции на качественную продуктивность и устойчивость к экстремальным биотическим и абиотическим факторам среды» 2010 г.; «Разработка прогрессивных методов селекции зернобобовых культур на основе показателей фотосинтетической деятельности растений» 2011 г.; «Разработка физиологических способов и методов селекции зернобобовых и крупяных культур на основе инновационных технологий» 2012 г.; «Разработка инновационных методов и способов оценки генофонда с.-х. растений для мобилизации их потенциальных возможностей в селекции» 2013 г.; «Создание конкурентоспособных сортов зернобобовых и крупяных культур на основе использования современных биотехнологических и физиолого-биохимических методов для обеспечения импортозамещения на агропродовольственном рынке России» 2014 г.; «Разработка параметров морфофизиологической модели перспективного сорта гречихи и чечевицы обыкновенной как цели селекции в Центрально-Черноземном регионе России» 2014 г.; «Выделение перспективного материала для селекции черной смородины на основе молекулярно-генетических и физиолого-биохимических методов» 2014 г.; «Создание конкурентоспособных сортов сельскохозяйственных культур на основе использования современных селекционно-генетических и физиолого-биохимических методов для обеспечения импортозамещения на агропродовольственном рынке России»

2015 г.; «Изучение адаптивных и продуктивных возможностей генофонда зерновых, масличных, крупяных и плодово-ягодных культур и выделение перспективного генетического материала для создания отечественных конкурентоспособных сортов по обеспечению импортозамещения в растениеводстве» 2015 г.; «Создание сортов сельскохозяйственных культур с повышенной активностью фотосинтеза: разработка методических рекомендаций оценки селекционного материала гречихи и гороха по интенсивности фотосинтеза листьев» 2016 г.; «Экологическое испытание и полевая оценка новых сортов яровой пшеницы по интенсивности фотосинтеза, выделение источников высокой активности и эффективности фотосинтеза и разработка схемы вовлечения их в селекцию культуры» 2016 г.; «Создание сортов озимой пшеницы с повышенной активностью и адаптивностью фотосинтеза: проведение полевого испытания, оценка генофонда, выделение источников, осуществление гибридизации» 2017 г.; «Изучение генотипической реакции фотосинтеза растений сои на изменения условий произрастания для разработки методических подходов по отбору перспективного исходного материала в селекции адаптивных сортов» 2017 г.; «Создание сортов озимой и яровой пшеницы с повышенным фотоэнергетическим потенциалом и эффективным его использованием» 2017 г.; «Создание сортов сои с повышенной эффективностью использования возобновляемого природного источника энергии фотосинтеза с применением методов геномной селекции» 2018 г.; «Исследование и разработка нового направления в селекции гороха и гречихи – создание сортов с повышенным фотоэнергетическим потенциалом и разработка программного обеспечения подготовки специалистов, владеющих навыками данной работы» 2018 г.

Полевые опыты проводились в селекционных севооборотах ФГБНУ ФНЦ зернобобовых и крупяных культур (ранее ВНИИЗБК), Шатиловской СХОС, ФГБНУ Тульский НИИСХ и ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ по совместным научно-исследовательским программам.

Вегетационные и лабораторные опыты, текущие учеты и наблюдения, морфофизиологический и биохимический анализы опытного материала выполнялись в ЦКП Орловского ГАУ «Генетические ресурсы растений и их использование».

2.2 Опытный материал

Сортообразцы для изучения подбирались исходя из основных принципов морфофизиологического моделирования перспективных сортов (Кумаков В.А., 1980).

По озимой пшенице объектами исследования являлись 35 сортов культуры, созданных в ведущих селекционных учреждениях России: Московский НИИСХ («Немчиновка») – Московская 39, Памяти Федина, Московская 56, Немчиновская 57, Немчиновская 17, Московская 40; ФГБНУ Юго-Восток – Жемчужина Поволжья, Саратовская 17; ФГБНУ «ДЗНИИСХ» – Губернатор Дона, Донэра, Октава 15; ФГБНУ ВНИИЗК зерноград – Аскет, Донской сюрприз; Белгородский ГАУ – Белгородская 16, Майская юбилейная; Белгородский НИИСХ – Казачья, Ариадна; Поволжский НИИСХ – Поволжская 86, Лютесценс 3608; Беларусь – Богатка, Финезия; Воронежский НИИСХ – Крастал, Черноземка 115; Ставропольский НИИСХ – Багира, Анисимовка; Ершовская опытная станция – Джангаль; Рязанский НИИСХ – Глафира, Ангелина; Краснодарский НИИСХ – Антонина, Бригада, Курень, Морозко, Табор, Трио, Юка (Приложение Б 1). Сорты были высеяны в экологическом сортоиспытании Шатиловской СХОС ФГБНУ ВНИИЗБК.

В конкурсном сортоиспытании Белгородского ГАУ по показателям фотосинтеза испытывались 10 сортов культуры: Московская 40, Немчиновка 17, Немчиновка 57, Устивица, Ариадна, Черноземка 88, Коханка, Свиданок Михайлов, Майская юбилей, Альтера (st), Плюша и перспективный генетический материал.

По яровой пшенице исследовались 20 сортов: Агата, Злата, Эстер, Любава, Йолдыз, Ладья, Золотая, Вольнодонская, Донская элегия, Донела М, Хайкар, Ульяновская 101, Прохоровка, Воронежская 20, Черноземоуральская,

Добрыня, Аннушка, Дарья и Марина (Приложение Б 2). Кроме этого, в условиях вегетационного опыта было испытано еще 4 сорта: Дарья, Кинельская Нива, Курьер и Любава, на предмет адаптивности их фотосинтетического и продукционного процессов к разным режимам увлажнения почвы (30 и 70% от ПВ).

По сое объектами изучения являлись 16 сортов, созданных в разных регионах: Ланцетная, Свапа, Зуша (сорта орловской селекции); Магева, Окская (сорта рязанской селекции); Белгородская 7, Белгородская 8, Белгородская 48, Воронежская 31, Виктория (сорта белгородской и воронежской селекции); Припять и Ясельда (сорта белорусской селекции); Славяночка, Казачка – ФГБНУ ДЗНИИСХ; Самер 4, Самер 5 – ФГБОУ ВО Самарский НИИСХ (Приложение Б 3, Б 4). В 2018 г. дополнительно было изучено еще 19 сортов культуры, 8 из которых прошли экологическое испытание на Шатиловской СХОС (Самер 2, Георгия, Мезенка, Ланцетная, Осмонь, Свапа, Зуша и Шатиловская 17) и 11 сортообразцов в ФНЦ ЗБК: Осмонь, Ланцетная, Мезенка, Свапа, Зуша, Красивая мечта, Л 82, ПЭП-18, М-140, Мон-21 и Icar-166 (Приложение Б 5). Кроме того, на опытном поле Тульского НИИСХ в 2015-2016 гг. проводилась оценка по показателям активности фотосинтеза 82 коллекционных номеров ВИР, которые условно были разделены по географическому происхождению на 10 групп: I. Российские образцы, II. Белоруссия, III. Украина, IV. Канада, V. США, VI. Швеция, Бельгия, Великобритания, VII. Польша, VIII. Германия, Франция, IX. Молдова, Румыния, Чехословакия, Словакия, Югославия, X. Япония. В первой группе оценивалось 24 сорта, во второй – 4, в третьей – 6, в четвертой – 7, в пятой – 5, в шестой – 9, в седьмой – 7, в восьмой – 8, в девятой – 9, в десятой – 3 сорта. Экспериментальный материал в данном опыте выращивался на делянках площадью 2,5 м² в четырехкратной повторности. Посев осуществлялся селекционной сеялкой из расчета 600 тыс. всхожих семян на га. Способ размещения опытных делянок – систематический со смещением. В вегетационных опытах изучали 4 сорта: Ланцетная, FiskebyV, Alta, Mon 21.

У гороха посевного объектами основного изучения являлись 9 сортообразцов: Фараон, Гамбит, Спартак, Темп, Кадет, Шеврон, Рас 657/7, Инст. тип, Оптимус. Исследования проводились путем закладки полевых опытов с использованием системного подхода. В вегетационных опытах исследовались сортообразцы: К-1691 (местный), Капитал, Норд, Темп, Фараон и Рас 657/7 (Приложение Б 6, Б 7). Кроме этого, в условиях экологического испытания Шатиловской СХОС по показателям активности фотосинтеза был проведен скрининг 14, а в ФГБНУ ФНЦ ЗБК 40 новых сортов и перспективных генотипов, с целью выделения ценных источников для использования в селекции. Из них 5 листочковых, 1 хамелеон, 3 рассеченно-листочковые и 32 безлисточковые (усатые) формы. В том числе 9 сортов гороха полевого (пелюшек). Основные результаты по гороху-пелюшке представлены в монографии (Амелин А.В. и др., 2018).

Также было изучено 12 сортообразцов чечевицы обыкновенной и 13 – кормовых бобов для выделения перспективного материала по показателям фотосинтеза.

2.3 Методика проведения учетов и наблюдений

Опытный материал выращивали в условиях вегетационного и полевого опытов. В полевых опытах площадь делянки составляла 10 м² в 4-х кратной повторности по сортообразцу. Размещение делянок – рендомизированное (Рисунок 1,2,3,4).



Рисунок 1 – Общий вид опытного селекционного поля гороха



Рисунок 2 – Общий вид опытного селекционного поля сои



Рисунок 3 – Общий вид опытного селекционного поля озимой пшеницы



Рисунок 4 – Общий вид опытного селекционного поля яровой пшеницы

В вегетационных опытах выращивание растений осуществлялось методом почвенной культуры с использованием полимерных сосудов емкостью 5 кг сухой почвы (Рисунок 5).



Рисунок 5 – Общий вид вегетационного опыта

Почва использовалась с поля из пахотного горизонта, просеянная через сито с отверстиями 10 мм. Удобрения вносили из расчета азота 0,10 г, фосфора 0,15 г и калия 0,10 г на 1 кг почвы. Сосуды были снабжены трубками для нижнего полива. Перед посевом их доводили до поливного веса – из расчета 60-70 % от полной влагоемкости почвы. После посева сосуды засыпали песком слоем в 1 см, для предотвращения интенсивного испарения влаги.

Для посева отбирали хорошо развитые, неповрежденные семена, предварительно прорастив их в чашках Петри на фильтровальной бумаге. Через 5-6 дней после появления всходов проводили прореживание, оставляя в сосуде по 5 растений (Гаврикова А.А. и др., 1981).

В изучении опытного материала учитывались следующие показатели и признаки:

- Скорость световых реакций фотосинтеза оценивалась по показателям: квантовый выход флуоресценции хлорофилла, фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла. Регистрация индукции флуоресценции хлорофилла осуществлялась на интактных растениях

с использованием портативной системы измерения Mini-PAM (Рисунок 6) по W. Bilger с соавторами (1995).



Рисунок 6 – Портативная система Mini-PAM для измерения индукции флуоресценции хлорофилла на интактных растениях гороха посевного

Интенсивность фотосинтеза, устьичную проводимость и транспирацию листьев определяли на интактных растениях по оригинальной методике Li-Cor на приборе марки Li-6400, а также с помощью портативного газоанализатора GF – 3000 FL немецкой фирмы Waltz (Рисунок 7,8).



Рисунок 7 – Определение интенсивности фотосинтеза листьев у растений яровой пшеницы в фазу кущения



Рисунок 8 – Определение интенсивности транспирации листьев у растений озимой пшеницы в фазу выхода в трубку

При этом учитывали: фазу роста, ярус листьев, время суток, интенсивность солнечного освещения, концентрацию CO_2 , влажность почвы и температуру воздуха. Измерения значений ИФ проводили при 8 разных режимах освещения в рабочих камерах приборов: 300, 500, 800, 1000, 1300, 1500, 1700, 2000 $\text{мкмоль/м}^2\text{с}$, что соответствует 15000, 25000, 40000, 50000, 65000, 75000, 85000 и 10000 люкс. Величина ИФ рассчитывалась на единицу их фотосинтезирующей поверхности и выражалась в $\text{мкмоль/м}^2\text{с}$.

Концентрация CO_2 в камере прибора менялась поочередно в пределах: n , $0,5n$, $2n$, $4n$, $6n$, $8n$, где n – это среднегодовое значение в земной атмосфере и примерно соответствует 0,033%.

У зерновых злаковых культур (яровая и озимая пшеницы) изучались флаговый, предфлаговый и нижерасположенный листья, у зернобобовых (соя, горох) – листья верхнего (3-4 сверху), среднего (1-й плодоносящий узел) и нижнего ярусов. Кроме этого, у генотипов гороха исследовались усики, листовые пластины листьев и прилистники растений без видимых повреждений вредителями и болезнями.

Эффективность использования воды растениями (ЭИВ) рассчитывалась отношением текущих значений интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации и выражалась в $\text{мкмоль CO}_2 / \text{ммоль H}_2\text{O}$ (Polley W.H., 2002).

Размер выборки (n) при расчете данного показателя был равен 5, повторность измерений в экспериментах 4-х кратная.

- Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) и фотосинтетический потенциал (ФП) рассчитывали по методике, предложенной А.А. Ничипоровичем с сотрудниками (1961).

- Площадь листовых пластинок и прилистников определялась весовым методом (Корнилов А.А., 1971) с применением портативного фотопланиметра марки LI 3000С, фирмы LI-COR, а усиков – по формуле площади боковой поверхности усеченного конуса, при этом учитывалась лишь $\frac{1}{2}$ ее значения. Проба состояла из 20 растений, повторность 3-х кратная.

- Содержание белка, клейковины, крахмала, жира и воды определяли на цельных семенах и зерне с помощью прибора марки Infratek 1241 швейцарской фирмы Foss. Принцип действия прибора основан на инфракрасном сканировании.

- Хозяйственно-полезные признаки растений учитывались по общепринятым в селекционных центрах методикам. В пробу входили 20 растений, повторность 3-х кратная.

- Динамика накопления сухого вещества по органам растения определялась методом взятия растительных проб в количестве 5-10 растений с каждой делянки сорта с последующим высушиванием сырой массы органов до абсолютного сухого веса при температуре 105 °С в сушильном шкафу марки СМ 50/250 /1000 США. Учет еженедельный, повторность 3-х кратная.

- Урожайность зерна находилась с каждой делянки сорта прямым взвешиванием на весах и по результатам структурного анализа 15 растений в 4-х кратной повторности.

- Расчет интенсивности фотосинтеза (ИФ), интенсивности транспирации (ИТ) и квантового выхода флуоресценции хлорофилла (КВФХ) определяли на растении перерасчетом на площадь листьев растения культуры в фазу плодообразования.

Полученные в ходе проведенных экспериментов данные обработаны с помощью компьютерных программ на основе методических рекомендаций Б.А. Доспехова (1985).

2.4 Условия проведения исследования

Преобладающий тип почв опытного участка является типичным для Центральной и Центрально-Черноземной зоны России – серые лесные, среднесуглинистые по механическому составу. Мощность гумусового горизонта 30...35 см, содержание его на 100 г почвы составляет 4,4...5,4%. По данным агрохимического анализа почвы, гидролизуемого азота в ней содержится 6,7...7,8; P_2O_5 – 9...13 и K_2O – 7...11 мг/100г. Степень насыщенности основаниями составляет 83...91%, рН солевой вытяжки – 5,2...6,0. Сумма поглощенных оснований – 24,0...27,2 мг/экв на 100 г почвы (Приложении А).

Климат в регионе умеренно-континентальный, с относительно холодной зимой и теплым летом. По данным Гидрометеорологического центра г. Орла, в Орловской области выпадает за год в среднем 500...600 мм осадков. К началу вегетации растений, весной, запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы, как правило, составляют 200...225 мм, в отдельные годы – 160 мм. За тёплый период (май-сентябрь) количество осадков выпадает в пределах 290...310 мм. Гидротермический коэффициент равен 1,2...1,3, что является показателем достаточной влагообеспеченности растений в вегетационный период. Наиболее засушливые периоды – май и первая половина июня.

За период года с апреля по октябрь приход фотосинтетически активной радиации (ФАР) здесь составляет 1533 МДж/м², а за год в целом – 1818 МДж/м². Продолжительность светового дня возрастает с 15 часов в начале мая до 17 часов к третьей декаде июня, а к концу сентября вновь понижается до 12 часов (Мамонтова Р.А., 1986).

Температура наиболее теплого месяца, июля, колеблется в пределах 17,9...19,6 °С. Средняя минимальная температура не опускается ниже +10 °С, а

средняя максимальная не превышает +20 °С, абсолютный максимум температуры составляет +37 °С.

Общая продолжительность периода с положительной среднесуточной температурой составляет 220 дней. Период со среднесуточными температурами выше +10 °С начинается в начале мая и заканчивается в середине октября, а продолжительность его составляет более 140 дней. Устойчивый переход среднесуточных температур воздуха через +5 °С обуславливает наступление вегетационного периода с 15-18 апреля. Сумма среднесуточных температур выше 10 °С составляет 2200...2300 °С.

Погодные условия в годы проведения исследований были разными (Приложение А). Вегетационный период 2010 г. характеризовался высоким температурным режимом и недостаточным количеством осадков.

В частности, за вегетационный период осадков выпало на 54,93% меньше среднемноголетнего их количества. В первый период развития растений сумма выпавших осадков составила 75,7 мм, наибольшее их количество выпало в мае и составило 43,8 мм. Среднемесячная температура в вегетационный период была выше среднемноголетней на 5,4 °С и составила 21,9 °С (Рисунок 9).

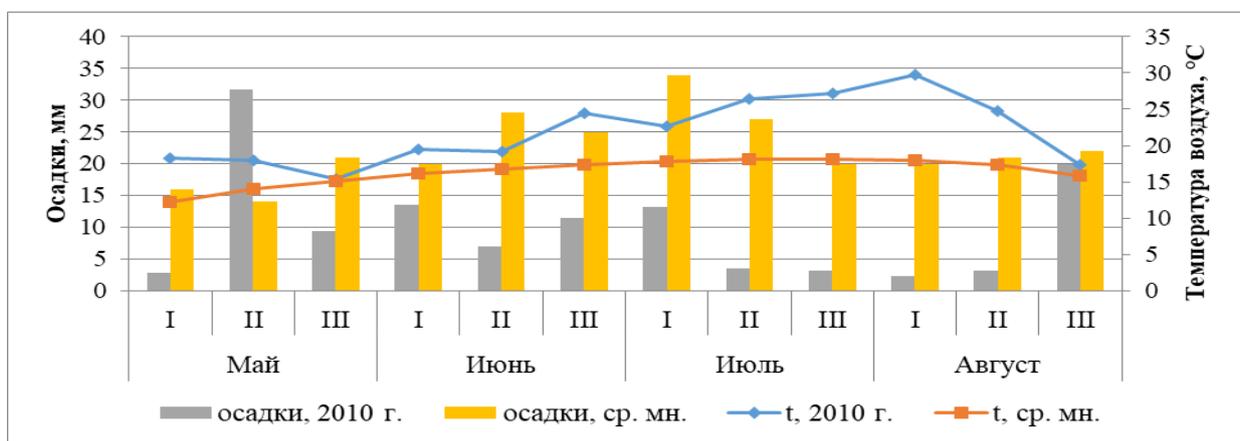


Рисунок 9 – Метеорологические условия вегетационного периода 2010 г.*
Примечание* здесь и далее – данные метеопункта ОГМС при ВНИИЗБК, Орловский район

Воздушно-почвенная засуха и высокая температура воздуха в этот год отрицательно сказались на формировании урожая фактически всех сельскохозяйственных культур.

Метеорологические условия 2011 г., хотя несколько и отличались от многолетних показаний, но в целом были менее экстремальными для роста и развития растений, чем в 2010 г. Сумма атмосферных осадков за вегетационный период равнялась 207,3 мм, что составляло 77,4% среднемноголетнего значения. Среднемесячная температура воздуха в вегетационный период находилась на уровне 18,9 °С при среднемноголетней 16,5 °С. В мае погода стояла теплая, периодически шли дожди. Осадков выпало 46,7 мм, а температура была выше нормы на 12,3%. Июнь и июль были более засушливыми – осадков выпало всего 58,1 и 64,5 мм соответственно при среднемноголетней норме 73 и 81 мм (Рисунок 10).

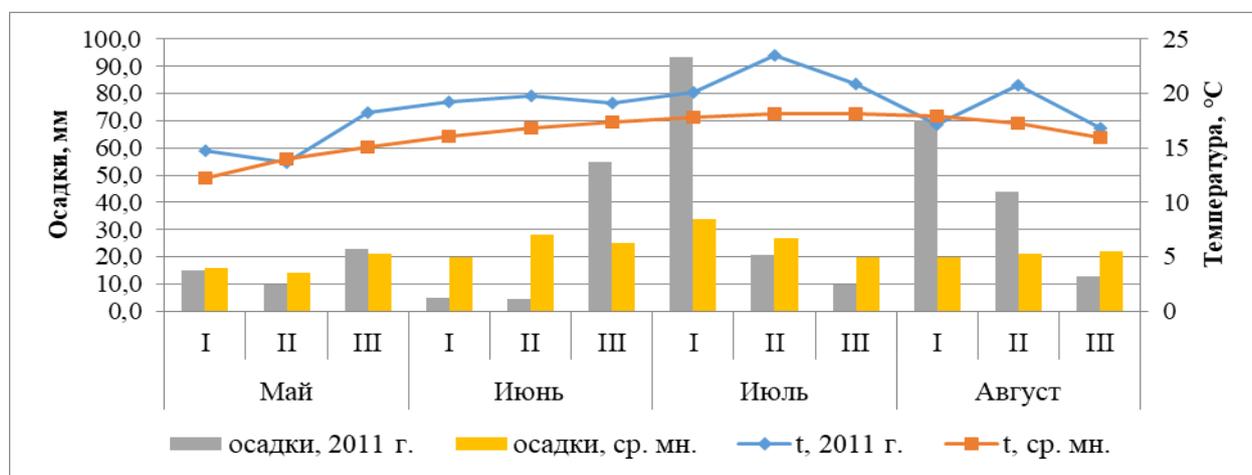


Рисунок 10 – Метеорологические условия вегетационного периода 2011 г.

Наиболее благоприятным по погоде для вегетации растений культур был 2012 г. За вегетационный период развития осадков выпало 239,5 мм, что было лишь на 10,6% меньше среднемноголетнего их количества (Рисунок 11).

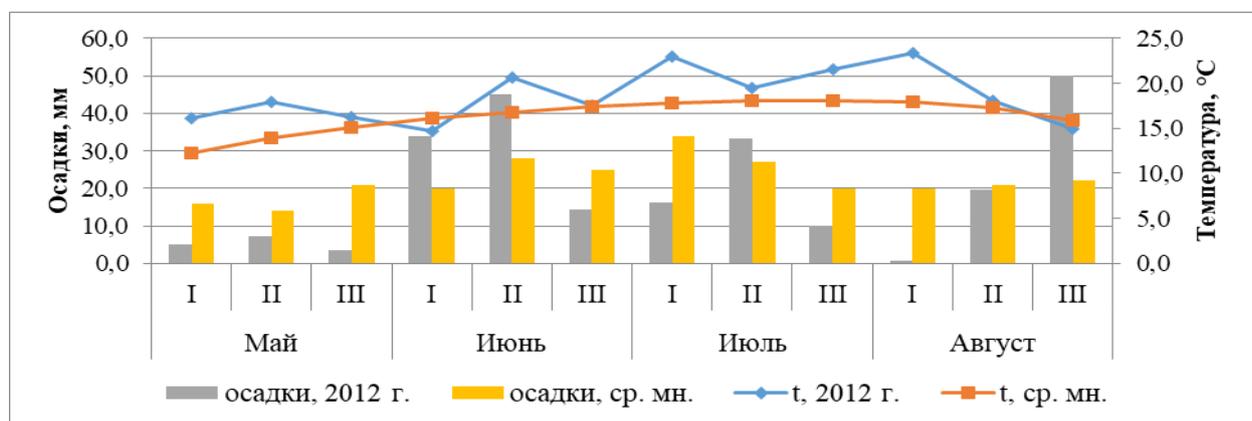


Рисунок 11 – Метеорологические условия вегетационного периода 2012 г.

Метеоусловия вегетационного периода 2013 г. в целом хотя и были благоприятными (за период вегетации растений выпало 324 мм, что на 3,4% больше среднемноголетнего их количества), тем не менее в отдельные фазы роста они носили выраженный экстремальный характер. Так, период развития растений в июле и августе характеризовался значительным сокращением доли выпавших осадков – в среднем на 44,3% многолетнего значения при средней температуре воздуха 18,9 °С (Рисунок 12).

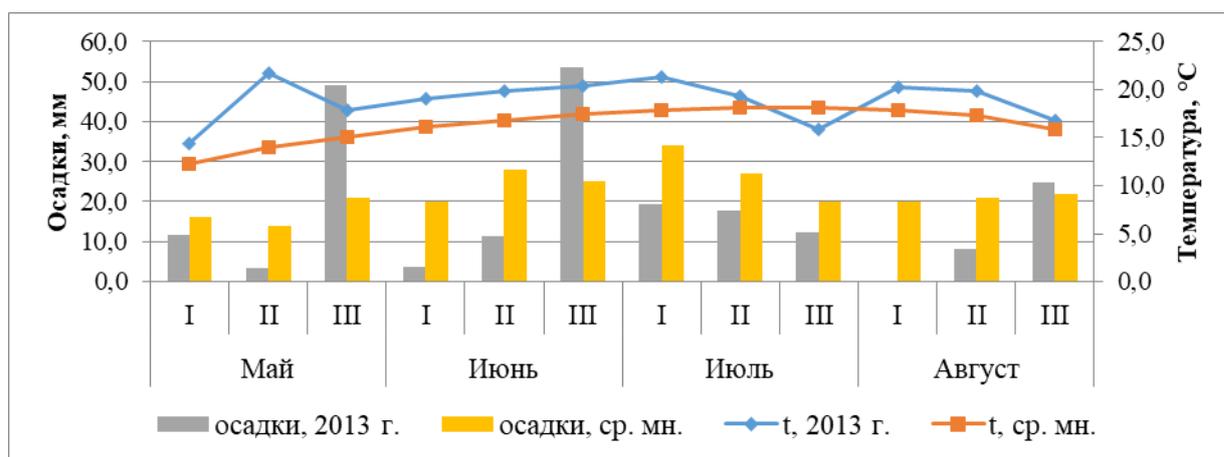


Рисунок 12 – Метеорологические условия вегетационного периода 2013 г.

В 2014 г. метеоусловия вегетации растений складывались неравномерно. Наибольшее количество осадков выпало в третьей декаде мая – 64,4 мм, что было больше среднемноголетнего показателя на 43,4 мм. Самыми засушливыми оказались третья декада июля и первая декада августа, когда вообще не было отмечено выпадение осадков (Рисунок 13).

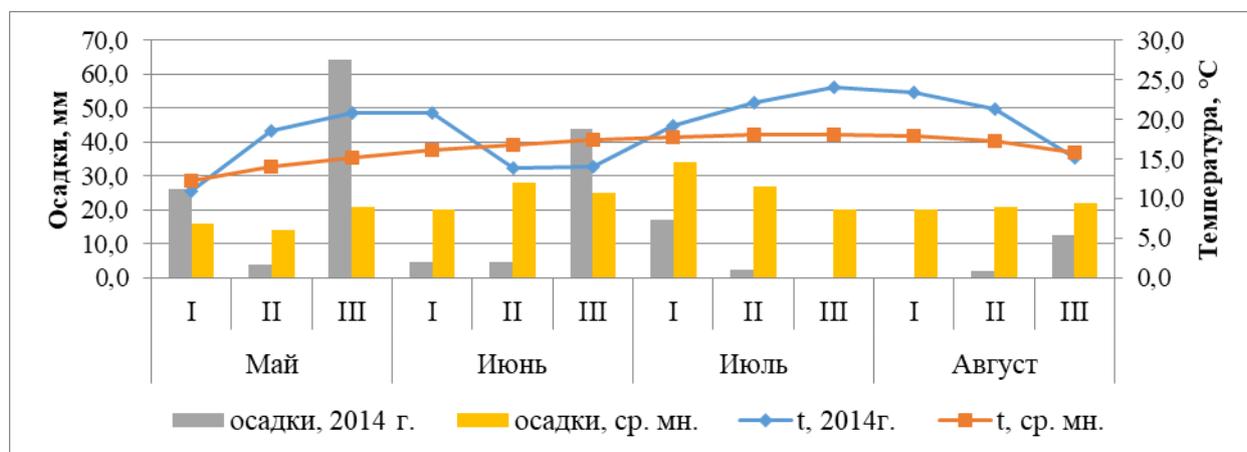


Рисунок 13 – Метеорологические условия вегетационного периода 2014 г.

Вегетационный период 2015 г. также характеризовался неравномерным

распределение осадков и резким колебанием температуры воздуха. В конце мая выпало осадков в количестве 70% от среднемноголетней нормы, при этом температура воздуха в целом соответствовала потребностям растений, что создало благоприятные условия для роста, развития и формирования продуктивности (Рисунок 14).

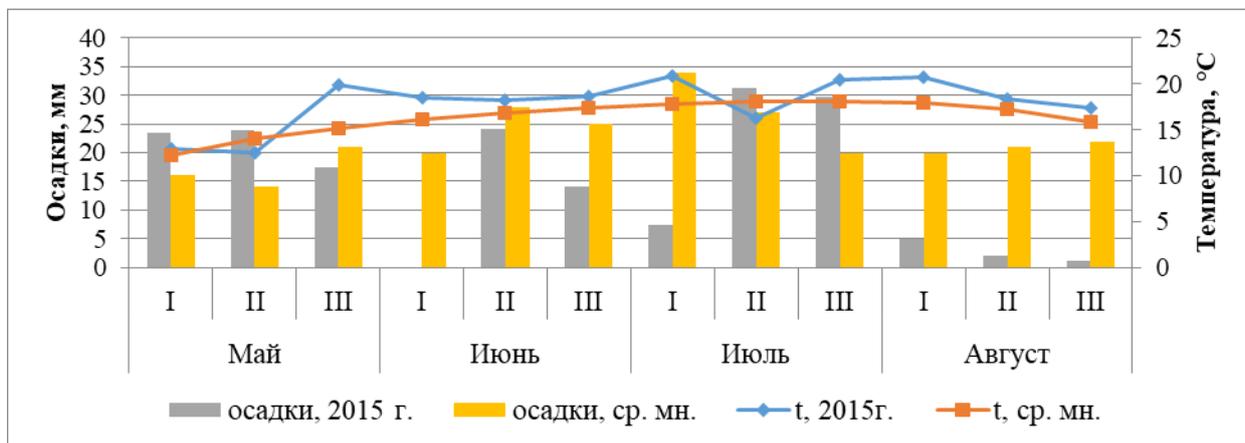


Рисунок 14 – Метеорологические условия вегетационного периода 2015 г.

Однако в начале июня наступили засушливые условия (количество осадков выпало в 1,9 раза меньше декадной нормы, а температура воздуха превысила средние многолетние значения на 13 °C), что оказалось крайне неблагоприятным для последующего развития растений. Период налива и созревания в этот год сопровождался достаточно сухой и теплой погодой, что привело к сокращению продолжительности фаз развития растений (цветение, созревание) (см. Рисунок 14).

В 2016 г. апрель характеризовался очень влажной и теплой погодой: температура воздуха и количество осадков были соответственно на 2,9 °C и на 32,6 мм выше среднемноголетней нормы. Температура воздуха в мае была на уровне среднемноголетней, а количество осадков во 2-й и 3-й декадах месяца на 24% ее больше. Во многом схожая погода отмечалась и в 1-й, и 2-й декадах июня, тогда как 3-я декада месяца, когда у растений активно формировались зерновки, характеризовалась сухой и жаркой погодой: осадков почти не было, а температура воздуха превышала среднемноголетнюю норму на 6,3 °C. Достаточно жарким был и весь июль, при этом и дождливым (Рисунок 15).

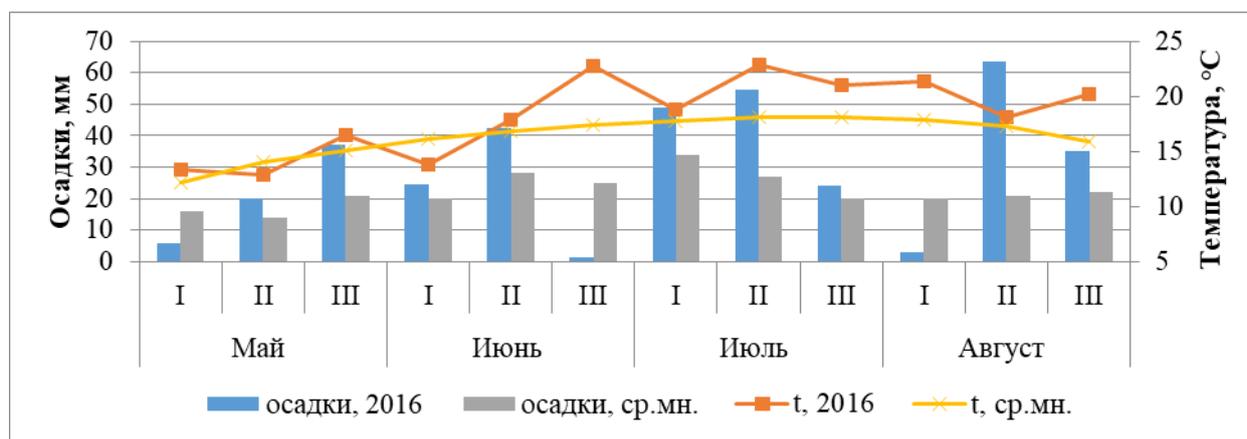


Рисунок 15 – Метеорологические условия вегетационного периода 2016 г.

В 2017 г. третья декада апреля была холоднее на 4 °С, а осадков выпало на 34% меньше среднемноголетней нормы. В 1-й и 3-й декадах мая температура воздуха была близка среднемноголетнему значению, а количество осадков ниже ее на 26%, тогда как 2-я декада характеризовалась не только большим количеством осадков, но и пониженной (в среднем на 2,6 °С) температурой воздуха. Во многом схожая погода отмечалась и в 1-й декаде июня. В тоже время во 2-й и 3-й декадах месяца и 1-й декаде июля, количество осадков было существенно ниже средней многолетней нормы, а температура воздуха близка к ней. В этот период у растений формировались зерновки и происходил активный их налив. Но, 2-я декада и в особенности 3-я декады месяца, когда у растений шло созревание, наоборот, отмечалось избыточное количество осадков по отношению к среднемноголетней норме и относительно высокая температура воздуха (Рисунок 16).

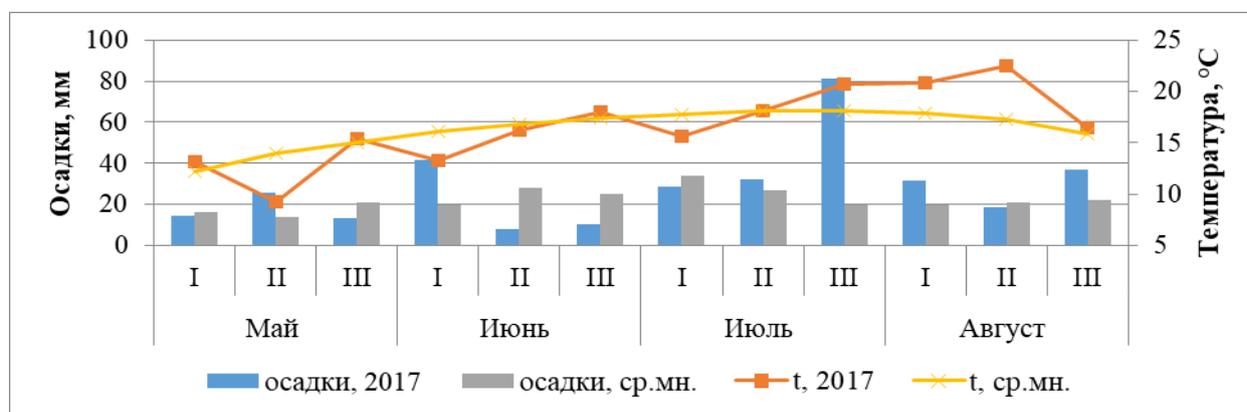


Рисунок 16 – Метеорологические условия вегетационного периода 2017 г.

В 2018 г. апрель характеризовался относительно засушливой и прохладной погодой: температура воздуха и количество осадков были ниже среднемноголетней нормы соответственно на 2,1 °С и 24%. Еще более засушливыми были все декады мая, а особенно июня и 1-й декады июля: в мае температура превышала среднемноголетнее значение на 3,2 °С, а количество осадков отмечалось меньше нормы на 38%; в июне температура воздуха была выше на 1,2 °С, а количество осадков на 76% ниже среднемноголетних значений. Аналогичная погода наблюдалась и в 1-й декаде июля. В то же время 2-я и 3-я декады месяца характеризовались частыми дождями и высокой температурой (Рисунок 17).

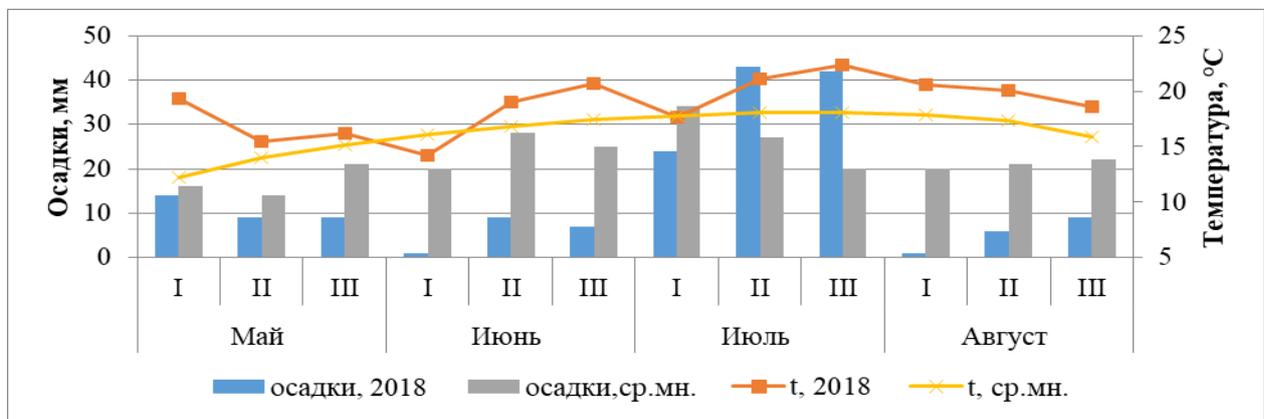


Рисунок 17 – Метеорологические условия вегетационного периода 2018 г.

В 2019 г. в мае температура воздуха была выше в среднем на 2,4 °С, а количество осадков в 1-й и 2-й декадах месяца на 49% выше по сравнению со среднемноголетней нормой. Тогда как 3-я декада месяца и первые 2 декады июня характеризовались не только высокими температурами, но и ограниченным количеством осадков. Третья декада июня и все декады июля по погодным условиям были более благоприятными для роста и развития растений: температура значимо не превышала среднемноголетнее значение, а количество осадков было на ее уровне (3-я декада июня), несколько меньше (1-я и 2-я декады июля) или выше (3-я декада июля) (Рисунок 18).

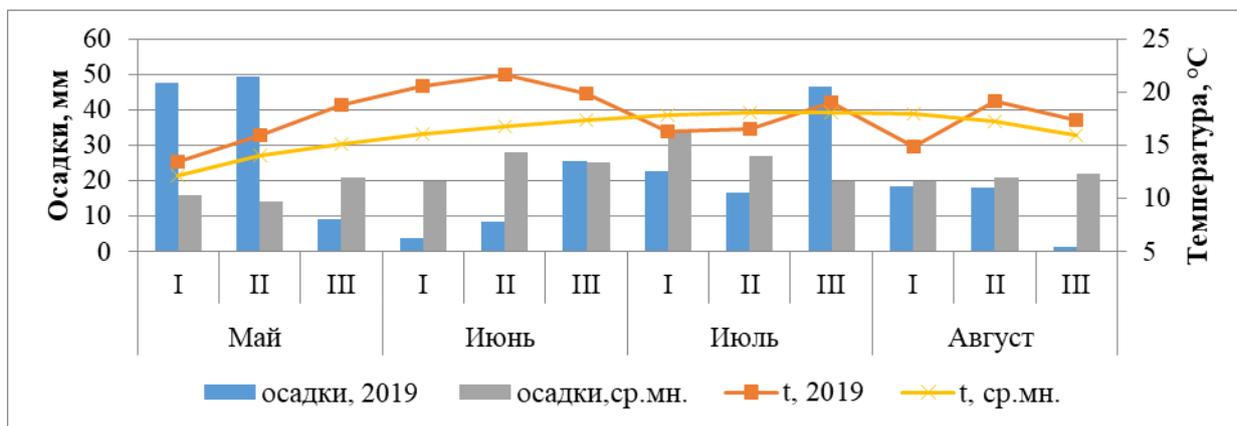


Рисунок 18 – Метеорологические условия вегетационного периода 2019 г.

Метеорологические условия вегетационного периода в 2020 г. имели отклонения по количеству осадков и температуре воздуха от среднемноголетних условий. Количество осадков было выше на 18,6 мм, а температура воздуха на 0,7 °С (Рисунок 19).

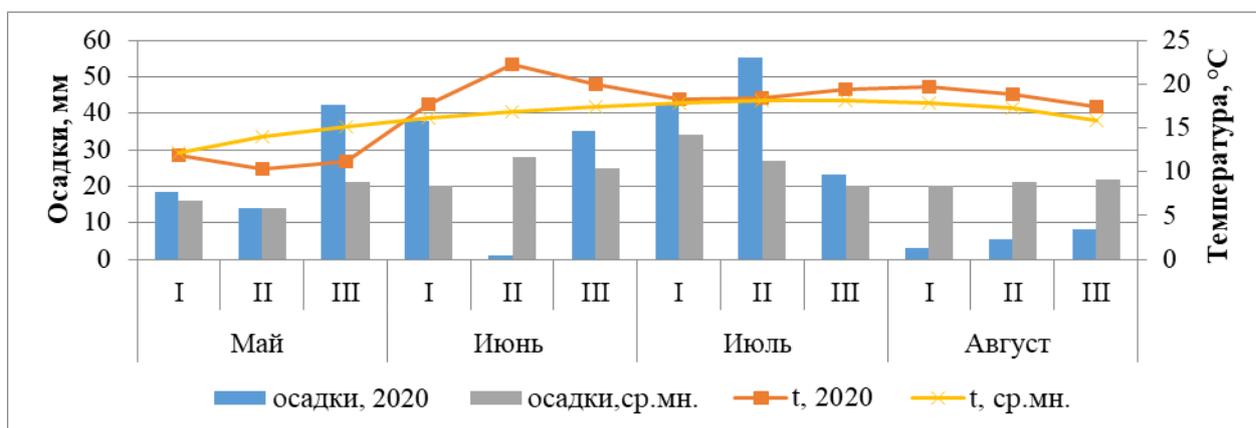


Рисунок 19 – Метеорологические условия вегетационного периода 2020 г.

Разнообразие метеорологических условий в годы исследования позволило получить объективную оценку гено- и фенотипической изменчивости ряда показателей продукционного и фотосинтетического процессов и выявить видовые и сортовые их особенности в условиях Орловской области.

3 ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА, ТРАНСПИРАЦИИ И УСТЬИЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ ЛИСТЬЕВ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Селекция любой сельскохозяйственной культуры начинается с глубокого изучения ее видовых и наследственных особенностей. Зерновые культуры в данном случае не являются исключением. В последние годы они активно исследуются по выявлению селекционной значимости физиологических признаков и свойств растений (Зеленский М.И., 1995; Long S.P. et al., 2006; Ерошенко Ф.В., 2011; Carmo-Silva E. et al., 2015). В частности, большое внимание уделяется фенотипированию показателей фотосинтетической деятельности растений во взаимодействии с условиями возделывания «генотип-среда» (Carmo-Silva E. et al., 2017).

3.1 Видовые особенности фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений

3.1.1 Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев

Наше исследование показало, что с понижением яруса листьев активность световых реакций растений яровой пшеницы уменьшается. Наибольший квантовый выход флуоресценции хлорофилла и интенсивность электронно-транспортной цепи отмечаются у флаговых листьев, в то время как у предфлаговых значения данных показателей на 25% и 22%, а у нижних – на 38% и 39% соответственно ниже (Рисунок 20).

Во многом схожие экспериментальные данные получены и по активности темновой фазы фотосинтеза. В годы исследования интенсивность фотосинтеза флаговых листьев составляла у растений культуры в среднем 13,69 мкмоль/м²с. При этом у предфлагового листа ее значение было на 35%, а у нижерасположенного на 63% меньше по сравнению с флаговым листом (Рисунок 21).

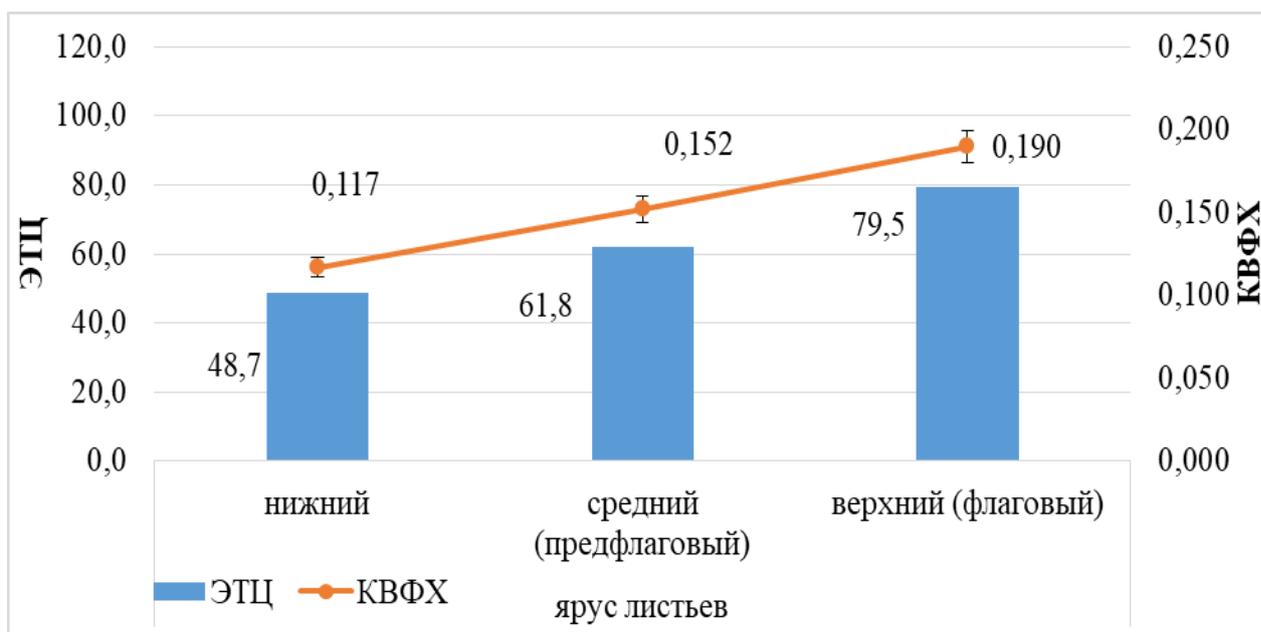


Рисунок 20 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев разных ярусов растений яровой пшеницы, 2018–2020 гг.

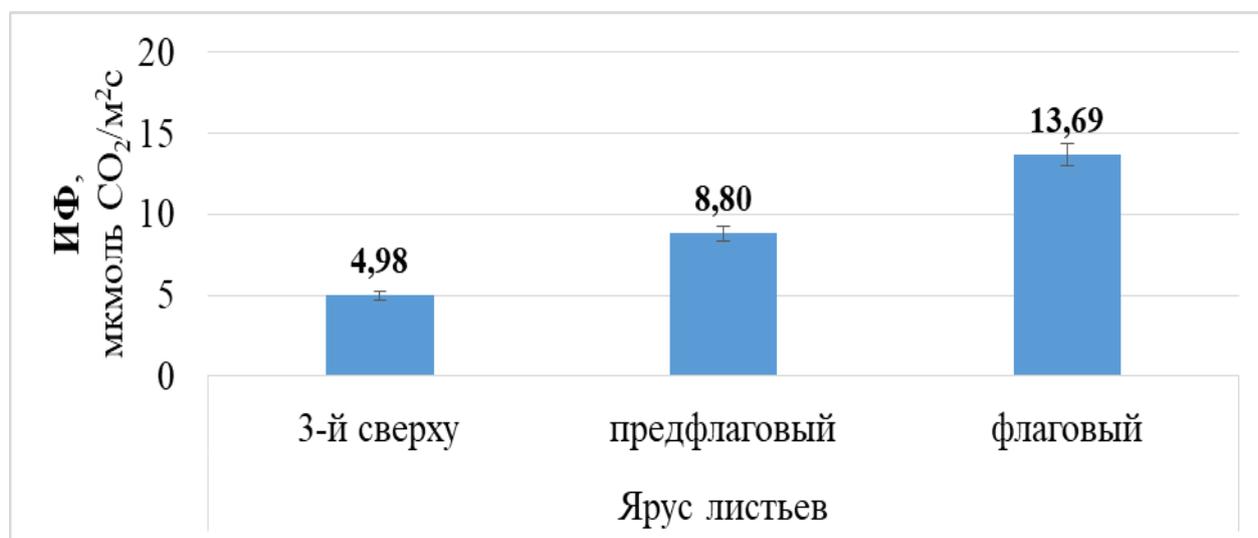


Рисунок 21 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев разных ярусов растений яровой пшеницы, 2017–2020 гг.

Характер ярусной изменчивости сохранялся и по годам исследования: варьирование интенсивности фотосинтеза составляло у флагового листа от 12,57 до 15,15 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, у предфлагового – от 7,59 до 9,49 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, а у нижерасположенного – от 3,41 до 7,05 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ (Рисунок 22).

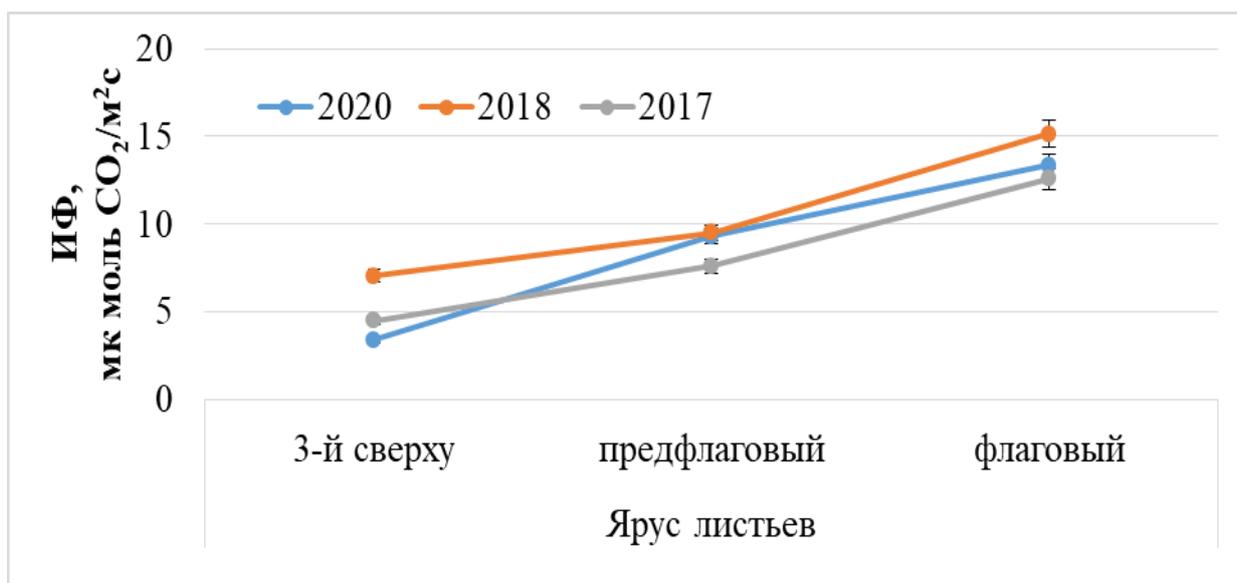


Рисунок 22 – Ярусная изменчивость интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев растений яровой пшеницы в годы исследования

То есть у растений яровой пшеницы наиболее активно ассимилирует молекулы CO_2 флаговый лист, что тесно связано с донорно-акцепторными отношениями органов растений. В специальных модельных полевых опытах показано, что его удаление у растений флагового листа приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза предфлагового листа в среднем на 35,4%, а 3-го сверху – на 28,0 %. Когда же флаговый лист остается один, а остальные удалены, то интенсивность ассимиляции им CO_2 увеличивается лишь на 5,6% (Таблица 1).

Это указывает на то, что в период генеративного развития флаговый лист у яровой пшеницы, по-видимому, фотосинтезируют с максимально возможной активностью ввиду самого близкого расположения к колосу, а частичная или полная утрата его функций компенсируется у растений возрастом фотоактивности предфлагового и нижерасположенных листьев (Таблица 1).

То есть подтверждается вывод о том, что фотосинтез в продукционном процессе целого растения является не только поставщиком ассимилятов и регуляторных соединений в аттрагирующие центры (плоды и семена), но и сам подвержен регуляторному влиянию через гормональную систему (Неттевич Э.Д., 1986; Мокронос А.Т., 1988; Кефели В.И. и др., 1988).

Таблица 1 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев яровой пшеницы при различных вариантах их удаления у растений, 2020 г.

Вариант	ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с		
	флаговый лист	предфлаговый лист	3-й лист сверху
Интактные растения – контроль	13.42	9.66	3.78
У растений только флаговый лист	14.20*	-	-
У растений только предфлаговый лист	-	12.71*	-
У растений только 3-й лист сверху	-	-	4.20
У растений только флаговый и предфлаговый листья	13.12	11.06*	-
У растений только флаговый и 3-й лист сверху	13,45	-	7,41*
У растений только предфлаговый и 3-й лист сверху	-	14.95*	5.25
У растений отсутствует колос	11.10	8.72	4.52
НСР ₀₅	0,92	0,83	0,53

*Примечание: * достоверно превышающих при $P \leq 0,05$*

Иными словами, фотосинтетический процесс растений может ограничиваться как фотосинтетической активностью листьев, так и активностью аттрагирующих центров. Когда у опытных растений яровой пшеницы нами был удален колос, то интенсивность фотосинтеза листьев была снижена по сравнению с контролем: у флагового листа – в среднем на 17,3%, предфлагового – на 9,7% (см. Таблица 1).

Аналогичные данные приводят и зарубежные исследователи (Waters S.P. et al., 1980; Simpson R.J. et al., 1983; Lopes M.S. et al., 2006; Araus J.L. et al., 1987; Sanchez-Bragado R. et al., 2014).

Интенсивность света в посевах обычно уменьшается экспоненциально сверху вниз, что оказывает большое влияние на фотосинтез растений (Sarlikioti V. et al., 2011a, b; Hemming S. et al., 2007; Brodersen C.R. et al., 2008; Markvart J. et al., 2010). В глубине посева листья обычно затенены и не получают прямой свет, в то время как верхние освещены солнцем полностью (Spitters C.J.T., 1986; De Pury D.G.G., Farquhar G.D., 1997; Wang Y.P. et al., 1998; Johnson I.R. et al., 2010).

Наше исследование подтверждает данную закономерность: в агроценозе яровой пшеницы наибольшую освещенность имеют верхние листья растений, а меньшую – нижние (Таблица 2).

Верхние листья более молодые по возрасту, чем ниже расположенные, что также сказывается на активности их процессов (Заленский В.Р., 1904).

Таблица 2 – Интенсивность естественного освещения листьев в агроценозе в зависимости от ярусного расположения у растений яровой пшеницы в фазе цветения, 2017–2020 гг.

Сорт	Ярус растения		
	нижний 3-й сверху	средний (предфлаговый)	верхний (флаговый)
Интенсивность естественного освещения, мкмоль/м ² с	388,4	589,0	1110,0

В онтогенезе растений яровой пшеницы отмечается высокая активность показателей фотосистемы II в начальные этапы развития, при этом максимальные значения отмечаются в фазу кущения: ЭТЦ – 113,21 отн. ед. и КВФХ – 0,270 отн. ед. Затем (в фазу выхода в трубку) фиксируется небольшой спад активности фотосинтеза (в среднем на 24%), а в фазу колошения вновь повышение (в среднем на 16%), после этого происходит постепенное затухание (Рисунок 23).

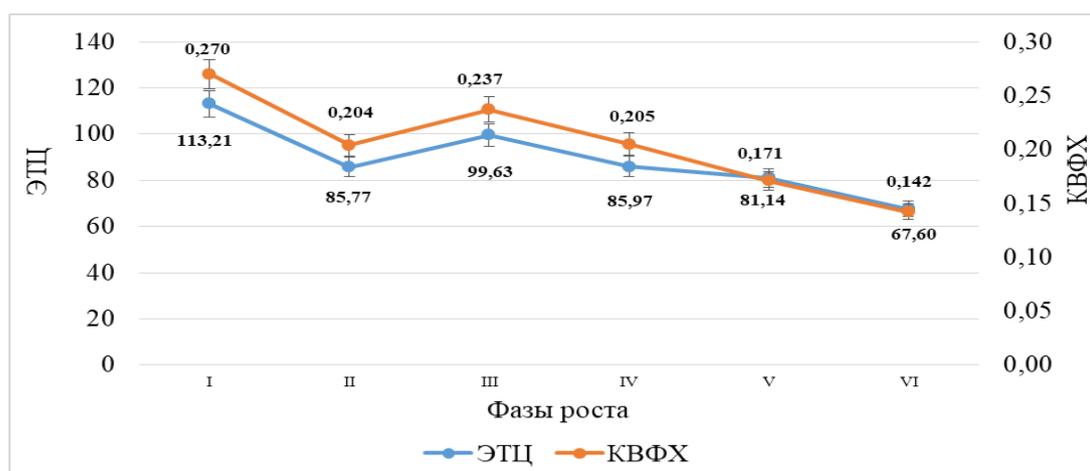


Рисунок 23 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и электронно-транспортная цепь (ЭТЦ, отн. ед.) листьев в онтогенезе яровой пшеницы, 2018-2020 гг.

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – колошение, IV – цветение, V – молочная спелость, VI – молочно-восковая спелость

Такая динамика активности реакций может объясняться тем, что в начальные фазы роста у растений идет интенсивное нарастание биомассы и закладка колоса (генеративных органов), что требует существенных энергетических затрат.

При этом динамика световых реакций в целом совпадает с характером изменения реакций темновой фазы фотосинтеза. Так, интенсивность фотосинтеза растений культуры увеличивается от фазы кущения, достигая максимума в фазу трубкования (18,38 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), а затем к фазе цветения немного снижается (в среднем на 3%), достигая минимальных значений в период налива зерновок. К фазам налива и молочно-восковой спелости интенсивность фотосинтеза сокращается еще на 27% и 35% соответственно (Рисунок 24).

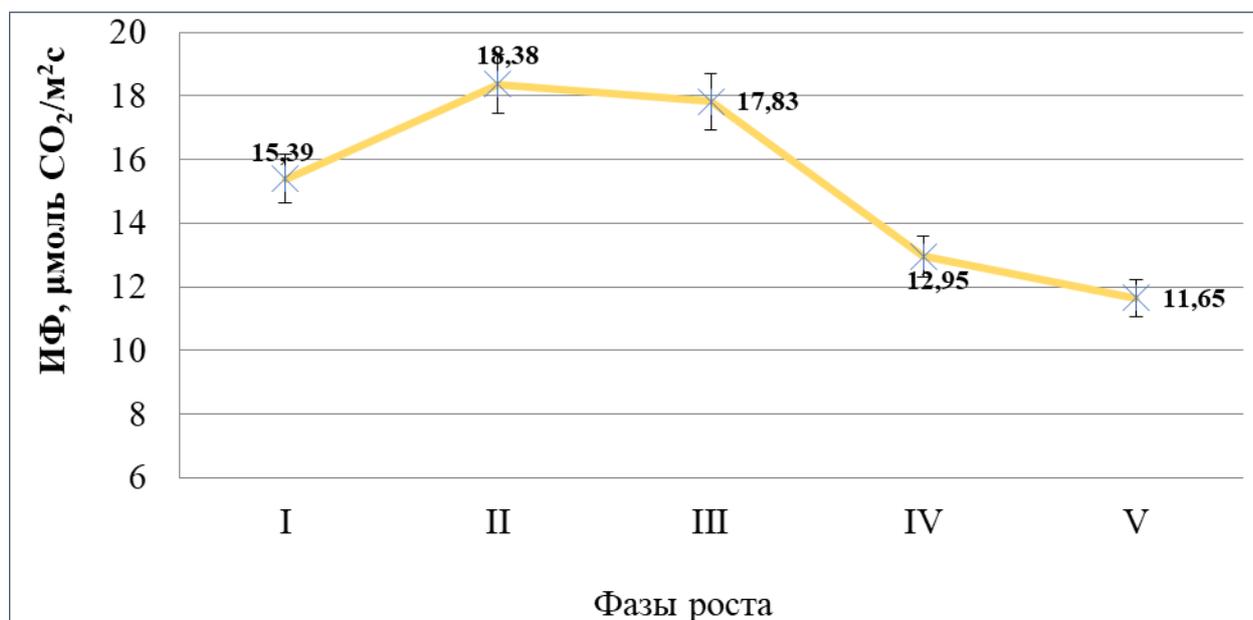


Рисунок 24 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе растений яровой пшеницы, 2017 –2020 гг.

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – колошение, IV – цветение, V – молочная спелость, VI – молочно-восковая спелость

Одной из причин выраженного снижения у растений яровой пшеницы интенсивности фотосинтеза после цветения, очевидно, может быть значимое убывание количества и активности Rubisco в листьях (Carmo-Silva E. et al., 2017).

В течение дня характер изменения квантового выхода флуоресценции хлорофилла и активности электронно-транспортной цепи сильно различается. К

примеру, интенсивность электронно-транспортной цепи заметно возрастает в утренние часы (с 79,28 ед. в 7:00 часов до 85,96 ед. в 11:00 часов), а затем равномерно снижается к вечеру. В то время как квантовый выход флуоресценции хлорофилла снижается к полудню (в 2,4 раза с 0,313 ед. до 0,128 ед.), а к 19:00 часам вновь восстанавливается (Рисунок 25).

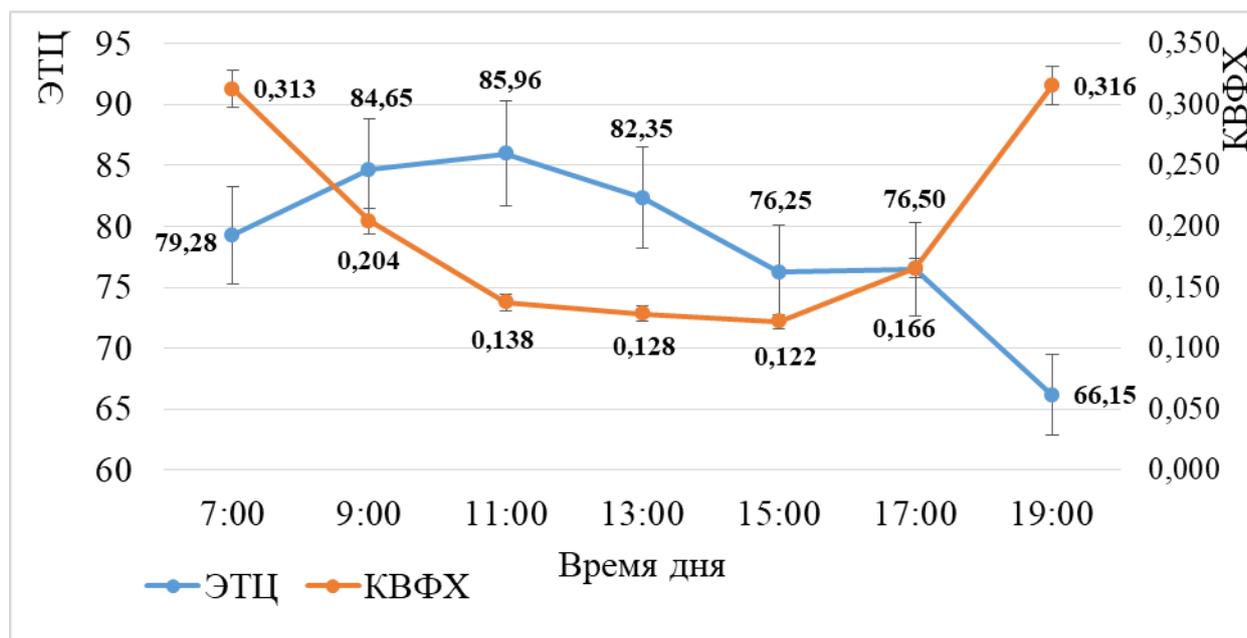


Рисунок 25 – Дневная динамика квантового выхода флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев у растений яровой пшеницы, 2018–2020 гг.

С одной стороны, снижение квантового выхода флуоресценции хлорофилла может быть вызвано повышением интенсивности освещения, которое достигает своего максимума к полудню и задействуются механизмы фотозащиты, а с другой – фотоингибированием (Powles S.B., 1984, Long S.P. et al., 1994).

Динамика активности электронно-транспортной цепи у растений яровой пшеницы во многом была сопряжена с интенсивностью фотосинтеза, которая также интенсивно возрастала в утренние часы (с 9,65 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), достигая максимума (14,21 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) к 13 часам дня, а затем постепенно снижалась (Рисунок 26).

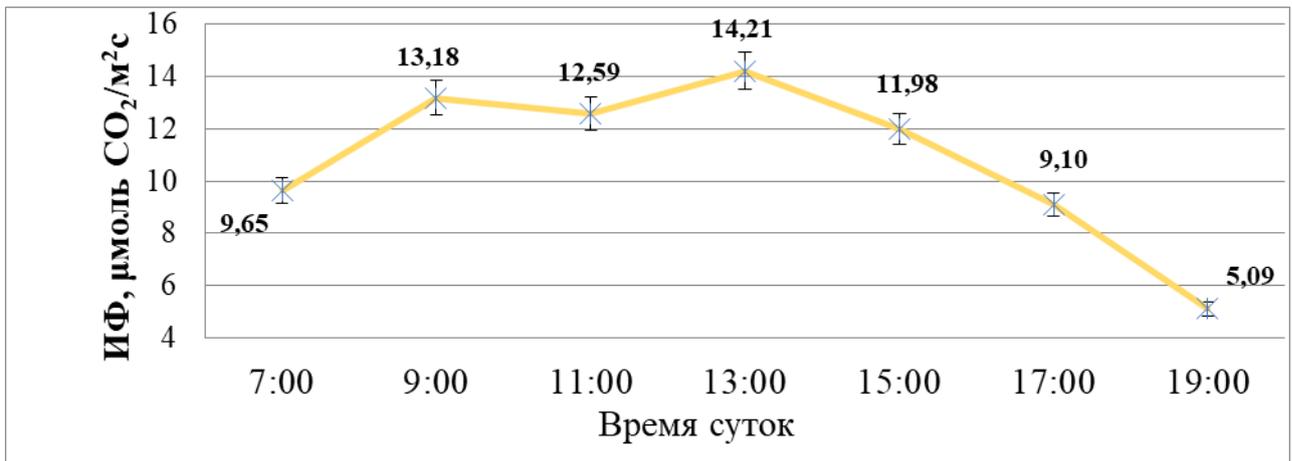


Рисунок 26 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев у растений яровой пшеницы в фазе плодообразования, в 2017–2020 гг.

Исходя из этого, предполагаем целесообразным проводить учет показателей фотосинтетической деятельности растений яровой пшеницы в утренние часы с 9:00 до 13:00 на флаговых листьях.

3.1.2 Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев

Как известно, транспирация является важным и необходимым физиологическим процессом, защищающим растения от перегрева и обезвоживания в сухую и жаркую погоду, обеспечивая передвижение поглощённых корнями минеральных веществ из почвы вверх по растению (Davies W.J., 2002; Fischer R.A., 1998). А так как транспирация и интенсивность поглощения углекислого газа определяются работой устьичного аппарата (Atkinson C.J., 2000), то активность и эффективность протекания данных процессов существенно может влиять на интенсивность роста растений и формирование ими конечного урожая (Li F. et al., 2002).

Поэтому представляется весьма актуальным для селекции изучение растений сельскохозяйственных культур по показателям не только фотосинтеза, но и транспирации для создания перспективного исходного материала и новых сортов, сочетающих высокий и качественный урожай со стабильностью по годам.

Результаты проведенного исследования подтвердили, что интенсивность транспирации листьев яровой пшеницы является лабильным признаком. В годы исследования (2017–2020 гг.) варьирование признака в фазу молочно-восковой спелости находилось у современных сортов яровой пшеницы в интервале 3,62 - 8,08 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{c}$. Наибольшая ее величина зафиксирована в 2017 г., а наименьшая – в 2020 г. В 2017 г. значение интенсивности транспирации у растений яровой пшеницы было в среднем на 55,2%, в 2018 году – на 30,4%, а в 2019 г. – на 32,1% больше по сравнению с 2020 г. Однако на формировании урожайности зерна это сказывалось несколько иначе. Наиболее высокая масса зерна на единицу площади отмечена, когда интенсивность транспирации была небольшой (2019 и 2020 гг.), а самая низкая в условиях повышенной ее активности (2017 и 2018 гг.) (Рисунок 27).

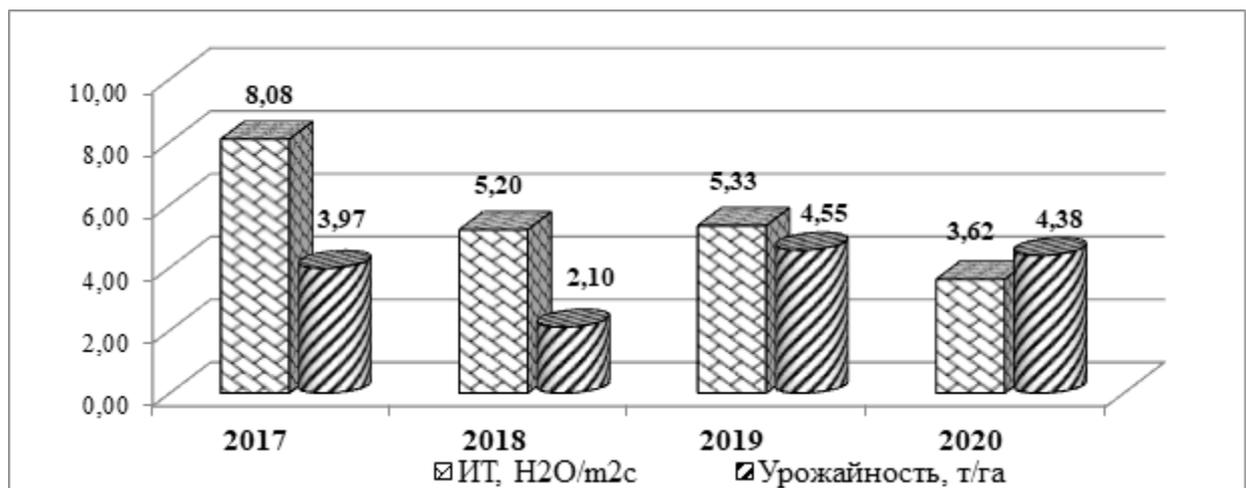


Рисунок 27– Интенсивность транспирации листьев и урожайность яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости

То есть транспирационная активность листьев растений яровой пшеницы оказывает существенное положительное влияние на формирование урожайности прежде всего в годы вегетации с относительно оптимальным увлажнением. В 2019 г. коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации в период образования и массового налива зерновок и конечной урожайностью сорта достигал 0,71, что было значимо при $P \leq 0,05$. Тогда как в засушливых условиях вегетации 2018 г. и в определенной степени 2017 г. повышенная транспирация отрицательно повлияла на формирование урожая.

Среди функционирующих листьев высокой интенсивностью транспирации характеризовался флаговый лист растений как в засушливых, так и при благоприятных погодных условиях. В засушливых условиях 2018 г. интенсивность транспирации данного листа была больше, чем у предфлагового в среднем на 35,4%, а у нижерасположенного – на 30,7% (Рисунок 28).

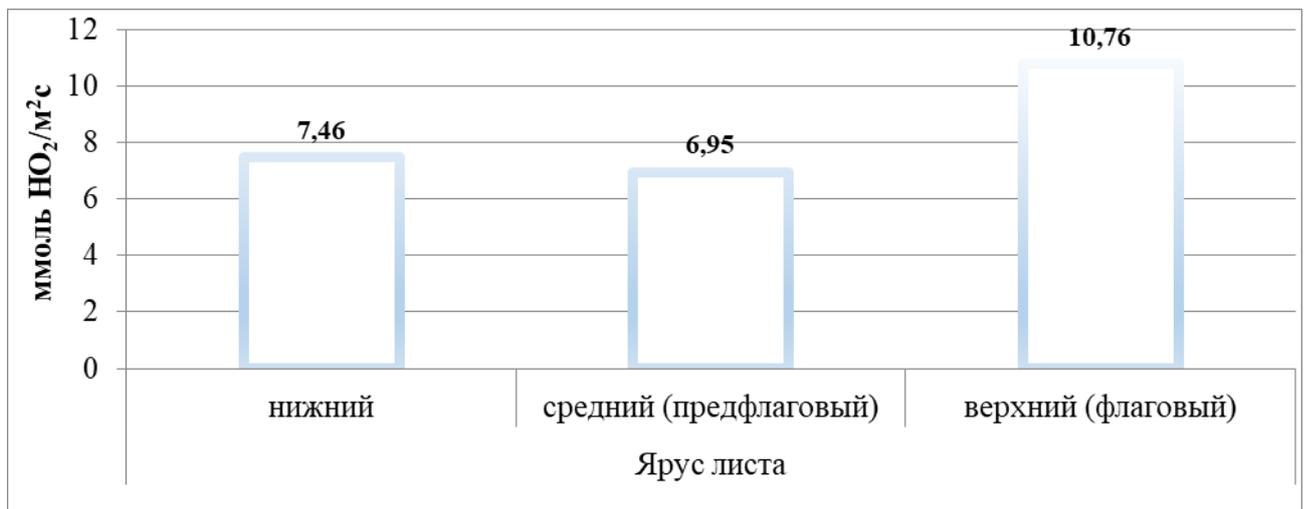


Рисунок 28 – Интенсивность транспирации в зависимости от яруса листьев у растений яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2018 г.

В более благоприятных условиях вегетации 2020 г. активность транспирации флагового листа была на уровне предфлагового и в среднем на 29,0 % больше по сравнению с ниже расположенным.

На наш взгляд, высокая зависимость урожайности зерна от транспирационной активности листьев у растений яровой пшеницы во многом опосредована фотосинтезом, за счет которого создается до 95% сухого вещества урожая (Ничипорович А.А., 1979). Коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и фотосинтеза варьировал в годы исследований от 0,14 до 0,66.

Это свидетельствует о том, что в разные годы вегетации сопряженность между данными процессами различна. В наших опытах наиболее тесная связь между данными показателями отмечалась в относительно засушливых условиях 2018 г. (Рисунок 29).

Во многом схожие данные приводятся и другими исследователями (Atkinson C.J., 2000).



Рисунок 29 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) у растений яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости в зависимости от года исследования

Высокая сопряженность между процессами транспирации и фотосинтеза листьев особенно наглядно проявлялась в онтогенезе растений яровой пшеницы. Коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и интенсивностью фотосинтеза варьировал по фазам роста от $-0,15$ до $0,81$. Наиболее высокая интенсивность транспирации листьев была отмечена в период цветения и образования плодов: в среднем $12,34$ ммоль H₂O/м²·с. (Рисунок 30).

Однако надо иметь в виду, что для получения высокого и стабильного урожая важное значение имеет не интенсивное испарение воды листьями, без чего нельзя обойтись, а эффективное ее использование растениями в процессе своего роста и развития (Chandler J.W. et al., 2003), что существенно зависит как от технологии их культивирования и экологических условий произрастания, так и наследственных особенностей (Zhang S.Q. et al., 2002).

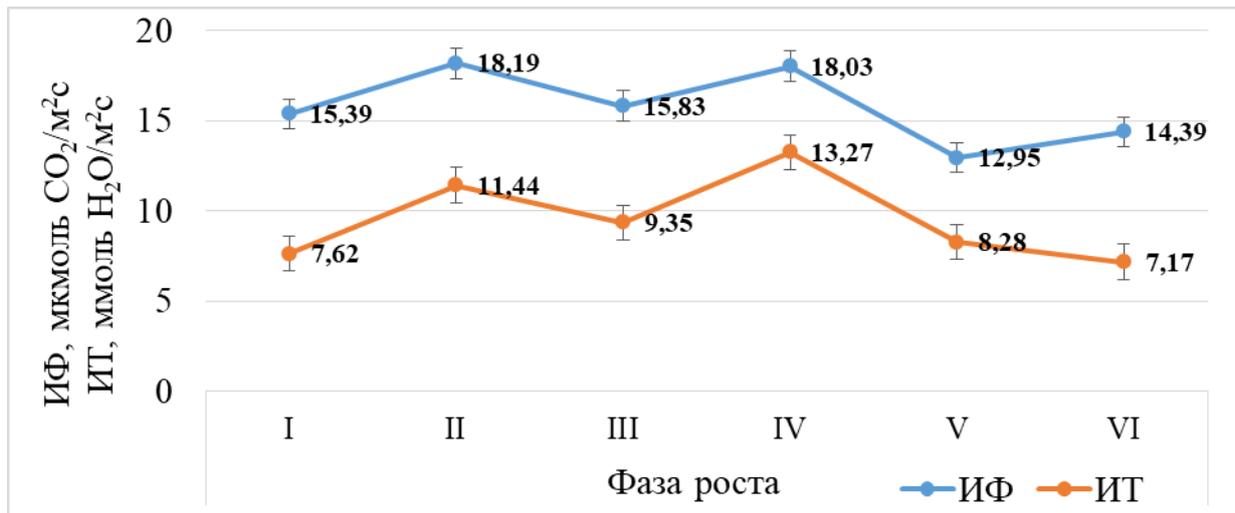


Рисунок 30 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и интенсивность транспирации (ИТ) у растений яровой пшеницы по фазам роста, 2017–2019 гг.

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – колошение, IV – цветение, V – молочная спелость, VI – молочно-восковая спелость

Для оценки эффективности использования воды (ЭИВ) обычно используют 3 показателя: ассимиляционно-транспирационное отношение (АТО) – соотношение текущих значений интенсивности фотосинтеза к транспирации; продуктивность транспирации (ПТ) – сухая биомасса, сформированная на единицу транспирируемой растением воды; дискриминация углерода ($\Delta^{13}\text{C}$) – характеризует АТО на уровне отдельного листа (Кошкин Е.И., 2010). Несмотря на определенные различия, в основе всех этих показателей находится сопряженность процессов газо- и влагообмена на разных уровнях организации растения. В наших исследованиях мы руководствовались измерением соотношения текущих значений интенсивности фотосинтеза к транспирации (Polley W.H., 2002), выраженную в мкмоль CO₂ / ммоль H₂O.

В нашем исследовании эффективность использования воды листьями растений варьировала в онтогенезе от 1,50 до 2,72 мкмоль CO₂ / ммоль H₂O. Самые высокие ее значения отмечались в фазы: «кущение», «цветение» «молочно-восковая спелость», а самые низкие в фазы – «трубкование», «налив зерна», «восковая спелость зерна» (Рисунок 31).

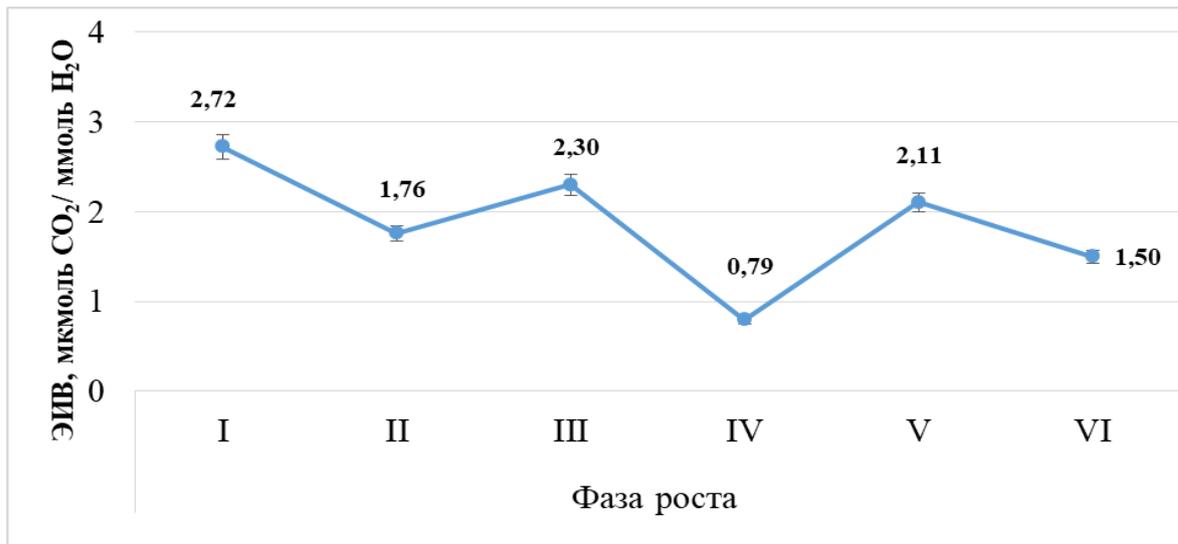


Рисунок 31 – Эффективность использования воды (ЭИВ, мкмоль CO₂/ ммоль H₂O) листьями растений яровой пшеницы по фазам развития, 2017–2019 гг.:

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – колошение, IV – цветение, V – молочная спелость, VI – молочно-восковая спелость

Эффективность использования воды растениями возрастала в онтогенезе в первую очередь вследствие проявления высокой интенсивности фотосинтеза на фоне умеренной (период «кущение-колошение») или пониженной транспирации (период «налив-молочно-восковая спелость») (Рисунок 32).

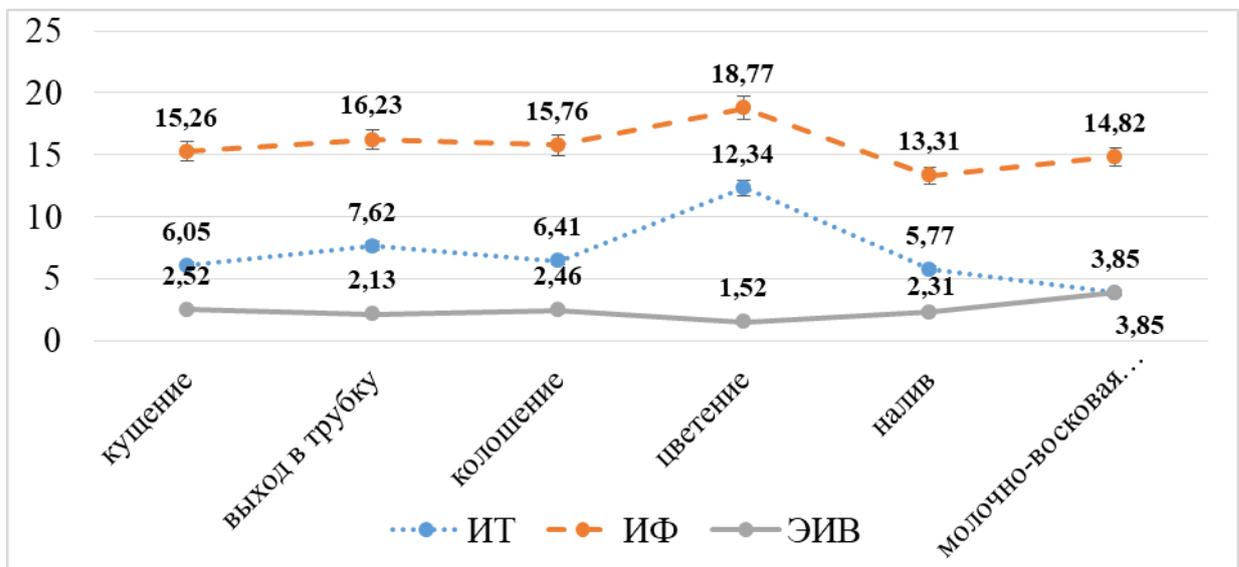


Рисунок 32 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, мкмоль CO₂/м²с), транспирации (ИТ, ммоль H₂O/м²с) и эффективность использования воды (ЭИВ, мкмоль CO₂/ ммоль H₂O) листьями растений яровой пшеницы в зависимости от фазы роста, 2017–2019 гг.

Изложенное позволяет заключить, что целенаправленная работа на повышение эффективности использования воды позволит получать не только высокий, качественный, но и стабильный урожай зерна за счет лучшего использования биологического потенциала культуры и биоклиматических ресурсов зоны ее производства.

3.1.3 Устьичная проводимость и ее влияние на интенсивность фотосинтеза и транспирацию листьев растений

Эффективность процесса фотосинтеза существенно обусловлена деятельностью устьичного аппарата листьев, через который осуществляется не только ассимиляция CO_2 , но и испарение водяного пара (Atkinson C.J., 2000).

В нашем исследовании максимальная интенсивность фотосинтеза и устьичная проводимость наблюдалась в верхних ярусах листьев: у флаговых листьев проводимость составляла $0,93$ моль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$, что было на 27% и 39% больше, чем у предфлагового и нижерасположенных листьев (Рисунок 33).

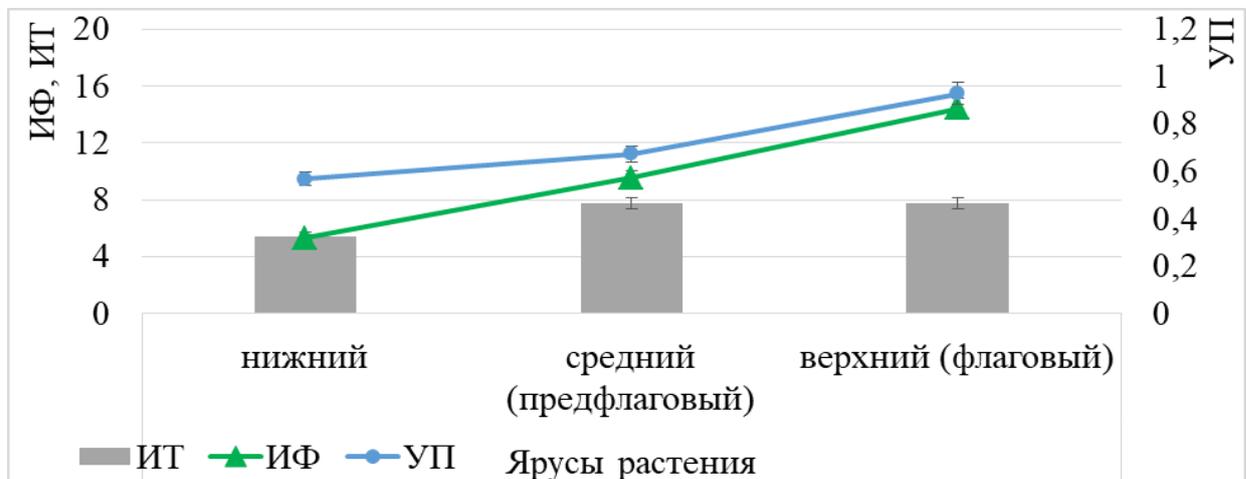


Рисунок 33 – Устьичная проводимость (УП, моль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$), интенсивность транспирации (ИТ, ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$) и фотосинтеза (ИФ, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) листьев растений яровой пшеницы в зависимости от яруса, 2017–2020 гг.

Подобная ярусная изменчивость показателей во многом может быть связана с возрастными изменениями листьев у сельскохозяйственных культур (Заленский В.Р., 1904).

3.1.4 Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений

Известно, что текущий фотосинтез различных видов растений подвержен сильному влиянию внешних условий их развития (Холопцева Е. С. и др., 2007).

Наше исследование также подтверждает, что показатели фотосинтеза растений яровой пшеницы заметно изменяются в зависимости от условий года. Наибольшая активность первичных реакций фотосинтеза отмечалась в оптимальный по увлажнению 2019 г.: квантовый выход флуоресценции хлорофилла достигал 0,208 отн. ед., а интенсивность электронно-транспортной цепи составляла 87,41 отн. ед. Причем активность реакций световой фазы фотосинтеза оставалась высокой и в засушливых условиях, что отмечалось в 2018 г. (Рисунок 34).

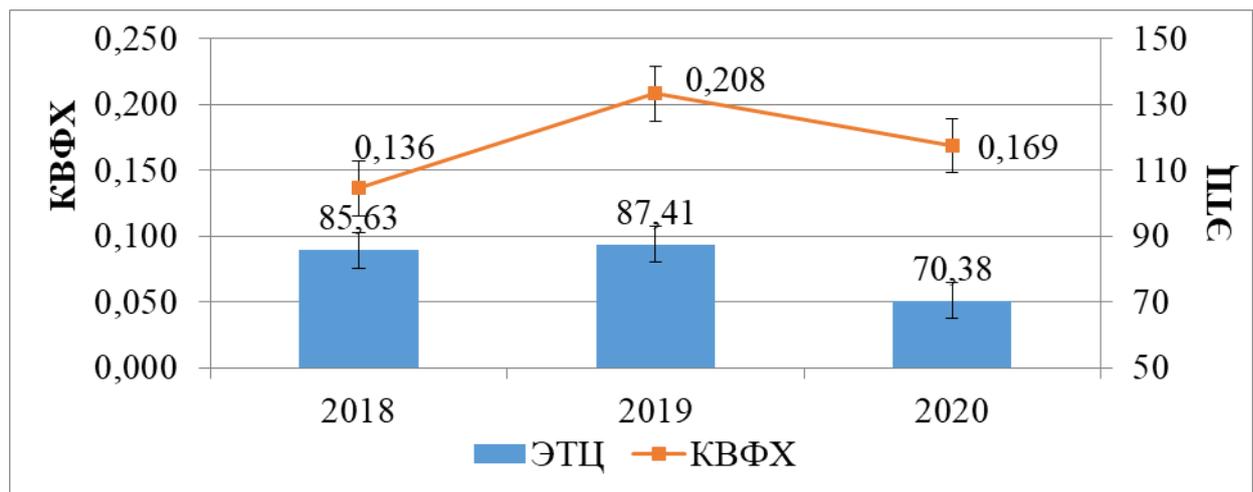


Рисунок 34 – Активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) и квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) у листьев растений яровой пшеницы в разные по увлажнению годы вегетации в фазе плодообразования

Во многом это объясняется тем, что в течение вегетационного периода осадки выпадают неравномерно. Так, в 2018 г. засушливые условия вегетации отмечались лишь в фазы «кущение» и «трубкавание», а в период плодообразования растения яровой пшеницы уже не испытывали недостатка влаги. В результате это не привело к существенному снижению электронно-транспортной цепи (85,63 ед., что ниже всего на 2% по сравнению 2019 г.),

однако отразилось на квантовом выходе флуоресценции хлорофилла, который был на 35% меньше.

Активность же реакций темновой фазы фотосинтеза была в годы исследования более стабильной. Наибольшая величина ассимиляции CO_2 зафиксирована в 2019 и 2020 гг. (13,32 и 13,35 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ соответственно), когда вегетационное развитие растений проходило преимущественно в благоприятных для культуры погодных условиях: отмечалось тепло и обилие атмосферных осадков в виде дождей. А в засушливый 2018 г. значение ИФ было всего на 5% меньше (Рисунок 35).

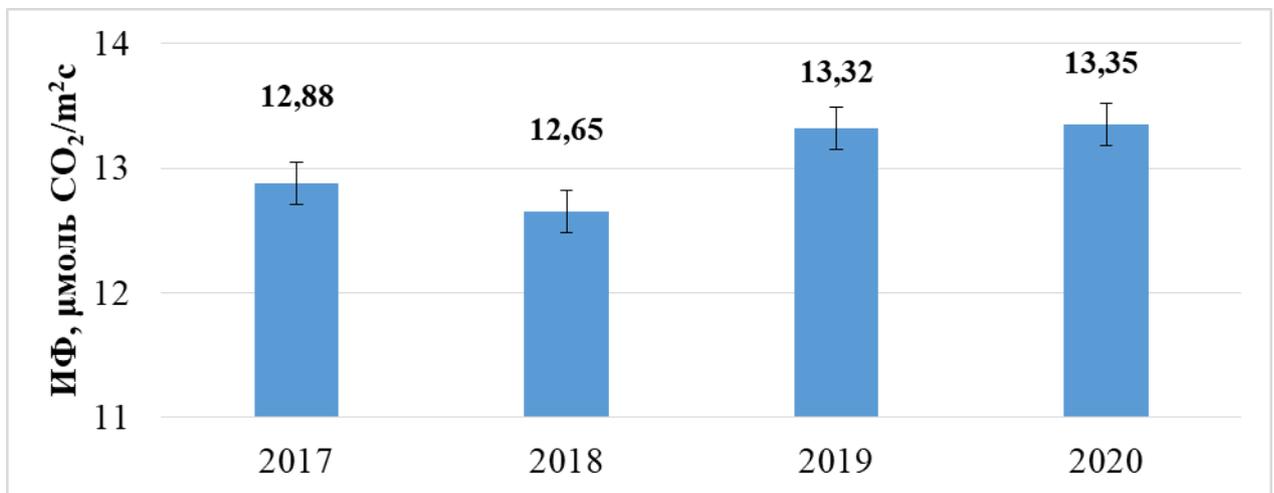


Рисунок 35 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев яровой пшеницы в фазе молочной спелости.

При этом в онтогенезе растений и в разрезе разных ярусов листьев прослеживалась слабая зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры воздуха. Более значимо температура воздуха влияла на активность фотосинтеза листьев в течение дня: коэффициент корреляции между ИФ и температурой воздуха составлял 0,22. Положительная корреляция между показателями отмечалась прежде всего в дообеденный период времени, когда температура воздуха варьировала от 20 до 23 °С, в то же время в полуденные и послеполуденные часы (с 13:00 и до 16:00) связь была отрицательной – с повышением температуры интенсивность фотосинтеза резко падала (Рисунок 36).

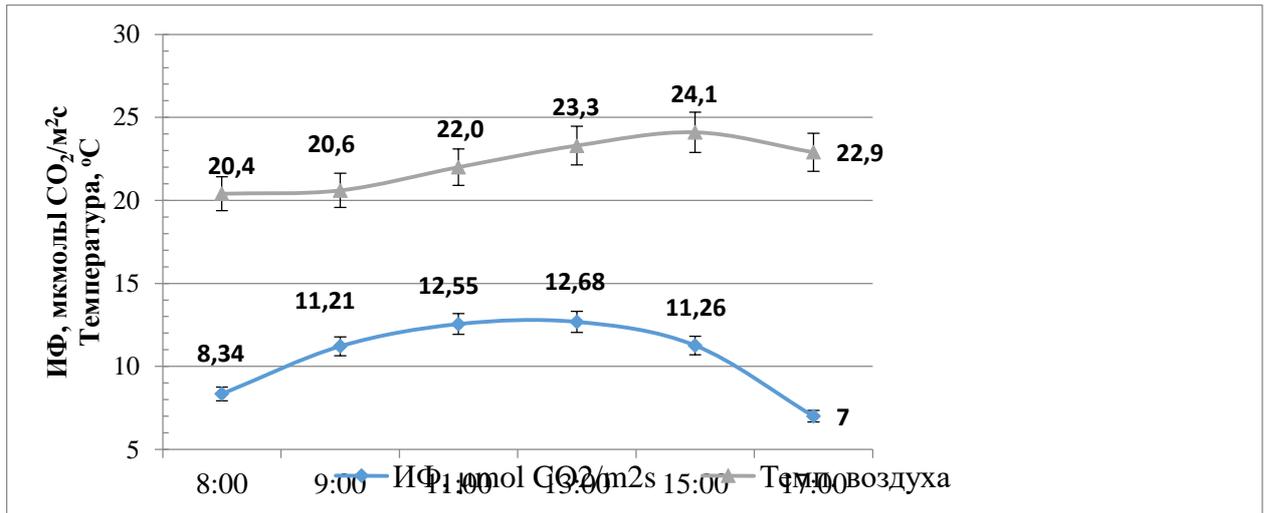


Рисунок 36 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) и температуры воздуха у яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017 г.

Резкое снижение интенсивности фотосинтеза листьев яровой пшеницы в послеобеденное время, по-видимому, можно объяснить влиянием на нее не только повышенной температуры, но и инсоляции (Smith H., 1982).

3.1.5 Влияние интенсивности света на фотосинтез листьев растений

Установлено, что в онтогенезе растений яровой пшеницы существенное влияние на активность фотосинтеза оказывает не интенсивность освещения, а прежде всего приход ФАР (Рисунок 37).

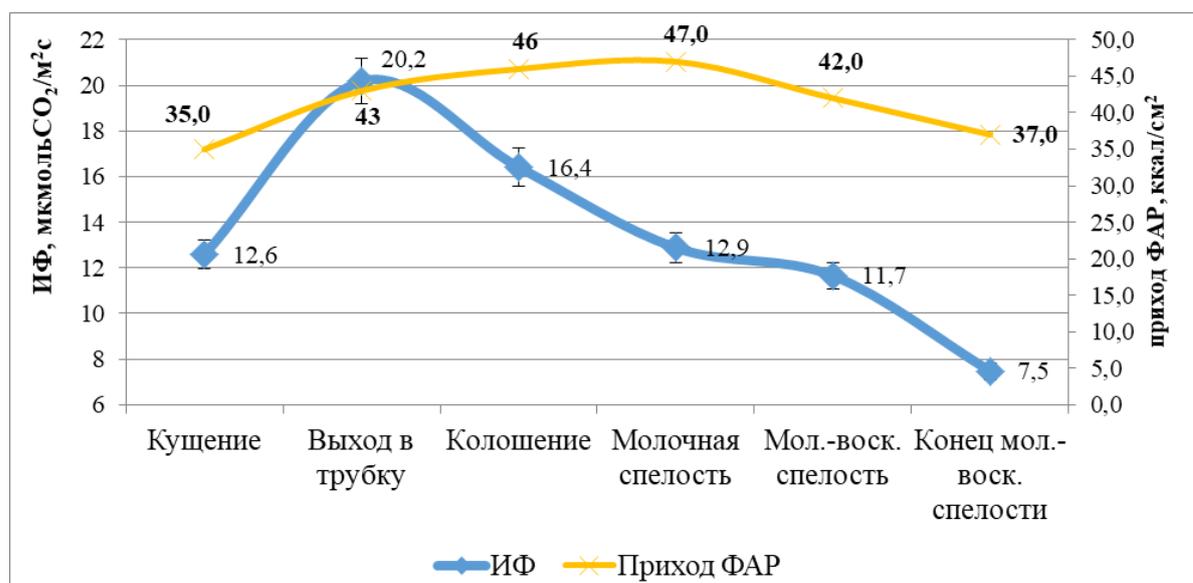


Рисунок 37 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и приход ФАР (по Мамонтовой Р.А., 1986) в онтогенезе яровой пшеницы, 2017 г.

Интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов растений в большой степени зависела от интенсивности освещения. В зависимости от ярусной изменчивости коэффициент корреляции между ИФ и интенсивностью естественного освещения составлял 0,94 (Рисунок 38).

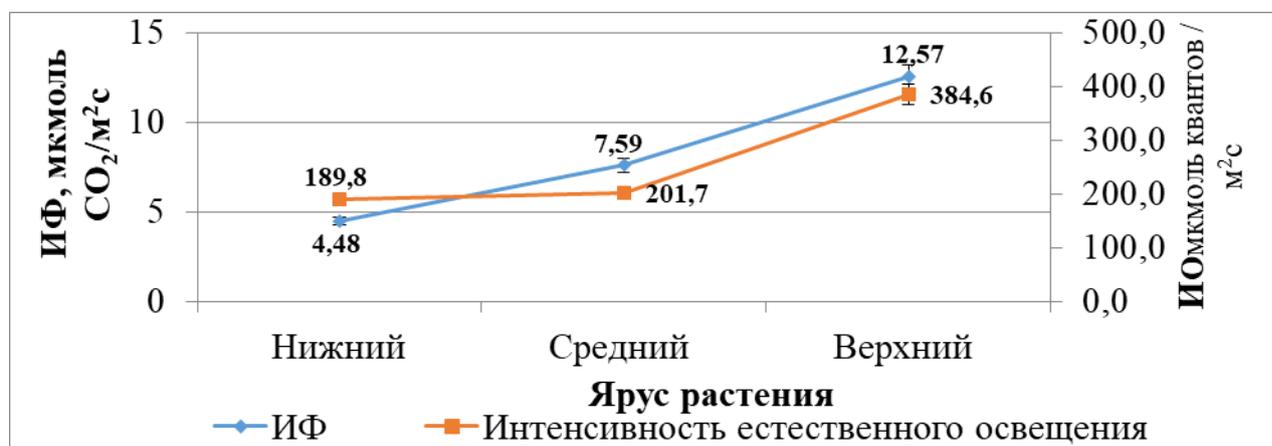


Рисунок 38 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и естественного освещения (ИО) в зависимости от яруса листьев у яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017 г.

Высокая зависимость фотосинтеза от интенсивности естественного освещения отмечается и в течение дня – коэффициент корреляции между данными показателями был равен 0,90 (Рисунок 39).

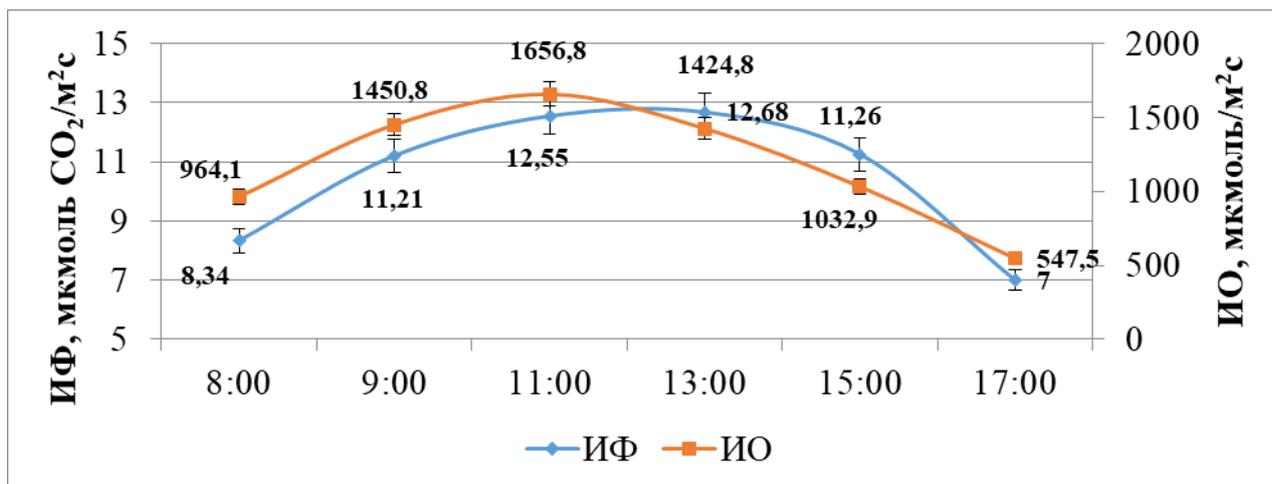


Рисунок 39 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) и естественного освещения (ИО) у растений яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017 г.

Выявленная задержка в динамике интенсивности фотосинтеза и интенсивности освещения характерна для фотосинтетического аппарата растения (Schurr U. et al., 2006).

Исследованием также показано, что яровая пшеница является весьма светозависимой культурой. При увеличении интенсивности освещения с 300 до 1000 мкмоль квантов / м²с интенсивность фотосинтеза листьев в фазу молочно-восковой спелости увеличивалась почти в 2 раза (с 6,92 до 13,86 мкмоль СО₂/м²с), а при достижении освещенности в 1700 мкмоль квантов / м²с ее значение еще возрастало на 8% и лишь затем отмечался незначительный спад – в среднем на 6% (Рисунок 40).

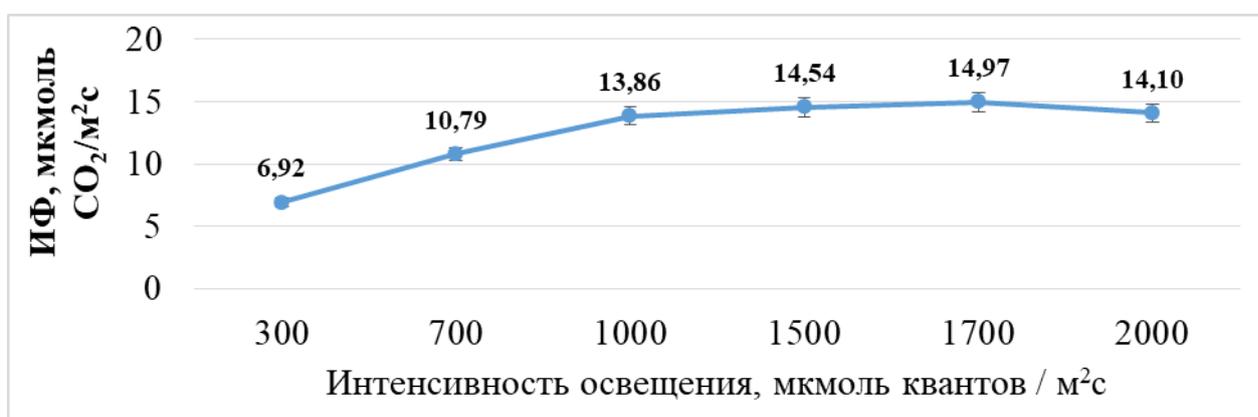


Рисунок 40 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от интенсивности искусственного освещения у яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017–2020 гг.

При этом по активности электронно-транспортной цепи отмечаются аналогичные закономерности, а по квантовому выходу флуоресценции хлорофилла противоположные (Рисунок 41).

Анализ представленных экспериментальных данных позволяет сделать вывод, что высокая освещенность не способствует эффективности квантового выхода флуоресценции хлорофилла, тогда как на активность передачи заряда электрона от светособирающих комплексов к реакционному центру она действует положительно. Величина ЭТЦ достигает максимума (97,79 единиц) при освещенности 1000 мкмоль квантов света/м²с, а при дальнейшем увеличении начинает сокращаться.

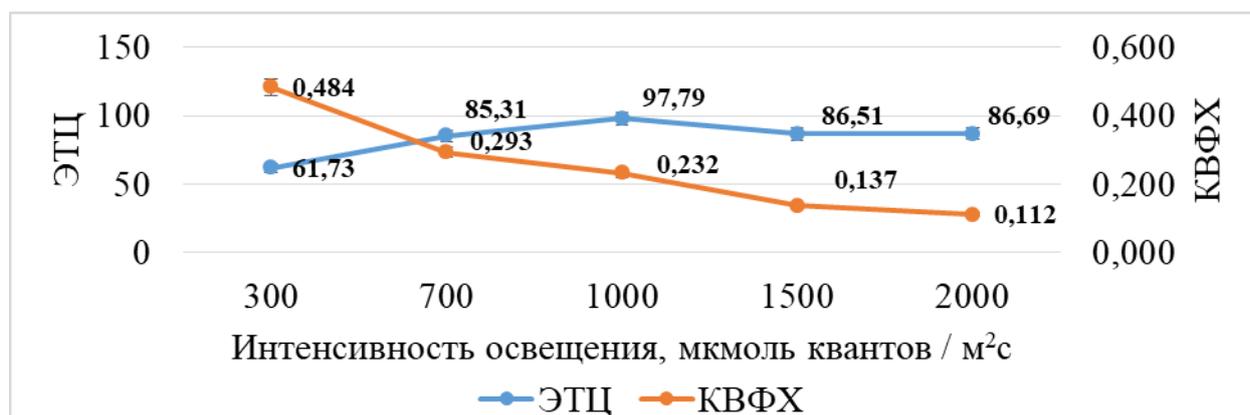


Рисунок 41 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) в зависимости от интенсивности освещения у яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2018–2020 гг.

Таким образом, полученные экспериментальные данные указывают на важность учета показателей фотосинтеза у яровой пшеницы, в том числе в селекции культуры.

3.2 Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у яровой пшеницы

В работах В.А. Кумакова (1971), В.Ф. Гавриленко и Т.В. Жигалова (1980), Е.Е. Быстрых (1984), М.И. Зеленского (1995) и др. убедительно продемонстрировано, что яровая пшеница имеет ярко выраженную сортовую специфику проявления фотосинтетической активности листьев.

3.2.1 Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры

Наше исследование показало, что независимо от погодных условий вегетации генофонд яровой пшеницы характеризуется широким полиморфизмом по показателям фотосинтеза листьев. В погодных условиях вегетации 2017 г. интенсивность фотосинтеза листьев по сортам менялась от 13,32 до 15,68 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. Максимальной интенсивностью фотосинтеза в среднем за вегетацию отличались сорта Йолдыз, Добрыня, Хайкар, Злата и Золотая (Приложение В 1).

В 2019 г. диапазон генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза листьев в среднем за вегетацию был еще шире: изменялся у сортов культуры от 14,94 до 17,63 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$. Среди изученных сортообразцов наибольшей фотоактивностью характеризовались в этот год Хуторянка, Злата и Триада (Рисунок 42).

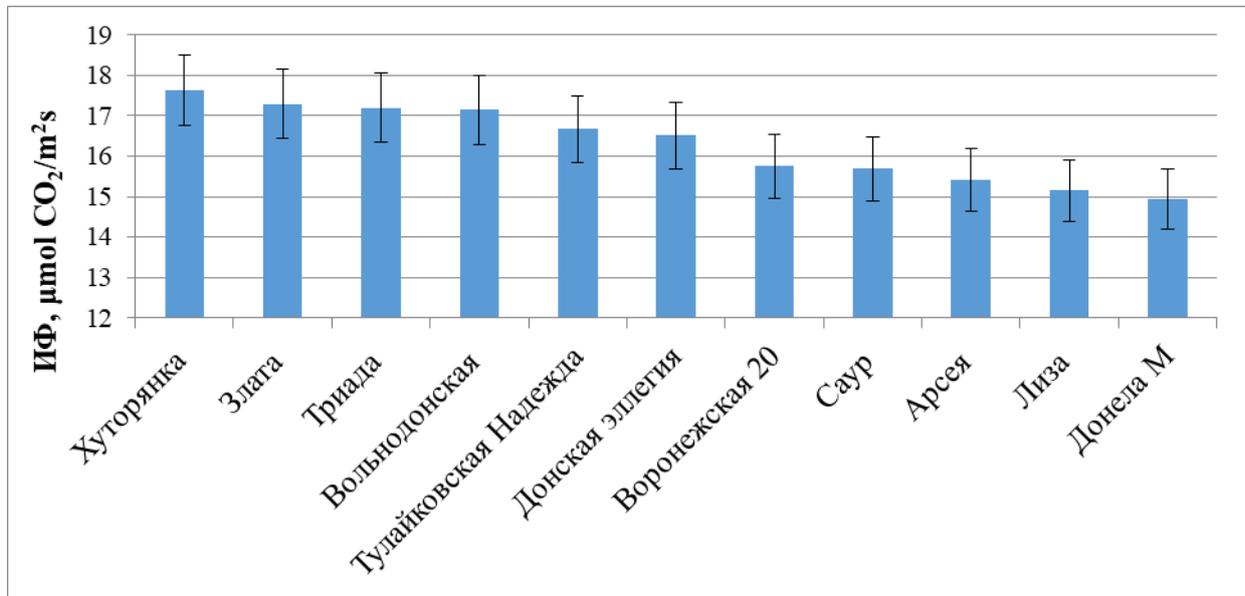


Рисунок 42 – Интервал генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев у сортов яровой пшеницы в среднем за вегетацию, 2019 г.

В то же время по величине квантового выхода первичного разделения зарядов в фотосистеме II (КВФХ) генотипы яровой пшеницы различались в менее широком диапазоне – от 0,134 отн. ед. до 0,307 отн. ед. Из них наиболее высокой эффективностью поглощения квантов света молекулами хлорофилла характеризовались сорта Арсея, Воронежская 20, а меньшей – Триада и Донела М (Рисунок 43).

При этом выявлена значимая корреляционная зависимость между эффективностью поглощения квантов света молекулами хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза ($r=0,49$, $P\leq 0,05$) (Рисунок 43).

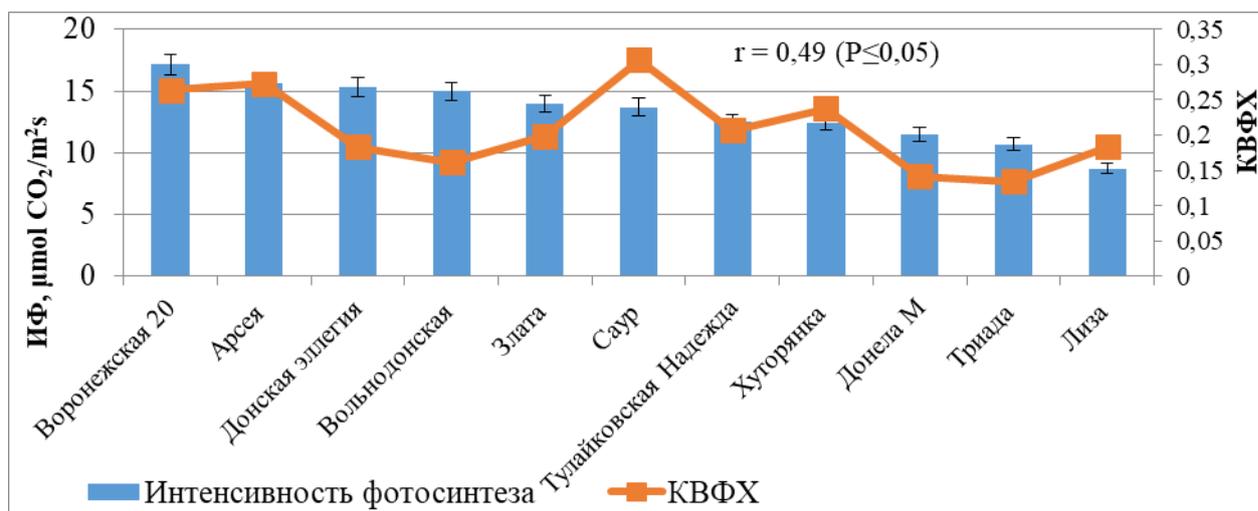


Рисунок 43 – Взаимосвязь интенсивности фотосинтеза (ИФ) и квантового выхода (КВФХ, отн. ед.) листьев у сортов яровой пшеницы, 2019 г., в фазе налива (молочной спелости)

Наиболее существенные генотипические различия по интенсивности фотосинтеза проявлялись у растений культуры на уровне листьев верхних ярусов, на которые ложится основная нагрузка в обеспечении формирующихся семян фотоассимилятами. Варьирование признака у сортов яровой пшеницы находилось в диапазоне от 7,20 до 10,42 мкмоль $\text{CO}_2/\text{m}^2\text{s}$. Высокой ассимиляцией CO_2 флаговыми листьями выделялись Ульяновская 105, Арсея, Злата (Рисунок 44).

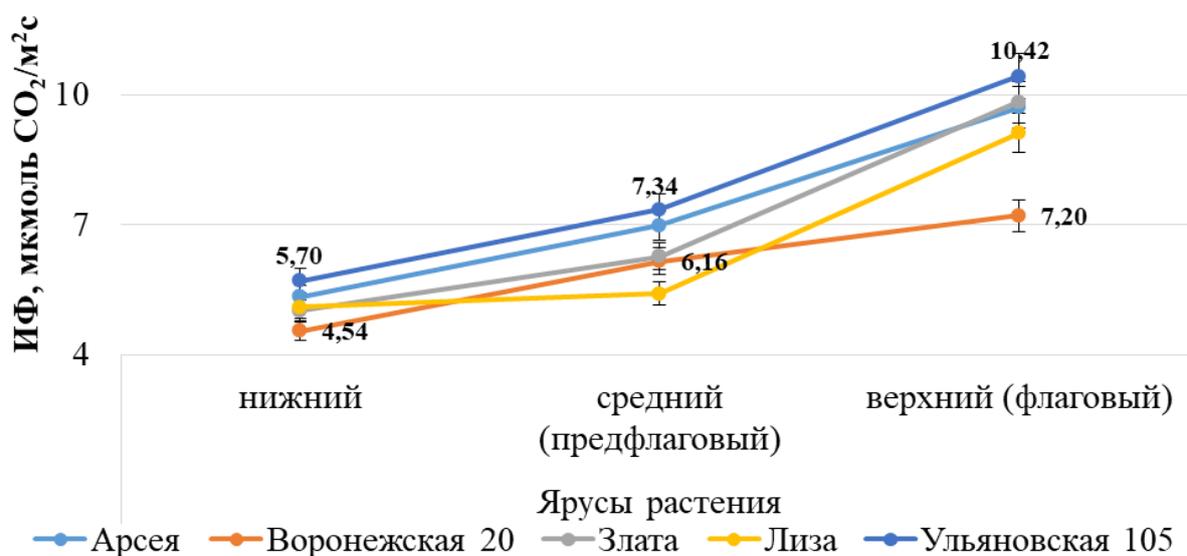


Рисунок 44 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от яруса листьев у сортов яровой пшеницы, 2017–2020 гг.

Поэтому многие исследователи отбор перспективных генотипов предлагают проводить по флаговому листу, на который ложится основная фотосинтетическая нагрузка в обеспечении зерновок фотоассимилятами (Sanchez-Bragado R. et al., 2016).

В онтогенезе растений генотипические различия по активности фотосинтеза начинают проявляться уже с ранних этапов развития. В фазе кущения ИФ листьев варьировала у сортов яровой пшеницы от 12,58 до 18,86 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, в фазе выхода в трубку – от 13,92 до 20,80 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, в фазе колошения – от 12,84 до 17,29 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, во время цветения – от 13,35 до 21,00 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, в фазе молочной спелости – от 10,28 до 15,23 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а в фазе молочно-восковой спелости – от 10,73 до 18,22 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ (Таблица 3).

Таблица 3 – Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) листьев у сортов яровой пшеницы по фазам роста, 2017–2019 гг.

Сорт	Фаза роста и развития						
	куще ние	выход в трубку	коло- шение	цвете- ние	молочная спелость	молочно- восковая спелость	в среднем за ВП
Злата	15,81	20,53	14,62	18,04	12,69	12,33	15,67
Вольнодонская	12,58	19,71	17,21	16,71	13,07	14,85	15,69
Донская элегия	13,15	16,47	15,91	19,73	12,41	14,70	15,40
Донэла М	14,31	20,15	14,76	18,07	15,23	13,81	16,06
Воронежская 20	15,24	16,03	14,46	18,50	13,17	10,73	14,69
Арсея	15,22	13,92	14,31	21,00	13,40	10,88	14,79
Триада	18,73	19,05	17,29	17,78	10,34	14,03	16,20
Лиза	18,86	20,80	12,84	13,35	10,28	18,22	15,73
Среднее	14,22	18,58	15,39	18,21	13,32	13,28	15,53
НСР ₀₅	1,65	2,12	1,73	1,98	1,43	1,65	-

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза отмечались у современных сортов культуры в фазу выхода в трубку, а заметные различия по данному показателю проявлялись в фазы кущения, выхода в трубку и молочной спелости зерна. В 2017 г. в эти фазы роста сорта с высокой интенсивностью фотосинтеза превосходили сорта со средней и низкой интенсивностью фотосинтеза в среднем на 11% и 20% соответственно. В фазу молочной спелости зерновок

различия между опытными группами сортов были и наиболее значимыми. В этот период времени сорта яровой пшеницы с высокой ИФ превосходили сорта с низким значением показателя в среднем на 24% (Рисунок 45).

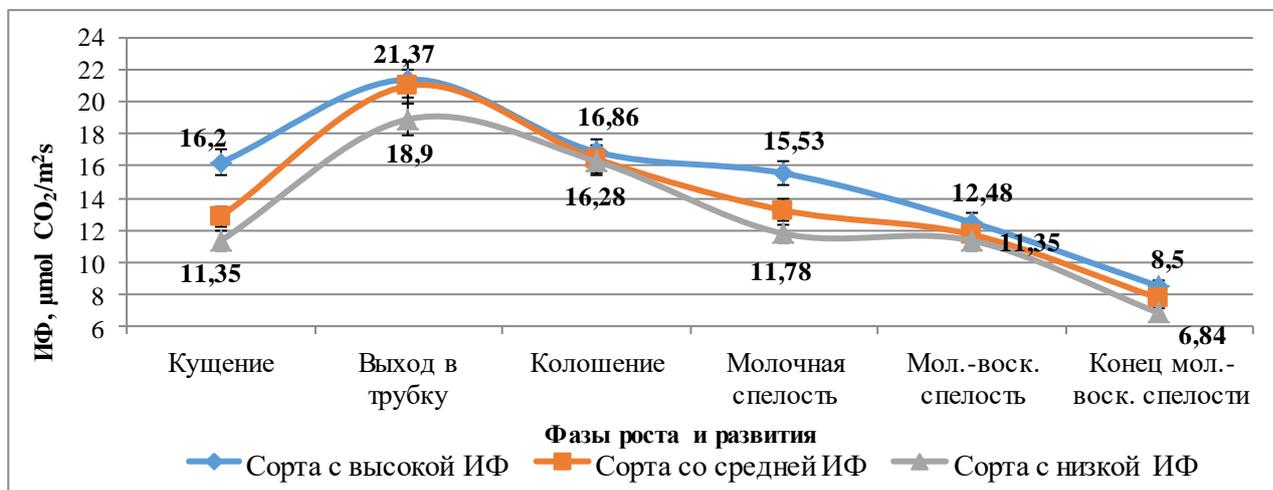


Рисунок 45 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) у сортов яровой пшеницы по фазам роста, 2017 г.

Известно, что данная тенденция является характерной особенностью злаковых колосовых культур и связана во многом с тем, что после цветения у растений пшеницы отмечается снижение содержания фермента РБФК, приводящее к падению фотосинтетической активности растений (Carmo-Silva E. et. al., 2017).

В среднем за вегетацию существенных различий по ИФ между группами сортов не наблюдалось. Величина показателя варьировала не сильно в сравнении с отдельными фазами роста. Среди изученных сортов наиболее высокой активностью фотосинтеза выделялись Донелла М, Триада, Лиза, Злата и Вольнодонская, которые могут быть использованы в селекции как перспективный исходный материал (см. Таблица 3).

В течение дня генотипические различия по ИФ листьев наиболее выражено проявлялись у сортов яровой пшеницы в период с 8:00 до 11:00 часов и с 13:00 до 15:00 часов. В первом случае условия для фотосинтеза наиболее благоприятные, во втором экстремальные из-за высокой инсоляции и температуры воздуха, которая превышала 25 °С. При этом у некоторых сортов

отмечался один пик, а у других, два пика активности фотосинтеза. У Йолдыз, Дарья, Золотая в фазу молочно-восковой спелости отмечен один пик интенсивности фотосинтеза (в 13:00), у Любава (в 9:00). В то же время у сорта Ульяновская 101 зафиксированы два пика активности: первый отмечался в 9:00, а второй в 15:00 (Рисунок 46).

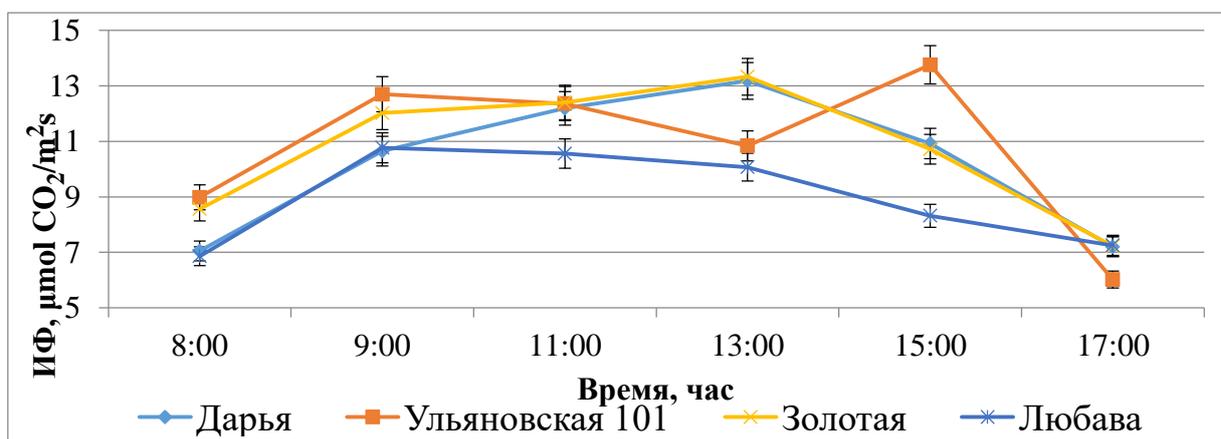


Рисунок 46 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) у сортов яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017–2020 гг.

Во многом схожая картина отмечалась и в другие периоды вегетации. Так, в фазу колошения наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза в 9:00 часов по местному времени отличался сорт Ульяновская 105, тогда как в 11:00 часов лидером был сорт Воронежская 20. Наиболее стабильную активность фотосинтеза в течение дня имели Злата и Арсея (Рисунок 47).

Исходя из этого, сделано заключение, что оценку исходного материала и отбор перспективных селекционных образцов по показателям фотосинтетической активности листьев следует проводить у яровой пшеницы по флаговому листу с 8:00 до 11:00 часов в период формирования зерновок.

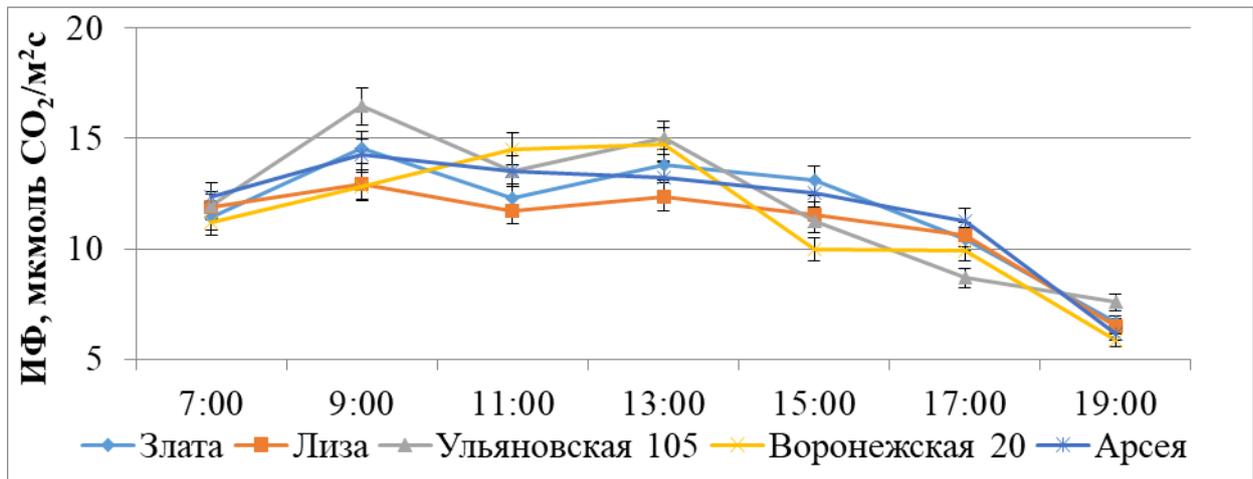


Рисунок 47 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза флагового листа у сортов яровой пшеницы в фазе колошения, 2017–2020 гг.

3.2.2 Транспирационная активность и особенности ее влияния на фотосинтез листьев у различных генотипов культуры

Проведенная оценка сортов яровой пшеницы в фазу налива по активности фотосинтеза и транспирации листьев растений позволила выявить высокую взаимосвязь этих процессов: коэффициент корреляции между ними варьировал по годам от $-0,72$ до $+0,78$, в том числе в 2017 г. он был равен $+0,07$, в 2018 г. $-0,72$, а в 2019 г. достигал величины $+0,78$ ($P \leq 0,05$) (Рисунок 48).

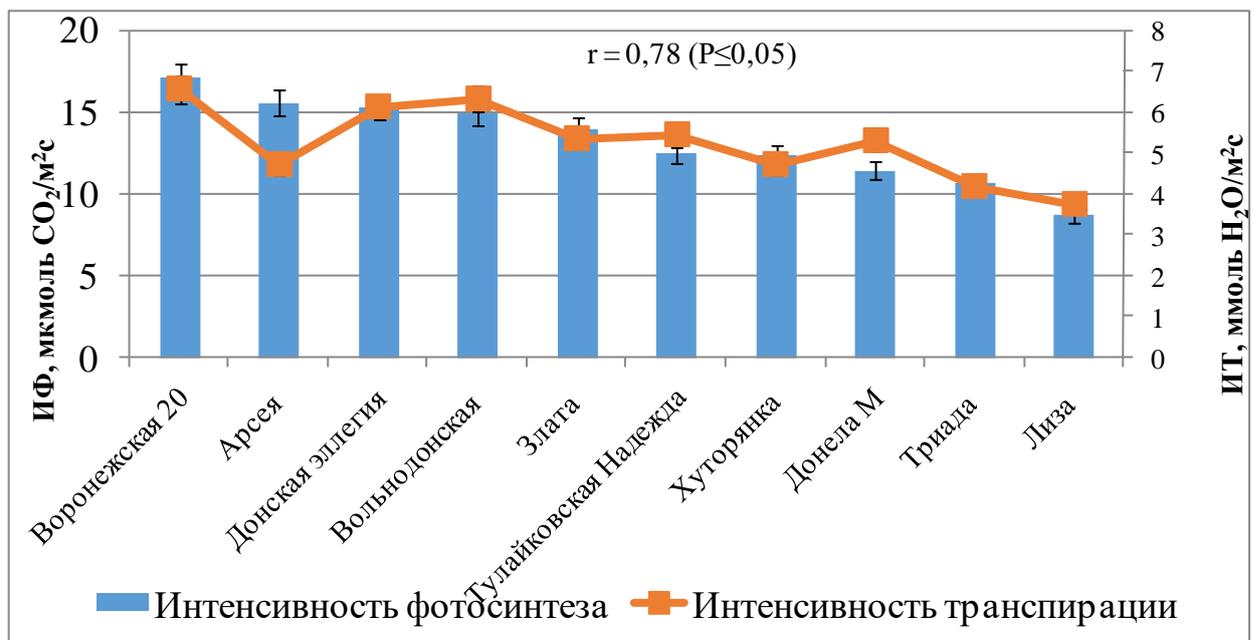


Рисунок 48 – Взаимосвязь интенсивности фотосинтеза (ИФ) и интенсивности транспирации (ИТ) листьев у сортов яровой пшеницы в фазе молочной спелости (налива), 2019 г.

Обратная связь данных процессов особенно ярко проявлялась у сортов яровой пшеницы в засушливых условиях, что отмечалось в 2018 г. (Рисунок 49).

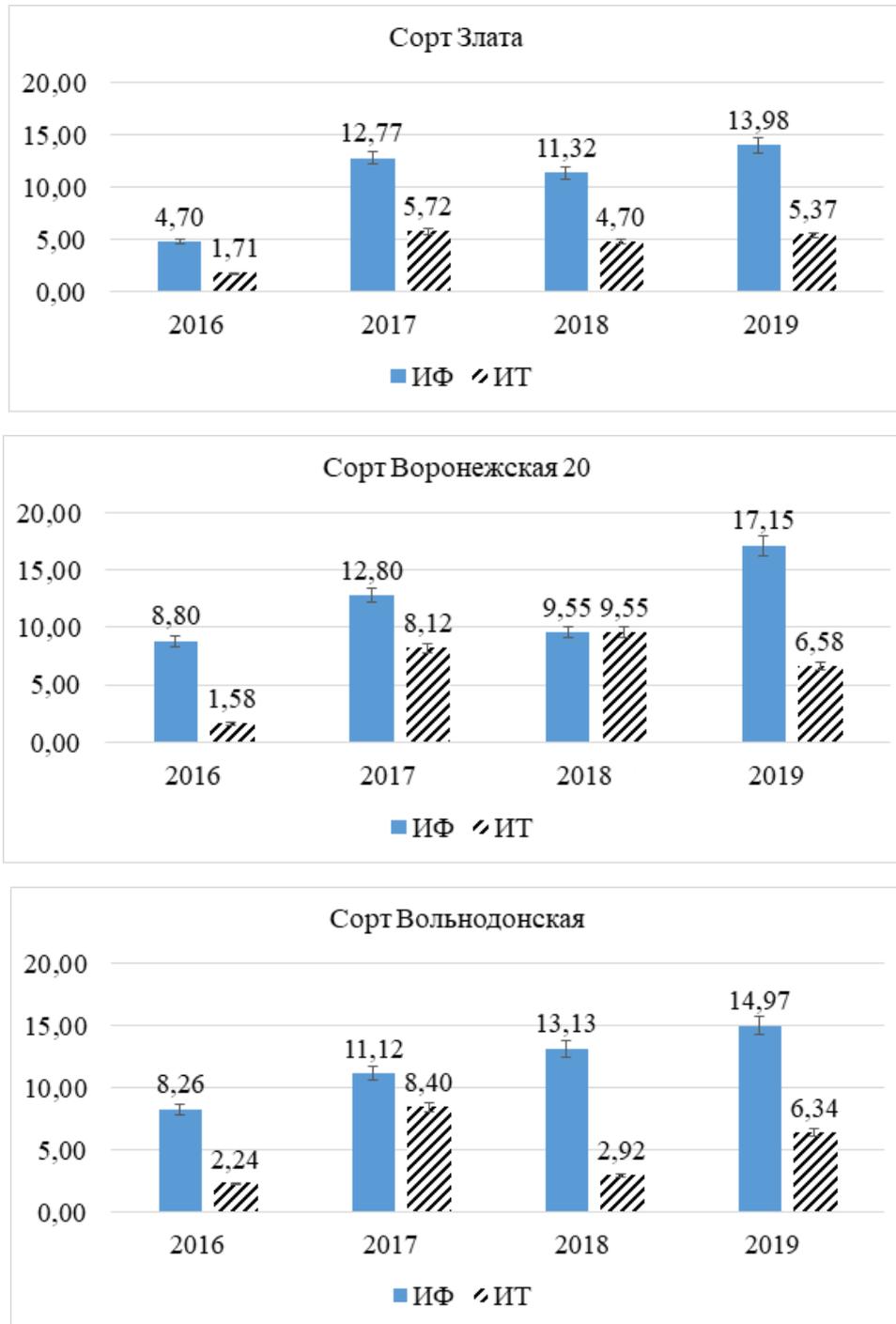


Рисунок 49 – Характер изменения интенсивности фотосинтеза (ИФ, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) и интенсивности транспирации (ИТ, ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$) у сортов яровой пшеницы в фазе молочной спелости (налив зерновок)

В специальных вегетационных опытах было показано, что при снижении влажности почвы с 70% до 30% от полной влагоемкости активность фотосинтеза и транспирации листьев уменьшалась у сортов яровой пшеницы в среднем в 15,4 и 3,7 раза соответственно. Наиболее устойчиво в таких условиях фотосинтезировали и осуществляли транспирацию листья сорта Дарья (Таблица 4).

Таблица 4 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ), интенсивность транспирации (ИТ) в зависимости от влажности почвы* у сортов яровой пшеницы в фазе налива (молочная спелость), данные вегетационного опыта 2017 г.

Сорт	ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с			ИТ, ммоль H ₂ O/м ² с		
	контроль	опыт	уменьшение в опыте, раз	контроль	опыт	уменьшение в опыте, раз
Дарья	11,62	1,79	6,5	7,44	2,62	2,8
Кинельская Нива	9,19	0,19	48,4	6,28	1,93	3,3
Курьер	8,25	0,23	35,9	4,10	1,15	3,6
Любава	11,04	0,40	27,6	7,21	1,05	6,7
Среднее	10,03	0,65	15,4	6,26	1,69	3,7
НСР ₀₅	0,78	0,16	-	0,56	0,24	-

*Примечание: * контроль – 70% от ПВ, опыт – 30% от ПВ*

Поэтому закономерно, что сорта яровой пшеницы существенно различались и по эффективности использования воды. В годы исследования выявлен достаточно широкий диапазон генотипического варьирования данного показателя – от 2,16 до 3,32 мкмоль CO₂/ммоль H₂O. При этом наиболее высокая эффективность использования воды (в среднем 7,36 мкмоль CO₂/ммоль H₂O) отмечалась у сортов культуры в 2017 г., когда осадков выпало за вегетацию больше среднемноголетнего значения, а температуры воздуха была выше в среднем на 1,9 °С. Среди изученных сортов яровой пшеницы максимальным его значением в фазу молочной спелости характеризовались: Воронежская 20, Донская элегия, Хуторянка и Донэла М (Рисунок 50).

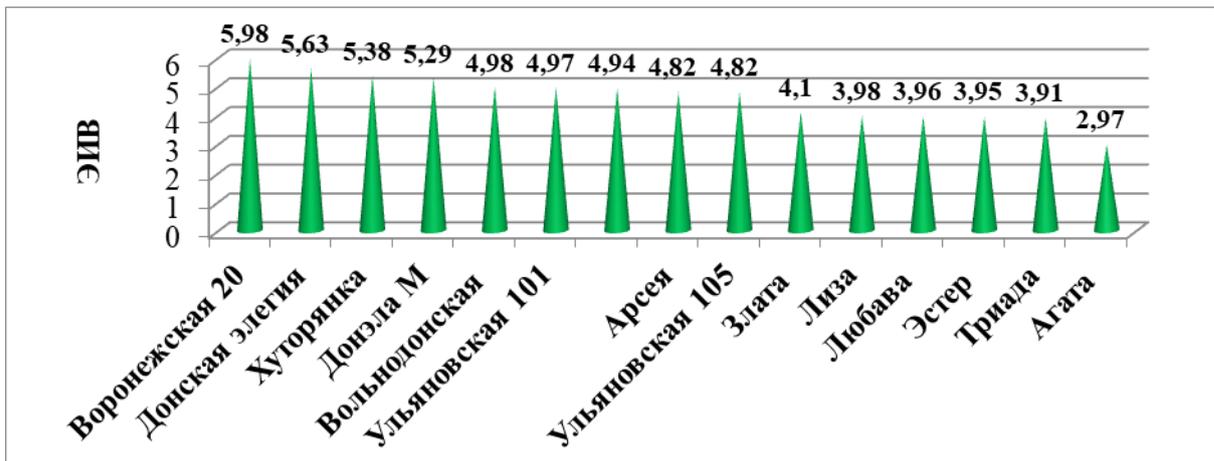


Рисунок 50 – Эффективность использования воды (ЭИВ) (мкмоль CO_2 /ммоль H_2O) листьями яровой пшеницы в фазе молочной спелости, 2017 г.

В онтогенезе наибольшее значение эффективности использования воды листьями растений отмечалось у сортов яровой пшеницы в фазе кущения, а минимальное во время цветения (Таблица 5).

Таблица 5 – Эффективность использования воды (мкмоль CO_2 /ммоль H_2O) листьев яровой пшеницы по фазам роста, 2017–2019 гг.

Сорт	Фазы роста и развития					Среднее за вегетацию
	кущение	выход в трубку	колошение	цветение	молочная спелость	
Злата	1,89	1,39	2,93	0,67	2,41	1,86
Вольнодонская	3,21	1,51	1,53	0,74	2,73	1,94
Донская элегия	3,13	1,38	1,41	0,80	1,35	1,61
Донэла М	3,67	1,95	2,30	0,85	1,36	2,03
Воронежская 20	3,10	1,71	1,15	0,80	1,73	1,70
Арсея	2,09	-	2,26	0,93	1,85	1,78
Триада	1,31	1,60	1,70	0,84	1,52	1,39
Лиза	2,42	0,78	3,68	0,82	2,47	2,03
Среднее	3,00	1,59	1,86	0,77	1,91	-
НСР ₀₅	0,22	0,19	0,19	0,08	0,21	-

На эффективность использования воды сортами культуры значимое влияние оказывала устьичная проводимость листьев, которая является важным регулятором углеродного и водного обмена у растений (Lawson T. et al., 2018, Matthews J.S. et al., 2018).

3.2.3 Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры

По нашим данным, коэффициент корреляции между устьичной проводимостью и интенсивностью транспирации у различных сортов яровой пшеницы весьма высокий: в погодных условиях вегетации 2019 г. составлял в фазу налива +0,90 ($P \leq 0,05$) (Рисунок 51).

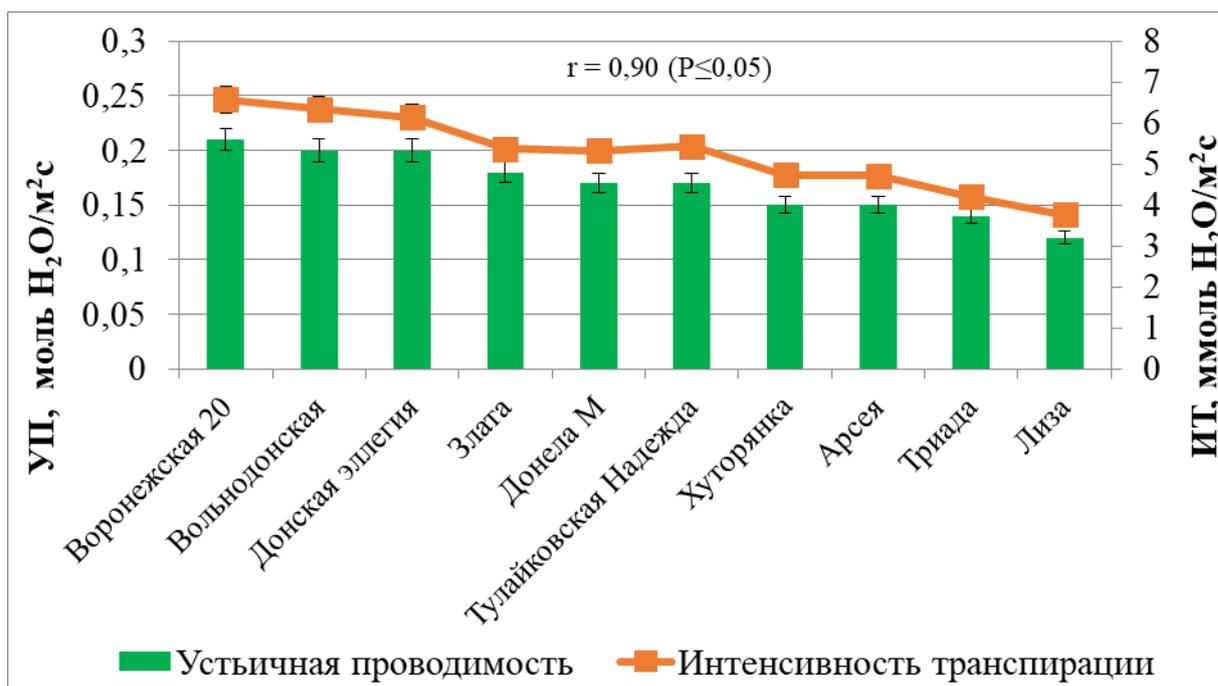


Рисунок 51 – Взаимосвязь устьичной проводимости молекул воды (УП) и интенсивности транспирации (ИТ) листьев у яровой пшеницы в фазе молочной спелости, 2019 г.

Интенсивность же фотосинтеза была связана с устьичной проводимостью в меньшей степени: в 2019 г. коэффициент корреляции между устьичной проводимостью и интенсивностью фотосинтеза у различных сортов яровой пшеницы в фазу налива был равен +0,81 ($P \leq 0,05$) (Рисунок 52).

В условиях 2017 г. коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и устьичной проводимостью был еще меньше (0,33), тогда как с активностью транспирации он достигал 0,95 ($P \leq 0,05$) (Рисунок 53).

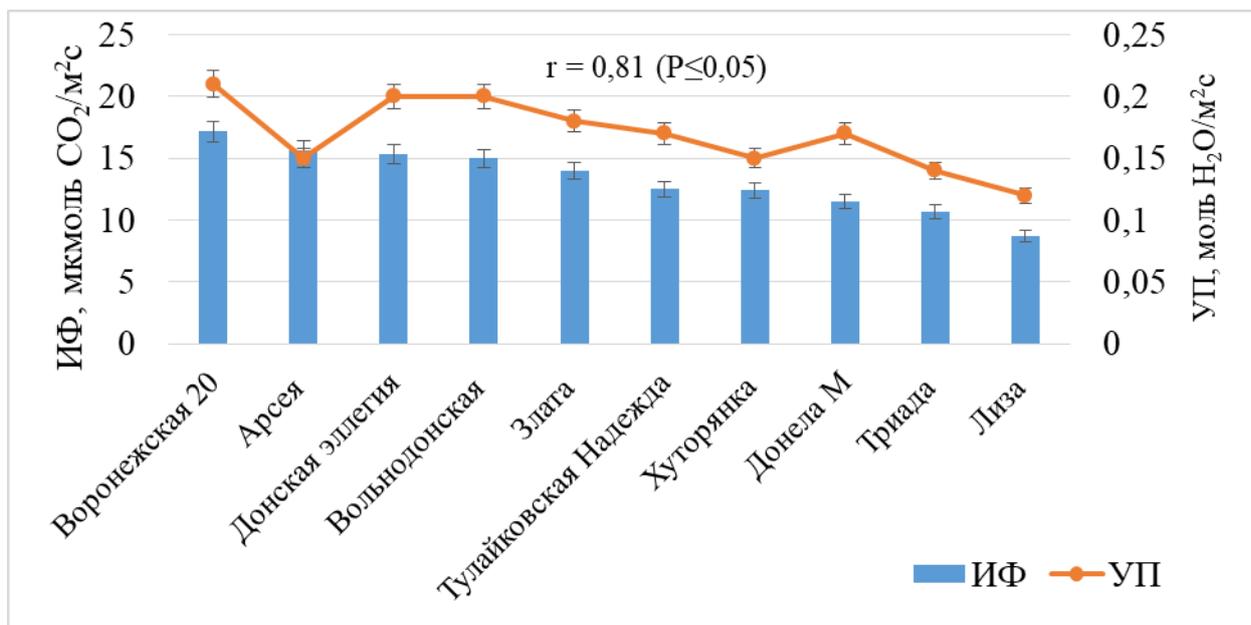


Рисунок 52 – Взаимосвязь интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев с устьичной проводимостью молекул воды (УП) у яровой пшеницы в фазе налива, 2019 г.

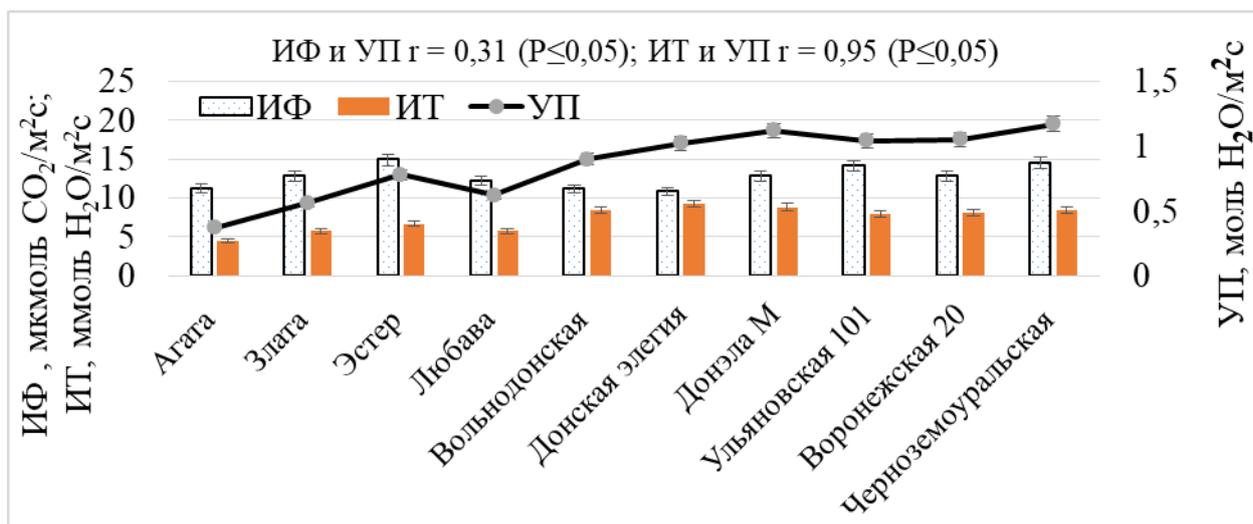


Рисунок 53 – Взаимосвязь интенсивности фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) листьев с устьичной проводимостью листьев пшеницы в фазе налива (молочная спелость), 2017 г.

Во многом это связано с тем, что устьица постоянно реагируют в ответ на внешние (свет, температура, влага и т.д.) (Lin Y.S., et al., 2015) и внутренние сигналы, которые могут быть гормональными (например, содержание абцизовой кислоты) (Haworth M. et al., 2018), что необходимо для поддержания соответствующего баланса между поглощением CO₂ и потерей воды (Matthews

J.S. et al., 2018). При этом краткосрочные динамические изменения в окружающей среде приводят к отсутствию синхронизации между устьичной проводимостью и интенсивностью фотосинтеза, поскольку реакции устьичного аппарата часто значительно медленнее реакций фотосинтеза (Matthews J.S., et al., 2018). Поэтому оценивать генотипы и отбирать из них перспективные для селекции целесообразнее по видимой интенсивности фотосинтеза с учетом фазы роста, времени суток и ярусной изменчивости.

3.2.4 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений

В зависимости от погодных условий вегетации интенсивность фотосинтеза по сортам изменялась от 6,83 (2016 г.) до 13,79 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ (2019 г.). В годы исследования наиболее стабильной и высокой ИФ характеризовались сорта Донэла М и Арсея (Приложение В 2).

При этом генотипические различия, присущие сортам в разные годы вегетации, как правило, сохраняются, но не всегда. Во многом это может быть связано с разной их устойчивостью к условиям произрастания (Nagai T. et al., 2009), а возможно, с неодинаковым проявлением генов, отвечающих за фотосинтетическую активность (Adachi S et al., 2019).

Однако влияние отдельных экзогенных факторов на фотосинтетическую активность генотипов может быть не менее значимым, чем наследственной программы. Специальные вегетационные опыты по изучению влияния влагообеспеченности растений на их фотосинтетическую деятельность позволили показать, что снижение влажности почвы с 70% до 30% от полной ее влагоемкости приводит у сортов яровой пшеницы к падению интенсивности фотосинтеза листьев более чем в 15 раз (Таблица 6).

Следовательно, в селекции яровой пшеницы важно проводить целенаправленную работу по созданию сортов с устойчивой активностью фотосинтеза листьев в условиях ограниченного увлажнения, эффективно используя выявленные генетические источники этого свойства.

Таблица 6 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и температура листа в зависимости от влажности почвы* у яровой пшеницы в фазе налива (молочная спелость), 2017 г. (вегетационный опыт)

Сорт	ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$		Температура листа, $^{\circ}\text{C}$	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Дарья	11,62	1,79	28,9	29,7
Кинельская Нива	9,19	0,19	29,4	29,6
Курьер	8,25	0,23	29,1	29,2
Любава	11,04	0,40	29,6	29,5
Среднее по сортам	10.03	0.65	29.3	29.5
НСР ₀₅	0,78	0,16	-	-

*Примечание: * контроль – 70% от ПВ, опыт – 30% от ПВ*

Наличие значительного генотипического варьирования всхожести семян на осмотических растворах сахарозы свидетельствует о возможности создания сортов яровой пшеницы с повышенной устойчивостью к ранневесенней засухе (Икусов Р.А. и др., 2020).

Ежегодная полевая оценка генофонда культуры позволила нам выделить перспективный генетический материал по активности фотосинтеза и рекомендовать его для использования в селекции культуры (Приложение В 1).

В данном случае наибольший интерес заслуживают сорта Хайкар, Йолдыз, Злата, выделившиеся в полевом и лабораторном испытании по комплексу полезно-хозяйственных признаков и свойств: урожайности, качеству зерна, устойчивости к засухе, активности фотосинтеза и низкой интенсивности транспирации листьев. С учетом этого данные образцы в настоящее время включены в гибридизацию по созданию сортов яровой пшеницы нового поколения.

3.2.5 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений

Исследованием установлено, что фотосинтетический аппарат современных сортов яровой пшеницы, формирующих повышенную урожайность зерна, как правило, более отзывчив на инсоляцию света. С

возрастанием интенсивности света с 700 до 1800 мкмоль/м²с у высокоурожайных сортов культуры интенсивность ассимиляции CO₂ листьями растений увеличивалась в среднем на 41,6%, тогда как у среднеурожайных на 50,7%, а у низкоурожайных всего на 32,1% (Рисунок 54).

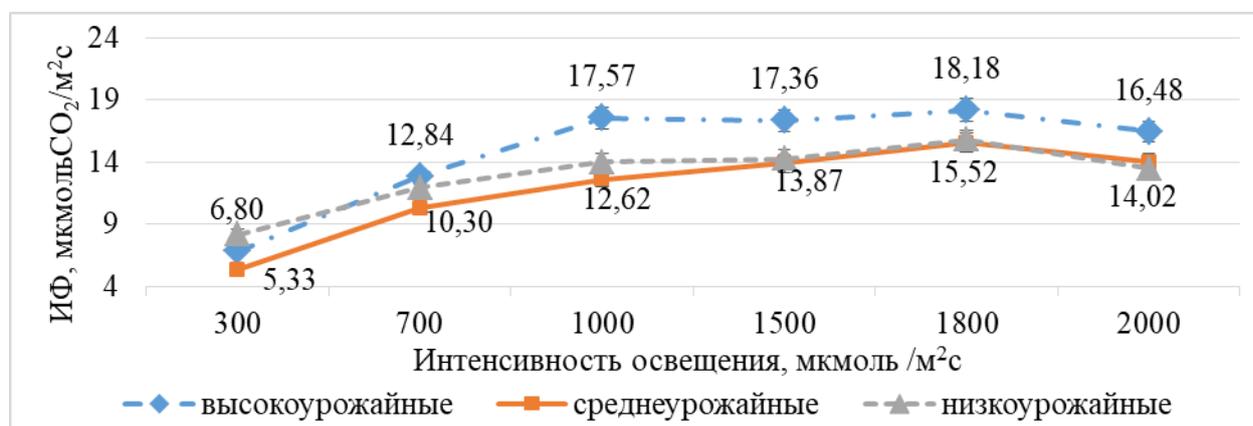


Рисунок 54 – Сортовая реакция интенсивности фотосинтеза листьев яровой пшеницы на изменение интенсивности освещения, 2017–2020 гг.

При этом отмечается характерная особенность – низкоурожайные сорта эффективнее фотосинтезируют при низкой инсоляции, а значит, могут лучше использовать рассеянный свет, особенно в пасмурную погоду, но слабо реагируют на высокую освещенность, которая отмечается в условиях ЦЧР в дневное время в солнечные дни. А высокоурожайные сорта, напротив, с меньшей эффективностью реализуют излучение с низкой интенсивностью, но активно реагируют на высокую освещенность, что и позволяет фотосинтетическому аппарату данных сортов максимально эффективно использовать ФАР в регионе.

При этом и в группах сортов отмечались существенные различия в реакции фотосинтеза на изменение светового режима. Так, у сорта Дарья с ростом инсоляции с 300 до 1800 мкмоль/м²с активность фотосинтеза листьев увеличивалась на 107,8%, а у сорта Ульяновская 101 на 146,4%, а затем отмечался небольшой ее спад (Рисунок 55).

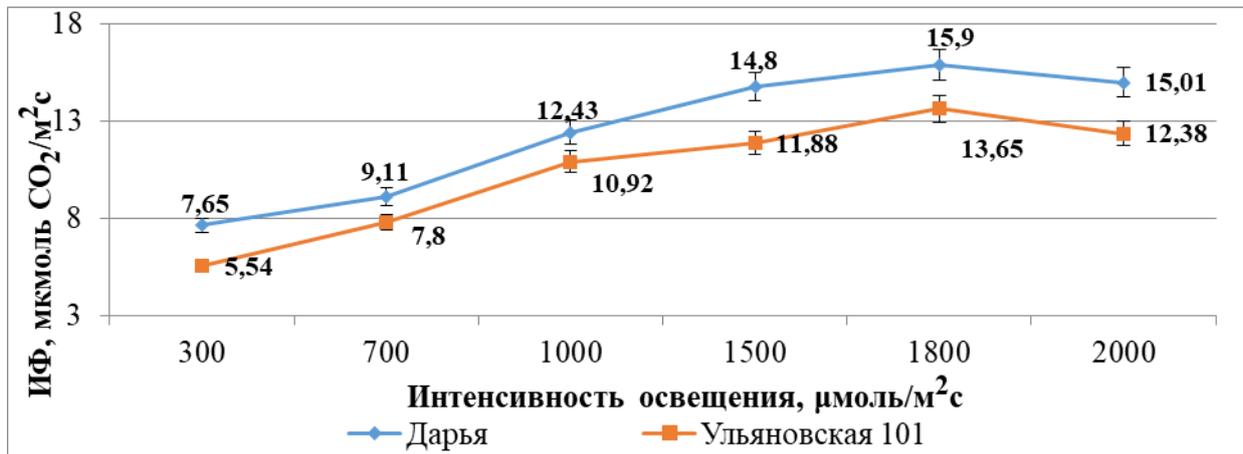


Рисунок 55 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в зависимости от светового режима у яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017 г.

Высокой отзывчивостью на инсоляцию характеризовался и сорт Ульяновская 105, а низкой – Лиза, Воронежская 20, Арсея, у которых интенсивность фотосинтеза листьев при уровне освещенности в 1000 $\mu\text{кмоль}/\text{м}^2\text{с}$ была ниже, чем у сорта Ульяновская 105 в среднем на 25,6% (Рисунок 56).

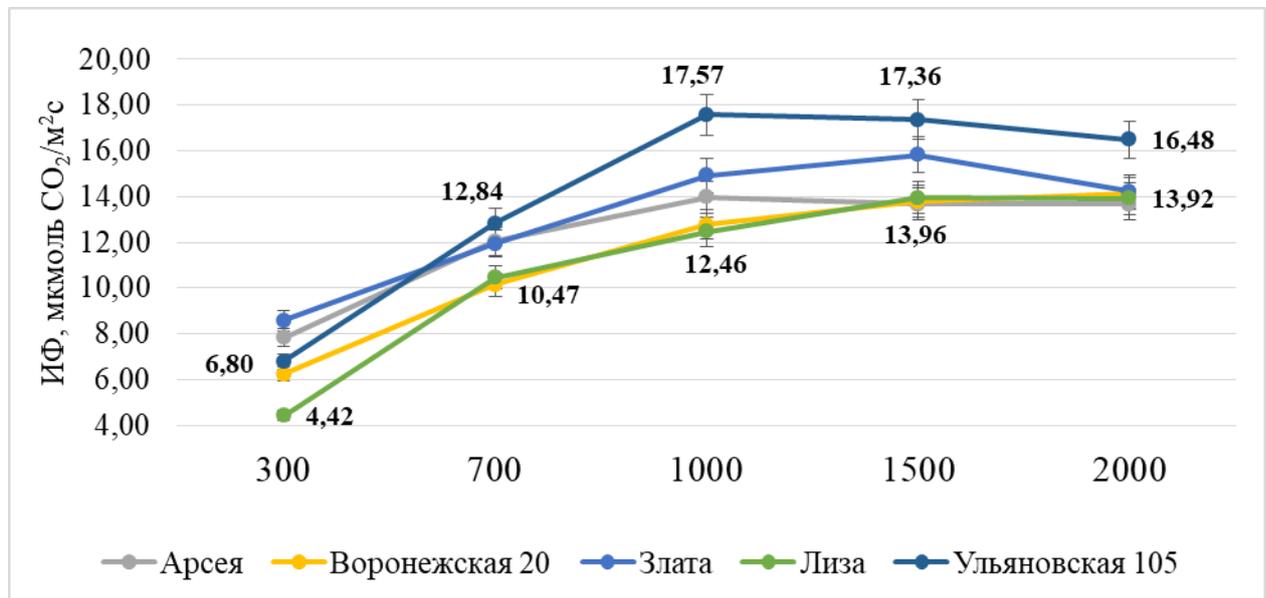


Рисунок 56 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от интенсивности освещения ($\mu\text{кмоль}/\text{м}^2\text{с}$) у яровой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2018–2020 гг.

С учетом этого в 2017 г. в Белгородском ГАУ в рамках совместного научного договора с Орловским ГАУ были начаты работы по созданию

перспективного материала у яровой пшеницы на основе использования показателей фотосинтетической активности листьев. Гибридизацию проводил Городов В.Т. по разработанной специальной схеме с использованием выделенных нами ранее источников высокой активности и эффективности фотосинтеза: Любава, Дарья, Кинельская юбилейная, Кинельская Нива, Йолдыз, Ульяновская 101, Злата, Черноземоуральская, Эстер (Городов В.Т. и др., 2020).

Объектом оценки и отбора служили сортообразцы мягкой яровой пшеницы в коллекционном питомнике, гибриды F_0 , F_1 , F_2 , F_3 в гибридном питомнике и линии из них в селекционных питомниках 1-го и 2-го года. Площадь делянки 0,15-1,0 м². Размещение стандарта через 10 номеров. Селекционный материал выращивался на селекционном поле Белгородского ГАУ, агротехника возделывания была традиционная для Центрально-Черноземного региона.

В 2019 г. у 22 сформированных селекционных линий 3-х гибридных комбинаций (Кинельская Нива × Любава, Кинельская юбилейная × Кинельская Нива, Кинельская Нива × Дарья) в полевых условиях была проведена контрольная оценка интенсивности фотосинтеза и транспирации. Оценка фотосинтетической активности растений проводилась с использованием современных приборов ЦКП Орловского ГАУ «Генетические ресурсы растений и их использование».

Полученные экспериментальные данные подтвердили, что интенсивность фотосинтеза листьев растений зависит не только от биологических (видовых) и генотипических особенностей культуры, но и от конкретных условий выращивания. Для понимания пределов фотосинтетической активности конкретной культуры необходимы полевые исследования в тех условиях, где проводится отбор генотипов по показателям фотосинтеза. Только такой подход позволит выявить в исходном материале генотипы с высокой и стабильной интенсивностью фотосинтеза. По результатам полевой оценки селекционного материала, из гибридной комбинации Кинельская нива × Любава выделены 2 линии (105/2 и 105/5), имеющие преимущество по фотосинтетической активности перед родительскими формами и превышающие по показателям средние значения по комбинации (Таблица 7).

Таблица 7 – Результаты оценки селекционных линий из гибридной комбинации Кинельская нива × Любава по активности фотосинтеза и транспирации листьев, 2019 г.

Линия	Интенсивность		Эффективность использования воды, мкмоль CO ₂ / ммоль H ₂ O
	фотосинтеза, мкмоль CO ₂ /м ² с	транспирации, ммоль H ₂ O/м ² с	
♀ Кинельская нива	15,97	5,82	2,74
Линия 105/1	12,35	4,01	3,08
Линия 105/2	16,13	3,95	4,08
Линия 105/3	13,42	4,42	3,04
Линия 105/4	10,64	4,49	2,37
Линия 105/5	14,20	5,11	2,78
Линия 105/6	15,63	10,53	1,48
Линия 105/7	16,92	13,25	1,28
Среднее	14,18	6,54	2,59
♂ Любава	19,76	8,51	2,32
НСР ₀₅	1,56	1,18	0,43

Причем структура продуктивности выделенных линий положительно отличала их от других линий этой комбинации (Таблица 8).

Таблица 8 – Структура продуктивности линий из комбинации Кинельская нива × Любава

Линия (№ дел)	Кустистость		Высота растения см	Длина колоса см	Число в колосе, шт		Масса зерна, г		
	общая	продукт			колосков	зерен	1-го колоса	1-го раст.	1000 зерен,
♀	Кинельская нива								
144	1,3	1,2	106,0	8,7	17,2	39,4	1,46	1,58	37,0
F ₃	Кинельская нива × Любава								
Л. 105/1	1,7	1,6	100	9,0	16,2	30,0	1,50	2,16	50,0
Л. 105/2	2,1	1,6	90	9,0	17,2	39,4	1,74	2,50	44,2
Л. 105/3	1,5	1,4	100	8,5	17,6	37,6	1,81	2,28	48,1
Л. 105/4	1,4	1,2	100	8,5	14,3	31,8	1,35	1,46	42,4
Л. 105/5	2,3	1,8	90	8,0	19,6	37,6	1,42	2,30	37,8
Л. 105/6	1,3	1,0	100	9,7	11,8	35,5	1,77	1,77	49,8
Л. 105/7	1,5	1,3	93	8,3	14,8	32,0	1,73	2,02	54,0
Среднее	1,7	1,4	96,1	8,7	15,9	34,8	1,62	2,07	46,6
♂	Любава								
146	1,4	1,1	100,0	9,8	16,4	39,4	1,51	1,66	38,3

Из гибридной комбинации Кинельская юбилейная × Кинельская нива по активности фотосинтеза выделены линии: 106/4, 106/6, 106/7 и 106/8, которые представляют интерес для дальнейшей селекционной проработки (Таблица 9).

Таблица 9 – Результаты оценки селекционных линий из гибридной комбинации Кинельская юбилейная × Кинельская нива по активности фотосинтеза и транспирации листьев, 2019 г.

Линия	Интенсивность фотосинтеза, мкмоль CO ₂ /м ² с	Интенсивность транспирации, ммоль H ₂ O/м ² с	Эффективность использования воды, мкмоль CO ₂ / ммоль H ₂ O
♀ Кинельская юбилейн	16,25	6,66	2,44
Линия 106/2	13,91	20,84	0,67
Линия 106/3	14,11	8,77	1,61
Линия 106/4	13,33	4,89	2,73
Линия 106/5	11,45	3,46	3,31
Линия 106/6	14,02	5,98	2,34
Линия 106/7	16,33	7,01	2,33
Линия 106/8	15,53	6,09	2,55
Среднее	14,1	8,15	2,22
♂ Кинельская нива	15,97	5,82	2,74
НСР ₀₅	1,76	1,24	0,46

Выделенные линии превосходили родительские формы и по элементам продуктивности (Таблица 10).

Таблица 10 – Элементы продуктивности линий из гибридной комбинации Кинельская юбилейная × Кинельская нива в сравнении с родительскими формами

Линия (№ дел.)	Кустистость		Высота растения, см	Длина колоса, см	Число в колосе, шт		Масса зерна, г		
	общая	продукт.			колосков	зерен	1-го колоса	1-го раст.	1000 зерен
♀	Кинельская юбилейная								
145	1,5	1,3	100,0	8,0	14,4	35,0	1,41	1,65	40,3
F ₃	Кинельская юбилейная × Кинельская нива								
Л.106/2	1,6	1,3	90	8,3	14,5	35,8	1,42	1,66	40,0
Л.106/3	1,5	1,2	93	8,6	14,0	39,0	1,60	1,73	41,0
Л. 106/4	1,6	1,3	93	9,0	16,5	41,3	1,69	1,98	40,9
Л. 106/5	1,3	1,1	93	8,5	12,2	35,3	1,35	1,48	38,2
Л.106/6	1,6	1,5	95	9,0	15,0	39,6	1,75	2,36	44,2
Л. 106/7	1,4	1,2	90	8,5	14,6	38,1	1,75	1,89	45,9
Л. 106/8	1,5	1,4	93	9,0	13,6	27,8	1,58	1,99	56,8
Среднее	1,5	1,3	92,4	8,7	14,3	36,7	1,59	1,87	43,8
♂	Кинельская нива								
144	1,3	1,2	106,0	8,7	17,2	39,4	1,46	1,58	37,0

Результаты оценки линий из гибридной комбинации Кинельская нива × Дарья представлены в таблице 11. Для данной комбинации характерна повышенная интенсивность транспирации по сравнению с остальными

комбинациями. По высокой интенсивности фотосинтеза и его эффективности выделены линии 157/5 и 157/10.

Таблица 11 – Результаты оценки селекционных линий из гибридной комбинации Кинельская нива × Дарья по активности фотосинтеза и транспирации листьев, 2019 г.

Линия	Интенсивность		Эффективность использования воды, мкмоль CO ₂ / ммоль H ₂ O
	фотосинтеза, мкмоль CO ₂ /м ² с	транспирации, ммоль H ₂ O/м ² с	
♀ Кинельская нива	15,97	5,82	2,74
Линия 157/3	18,63	8,84	2,11
Линия 157/4	16,26	7,74	2,1
Линия 157/5	19,09	8,9	2,14
Линия 157/6	14,15	6,2	2,28
Линия 157/10	18,67	8,99	2,08
Линия 157/13	14,74	7,18	2,05
Линия 157/15	13,45	5,16	2,61
Линия 157/16	16,84	7,98	2,11
Среднее	16,48	7,62	2,18
♂ Дарья	14,89	5,75	2,59
НСР ₀₅	1,86	1,16	0,43

Выделенные линии превосходили родительские формы и по элементам продуктивности растений (Таблица 12).

Таблица 12 – Элементы продуктивности растений в гибридной комбинации Кинельская нива х Дарья

Линия (№ дел)	Кустистость		Высота растения, см	Длина колоса, см	Число в колосе, шт		Масса зерна, г		
	общая	продукт			колосков	зерен	1-го колоса	1-го растен.	1000 зерен,
♀	Кинельская нива								
144	1,3	1,2	106,0	8,7	17,2	39,4	1,46	1,58	37,0
F ₃	Кинельская нива х Дарья								
Л. 157/3	1,5	1,4	90	8,3	12,1	34,5	1,49	1,88	43,2
Л. 157/4	1,8	1,7	80	7,0	11,8	28,1	1,10	1,68	39,1
Л. 157/5	1,6	1,4	95	9,3	13,0	39,3	1,54	1,94	39,2
Л.157/6	1,6	1,4	87	7,5	13,6	33,4	1,26	1,59	37,7
Л.157/10	1,6	1,5	80	8,3	12,2	41,0	1,56	2,11	38,0
Л.157/13	1,5	1,3	70	7,8	12,1	34,2	1,19	1,39	34,8
Л.157/15	1,6	1,4	75	7,7	12,0	31,0	1,19	1,50	38,4
Л.157/16	1,8	1,7	74	6,5	11,2	25,8	1,02	1,56	39,5
Среднее	1,6	1,5	81,4	7,8	12,2	33,4	1,26	1,71	38,7
♂	Дарья								
141	1,2	1,1	72,0	8,0	17,2	33,9	1,07	1,18	31,6

Таким образом, проведенная селекционная работа показала, что у всех изученных гибридных комбинаций можно выделить линии, которые по активности и эффективности фотосинтеза превышают или не уступают родителям. В гибридной комбинации Кинельская Нива× Любава такими линиями являются 105/2 и 105/5; в гибридной комбинации Кинельская юбилейная × Кинельская Нива – линии 106/4, 106/6, 106/7 и 106/8; в гибридной комбинации Кинельская Нива × Дарья – линии 157/5 и 157/10. Несомненно, данные линии представляют большой интерес для дальнейшей селекции культуры по созданию сортов нового поколения – с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза.

В настоящее время работа с выделенными гибридами более ранних поколений продолжается по общепринятой методике в типовой схеме селекционного процесса. Она направлена на создание перспективных образцов, константных по морфологическим и хозяйственно ценным признакам.

4 ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ЛИСТЬЕВ У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

4.1 Видовые особенности фотосинтетической активности листьев растений и влияние на нее эндо- и экзогенных факторов

Исследование показало, что видовые особенности проявления фотосинтетической активности растений у зерновых культур весьма схожи, различия отмечаются в основном по абсолютному значению показателей.

4.1.1 Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев

У растений озимой пшеницы, как и у яровой, наибольшей активностью фотосинтеза отличаются листья верхних ярусов. В частности, величина квантового выхода флуоресценции хлорофилла флаговых листьев была выше, чем предфлаговых и нижерасположенных в среднем на 40% и 63%, а по активности электронно-транспортной цепи их превосходство составляло 39,5% и 65,5% соответственно (Рисунок 57).

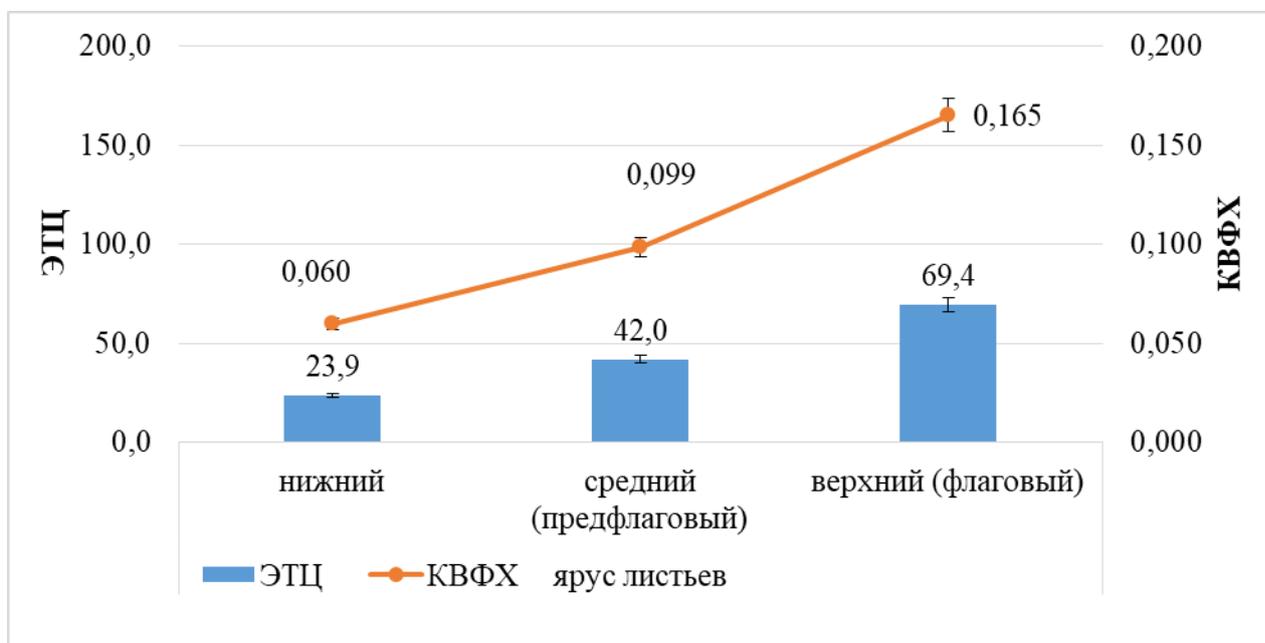


Рисунок 57 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев разных ярусов растений озимой пшеницы, 2017–2020 гг.

При этом озимая пшеница уступала яровой по квантовому выходу флуоресценции хлорофилла листьев разных ярусов в среднем на 29,4%, а по активности электронно-транспортной цепи – на 28,4%. Возможно, это связано с менее интенсивным темпом роста вследствие большего периода вегетации по сравнению с яровой культурой. Ярусная изменчивость световых реакций фотосинтеза листьев была тесно сопряжена с реакциями темновой фазы. В среднем за годы исследования интенсивность фотосинтеза флаговых листьев у растений озимой пшеницы была на 35,6% и 61,9% выше, чем у предфлаговых и нижерасположенных (Рисунок 58).

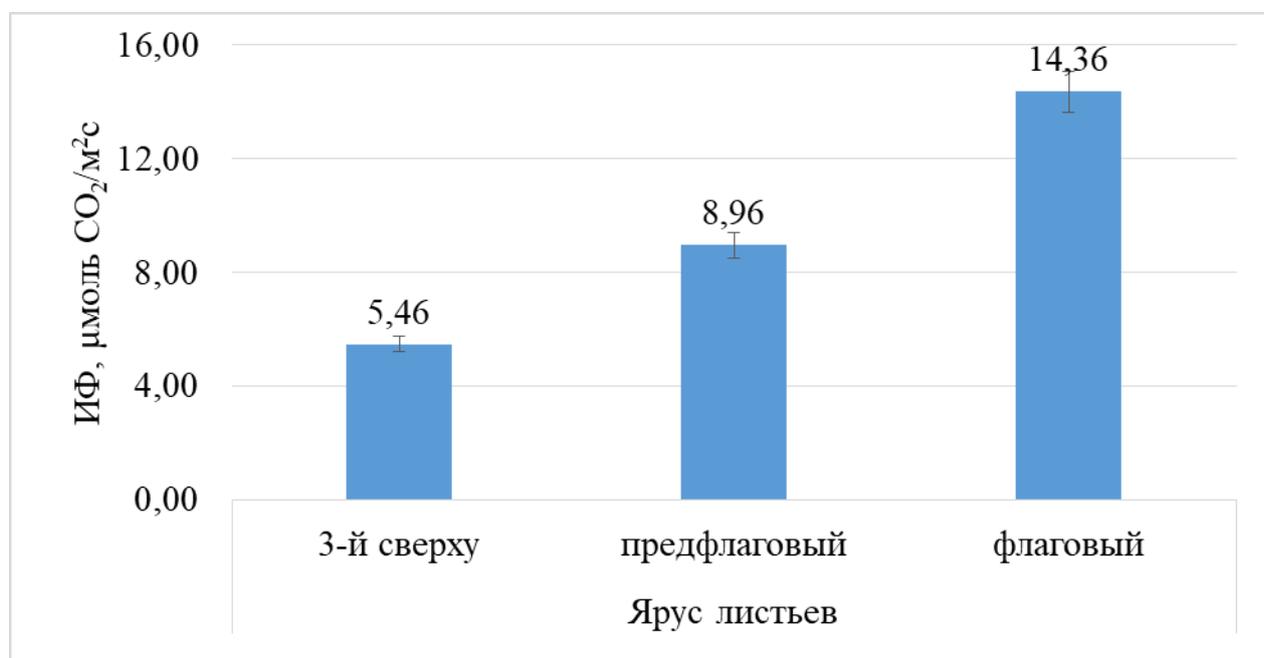


Рисунок 58 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев разных ярусов у растений озимой пшеницы, 2017–2020 гг.

В онтогенезе наиболее высокая активность реакций световой фазы фотосинтеза отмечается у растений озимой пшеницы в фазу кущения, а затем наблюдается постепенный ее спад. Квантовый выход в фазе кущения был выше, чем в фазе выхода в трубку в среднем на 16,0%, в фазе колошения – на 8,0%, в фазе цветения – на 16,0%, в фазе молочной спелости – на 16,0%, а в фазе молочно-восковой спелости – на 32,0%. Аналогичным образом проявлялась динамика и активности ЭТЦ (Рисунок 59).

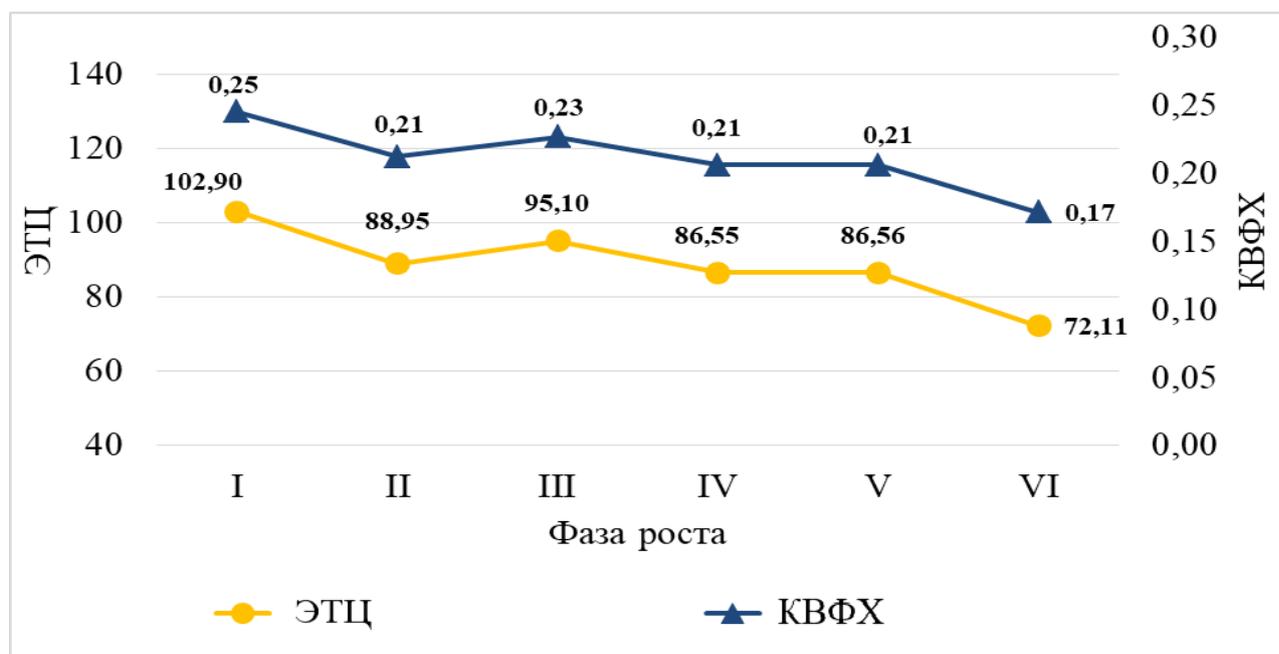


Рисунок 59 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев в онтогенезе растений озимой пшеницы, 2017–2019 гг.

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – колошение, IV – цветение, V – молочная спелость, VI – молочно-восковая спелость

Такая динамика может быть обусловлено тем, что в фазу кущения приход ФАР в регионе невысокий, поэтому для интенсивного роста и закладки генеративных органов растениям пшеницы в это время требуется повышенная активность и эффективность улавливания и усвоения энергии квантов света. В последующем с резким увеличением ФАР, которая достигает максимальных значений в период колошения и массового налива зерновок (2-3 декады июня и 1-2 декады июля), необходимость в этом, видимо, отпадает. У озимой пшеницы активность световых реакций фотосинтеза в онтогенезе растений более стабильна, чем у яровой пшеницы.

Активность же реакций темновой фазы фотосинтеза растений в онтогенезе изменяется иначе. Интенсивность фотосинтеза с фазы кущения заметно растет вплоть до выхода в трубку – колошение, а затем (с фазы цветения) начинает выражено снижаться вопреки возрастанию спроса на ассимиляты. У озимой пшеницы интенсивность ассимиляции молекул CO_2

листьями растений наиболее высокая в период «колошение – цветение», когда формируется колос и завязываются зерновки (Рисунок 60).

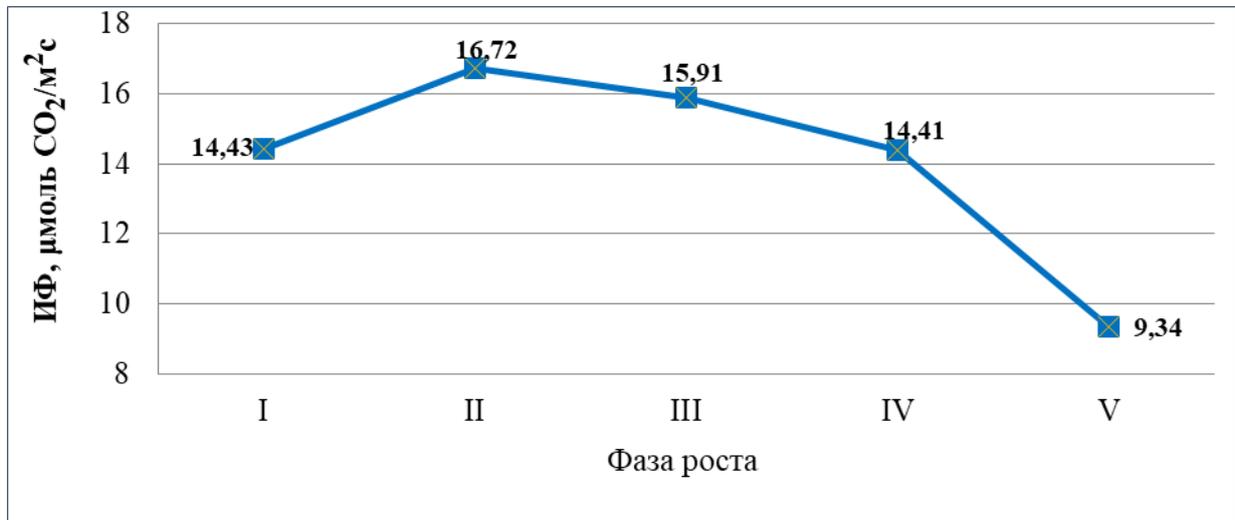


Рисунок 60 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе растений озимой пшеницы, в среднем за 2017–2020 гг.

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – цветение, IV – наливание (молочная спелость), V – молочно-восковая спелость

В фазу образования зерновок интенсивность фотосинтеза флагового листа у озимой пшеницы в среднем на 18,6% выше, чем у яровой пшеницы.

Выраженное снижение интенсивности фотосинтеза листьев после фазы цветения у растений пшеницы может быть связано с быстрым их физиологическим старением, а также со снижением активности и количества фермента РБФК в листьях, которое характерно для зерновых культур (Carro-Silva E. et al., 2017).

В течение дня изменения квантового выхода флуоресценции хлорофилла и электронно-транспортной цепи у растений озимой пшеницы существенно различались. Электронно-транспортная цепь оставалась активной фактически на протяжении всего учетного времени светового дня. В то же время квантовый выход флуоресценции хлорофилла был высоким только в утренние (7:00) и вечерние (19:00) часы, а в остальное время дня низким, особенно в период с 11:00 до 15:00 часов (Рисунок 61).

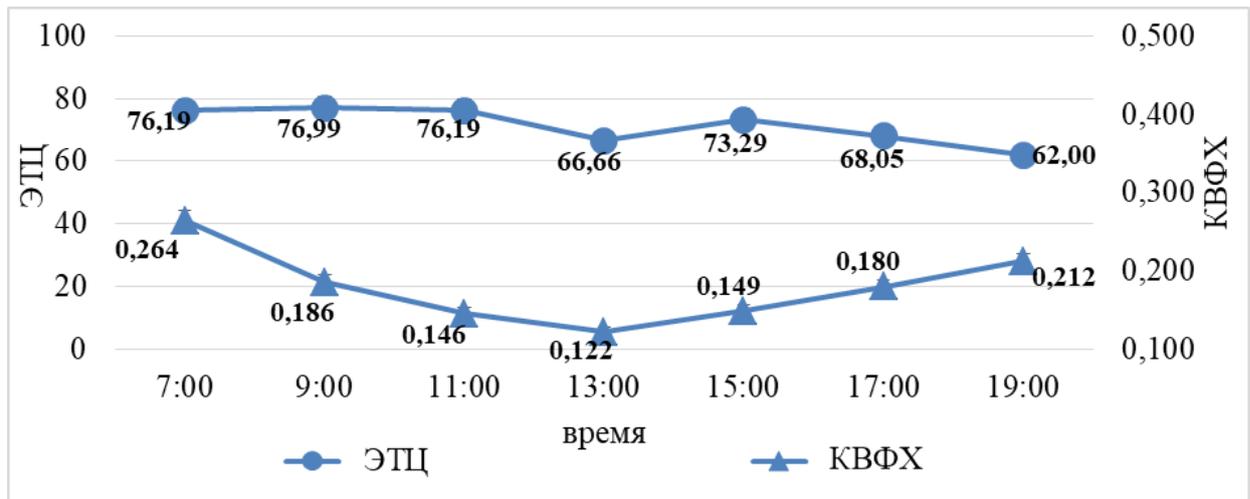


Рисунок 61 – Дневная динамика квантового выхода флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев у растений озимой пшеницы, 2018–2020 гг.

Интенсивность же фотосинтеза листьев наиболее активно проявляется у озимой пшеницы с 9:00 до 15:00, а затем резко снижается. В 19:00 значение ИФ флаговых листьев у растений было меньше чем в 13:00 в среднем на 43,3%. При этом спад ее в 11:00 не так существенен, как в 9:00 и 13:00 часов, и составлял всего 9,6% (Рисунок 62).

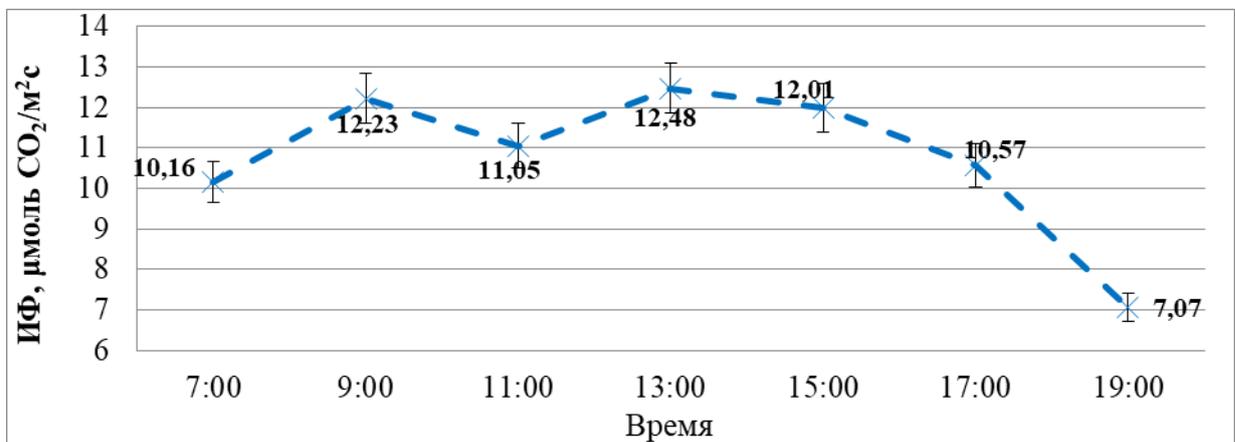


Рисунок 62 – Динамика дневного хода интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев у растений озимой пшеницы в фазу плодообразования, 2018–2020 гг.

По сравнению с яровой пшеницей, падение активности фотосинтеза осуществляется более медленными темпами. В результате озимая пшеница в период с 9:00 по 13:00 часов по ИФ листьев уступает яровой пшенице в среднем на 10,4%, а с 15:00 до 19:00 ее превосходит в среднем на 11,7%.

Таким образом, у озимой пшеницы, как и у растений яровой пшеницы, основным листом, на который ложится нагрузка по обеспечению фотоассимилятами формирующего зерна, является флаговый лист, а наибольшая активность фотосинтетических реакций световой и темновой фаз фотосинтеза протекает в утренние часы.

4.1.2 Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев

Известно, что фотосинтез является главным фактором продукционного процесса растений, а транспирация листьев обеспечивает не только активное передвижение из почвы минеральных веществ и воды в надземные органы растения, но и защищает их от перегрева и обезвоживания в сухую и жаркую погоду (Fischer R.A. et al., 1998; Davies W.J. et al., 2002). Поэтому от эффективности взаимодействия данных физиологических процессов, которое во многом определяется устьичной проводимостью листьев, существенно зависит интенсивность роста растений и формирование ими конечного урожая (Li F. et al., 2002).

В годы исследования (2017-2019 гг.) коэффициент корреляции в среднем за вегетацию между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью транспирации у растений озимой пшеницы был значимым и варьировал в диапазоне от 0,45 до 0,55. Наиболее сильная связь ($r = 0,55$) этих двух процессов отмечалась в 2017 г., а слабая ($r = 0,45 \dots 0,47$) – в 2018 и 2019 гг. В целом, это оказывало существенное влияние на рост и развитие растений и, как следствие, формирование урожая зерна. Поэтому представляется весьма актуальным для селекции проводить изучение у растений показателей активности фотосинтеза во взаимосвязи с транспирацией.

Интенсивность транспирации изменялась по годам от 2,99 до 9,32 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$. Наиболее высокой она была в 2017 г., а самой низкой в 2020 г., когда осадков за вегетационный период выпало на 17% больше среднемноголетнего значения. Связь с интенсивностью фотосинтеза тесно проявлялась преимущественно в годы с умеренным увлажнением (Рисунок 63).

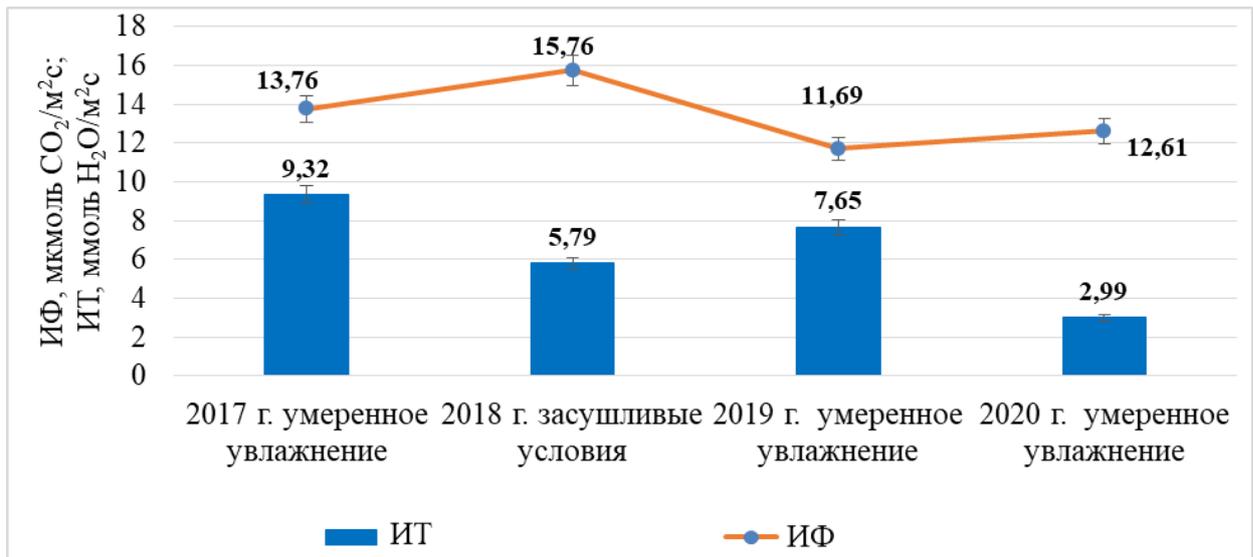


Рисунок 63 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) у растений озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости

Высокая сопряженность данных процессов отмечалась у растений озимой пшеницы и в онтогенезе, что является положительным фактором для продуктивности и ее стабильности (Рисунок 64).

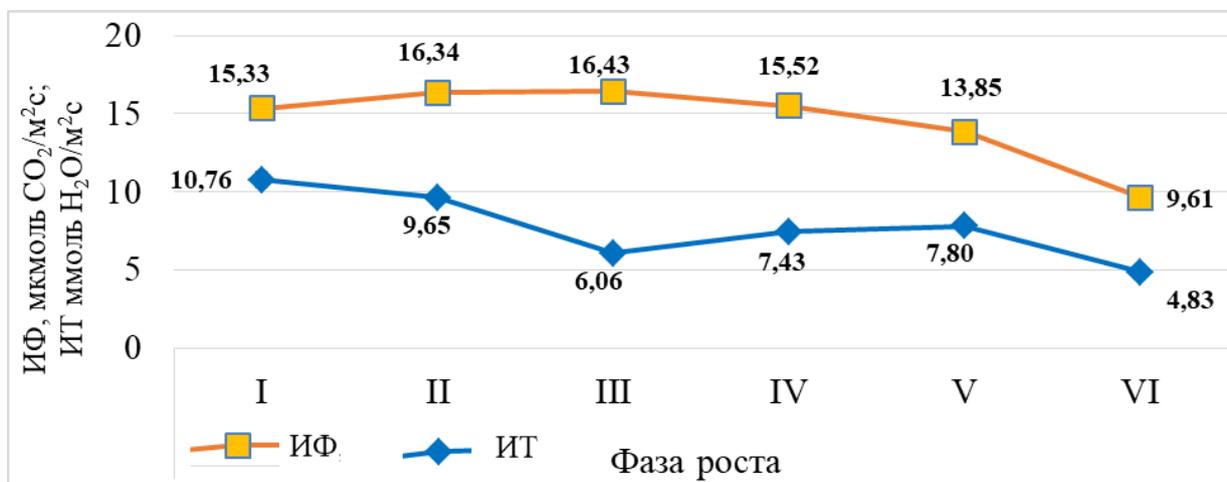


Рисунок 64 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) у растений озимой пшеницы по фазам роста, 2017–2019 гг.

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – цветение, IV – налив, V – молочно-восковая спелость

Одной из основных задач современного производства является получение не только высокого и качественного, но и стабильного урожая зерна в разных условиях выращивания. Важное значение в данном случае имеет эффективное использование растениями воды в процессе роста и развития (Chandler J.W. et al., 2003; Zhang S.Q. et al., 2002). В этом плане большой интерес представляет

оценка эффективности использования воды растениями (Рахманкулова З.Ф. и др., 2018; Li Y., et al., 2017).

Результаты проведенной нами такой работы показали, что эффективность использования воды листьями на осуществление фотосинтеза в среднем за вегетационный период у озимой пшеницы на 6,5% выше, чем у яровой пшеницы. Причем у озимой пшеницы значение данного показателя варьирует в меньшей степени (от 1,43 до 2,74 мкмоль CO_2 /ммоль H_2O) с максимальным проявлением в период «цветение – молочно-восковая спелость» (Рисунок 65).

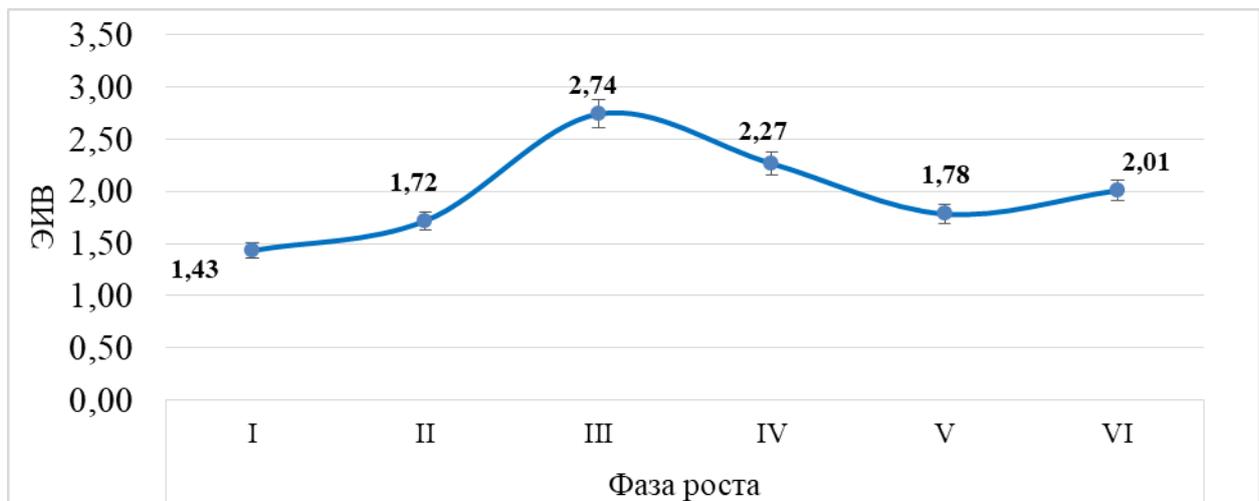


Рисунок 65 – Эффективность использования воды (ЭИВ, мкмоль CO_2 /ммоль H_2O) листьями растений озимой пшеницы по фазам роста, 2017–2019 гг.

Обозначения: фазы: I – кущение, II – трубкование, III – цветение, IV – налив, V – молочно-восковая спелость

Между эффективностью использования воды и интенсивностью фотосинтеза корреляционная связь была выражена слабо (0,15), а с интенсивностью транспирации значима и отрицательная ($r = -0,66$). Это указывает на то, что эффективность использования воды растениями в первую очередь зависит от интенсивности транспирации растений, поэтому виды растений и генотипы сельскохозяйственных культур с умеренной ее активностью представляют наибольший интерес для производства в целом и для селекции в частности.

4.1.3 Устьичная проводимость и ее влияние на интенсивность фотосинтеза и транспирацию листьев растений

Известно, что в адаптации растений к воздействию факторов среды важную роль играет устьичный аппарат, осуществляющий контроль поступления в межклеточное пространство листьев молекул углекислоты и воды (Fischer R.A. et al., 1998; Atkinson C.J. et al., 2000; Li F. et al., 2002).

В наших опытах связь устьичной проводимости с интенсивностью фотосинтеза и транспирацией листьев была тоже положительной: коэффициент корреляции по годам вегетации составлял в фазу молочной спелости зерна 0,20 и 0,48 соответственно (Рисунок 66).

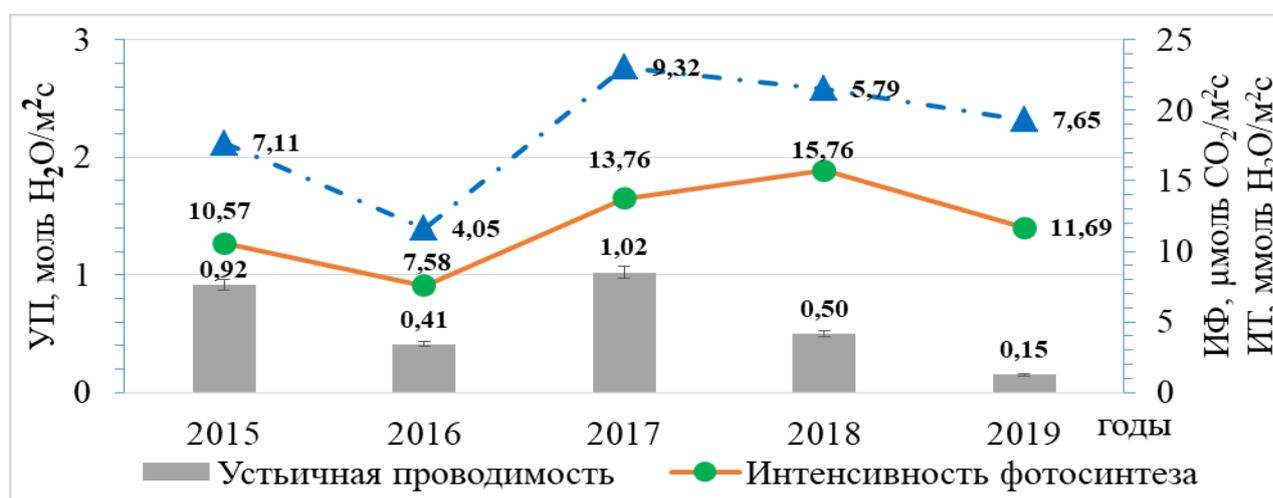


Рисунок 66 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ), транспирации (ИТ) и устьичной проводимости (УП) листьев у растений озимой пшеницы

Заметное влияние устьичной проводимости на фотосинтез и транспирацию отмечалось и в течение дня. В годы исследований наиболее высокое ее значение фиксировалось в утренние часы (с 8:00 до 11:00), с максимумом (12,48 мкмоль CO₂/м²с) в 9:00 по московскому времени, а затем она постепенно снижалась. Аналогичным образом изменялись интенсивность фотосинтеза и транспирации, что во многом было обусловлено изменениями температуры воздуха и инсоляции. В утренние часы (9:00) интенсивность освещения составляла 1000-1100 мкмоль/м²с, а температура воздуха 18-21 °С, тогда как в обеденное время значения этих показателей достигали 1800 мкмоль /м²с и 23 °С соответственно (Рисунок 67).

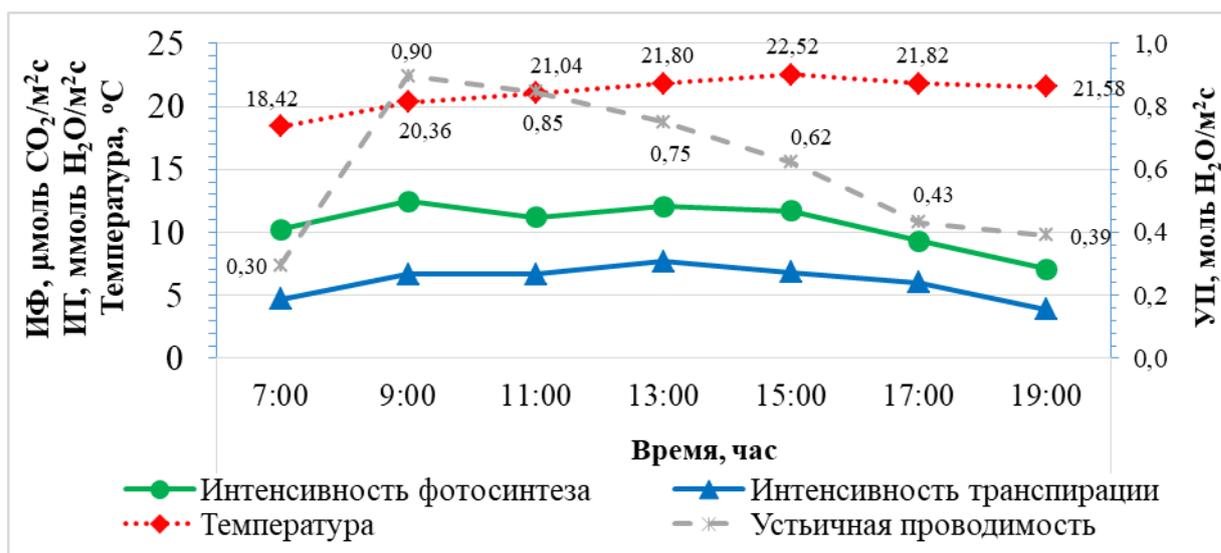


Рисунок 67 – Дневная динамика температуры воздуха, интенсивности фотосинтеза (ИФ), транспирации (ИТ) и устьичной проводимости (УП) листьев у растений озимой пшеницы, в среднем 2017–2018, 2020 гг.

Высокая связь устьичной проводимости с фотосинтезом и транспирацией отмечалось и по ярусам листьев. В годы исследования (2017-2020 гг.) коэффициент корреляции устьичной проводимости с интенсивностью фотосинтеза у разных по расположению листьев составлял 0,97 ...0,98, а с интенсивностью транспирации варьировал от 0,83 до 0,99. Коэффициент корреляции между ИФ и ИТ листьев в зависимости от их ярусного расположения был равен в 2017 г. 0,92, в 2018 г. 0,93, а в 2020 г. 0,98.

У растений культуры интенсивность газообмена флаговых листьев была на 60%, а транспирации на 11% выше, чем у предфлаговых. Но хуже всего функционировали нижние листья, что во многом было обусловлено их устьичной проводимостью: у флаговых листьев проводимость молекул воды устьицами составляла 0,74 $\text{моль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$, у предфлаговых – 0,46 $\text{моль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$, а у нижних – 0,36 $\text{моль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$ (Рисунок 68).

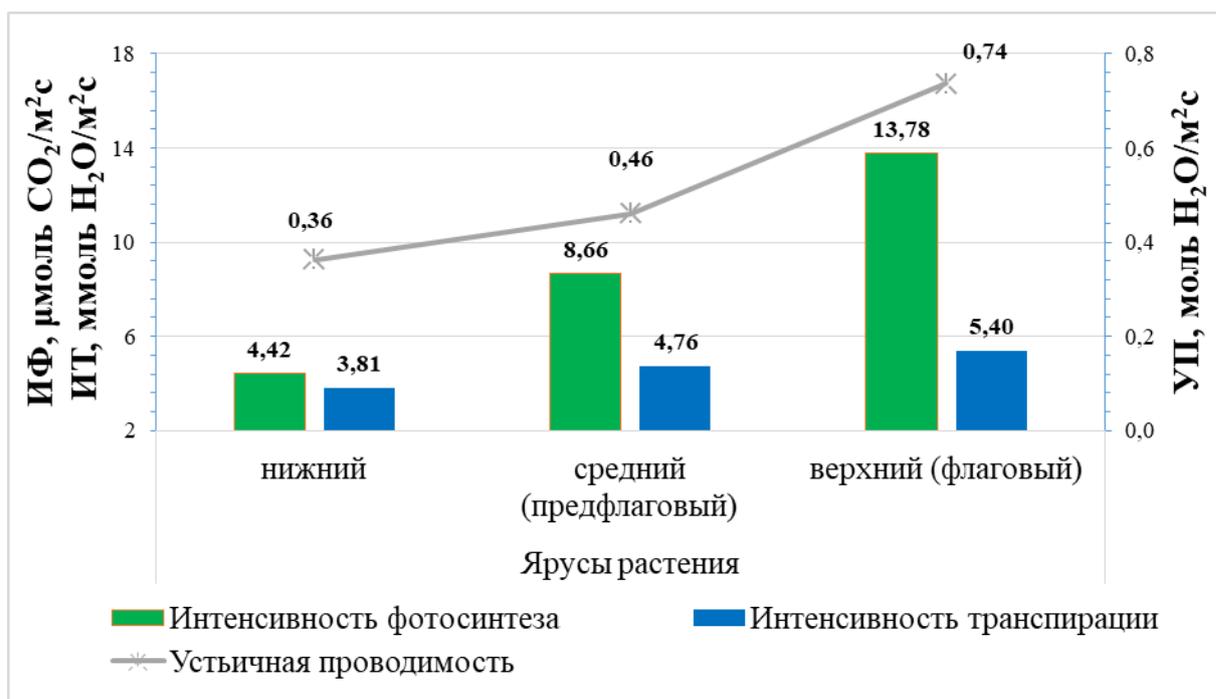


Рисунок 68 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ), транспирации (ИТ) и устьичной проводимости (УП) в зависимости от ярусного расположения листьев у растений озимой пшеницы, в среднем 2017–2018, 2020 гг.

4.1.4. Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений

Растениям озимой пшеницы так же, как и яровой, характерна высокая зависимость реакций световой и темновой фаз фотосинтеза от светового, температурного и водного режимов. Очевидно, это является причиной того, что фотосинтетическая активность листьев растений культуры существенно варьирует по годам вегетации. В полевых условиях наибольшая активность первичных реакций фотосинтеза листьев у озимой пшеницы отмечалась в оптимальный по увлажнению 2019 г., а наименьшая – в относительно засушливых условиях вегетации 2018 г. (Рисунок 69).

Однако у растений озимой пшеницы уменьшение, особенно квантового выхода флуоресценции хлорофилла, было менее выраженным по сравнению с яровой пшеницей. В 2018 г. снижение КФВХ у озимой пшеницы составляло 19,7%, в то время как у яровой пшеницы 34,6%, по сравнению с 2019 г.

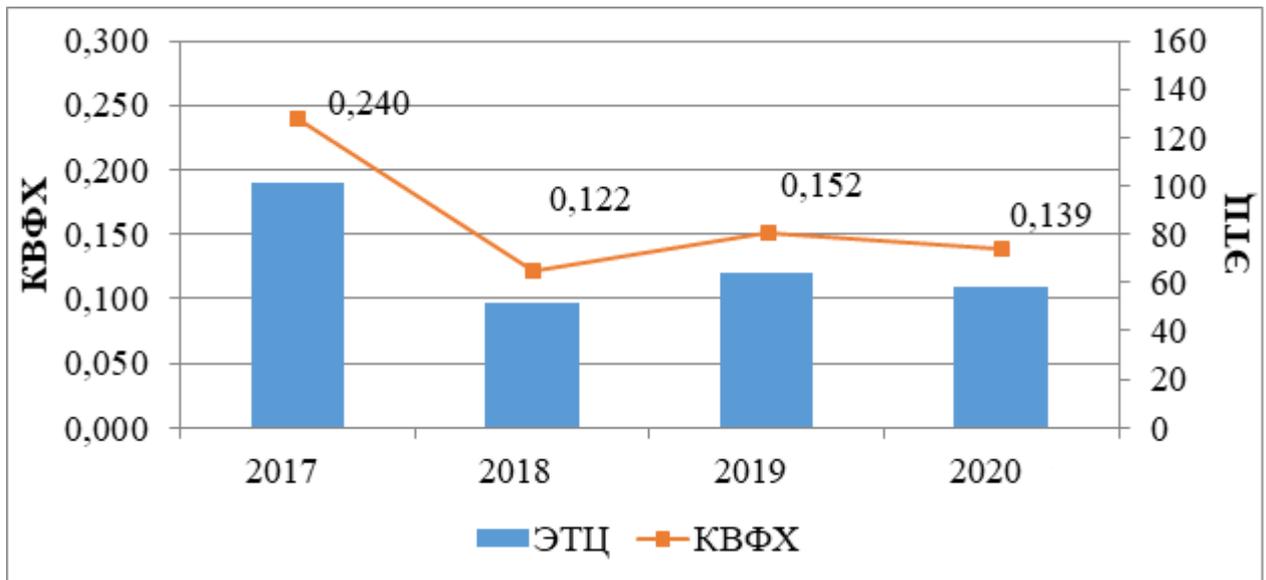


Рисунок 69 –Активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) и квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) листьев у растений озимой пшеницы в разные по увлажнению годы вегетации в период плодообразования

Полученные экспериментальные данные по активности реакций темновой фазы фотосинтеза несколько отличались. Наибольшая интенсивность фотосинтеза зафиксирована у растений озимой пшеницы в 2017 и 2018 гг., тогда как в 2019 г. ее значение было меньше в среднем на 25,0%, а в 2020 г. на 8,6% (Рисунок 70).

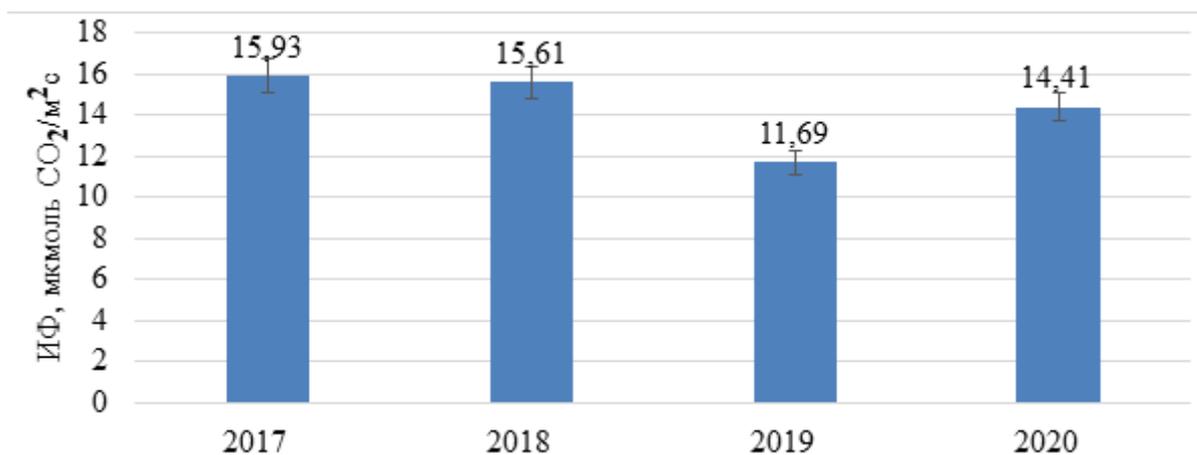


Рисунок 70 –Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев озимой пшеницы в фазе молочной спелости

В известной степени это связано с неравномерным распределением осадков по вегетационному периоду, которое было ярко выражено в 2019 г. (см. гл. 2). Однако фотосинтетическая система растений озимой пшеницы

характеризовалась менее чувствительной реакцией на изменение погодных условий вегетации, чем яровой пшеницы, очевидно, за счет лучших возможностей больше использовать зимние запасы влаги в наиболее активные периоды роста культуры (кущение – колошение).

При этом замечено, что в период от кущения до выхода в трубку на интенсивность фотосинтеза листьев растений озимой пшеницы положительное влияние оказывает температура воздуха, значение которой в дальнейшем нивелируется (Рисунок 71).

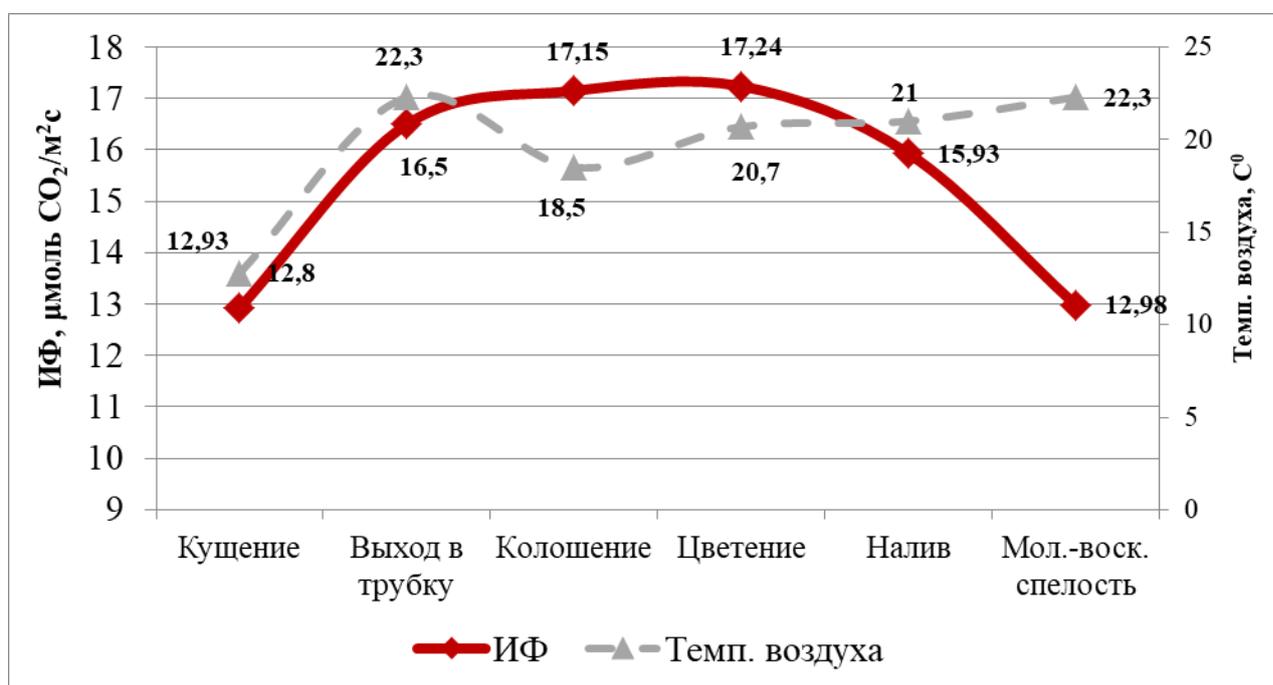


Рисунок 71 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от температуры воздуха в онтогенезе растений озимой пшеницы, 2017 г.

Влияние температуры на активность фотосинтеза слабо проявлялось и на уровне разных ярусов растений культуры: отмечается лишь несущественная тенденция увеличения температуры от нижних к верхним ярусам листьев, что не было значимо сопряжено с интенсивностью фотосинтеза (Рисунок 72).

Более заметное влияние температурного режима на фотосинтез отмечено в течение дня, который наиболее благоприятно складывался в утреннее (с 8:00 до 10:00 часов) время (Рисунок 73).

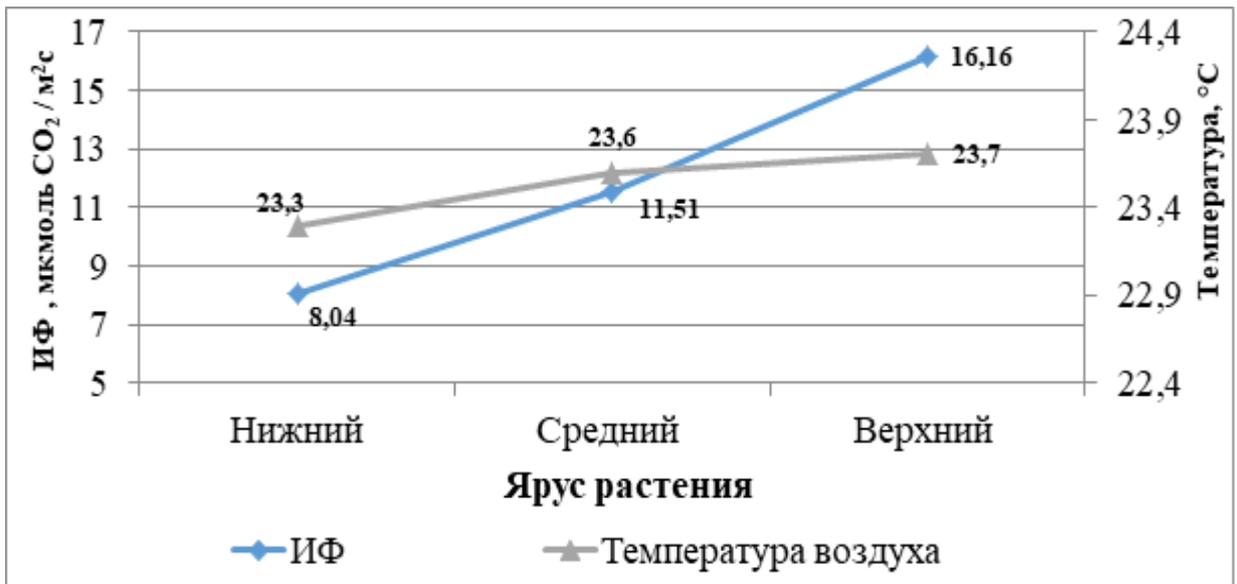


Рисунок 72 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и температура воздуха в зависимости от яруса листьев у растений озимой пшеницы в фазе цветения, 2017 г.

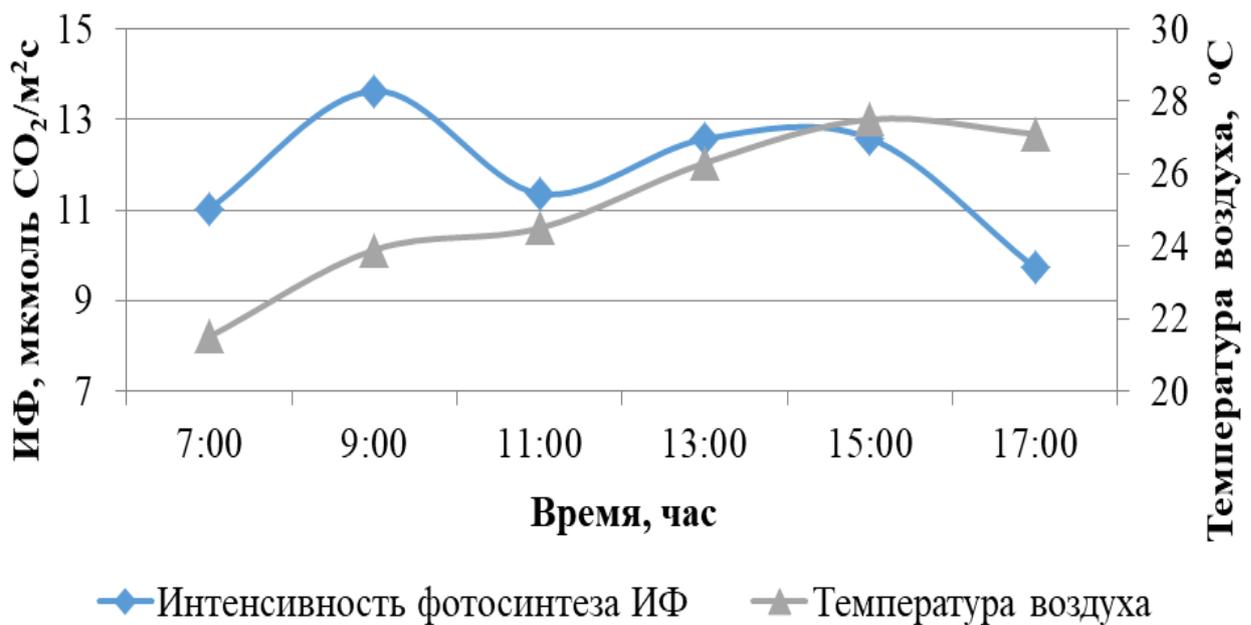


Рисунок 73 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) и температуры воздуха у растений озимой пшеницы в фазе колошения, 2017–2018, 2020 гг.

На показатели активности фотосинтеза растений озимой пшеницы заметно влияла не только температура воздуха, но и интенсивности света.

4.1.5 Влияние интенсивности света на фотосинтез листьев растений

В модельных опытах с применением различных световых режимов установлено, что у озимой пшеницы наибольшая фотосинтетическая активность листьев достигается лишь при освещенности $300 \text{ мкмоль} / \text{м}^2\text{с}$, а затем начинает резко убывать. В частности, при увеличении интенсивности света с 300 до $1000 \text{ мкмоль} / \text{м}^2\text{с}$ квантовый выход флуоресценции хлорофилла снижается в 2,6 раза, при $1500 \text{ мкмоль} / \text{м}^2\text{с}$ – в 4,3 раза, а при $2000 \text{ мкмоль} / \text{м}^2\text{с}$ – в 5,8 раза. Однако характер изменения активности электронно-транспортной цепи от инсоляции заметно отличается. При увеличении интенсивности освещения с 300 до $1000 \text{ мкмоль} / \text{м}^2\text{с}$ данный показатель не снижается, а существенно увеличивается – в среднем на 23%, и лишь затем отмечается его уменьшение: при $1500 \text{ мкмоль} / \text{м}^2\text{с}$ на 9%, а при $2000 \text{ мкмоль} / \text{м}^2\text{с}$ – на 14%. (Рисунок 74).

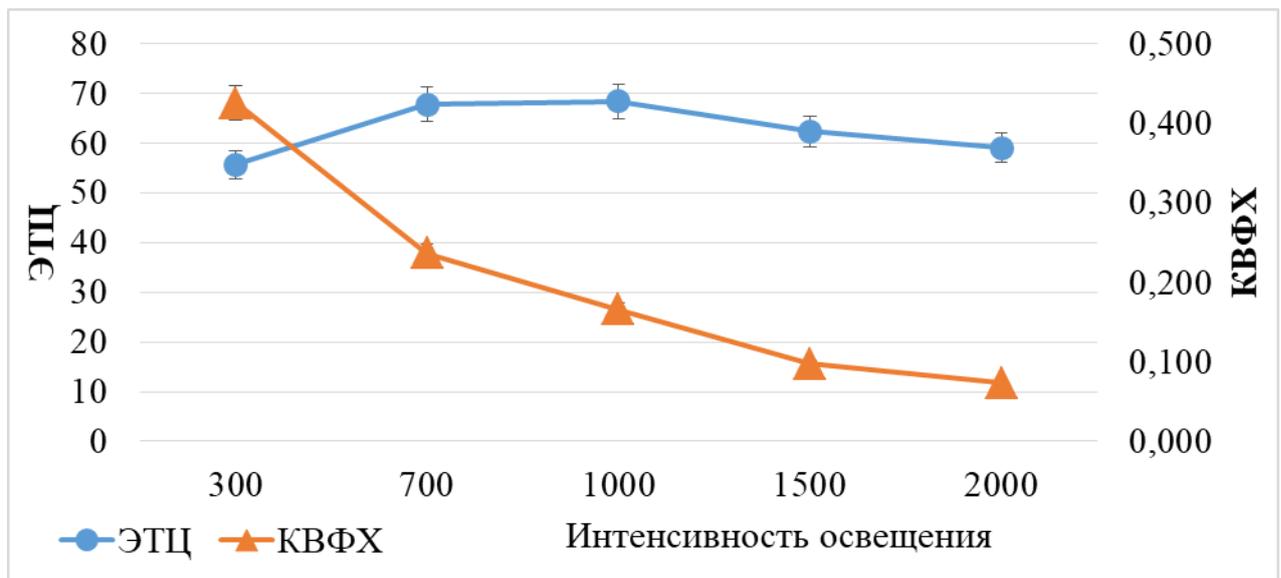


Рисунок 74 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) у листьев озимой пшеницы в зависимости от интенсивности освещения в фазе молочно-восковой спелости, 2018–2020 гг.

То есть у растений озимой пшеницы квантовый выход флуоресценции хлорофилла менее зависим от интенсивности света, чем активность ЭТЦ.

Выявлено, что активность электронно-транспортной цепи у листьев озимой пшеницы тесно сопряжена с ассимиляцией CO_2 , значение которой

увеличивалось почти в 2,0 раза при усилении инсоляции с 300 до 1000 мкмоль квантов / м²с, а затем (при 1500 мкмоль квантов / м²с и выше) лишь отмечалось ее стабилизация с небольшим снижением, аналогичным ЭТЦ (Рисунок 75).

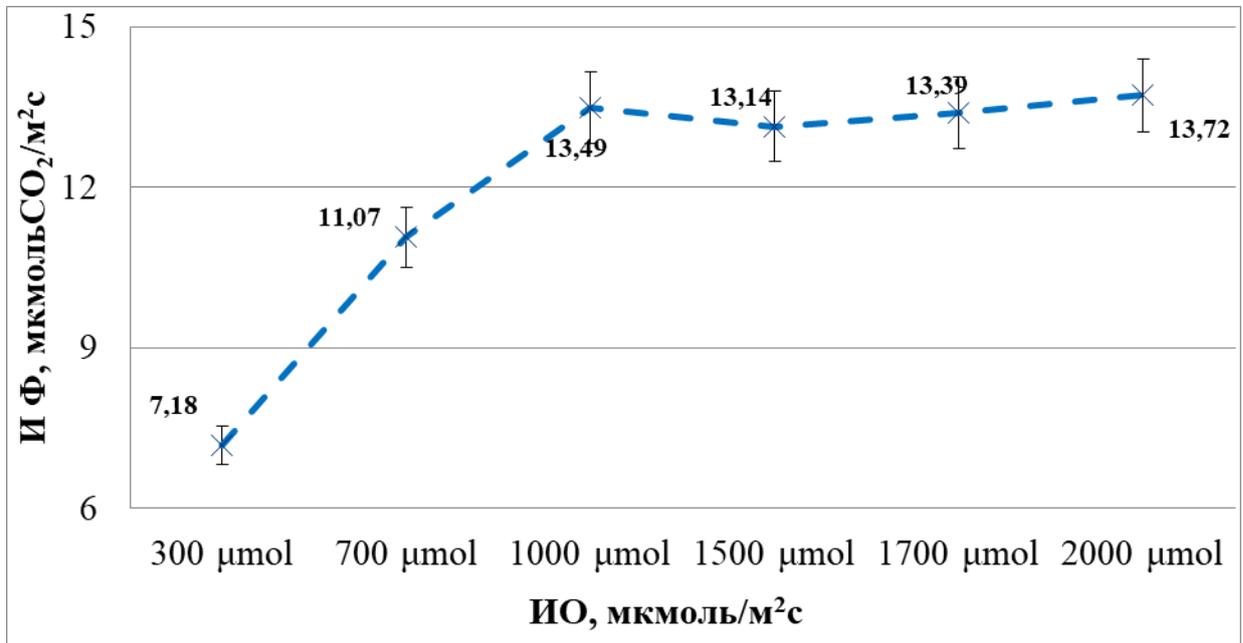


Рисунок 75 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от интенсивности освещения (ИО) у растений озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017–2020 гг.

Основное отличие между культурами заключается в данном случае в том, что у яровой пшеницы полное световое насыщение фотосинтеза, очевидно, достигается при 1700 мкмоль/м²с, тогда как у озимой пшеницы при 1000 мкмоль/м²с. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью освещения составлял у яровой пшеницы 0,87, а у озимой – 0,84. Эти данные в совокупности с результатами исследований по световым реакциям указывают на то, что яровая пшеница является более светолюбивой культурой, чем озимая пшеница, что важно учитывать в их селекции и территориальном размещении.

Высокая активность фотосинтеза верхних листьев растений также во многом объясняется лучшей их освещенностью. Коэффициент корреляции между ИФ листьев разных ярусов и интенсивностью их естественного освещения составлял 0,94 (Рисунок 76).

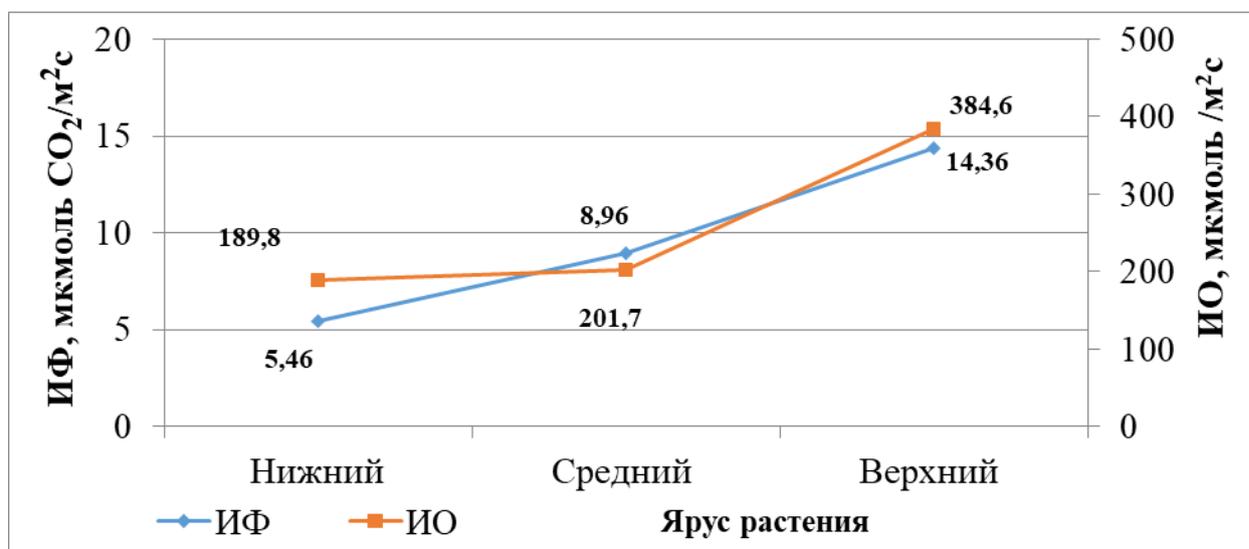


Рисунок 76 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и естественного освещения (ИО) в зависимости от яруса листьев у растений озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017–2020 гг.

При этом в онтогенезе активность ассимиляции CO_2 листьями растений озимой пшеницы в значительной степени зависела от ФАР (Рисунок 77).

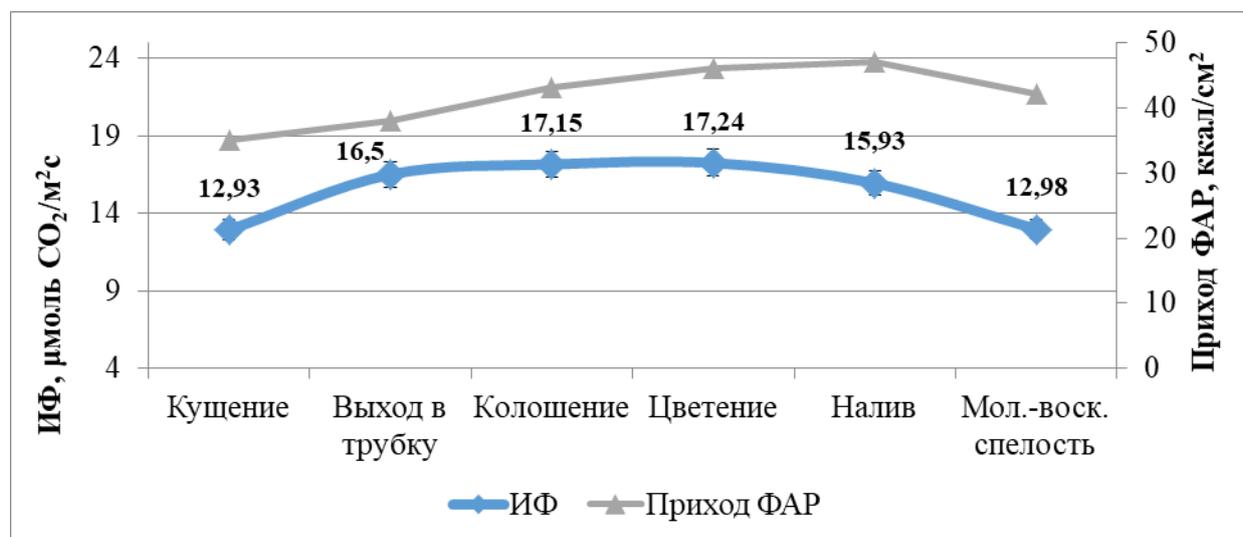


Рисунок 77 – Динамика изменений интенсивности фотосинтеза (ИФ, $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$) и прихода ФАР (Мамонтова Р.А., 1986) в онтогенезе растений озимой пшеницы, 2017 г.

С фазы кущения (2-3 декады мая) у растений культуры отмечается вначале резкое (до фазы выхода в трубку), а затем плавное повышение интенсивности фотосинтеза, а с началом массового налива зерна снова ее резкое понижение. Такая динамика, очевидно, объясняется не только характером изменения ФАР в регионе, но и активным ростом и развитием

растений в первые фазы вегетации, что требует высоких энергетических затрат (Куперман Ф.М., 1977; Мокроносов А.Т., 1982; Richards R.A., 2000; Pepler S. et al., 2005), а снижение фотосинтетической активности после цветения во многом может быть вызвано снижением активности фермента РБФК и уменьшением его количества (Мокроносов А.Т., 1982; Carmo-Silva E. et al., 2017).

Погодные условия вегетации определенное влияние оказывали и на дневной ход фотосинтеза листьев озимой пшеницы, который наиболее активно протекал в утреннее (с 8:00 до 10:00 часов) и послеобеденное время – с 14:00 до 15:30 часов, что тесно сопряжено было не только с температурой, но и освещенностью. В течение дня коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью естественного освещения составлял 0,65 (Рисунок 78).

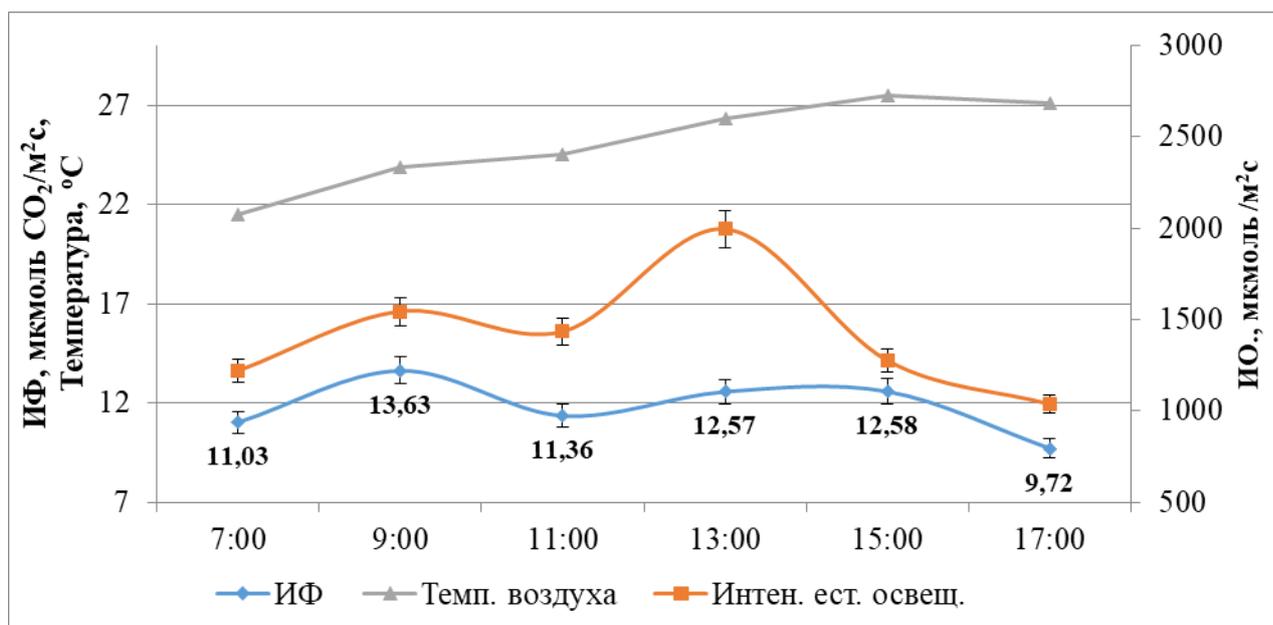


Рисунок 78 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев озимой пшеницы в фазе колошения в зависимости от естественного освещения (ИО) и температуры воздуха, 2017–2020 гг.

При этом с увеличением инсоляции взаимосвязь интенсивности фотосинтеза и транспирации только усиливается: с повышением интенсивности света с 300 до 1700 мкмоль/м²с коэффициент корреляции между показателями возрастал с 0,38 до 0,48 при $P \leq 0,05$ (Таблица 13).

Таблица 13 – Коэффициент корреляции ($P \leq 0,05$) между интенсивностью фотосинтеза (ИФ) и интенсивностью транспирации (ИТ) листа у растений озимой пшеницы при разной интенсивности освещения в фазе молочной спелости, 2017 г.

Показатели	Интенсивность освещения, мкмоль/м ² с					
	300	700	1000	1500	1700	2000
ИФ и ИТ	0,38	0,33	0,43	0,34	0,48	0,44

Таким образом, видовым особенностям фотосинтетической деятельности растений пшеницы в целом присущи те свойства, которыми характеризуется большинство злаковых культур: активность реакций и световой, и темновой фаз фотосинтеза наиболее активно проявляется в период генеративного развития растений, когда спрос на фотоассимиляты существенно возрастает, а приход ФАР в регионе достигает максимального значения. Основная фотосинтетическая нагрузка ложится на верхние (флаговые) листья, у которых интенсивность фотосинтеза, КВФХ и ЭТЦ соответственно в 2,6...2,8; 1,6...2,8 и 1,6...2,9 раза выше по сравнению с нижними листьями. При этом отмечается высокая зависимость и от условий вегетации. Коэффициент корреляции между дневным значением ИФ и температурой воздуха в 2018 г. составлял **-0,31**, а в **2020 г. -0,56**; с интенсивностью естественного освещения он был равен 0,90, а влажностью почвы – $r = 0,87$.

Различия между яровой и озимой пшеницей заключаются лишь в абсолютных значениях проявления этих показателей. К примеру, яровая пшеница по квантовому выходу флуоресценции хлорофилла листьев разных ярусов превосходит озимую пшеницу в среднем на 29,4%, а по активности электронно-транспортной цепи – на 28,4%.

Яровая пшеница также является более светолюбивой культурой: полное световое насыщение фотосинтеза листьев достигается у нее при 1700-1800 мкмоль (квантов)/ м²с, тогда как у озимой пшеницы при 1000 мкмоль квантов / м²с.

У растений яровой пшеницы в неблагоприятных условиях вегетации снижение активности реакций фотосинтеза, особенно квантового выхода флуоресценции хлорофилла, более выражено, чем у озимой пшеницы. В 2018

засушливом году значение КФВХ у яровой пшеницы было меньше, чем в 2019 г. в среднем на 34,6%, в то же время у озимой пшеницы на 19,7%.

Отличает данные культуры и то, что в течение дня интенсивность фотосинтеза листьев наиболее активно проявляется у яровой пшеницы с 9:00 до 13:00, а затем она резко снижается, тогда как у озимой пшеницы она остается относительно высокой до 15:00 часов и лишь потом начинает медленно убывать. В результате яровая пшеница в период с 9:00 по 13:00 часов по ИФ листьев превосходит озимую пшеницу в среднем на 10,4%, а с 15:00 и до 19:00 часов ей уступает в среднем на 11,7%. То есть фотосинтетическая система растений яровой пшеницы более чувствительна к изменению погодных условий вегетации, чем озимой пшеницы. Преимущество последней во многом связано с особенностями ее развития, которое начинается осенью, достигая обычно фазы кущения перед уходом в зимовку, а ранней весной раньше трогается в рост, проявляя высокую активность, используя зимне-весенние запасы влаги, что позволяет лучше переносить весенние и раннелетние засухи. Поэтому в селекции и яровой пшеницы, и озимой пшеницы необходимо учитывать все выше отмеченные их видовые особенности, чтобы создавать новые сорта, формирующие высокий, качественный и стабильный урожай зерна за счет более эффективного использования биологического потенциала культуры и биоклиматических ресурсов зоны ее производства.

4.2 Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у озимой пшеницы

Известно, что фотосинтетическая активность листьев у сельскохозяйственных культур существенно зависит как от условий вегетации растений: режима освещения, температуры, увлажнения и минерального питания растений (Makino A., 2011; Kaznina N.M. et al., 2017), так и от их наследственных особенностей (Ростунов А.А., 2014; Sadras V.O. et al., 2011).

4.2.1 Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры

У изученных сортов пшеницы озимой наибольшая величина интенсивности фотосинтеза ($15,93 \text{ мкмоль/м}^2\text{с}$) зафиксирована в 2017 г., когда в период формирования и налива зерновок отмечались умеренная температура воздуха (не выше $25 \text{ }^\circ\text{C}$) и количество атмосферных осадков (125 мм) в виде периодически идущих кратковременных дождей. При ухудшении метеоусловий в данный период развития растений значение интенсивности фотосинтеза резко снижалось: в 2015 г. она была на $33,6\%$, а в 2016 г. на $52,7\%$ меньше по сравнению с 2017 г.

В 2015 г. период «формирование колоса – налив зерновок» (конец мая – середина июля) у растений культуры характеризовался выраженной засушливостью: количество осадков выпало в 2 раза меньше среднемноголетней нормы, а температура была ее выше на $2,5 \text{ }^\circ\text{C}$ (Рисунок 79).

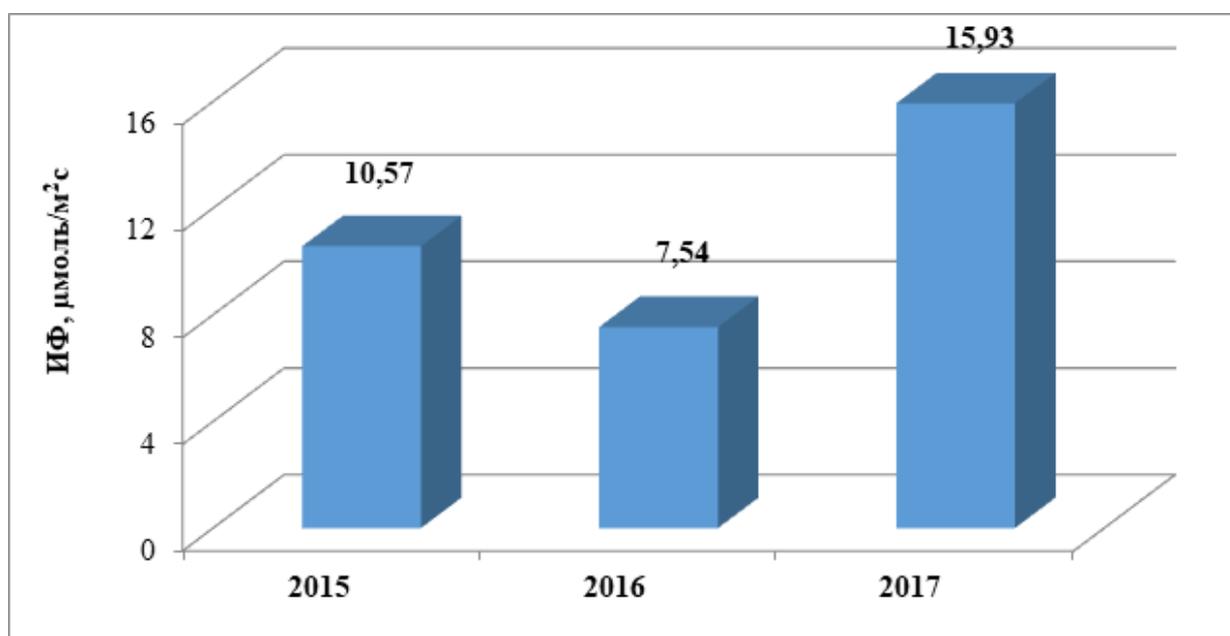


Рисунок 79 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев озимой пшеницы в фазе налива зерна

В 2016 г. погодные условия в период генеративного развития были еще жёстче. Во время формирования зерновок и их начального налива стояла сухая и жаркая погода: осадки отсутствовали, а температура превышала

среднемноголетнее значение на 5 °С, что и оказало соответствующее влияние на фотосинтетическую активность листьев (Рисунок 79).

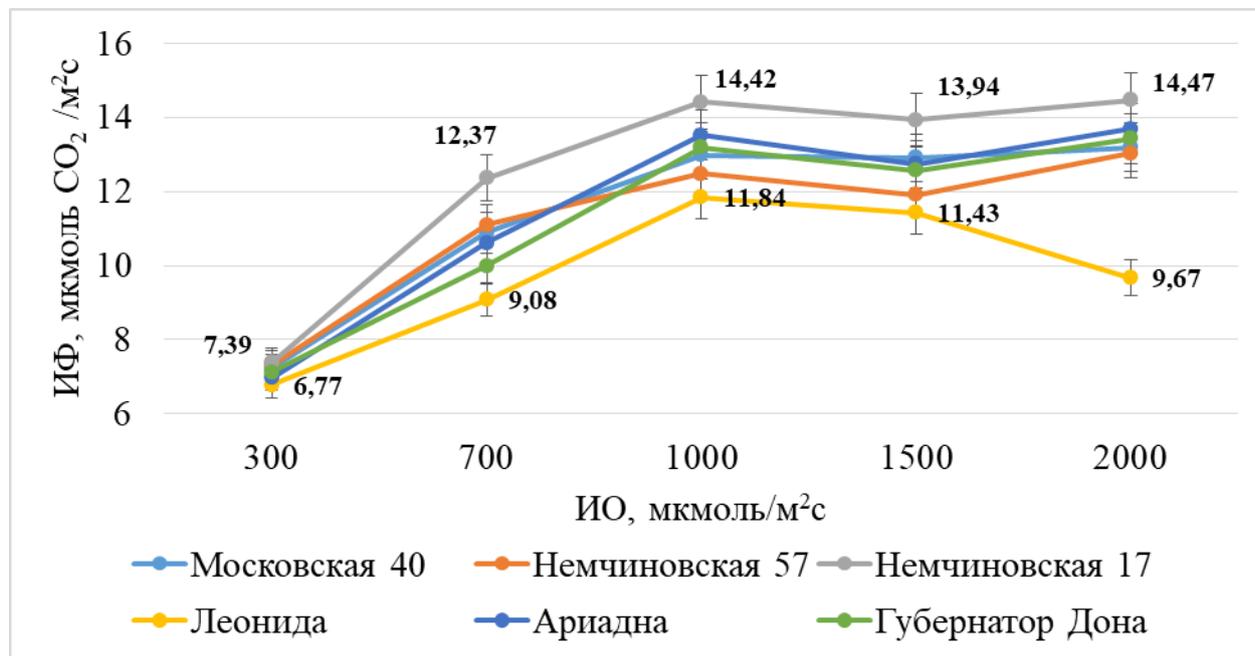


Рисунок 80 – Интенсивность фотосинтеза листьев (ИФ) у сортов озимой пшеницы в зависимости от интенсивности освещения, 2017–2019 гг.

Значительные колебания активности фотосинтеза по годам вегетации у сортов озимой пшеницы могли быть обусловлены и разной их реакцией на изменение инсоляции. Специальные опыты по изучению влияния светового режима на интенсивность фотосинтеза позволили установить, что при уменьшении интенсивности света с 1000 до 300 мкмоль/м²с интенсивность фотосинтеза в среднем по изученным сортам уменьшалась в 2 раза, а при увеличении до 2000 мкмоль/м²с – возрастала на 13%. При этом сорта по-разному реагируют как на уменьшение, так и на увеличение интенсивности освещения (Рисунок 80, Приложение Г 3).

Так, например, у сорта Леонида при увеличении освещения с 1000 до 2000 мкмоль/м²с интенсивность фотосинтеза листьев снижалась практически до уровня освещенности в 700 мкмоль/м²с. Наиболее отзывчивым на увеличение освещения был сорт Немчиновская 17, а также Ариадна и Губернатор Дона, которые можно рассматривать как перспективный исходный материал для селекции культуры (Рисунок 80, Приложение Г 3).

По отношению к свету виды культурных растений делятся на светолюбивые, которые активно растут и фотосинтезируют при высокой интенсивности освещения, и теневыносливые – способные полноценно развиваться в условиях низкого освещения (Зеленский М.И., Агаев М.Г., 2007). Поэтому целенаправленная селекция в этом направлении позволит более эффективно использовать биологический потенциал культуры и биоклиматические ресурсы зоны ее производства.

4.2.2 Генотипическая специфика проявления транспирационной активности у растений культуры

Проведенная оценка сортов озимой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости по показателям фотосинтетической активности растений не позволила выявить высокую взаимосвязь интенсивности фотосинтеза с транспирацией листьев. К примеру, в 2019 г. коэффициент корреляции между двумя этими процессами составил всего +0,16 ($P \leq 0,05$) (Рисунок 81).

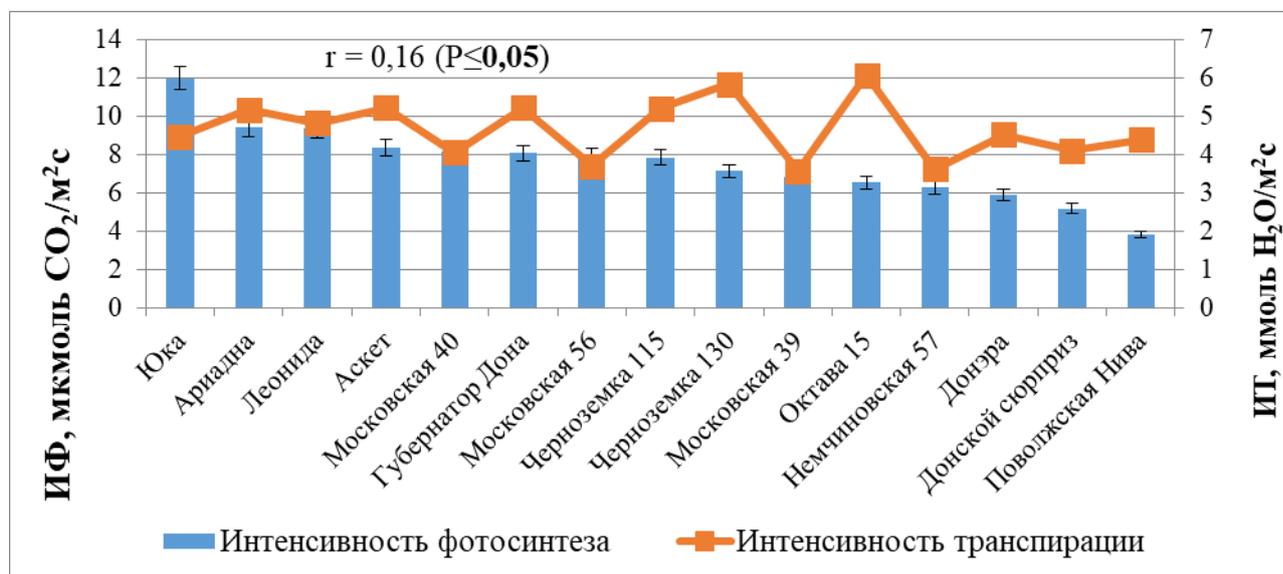


Рисунок 81 – Взаимосвязь интенсивности фотосинтеза (ИФ) и интенсивности транспирации (ИТ) листьев у сортов озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2019 г.

В годы исследования связь между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией у сортов озимой пшеницы по фазам роста изменялась от отрицательной до положительной. Но только в фазу молочно-восковой спелости

она была достоверно положительной: в отмеченную фазу значение коэффициента корреляции варьировало у сортов от 0,51 до 0,67 (Таблица 14).

Таблица 14 – Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и транспирации листа у озимой пшеницы в зависимости от фазы роста и года исследования (при $P \leq 0,05$)

Год	Кущение	Трубкование (выход в трубку)	Колошение	Цветение	Молочная спелость	Молочно- восковая спелость
2017	-0,23	0,37	0,27	0,73	0,87	0,51
2018	0,76	0,09	0,49	0,23	-0,18	0,67
2019	0,67	0,74	0,52	-0,38	0,16	0,67

Такой характер взаимосвязи, очевидно, связан с тем, что транспирация листьев обеспечивает не только активное передвижение минеральных веществ и воды из почвы в надземные органы растения для фотосинтеза, но и защищает их от перегрева и обезвоживания в сухую и жаркую погоду (Fischer R.A. et al., 1998; Davies, W.J. et al., 2002).

Тем не менее для производства большой интерес представляют прежде всего сорта с повышенной активностью фотосинтеза и умеренной транспирацией, так как в этом случае обеспечивается эффективное использование воды растениями (см. Рисунок 82).

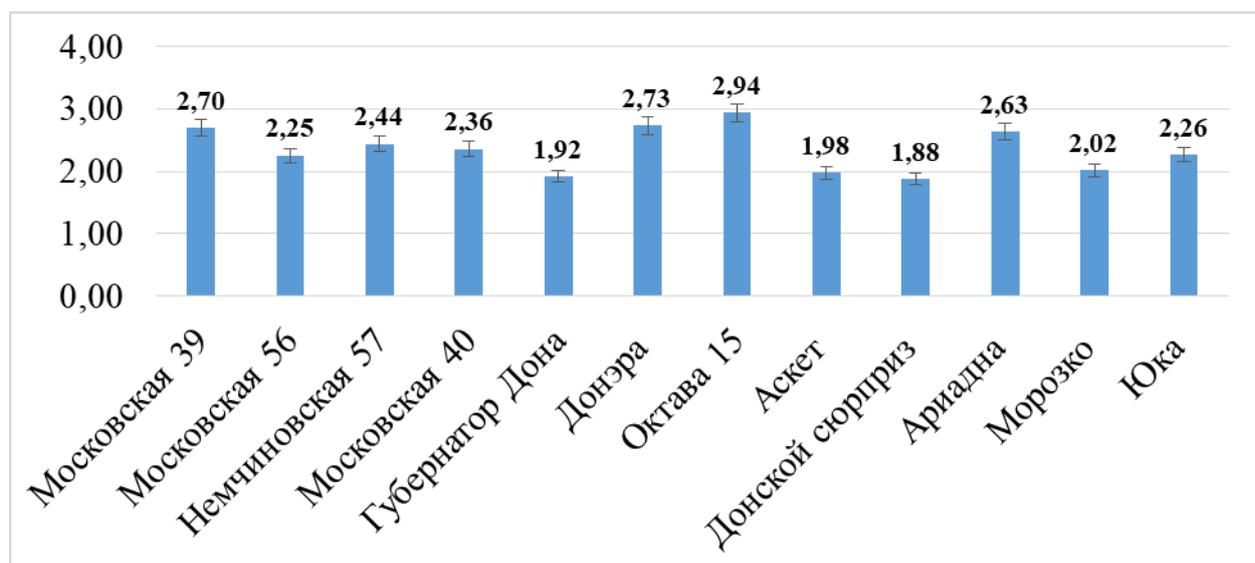


Рисунок 82 – Эффективность использования воды (мкмоль CO₂/мкмоль H₂O) на фотосинтез листьев у сортов озимой пшеницы в среднем за вегетацию, 2017–2019 гг.

Интервал генотипического варьирования показателя в среднем за вегетацию составлял у культуры в годы исследования 1,88...2,94 мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$. Среди изученных сортов озимой пшеницы максимальным значением ЭИВ характеризовались: Московская 39, Донэра и Октава 15 (см. Рисунок 82).

В отдельные годы различия по данному показателю между генотипами культуры проявляются еще сильнее: в относительно благоприятных погодных условиях по увлажнению 2019 г. эффективность использования воды листьями изменялась у изученных сортов озимой пшеницы от 0,87 до 2,67 мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$ (Рисунок 83).

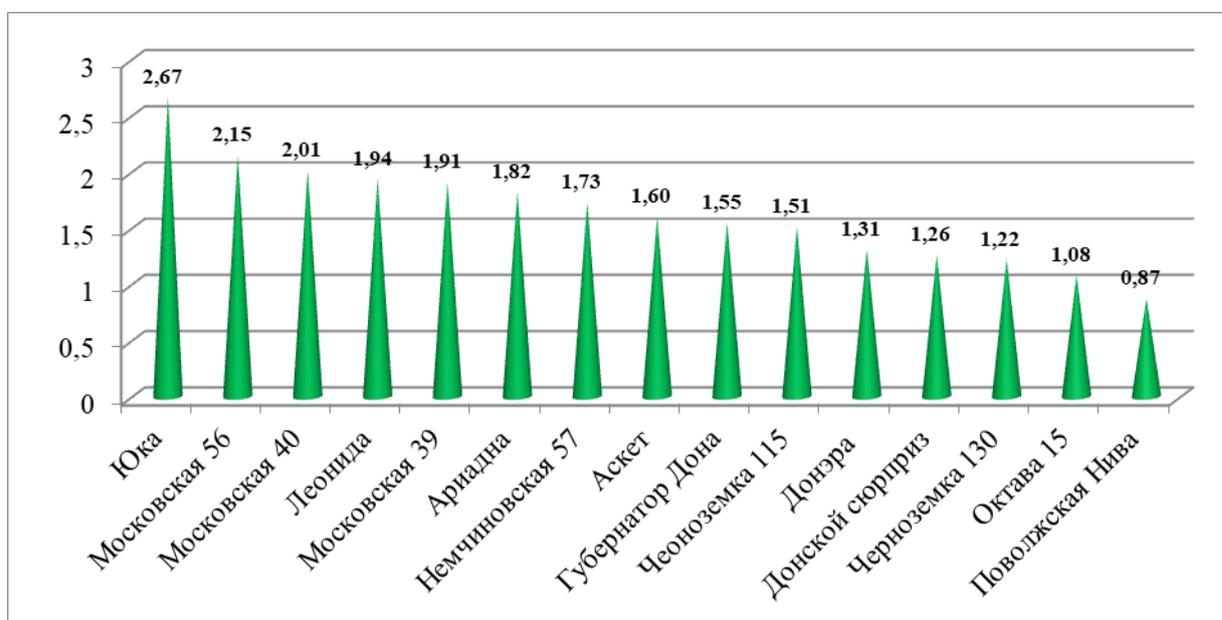


Рисунок 83 – Интервал варьирования эффективности использования воды (мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$) листьев у сортов озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2019 г. ($\text{НСР}_{05}=0,36$)

При этом с урожайностью сорта данный показатель коррелировал в средней степени ($r = 0,37$). Более высокая взаимосвязь ($r = 0,46$) отмечалась в фазе молочной спелости, когда между изучаемыми генотипами культуры проявлялись наиболее выразительные различия по ЭИВ: от 1,33 до 3,16 мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$ (Рисунок 84).

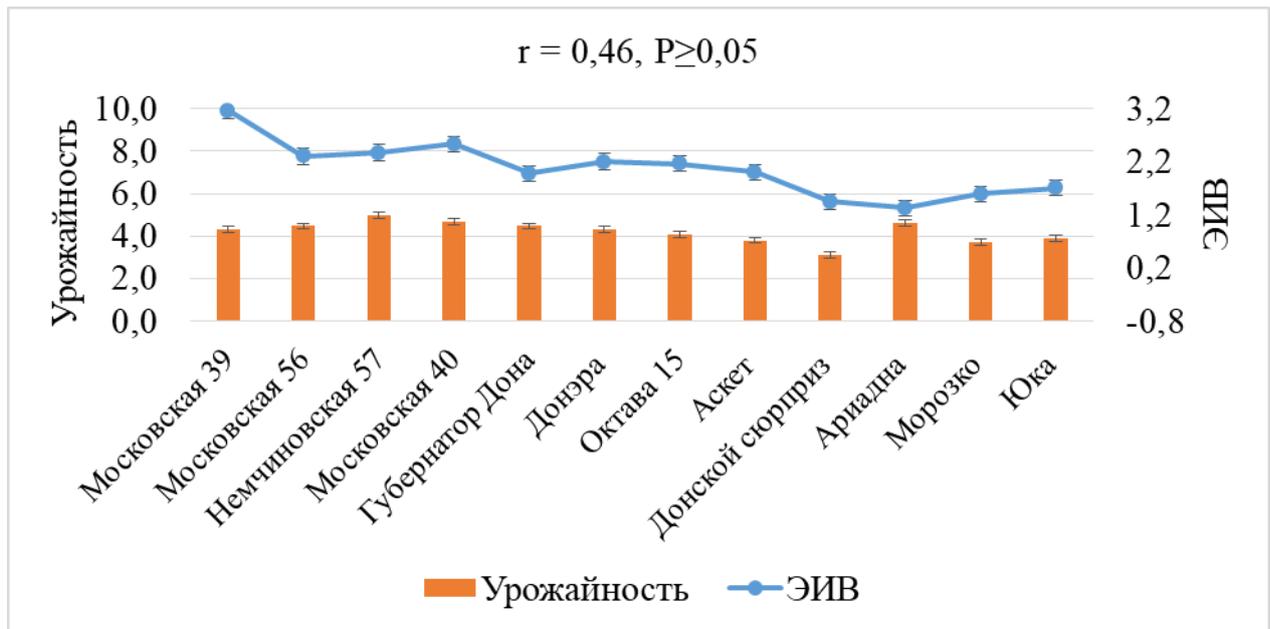


Рисунок 84 – Взаимосвязь урожайности (т/га) и эффективности использования воды (ЭИВ, мкмоль CO_2 / ммоль H_2O) листьев у сортов озимой пшеницы в фазе молочной спелости, 2017–2019 гг.

На наш взгляд, это лишний раз подтверждает необходимость проведения оценки селекционного материала озимой пшеницы по эффективности использования воды листьями растений. В данном случае большой интерес для селекции будут представлять прежде всего генотипы с повышенной активностью фотосинтеза и умеренной транспирацией, так как будет достигаться рациональное использование воды растениями.

4.2.3 Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры

Исследование свидетельствует, что устьичная проводимость листьев растений у озимой пшеницы имеет высокую наследственную обусловленность. В среднем за годы ее значение у сортов озимой пшеницы варьировало в диапазоне от 0,25 до 0,62 моль / $\text{м}^2\text{с}$, оказывая положительное влияние на активность транспирации и фотосинтеза (Рисунок 85).

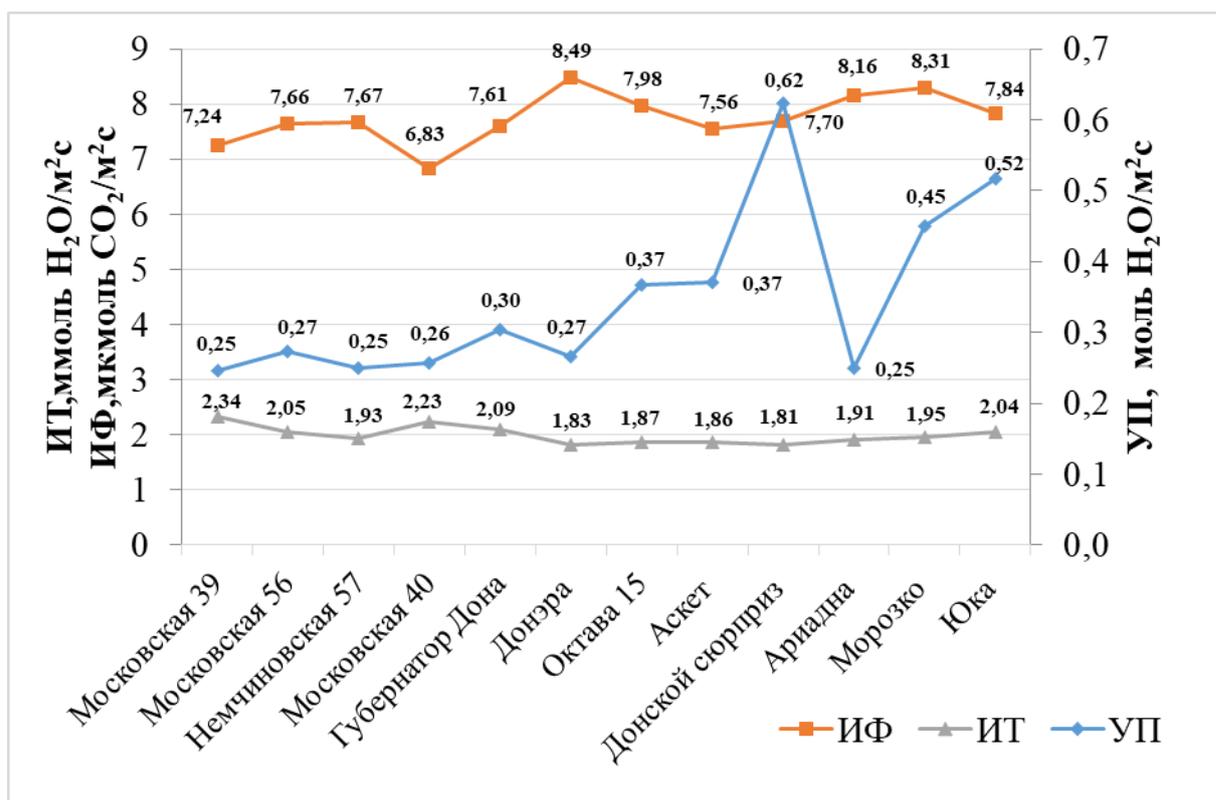


Рисунок 85 – Взаимосвязь устьичной проводимости (УП_{H₂O}), интенсивности транспирации (ИТ) и фотосинтеза (ИФ) листьев у озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2017–2019 гг.

Коэффициент корреляции между устьичной проводимостью и интенсивностью транспирации в фазе молочно-восковой спелости варьировал у опытных сортов озимой пшеницы по годам вегетации от 0,45 до 0,99. В 2017 г. его значение у сортов культуры составляло 0,97, в 2018 г. он был равен 0,45, а в 2019 г. +0,99 ($P \leq 0,05$). Связь устьичной проводимости с активностью фотосинтеза листьев в фазу молочно-восковой спелости была у опытных сортов озимой пшеницы выражена слабее: коэффициент корреляции в 2017 г. составлял всего лишь 0,23; в 2018 г. он был равен 0,29, а в 2019 г. 0,23 (Таблица 15).

По-видимому, это обусловлено тем, что интенсивность фотосинтеза зависит не только от устьичной проводимости листьев, но и от активности транспирации, которая должна не только обеспечивать фотосинтез необходимыми элементами питания, поступающими из почвы, но и защищать растения от перегрева и обезвоживания.

Таблица 15 – Значение коэффициента корреляции между устьичной проводимостью, интенсивностью фотосинтеза и транспирацией у озимой пшеницы в среднем по годам исследования ($P \leq 0,05$)

Год	Интенсивность	
	фотосинтеза	транспирации
2017	0,23	0,97
2018	0,29	0,45
2019	0,23	0,99

У сортов озимой пшеницы коэффициент корреляции между устьичной проводимостью и интенсивностью транспирации хотя и был высоким, но по годам вегетации изменялся сильнее, чем с интенсивностью фотосинтеза. В засушливых условиях 2018 г. его значение было в 2 с лишним раза меньше (см. Таблица 15), чем в более благоприятных по увлажнению 2017 и 2019 гг. (Рисунок 86, Приложение Г 5).

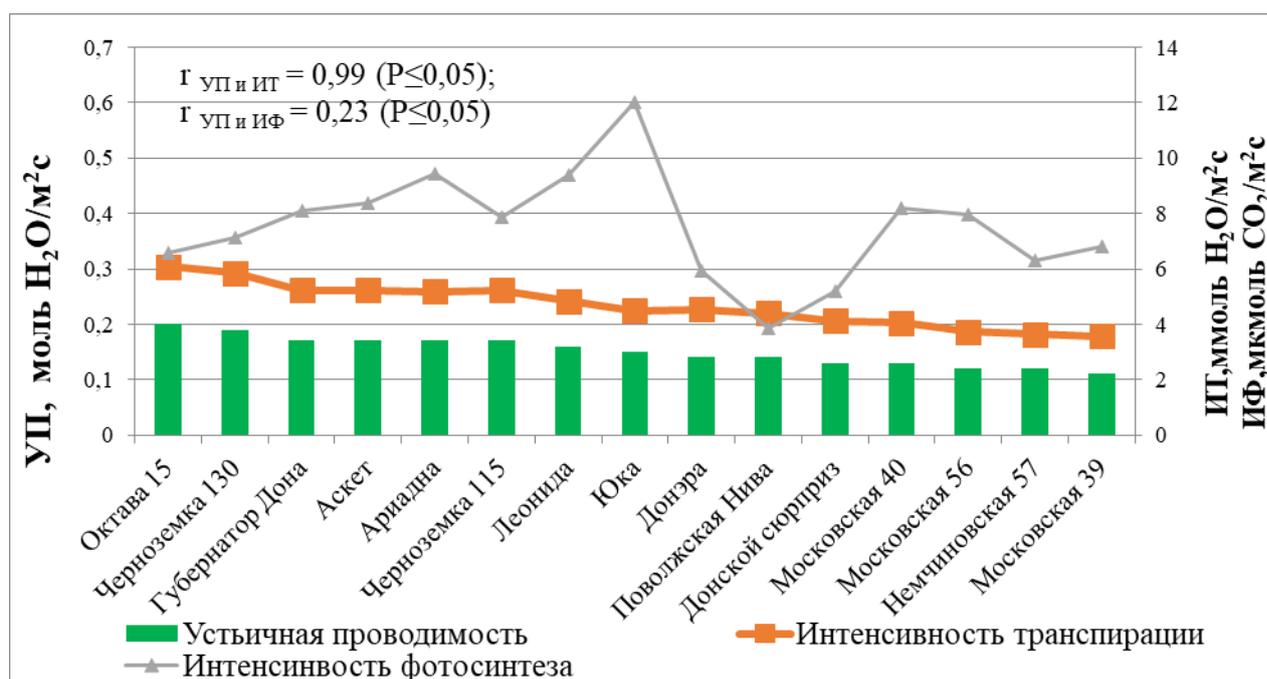


Рисунок 86 – Взаимосвязь устьичной проводимости молекул воды (УП_{H₂O}), интенсивности транспирации (ИТ) и фотосинтеза листьев (ИФ) листьев у озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2019 г.

Набольшей устьичной проводимостью, как и транспирационной и фотосинтетической активностью, характеризуются у сортов озимой пшеницы листья верхних ярусов растений (Таблица 16).

Таблица 16 – Устьичная проводимость (УП), интенсивности транспирации (ИТ) и интенсивности фотосинтеза листьев (ИФ) в зависимости от яруса листьев у сортов озимой пшеницы, 2017–2020 гг.

Сорт	Ярус растения			Среднее
	нижний	средний (предфлаговый)	верхний (флаговый)	
УП, мкмоль Н ₂ О/м ² с				
Московская 40	0,22	0,36	0,43	0,34
Немчиновская 17	0,49	0,46	0,90	0,62
Немчиновская 57	0,37	0,31	0,35	0,34
Ариадна	0,45	0,59	1,25	0,76
Леонида	0,04	0,07	0,10	0,07
Губернатор Дона	0,26	0,42	0,92	0,53
Среднее	0,31	0,37	0,66	0,44
ИФ, мкмоль СО ₂ /м ² с				
Московская 40	4,74	9,47	13,83	9,34
Немчиновская 17	5,09	9,12	14,61	9,61
Немчиновская 57	3,39	7,23	13,55	8,06
Ариадна	5,41	10,67	13,94	10,01
Леонида	2,76	7,20	11,86	7,27
Губернатор Дона	3,72	6,84	14,13	8,23
Среднее	4,18	8,42	13,65	8,75
ИТ, ммоль Н ₂ О/м ² с				
Московская 40	2,69	3,91	4,28	3,63
Немчиновская 17	3,79	5,56	5,53	4,96
Немчиновская 57	3,69	3,83	4,34	3,95
Ариадна	4,95	4,78	6,48	5,41
Леонида	1,92	3,34	2,48	2,58
Губернатор Дона	3,40	4,30	6,97	4,89
Среднее	3,41	4,29	5,02	4,24

Как уже отмечалось, верхние листья растений физиологически более молодые и активные, они лучше освещены и испытывают большую плодовую нагрузку, в результате чего интенсивнее ассимилируют СО₂ и испаряют Н₂О (Заленский В.Р., 1904; Савельева Е.М., Тараканов И.Г., 2014).

Подтверждением тому в известной степени могут служить приведенные в таблице 17 экспериментальные данные о зависимости у сортов озимой пшеницы устьичной проводимости, интенсивности транспирации и фотосинтеза верхних листьев (флаговых) от светового режима.

Таблица 17 – Устьичная проводимость (УП), интенсивность транспирации (ИТ) и фотосинтеза (ИФ) листьев в зависимости от интенсивности освещения листьев у озимой пшеницы, 2017–2020 гг.

Сорт	Интенсивность освещения, мкмоль/м ² с				
	300	700	1000	1500	2000
УП ммоль Н ₂ О/м ² с					
Московская 40	0,360	0,413	0,433	0,395	0,338
Немчиновская 57	0,488	0,530	0,463	0,440	0,498
Немчиновская 17	0,781	0,974	0,892	0,720	0,771
Ариадна	0,177	0,384	0,346	0,281	0,252
Леонида	0,315	0,468	0,401	0,359	0,278
Губернатор Дона	0,705	1,170	1,120	0,792	0,799
Среднее	0,471	0,657	0,609	0,498	0,489
ИФ. мкмоль СО ₂ /м ² с					
Московская 40	7,23	10,89	12,98	12,92	13,20
Немчиновская 57	7,32	11,10	12,48	11,92	13,03
Немчиновская 17	7,39	12,37	14,42	13,94	14,47
Ариадна	6,97	10,61	13,53	12,75	13,69
Леонида	6,77	9,08	11,84	11,43	9,67
Губернатор Дона	7,13	10,00	13,19	12,57	13,43
Среднее	7,13	10,67	13,07	12,59	12,91
ИТ. ммоль Н ₂ О/м ² с					
Московская 40	3,62	5,17	4,41	4,13	4,05
Немчиновская 57	4,50	6,00	4,60	4,66	4,96
Немчиновская 17	5,19	6,80	5,67	5,45	5,93
Ариадна	5,13	7,13	7,10	8,09	8,59
Леонида	3,79	6,24	4,73	4,46	3,84
Губернатор Дона	5,83	8,30	7,58	6,59	6,82
Среднее	4,68	6,60	5,68	5,56	5,70

Таким образом, оценка образцов озимой пшеницы показывает, что генофонд культуры характеризуется широким разнообразием изменчивости интенсивности фотосинтеза листьев в зависимости от эколого-географического происхождения: по ЭТЦ генотипы озимой пшеницы различались в среднем в 2 раза, по КВФХ – в 2-3 раза, по ИФ – в 2-4 раза, по ИТ – в 3-12 раз, по УП – в 3-10 раз, по ЭИВ – в 2-10 раз. Несомненно, это открывает реальную возможность проводить целенаправленную селекцию культуры на повышение фотосинтетической активности листьев, учитывая влияние погодных условий вегетации растений.

4.2.4 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений

Результаты исследований показали, что условия вегетации могут оказывать существенное влияние на проявление у сортов озимой пшеницы активности фотосинтеза. Интервал генотипического варьирования ИФ в 2015 г. находился у культуры в пределах от 2,36 до 18,41 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, в 2016 г. он составлял 3,99 ... 10,30 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а в 2017 г. – 10,32 ... 25,63 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$.

В относительно благоприятных метеоусловиях 2017 г. наибольшее значение интенсивности фотосинтеза (в среднем 25,63 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) было зафиксировано у сортов преимущественно южного происхождения. Среди них лидерами являлись сорта Краснодарского НИИ сельского хозяйства (Трио, Бригада, Морозко, Черноземка 115), Поволжского НИИ сельского хозяйства (Лютесценс 3608, Поволжская 86) и НИИ сельского хозяйства Юго-Востока (Джангаль). Тогда как в более экстремальных погодных условиях 2015 и 2016 гг. большей интенсивностью фотосинтеза отличались «северные» сорта – Московского НИИСХ: Московская 40, Немчиновская 17 и Немчиновская 57 (18,41...18,16...16,57 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ соответственно) (Приложение Г 1, Г 2).

Большой стабильностью фотосинтеза характеризовались образцы селекции Белгородского НИИСХ, Белгородского ГАУ и Поволжского НИИСХ: интервал варьирования соответственно составлял 12,21-13,27; 10,32-11,45; 19,22-20,66 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. По-видимому, это связано с большей их адаптивностью к условиям произрастания по сравнению с другими образцами, из которых наибольшей вариацией интенсивности фотосинтеза характеризовались сорта: Ставропольского НИИСХ (от 14,80 до 18,40 мкмоль/м²с) и Московского НИИСХ – от 11,74 до 18,71 мкмоль/м²с (Приложение Г 2).

Оценка селекционного материала в конкурсном сортоиспытании Белгородского ГАУ также показала широкое генотипическое варьирование интенсивности фотосинтеза. Значение показателя у селекционных линий изменялось от 6,58 до 14,20 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а у районированных сортов – от 8,39 до 15,29 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ (Приложение Г 4).

Среди районированных сортов наибольшими значениями интенсивности фотосинтеза в среднем за годы исследования характеризовались: Морозка (17,34 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), Московская 39 (16,81 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), Юка (16,22 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), и Ариадна (13,92 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), которые могут быть использованы в селекции культуры на повышение активности и эффективности фотосинтез (Таблица 18).

Таблица 18 – Интенсивности фотосинтеза (ИФ, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) у озимой пшеницы в фазе молочной спелости

Сорт	Год			Среднее
	2017	2018	2019	
Московская 39	18,71	19,48	12,24	16,81
Московская 56	13,04	15,41	7,91	12,12
Немчиновская 57	12,86	15,50	10,03	12,80
Московская 40	11,74	17,36	9,05	12,72
Губернатор Дона	12,22	15,25	13,43	13,63
Донэра	12,14	14,75	12,25	13,05
Октава 15	10,42	14,43	15,22	13,36
Аскет	12,74	16,40	10,72	13,29
Донской сюрприз	10,97	14,11	7,90	10,99
Ариадна	13,27	12,38	16,10	13,92
Морозко	19,37	17,55	15,09	17,34
Юка	17,60	16,45	14,62	16,22
Среднее	13,76	15,76	12,05	-
НСР ₀₅	0,96	1,26	1,08	-

Важно отметить, что связь между интенсивностью фотосинтеза и урожайностью сорта, как правило, не существенна. В годы исследования ее величина была более заметной в экстремальных погодных условиях вегетации –0,30 (2016 г.) и слабо проявлялась в благоприятных –0,01 (2017 г.).

Не удалось установить положительную связь между фотоактивностью листьев и урожайностью сорта и другим ученым в более ранних исследованиях с пшеницей, показавшим, что удвоение урожайности зерновых культур в период зеленой революции не сопровождалось повышением скорости протекания фотосинтеза на единицу площади поверхности листа, а достигнуто в основном за счет увеличения фотосинтетического потенциала (Моргун В.В., Прядкина Г.А., 2014; Ort D.R. et al., 2015).

В то же время Е.Н. Николаевой (1983) при изучении большого количества сортов озимой пшеницы установлена высокая положительная корреляция между массой зерна главного колоса и активностью реакций фотосинтеза флагового листа. Физиологическая оценка последних достижений селекции также показывает, что современные высокоурожайные сорта озимой пшеницы характеризуются высокой активностью реакций не только световой, но и темновой фазы фотосинтеза (Ростунов А.А., 2014; Sadras V.O., Lawson C., 2011).

Это дает основание считать, что селекция озимой пшеницы на повышение активности и эффективности фотосинтеза может быть успешной. Так как у многих современных сортов пшеницы фотосинтетический потенциал уже достиг своих предельных размеров, сейчас необходим активный поиск научно-методических подходов по увеличению активности и эффективности фотосинтетической системы растений у культуры. Это будет способствовать более полной реализации биологического потенциала продуктивности у культуры.

4.2.5 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений

Показано, что у сортов озимой пшеницы, как и других сельскохозяйственных культур (Чекалин Е.И., Амелин А.В., 2020), наибольшей активностью фотосинтеза обладают листья, прежде всего расположенные в верхних ярусах растений. В годы исследования интенсивность фотосинтеза флагового листа была в 1,4 раза выше предфлагового и в 2 раза выше нижерасположенных, что подтверждает их ведущую роль в снабжении колоса ассимилятами (Reynolds M., et al., 2012). Из изученных сортов наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза флагового листа выделялись Губернатор Дона и Немчиновская 17 (Рисунок 87).

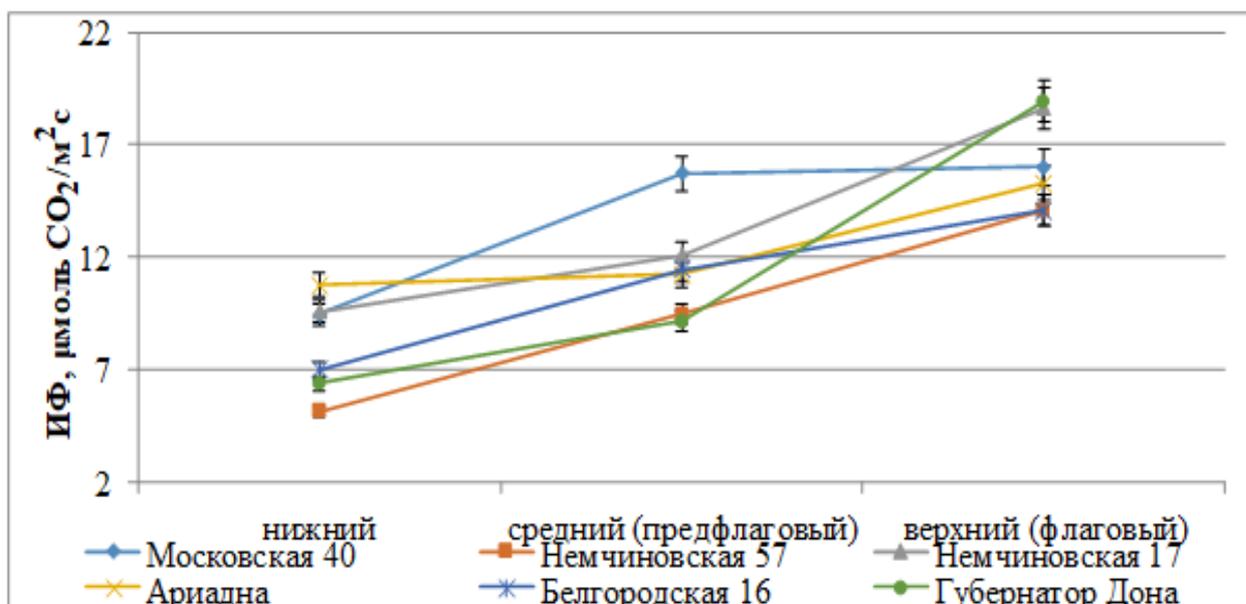


Рисунок 87 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в зависимости от ярусного расположения на растении у сортов озимой пшеницы, 2017–2020 гг.

В онтогенезе интенсивность фотосинтеза листьев начинает активно расти у сортов культуры с фазы кущения, достигая максимальной величины в период «цветение – образование и налив зерновок», очевидно, по причине того, что в это время резко возрастает спрос на фотоассимиляты. Но затем по мере старения листьев ее значение начинает по нарастающей снижаться вплоть до фазы молочно-восковой спелости зерновок. В фазе цветения величина этого показателя у опытных сортообразцов была в среднем на 18% больше по сравнению с фазами «кущение», «выход в трубку» и «молочно-восковая спелость».

При этом и здесь проявляется выраженная генотипическая специфика. У сортов с высокой фотоактивностью листьев в среднем за вегетацию максимальное значение интенсивности фотосинтеза отмечалось в период массового налива зерновок, тогда как у сортов со средней фотоактивностью – во время цветения, а низкой – в фазу колошения (Рисунок 88).

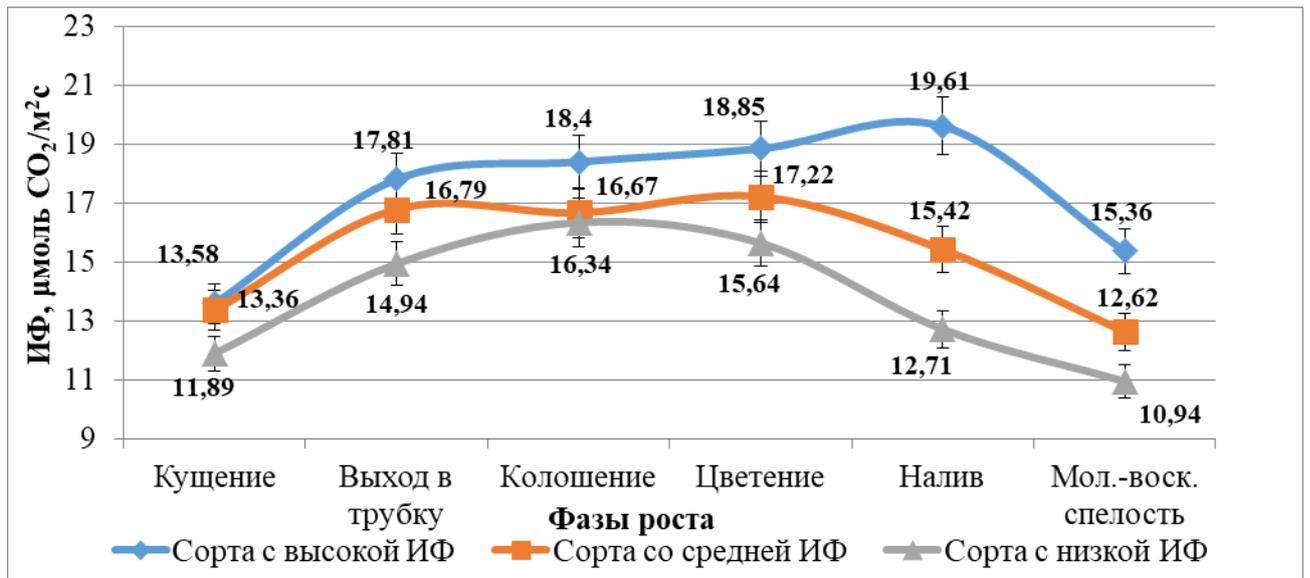


Рисунок 88 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе разных по фотоактивности опытных групп сортов озимой пшеницы, 2017–2019 гг.

В годы исследования наибольшей фотосинтетической активностью в фазу молочной спелости характеризовались сорта Московская 39, Морозко, Юка и Ариадна (Таблица 19).

Таблица 19 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, мкмоль CO₂/м²с) листьев в онтогенезе сортов озимой пшеницы, 2017–2019 гг.

Сорт	Фаза роста и развития					
	кущение	трубкование (выход в трубку)	колошение	цветение	молочная спелость	молочно-восковая спелость
Московская 39	18.48	18.75	14.90	15.16	16.81	10.67
Московская 56	19.88	14.82	17.05	14.68	13.15	9.62
Немчиновская 57	17.51	10.46	17.82	17.44	12.06	8.75
Московская 40	15.97	15.17	16.72	15.17	12.42	9.63
Губернатор Дона	18.40	15.83	17.70	14.44	13.27	9.86
Донэра	15.24	18.03	16.73	16.66	13.33	8.63
Октава 15	13.68	16.72	15.90	16.76	12.47	10.02
Аскет	13.28	16.23	15.63	16.15	12.90	7.76
Донской сюрприз	10.25	17.76	15.85	16.74	11.77	8.54
Ариадна	13.59	16.68	17.84	14.37	15.64	8.96
Морозко	13.53	18.44	13.99	14.89	16.80	10.69
Юка	14.14	17.19	17.02	13.72	15.60	12.15
НСР ₀₅	0,97	1,13	1,08	1,21	1,32	0,95

Сорта Московская 39 и Юка характеризовались наибольшей активностью поглощения углекислого газа флаговыми листьями и в среднем за вегетацию, поэтому могут быть использованы в селекции как источники высокой интенсивности фотосинтеза (Рисунок 89).

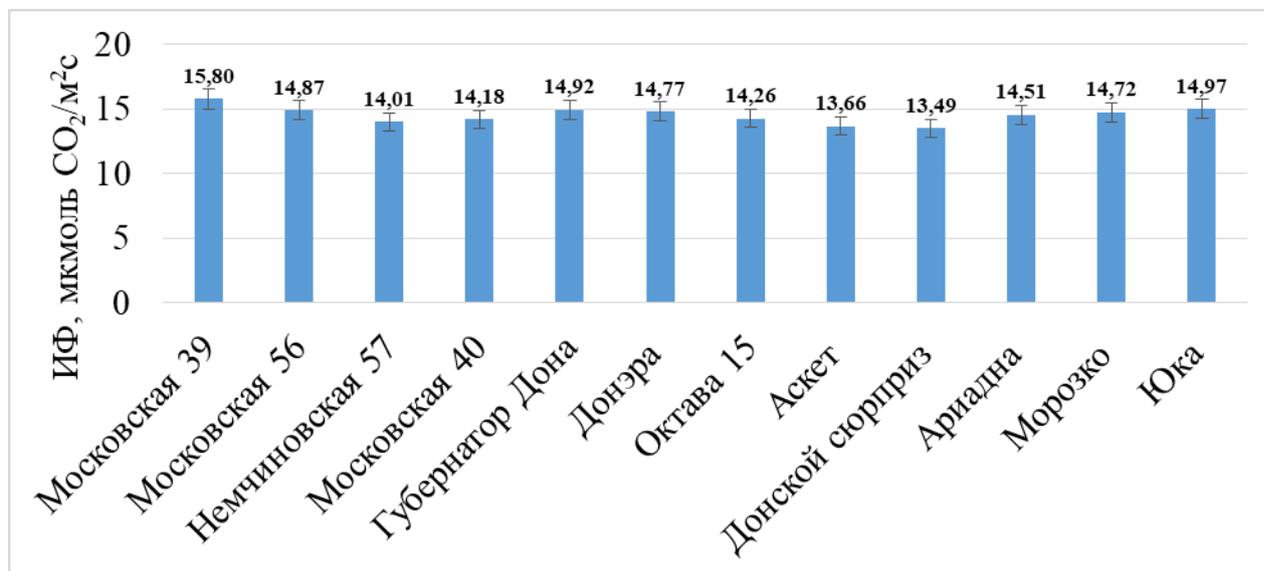


Рисунок 89 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев у озимой пшеницы в среднем за вегетацию, 2017–2019 гг.

Существенные различия по интенсивности фотосинтеза у сортов озимой пшеницы проявлялись и в течение дня. В годы исследования самой высокой дневной активностью фотосинтеза отличались Немчиновская 17 и Немчиновская 57 (в средней 12,93 и 12,46 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ соответственно), а самой низкой – Ариадна и Губернатор Дона (в среднем 10,97 и 11,69 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$). При этом фиксировались два пика фотоактивности – в 9:00 и 15:00 по московскому времени. Значение первого пика было в среднем на 6% больше второго. В первый пик лидировали сорта Немчиновская 17 и Немчиновская 57, а во второй – Немчиновская 17 и Губернатор Дона. К обеденному времени фотосинтетическая активность снижалась на 23%, достигая минимума в 11:00. В послеобеденное время (с 13:00 до 15:00) интенсивность фотосинтеза листьев снова увеличивалась – в 15:00 превышение составляло 23%, по сравнению с учетом в 11:00 часов, а затем выражено убывало, достигая к 17:00 уровня

значений, сопоставимых с учетами в 7:00 и 11:00 часов по московскому времени (Рисунок 90)

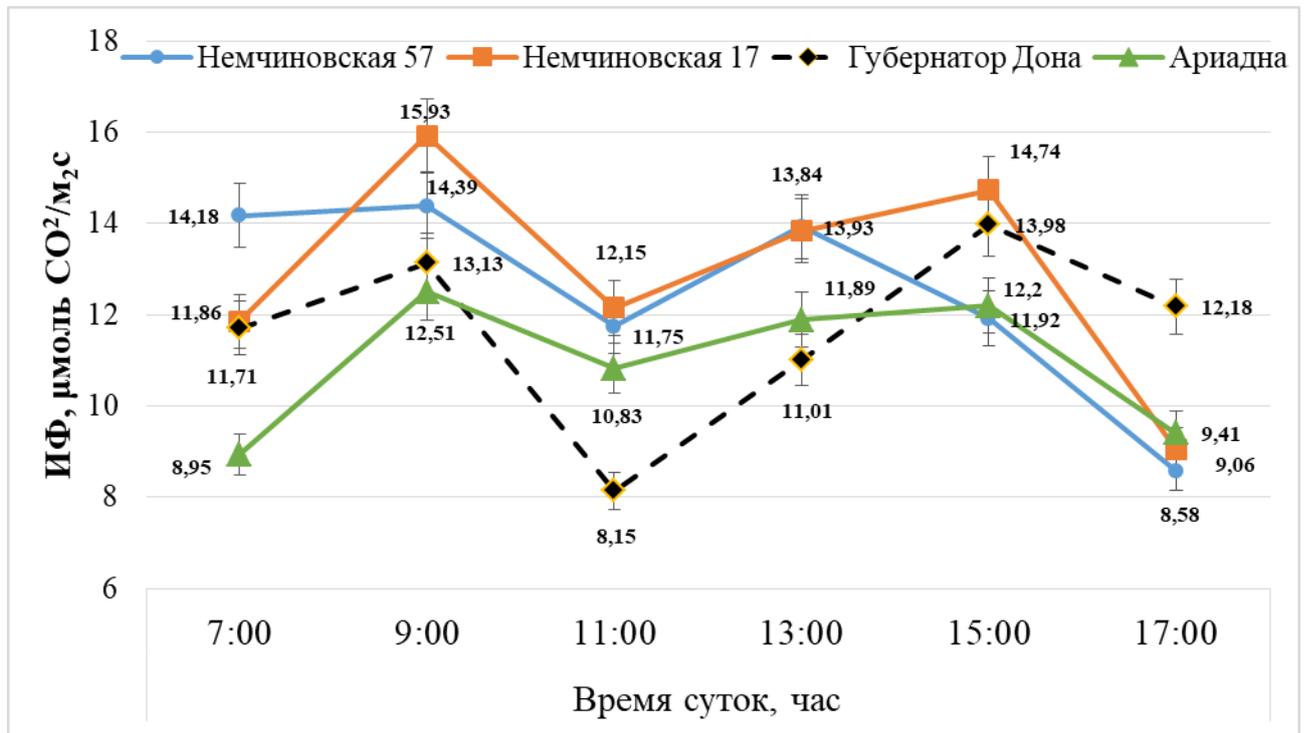


Рисунок 90 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза флагового листа у сортов озимой пшеницы в фазе колошения, 2017–2020 гг.

Исходя из этого, оценку селекционного материала предлагается проводить у генотипов озимой пшеницы по флаговому листу в период массового налива зерновок с 8:00 до 11:00 часов.

По величине квантового выхода первичного разделения зарядов в фотосистеме II (КВФХ) генотипические различия проявлялись в менее широком диапазоне – от 0,105 до 0,192. Из них наиболее высокой эффективностью поглощения квантов света молекулами хлорофилла характеризовались сорта Аскет, Ариадна и Московская 56, а меньшей – Октава 15, Черноземка 115 и Московская 40. При этом выявлена значимая корреляционная зависимость между эффективностью поглощения квантов света молекулами хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза ($r=0,32$, $P \leq 0,05$) (Рисунок 91).

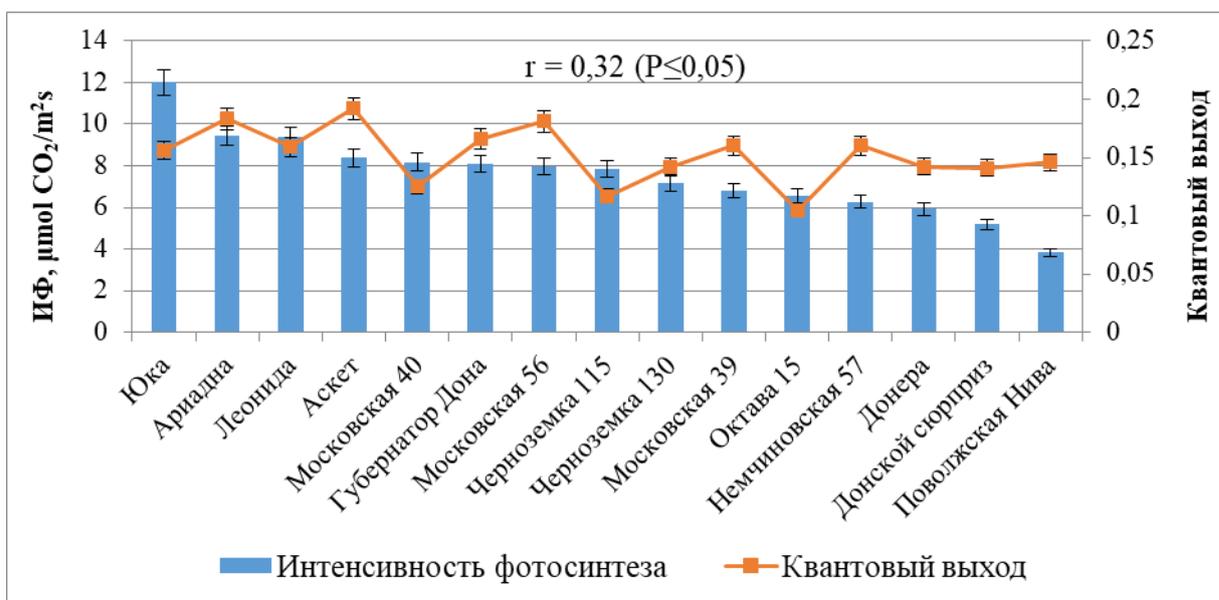


Рисунок 91 – Взаимосвязь интенсивности фотосинтеза (ИФ) и квантового выхода у листьев (КВФХ, отн. ед.) разных сортов озимой пшеницы в фазе молочно-восковой спелости, 2019 г.

Итак, результаты исследования показывают, что показатели активности фотосинтеза листьев у озимой пшеницы, так же как и у яровой, имеют высокую генотипическую обусловленность и широкий интервал варьирования, что позволяет эффективно осуществлять по ним целенаправленную селекционную работу. Оценка генофонда и отбор перспективных форм по интенсивности фотосинтеза следует проводить на флаговом листе в период налива зерновок – молочная спелость в утренние часы с 8:00 до 11:00. Как и у других сельскохозяйственных культур, активность темновых реакций фотосинтеза листьев существенным образом зависит от генотипических особенностей, фазы роста, места расположения листьев на растении и их устьичной проводимости, что необходимо учитывать при оценке и отборе перспективных генотипов культуры по показателям фотосинтетической деятельности.

Для создания сортов с высокой фотосинтетической активностью листьев в качестве исходного материала рекомендуется использовать генотипы: Лютесценс 3608, Черноземка 115, Джангаль, Бригада, Морозко, Трио. Для создания сортов с высокой эффективностью фотосинтетического аппарата, в качестве исходного материала рекомендуется использовать генотипы,

характеризующиеся высокой активностью фотосинтеза и низкой транспирацией: Московская 39, Финезия, Глафира, Антонина, Бригада. Для создания высокоурожайных сортов в качестве исходного материала рекомендуется использовать генотипы с высокими полезно-хозяйственными признаками: Московская 39, Московская 40, Немчиновская 17, Немчиновская 57, Аксинья, Губернатор Дона, Казачья, Ариадна, Антонина, Бригада. С учетом вышеотмеченного в 2017 г. селекционерами Белгородского ГАУ имени В.Я. Горина совместно с нами была начата гибридизация по созданию сортов озимой пшеницы нового поколения с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза. Гибридизация была проведена по схеме:

1. Немчиновская 17 × Губернатор Дона
2. Немчиновская 17 × Ариадна
3. Немчиновская 17 × Московская 40
4. Ариадна × Немчиновская 17
5. Немчиновская 17 × Казачья
6. Московская 40 × Губернатор Дона
7. Московская 40 × Ариадна
8. Московская 40 × Аксинья
9. Аксинья × Немчиновская 57
10. Аксинья × Немчиновская 17
11. Ариадна × Аксинья
12. Ариадна × Губернатор Дона

В настоящее время полученный материал находится в селекционной проработке.

5 ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА, ТРАНСПИРАЦИИ И УСТЬИЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ ЛИСТЬЕВ У ГОРОХА ПОСЕВНОГО

У зернобобовых культур наиболее объемно ведутся селекционные работы по созданию новых сортов у гороха посевного и сои (Синеговская В.Т., 2008; Дебелый Г.А. и др., 2008; Кондыков И.В., 2012; Зеленская Т.И. и др., 2016; Зайцев Н.И., 2016; Зеленов А.Н. и др., 2020). За рубежом в интересах селекции особенно активно изучаются генотипические аспекты фотосинтетической деятельности растений (Karmakar P.G. et al., 1996; Ainsworth E.A. et al., 2002; 2012; Singh S.K. et al., 2011; Cui X. et al., 2016; Liu N. et al., 2019). В России целенаправленная селекция по показателям активности фотосинтеза зернобобовых практически не осуществляется по разным объективным и субъективным причинам (Амелин А.В. и др., 2015).

Однако это весьма чревато зависимостью от импортных сортов для продовольственной безопасности страны. Наше исследование как раз и направлено на решение этой проблемы.

5.1 Видовые особенности фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений

5.1.1 Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев

Результаты исследования показывают, что у гороха посевного более высокая активность реакций фотосинтеза отмечается у листьев верхних ярусов растений (третьего сверху): квантовый выход флуоресценции хлорофилла и активность их электронно-транспортной цепи были выше по сравнению с листьями первого плодоносящего узла (средний ярус) в среднем на 11,4% и 12,1%, а у нижерасположенных – на 71,1% и 70,8% соответственно (Рисунок 92).

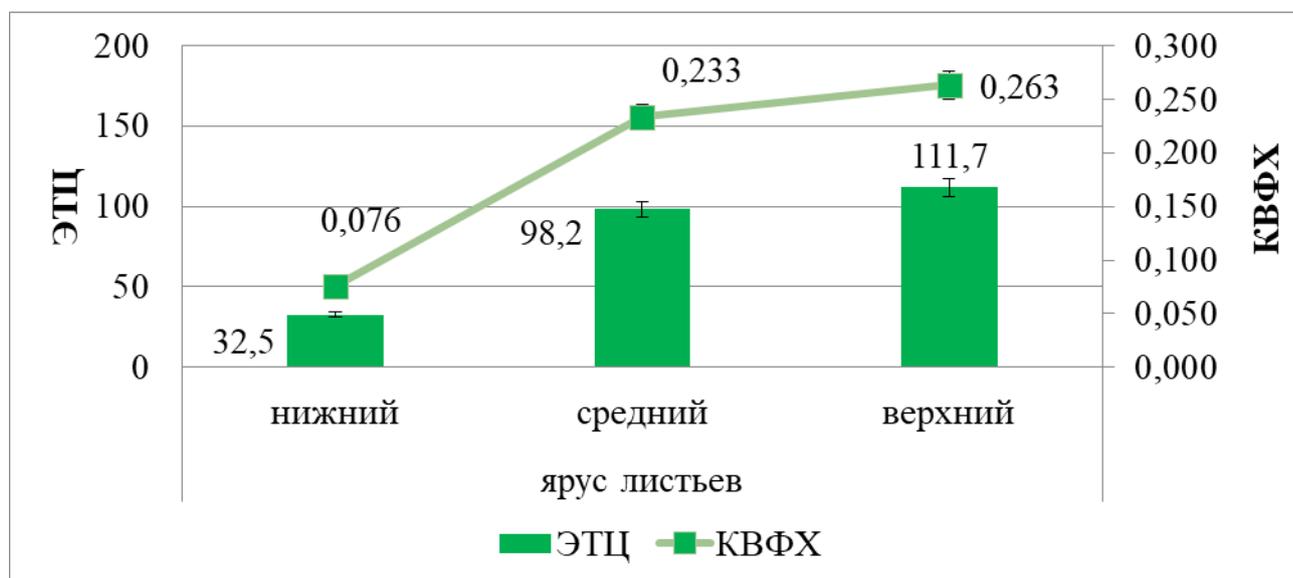


Рисунок 92 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и электронно-транспортная цепь (ЭТЦ, отн. ед.) у листьев разных ярусов растений гороха посевного в фазе плодообразования, 2018–2020 гг.

Во многом схожая закономерность проявлялась у растений культуры по активности реакций темновой фазы фотосинтеза листьев: интенсивность фотосинтеза верхних листьев была выше, чем у средних и нижерасположенных в среднем на 2,8% и 60,0% соответственно (Рисунок 93).



Рисунок 93 – Интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов растений гороха в фазе плоского боба, в среднем за 2011, 2018–2020 гг.

Наибольшая активность световых реакций фотосинтеза верхних листьев проявлялась в период развития «9-10 листьев – цветение», а затем (формирование и массовый налив бобов) она заметно снижалась (была ниже в среднем на 10,7%). При этом между квантовым выходом флуоресценции

хлорофилла и активностью электронно-транспортной цепи отмечалась выраженная сопряженность (Рисунок 94).



Рисунок 94 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев в онтогенезе растений гороха, 2018–2020 гг.

Обозначения: фазы: I – 9-10 наст. листьев, II – цветение, III – плоский боб, IV – зеленая спелость бобов

Схожим путем осуществлялась в онтогенезе растений гороха посевного и ассимиляция CO_2 листьями. Ее активность вначале возрастала до образования у растений плоского боба (в среднем на 19%), а затем резко снижалась: к фазе зеленой спелости бобов на 21,4%. В среднем за вегетацию интенсивность ассимиляции CO_2 листьев была на уровне $11,42 \text{ мкмоль } \text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. (Рисунок 95).

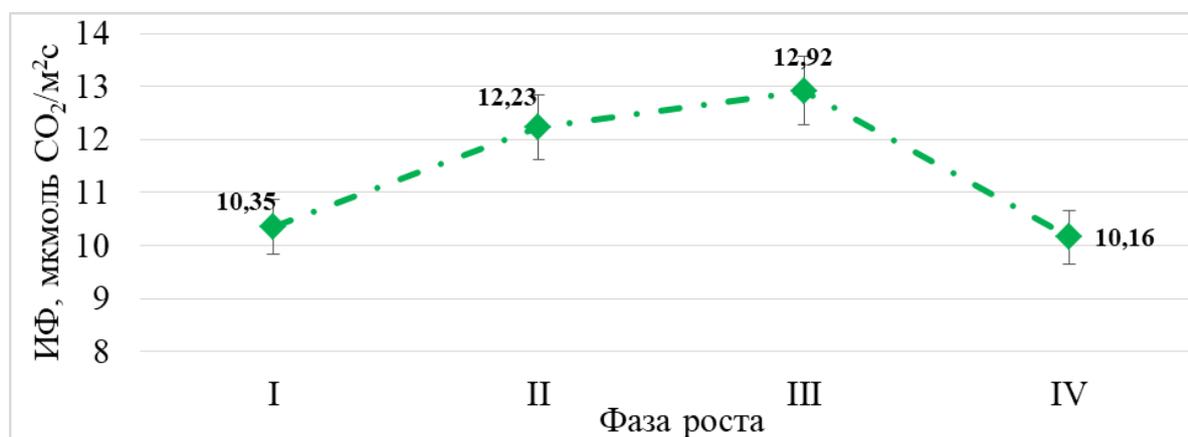


Рисунок 95 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе растений гороха, в среднем за 2011, 2018–2020 гг.

Обозначения: фазы: I – 9-10 наст. листьев, II – цветение, III – плоский боб, IV – зеленая спелость бобов

В течение дня активность световых реакций фотосинтеза изменялась по-разному и во многом сопоставимо с динамикой зерновых культур (см. гл. 3,4). Например, квантовый выход флуоресценции хлорофилла был высоким у растений лишь в утренние (8:00) и в предвечерние (18:00) часы, а в остальное время (с 10:00 до 16:00 часов) он был небольшим, с выраженным падением в обеденные часы (с 11:00 до 13:00). Активность электронно-транспортной цепи листьев у растений также была высокой преимущественно в утренние и в вечерние часы, а в обеденное время отмечалось выраженное ее снижение. Между величиной КФВХ и активностью ЭТЦ коэффициент корреляции у растений был равен 0,35 (Рисунок 96).

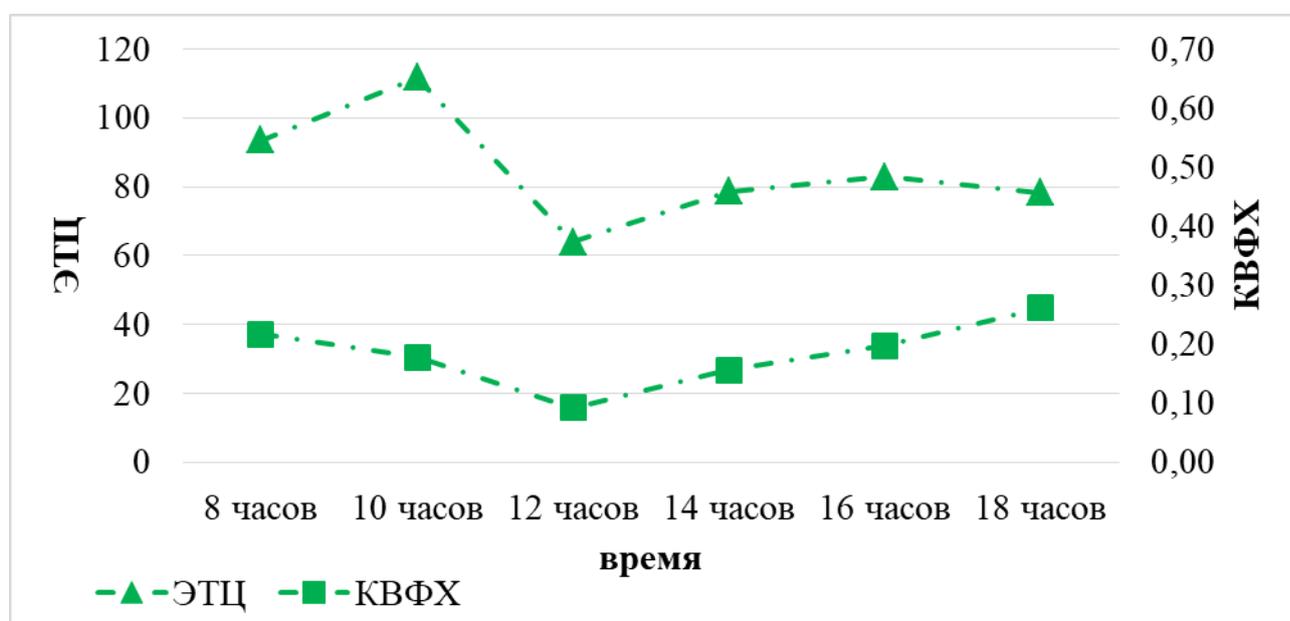


Рисунок 96 – Дневная динамика квантового выхода флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) у листьев растений гороха посевного в период плодообразования, 2018–2020 гг.

Во многом схожая дневная динамика отмечается у растений и по интенсивности фотосинтеза. Ассимиляция CO_2 листочками растений гороха наиболее активно осуществлялась в дообеденное время (с 8:00 до 11:00 часов), а затем она резко снижалась вплоть до наступления вечерних часов (Рисунок 97).

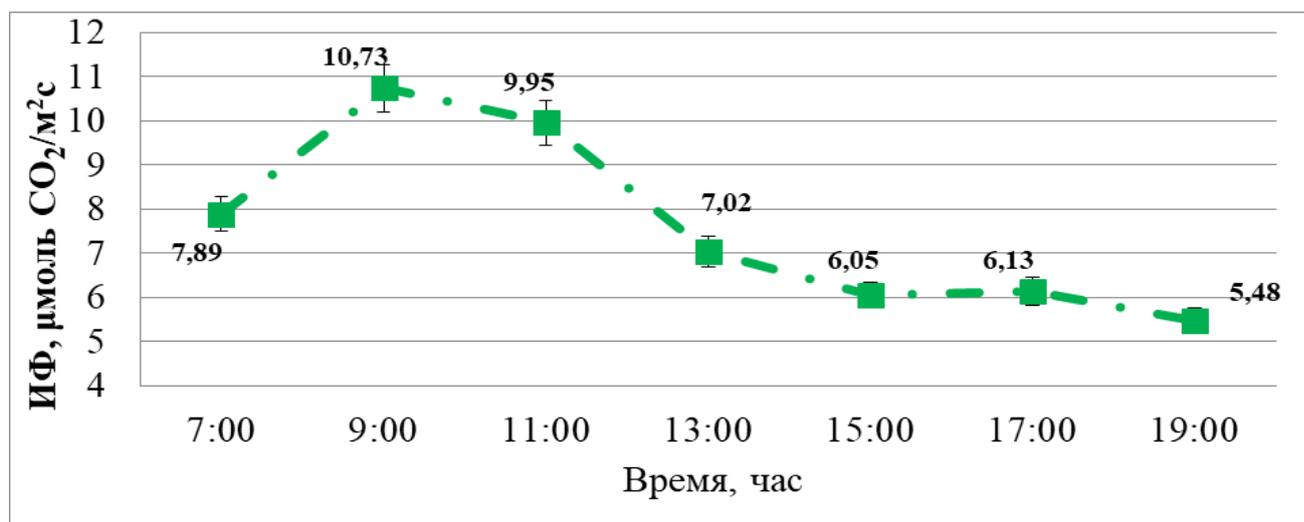


Рисунок 97 – Динамика дневного хода интенсивности фотосинтеза (ИФ) листочков у растений гороха посевного в период плодообразования, 2018–2020 гг.

При этом фотоактивность прилистников была выше листочков в условиях вегетации 2018 г. в среднем на 1% (Рисунок 98).

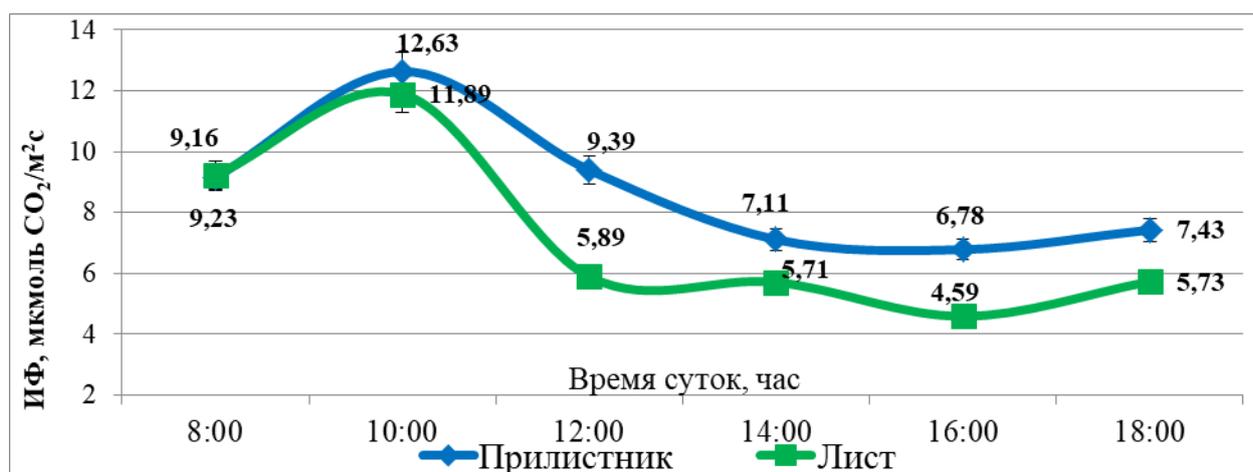


Рисунок 98 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) прилистника и листочка у растений гороха посевного в фазе плоского боба, 2018 г.

Активность фотосинтеза листьев гороха существенно зависела и от фазы роста растений. В проведенных полевых опытах интенсивность фотосинтеза листочков и прилистников резко возрастала при переходе растений к генеративному периоду развития, достигая максимума к концу цветения и массового образования плодов (Рисунок 99).

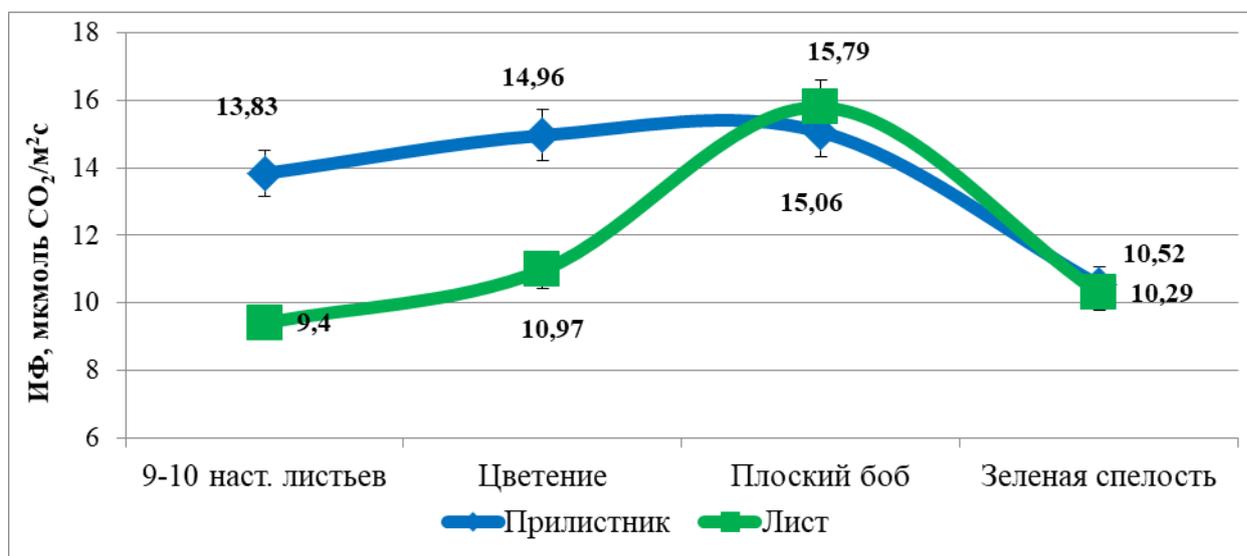


Рисунок 99 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) прилистника и листочка в онтогенезе растений гороха посевного, 2018 г.

Это в большой степени согласуется с ранее проведенными исследованиями, в которых было показано, что по мере роста и развития растений гороха фотохимическая активность хлоропластов возрастет, достигая наибольших значений в период массового формирования плодов и налива семян, когда потребность на ассимилянты резко возрастает (Амелин А.В., и др., 1997). Влияние донорно-акцепторных отношений на активность фотосинтетической системы культурных растений хорошо известно ученым (Мокронос А.Т., 1988, Чиков В.И., 2008), что нашло свое отражение в селекции многих сельскохозяйственных культур на высокую продуктивность (Кумаков В.А., 1982, Образцов А.С., 1987, Ort D.R., Melis A., 2011), в том числе и у гороха посевного (Амелин А.В., Лаханов А.П., 1992, Новикова Н.Е., 2002).

5.1.2 Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев

Исследование подтвердило, что у гороха посевного, как и у других культурных видов растений (Эргашев А. и др., 2011, Amelin A.V. и др., 2016), интенсивность транспирации существенно зависит от погодных условий вегетации. Ее значение у культуры изменялось по годам от 2,70 до 12,91 ммоль H₂O/м²с, в том числе у листочков от 3,14 до 12,67 ммоль H₂O/м²с, а у прилистников от 2,25 до 13,45 ммоль H₂O/м²с.

Самая низкая транспирационная активность (от 2,70 до 3,39 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{c}$) отмечена в условиях выраженного дефицита влаги и повышенной температуры воздуха (2010 и 2011 гг.), а высокая (от 9,76 до 12,91 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{c}$), когда погода была более благоприятной для мезофитной культуры гороха – 2017 и 2018 гг. (Рисунок 100).



Рисунок 100 – Интенсивность транспирации (ИТ) листочков и прилистников у растений гороха посевного

Интенсивность транспирации листочков растений была положительно сопряжена с активностью их фотосинтеза. Коэффициент корреляции между данными показателями был равен 0,85 (Рисунок 101).

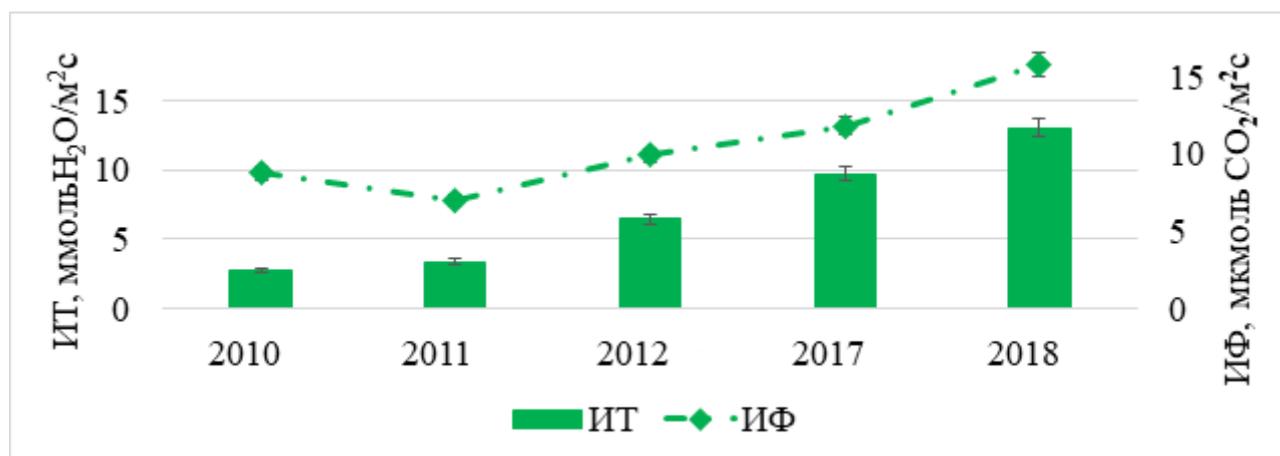


Рисунок 101 – Интенсивность транспирации (ИТ) и фотосинтеза (ИФ) листьев у растений гороха посевного в фазе плодообразования

Важное значение при этом имеет проявление высокой активности фотосинтеза листьев на фоне низкой интенсивности транспирации, так как в

данном случае обеспечивается эффективное использование воды растениями в условиях ее выраженного дефицита – 2010–2011 гг. (Рисунок 102).

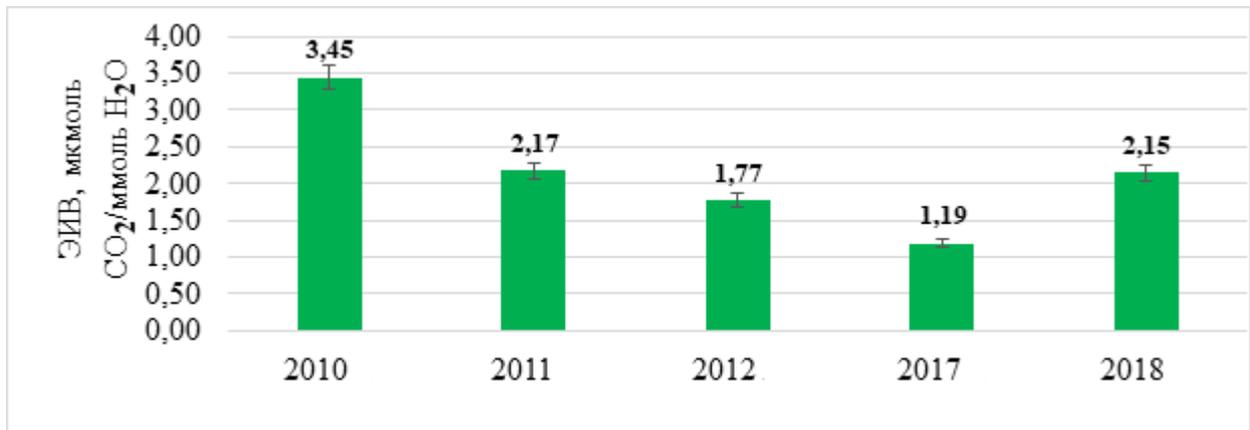


Рисунок 102 – Эффективность использования воды (ЭИВ) растениями гороха посевного в фазе плодообразования

Освещенность растений по сравнению с количеством осадков и температурой воздуха оказывала меньшее влияние на транспирацию фотосинтезирующих органов гороха посевного. При изменении интенсивности света с 300 до 1000 ммоль/м²с наблюдалось возрастание транспирации у листочков всего на 5%, а у прилистников – на 10%. (Рисунок 103).

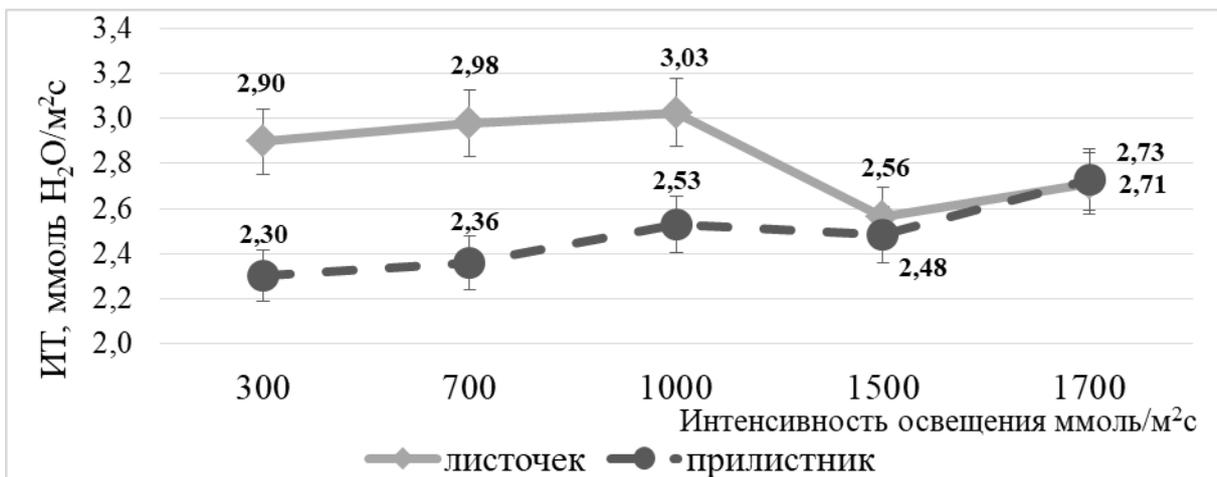


Рисунок 103 – Интенсивность транспирации (ИТ) листочков и прилистников у растений гороха посевного в зависимости от интенсивности света, в среднем за 2010–2012, 2018 гг.

А при дальнейшем повышении инсоляции (до 1500 ммоль/м²с) отмечался даже ее спад: интенсивность транспирации листочков уменьшалась на 15%, а

прилистников – на 2%. При этом листочки испаряли воду на 19,2% активнее, чем прилистники.

В онтогенезе растений интенсивность испарения воды листочками и прилистниками с началом вегетации увеличивалась и устойчиво сохранялась вплоть до образования бобов. В фазу 8 настоящих листьев ее значение составляла: у листочков 3,99 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$, прилистников 4,94 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$, а в фазу плоского боба – 9,07 и 10,42 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$ соответственно. К фазе зеленой спелости бобов интенсивность их транспирации уменьшалась в среднем в 2,1 раза (Рисунок 104).

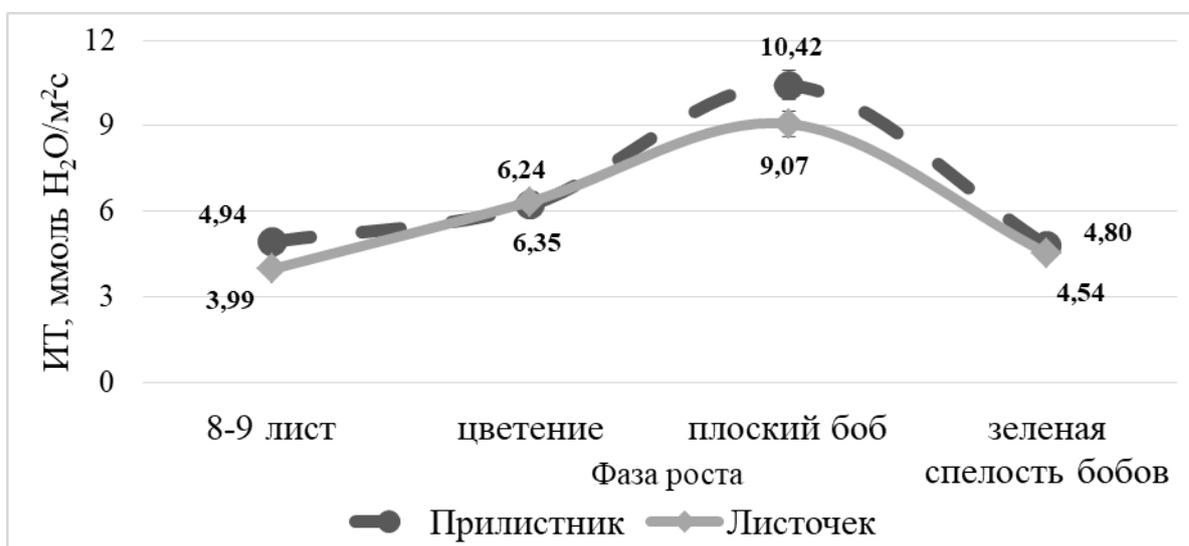


Рисунок 104 – Интенсивность транспирации (ИТ) листочков и прилистников у растений гороха посевного в зависимости от фазы роста, в среднем за 2010–2012, 2018 гг.

Отмеченная закономерность сохранялась независимо от условий вегетации. В 2018 засушливом году транспирационная активность листочка и прилистника у растений гороха посевного была в среднем в 2,9 выше, чем в остальные фазы роста (Рисунок 105).

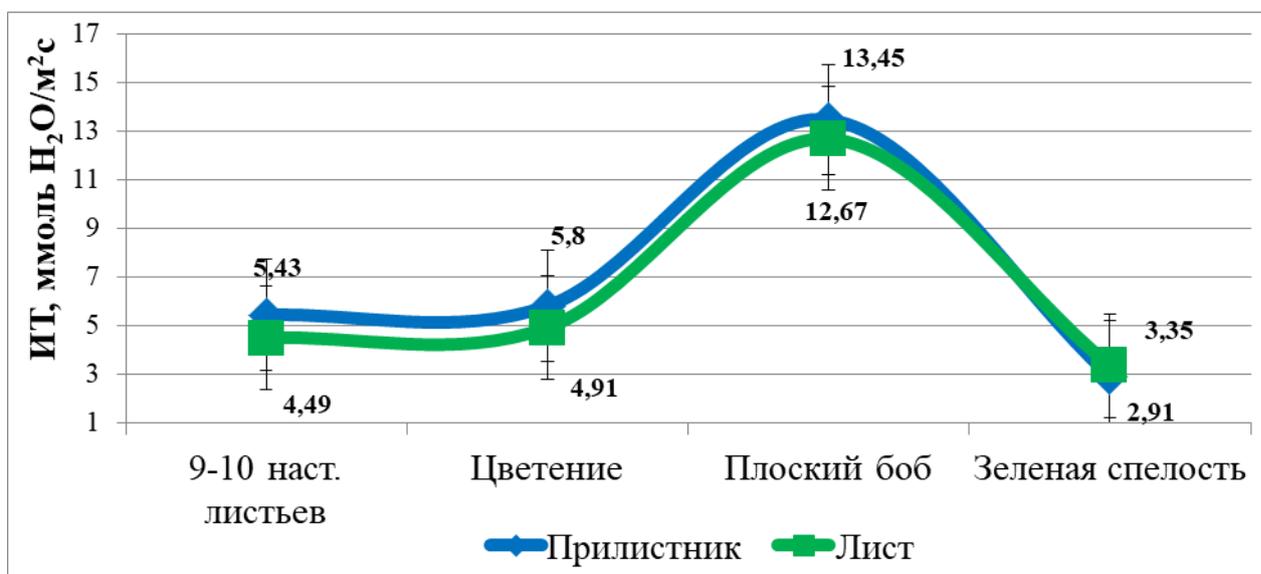


Рисунок 105 – Интенсивность транспирации (ИТ, ммоль Н₂О/м²с) у прилистника и листочка в онтогенезе у растений гороха посевного, 2018 г.

При этом выявлено значимое влияние транспирации на интенсивность фотосинтеза ($r=0,95$ при $P \leq 0,05$) (Рисунок 106).

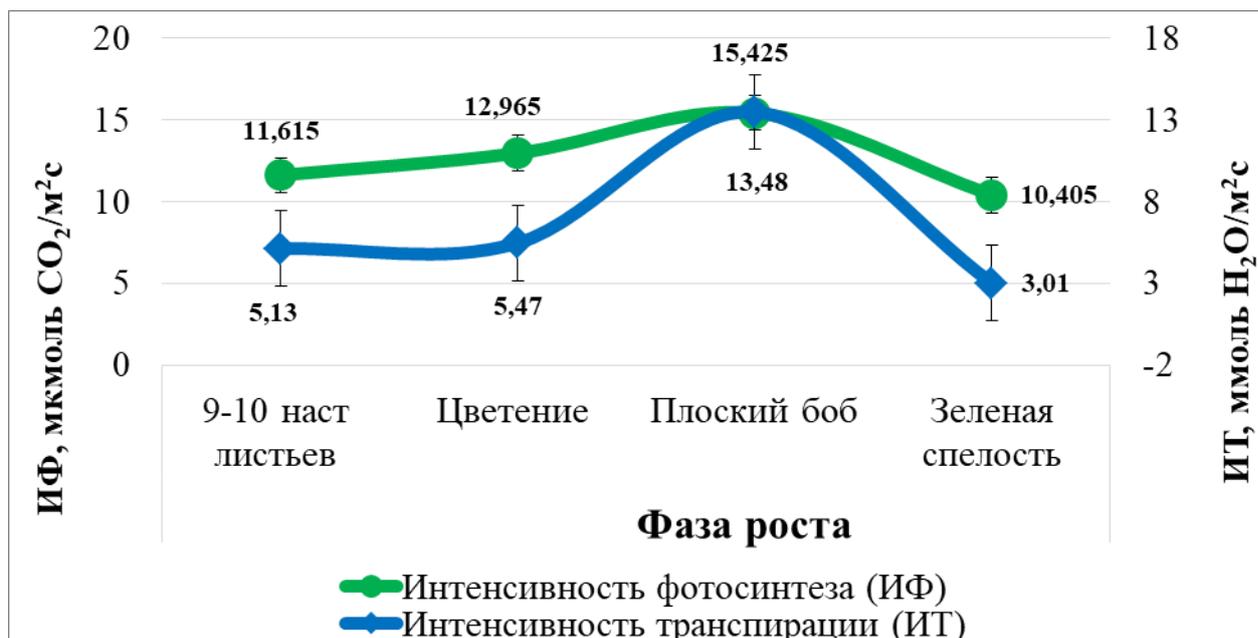


Рисунок 106 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, мкмоль СО₂/м²с) и интенсивность транспирации (ИТ, ммоль Н₂О/м²с) у гороха посевного по фазам роста, 2018 г.

Спад активности этих двух физиологических процессов во второй половине вегетационного периода, вероятнее всего, обусловлен

физиологическим старением листьев и затуханием активности ростовых процессов (Новикова Н.Е., 1999; Амелин А. В., 2004).

Интенсивность транспирации фотосинтезирующих органов растений гороха заметно изменялась и в зависимости от времени суток. Максимально она проявлялась в утренние и вечерние часы и составляла: у листочков 6,04 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{c}$ в 8:00 и 10,53 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{c}$ в 18:00 по московскому времени, а у прилистников 5,62 и 5,41 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{c}$ соответственно. Минимальные же значения активности процесса отмечались с 10:00 и до 16:00 часов (Рисунок 107).

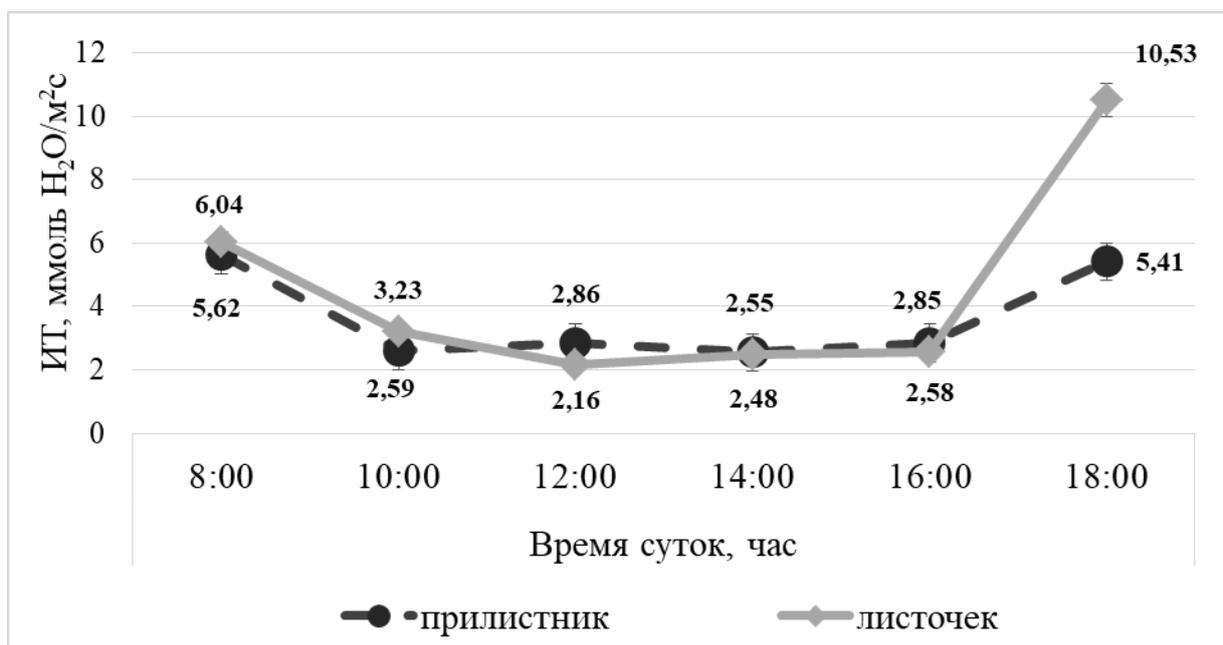


Рисунок 107 – Интенсивность транспирации (ИТ) листочков и прилистников растений гороха посевного в зависимости от интенсивности света, 2018 г.

Наиболее высокой транспирационной активностью характеризовались листочки и прилистники, расположенные прежде всего в генеративной сфере растений. На 3-м сверху ярусе листочков и прилистников интенсивность испарения ими воды составляла 9,55 и 11,08 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{c}$ соответственно, что было на 30% и 40% больше по сравнению с нижерасположенными – 5-й узел снизу (Рисунок 108).

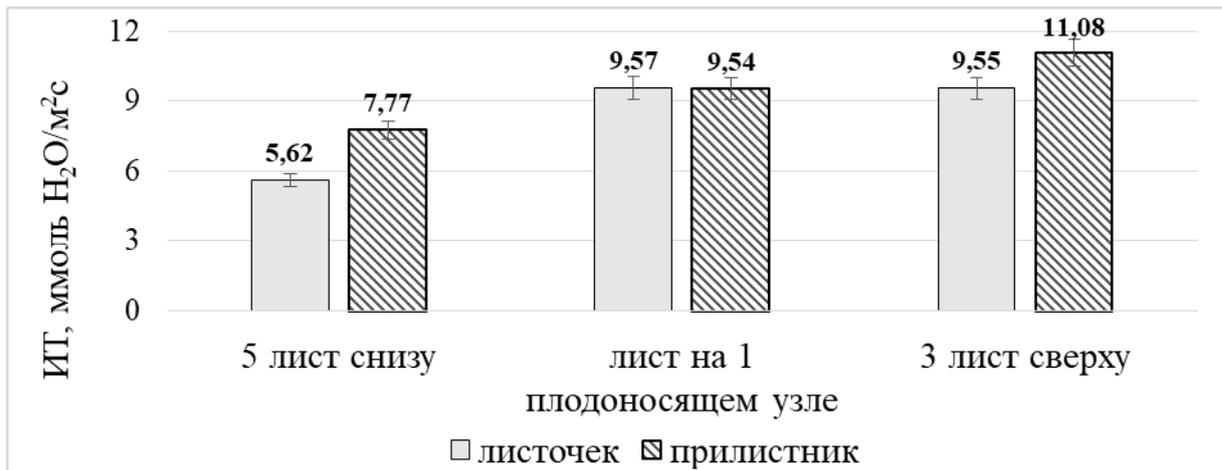


Рисунок 108 – Интенсивность транспирации (ИТ) листочков и прилистников растений гороха посевного в зависимости от ярусного расположения на стебле, в среднем за 2010–2012, 2018 гг.

Низкая интенсивность испарения воды нижними листочками и прилистниками может быть связана как с физиологическим их возрастом, так и с уменьшением устьичной проводимости (Савельева Е.М., Тараканов И.Г., 2014).

Таким образом, можно констатировать, что интенсивность транспирации растений культуры зависит от погодных условий вегетации, интенсивности освещения фотосинтезирующих органов, фазы роста, времени суток и ярусного расположения листьев, что необходимо учитывать в селекции.

5.1.3 Особенности проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры

При изменении условий развития замыкающие клетки устьиц постоянно приспособляются к внешним и внутриклеточным сигналам (Lawson T. et al., 2014), регулируя таким образом устьичную проводимость и, как следствие, определенный баланс между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией.

В нашем исследовании искусственное изменение светового режима приводило к одинаково выраженному изменению как устьичной проводимости, так и интенсивности фотосинтеза листьев, что лишний раз свидетельствует о существенной связи между ними (Рисунок 109).

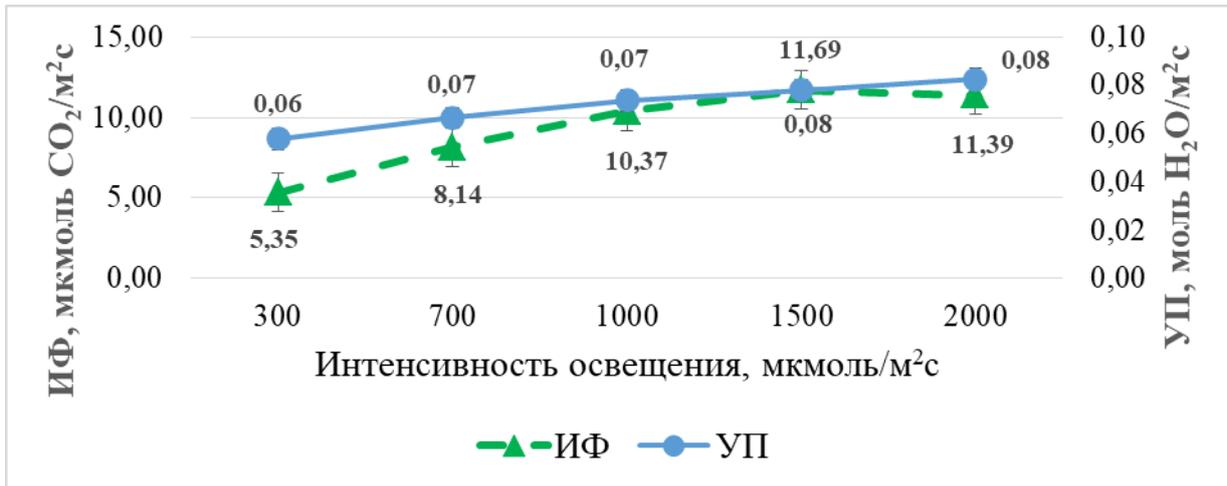


Рисунок 109 – Устьичной проводимостью (УП) и интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев у растений гороха посевного в зависимости от освещенности, 2017–2020 гг.

Аналогичная тенденция отмечается и по транспирационной активности листьев с изменением устьичной проводимости в разных условиях светового режима (Рисунок 110).

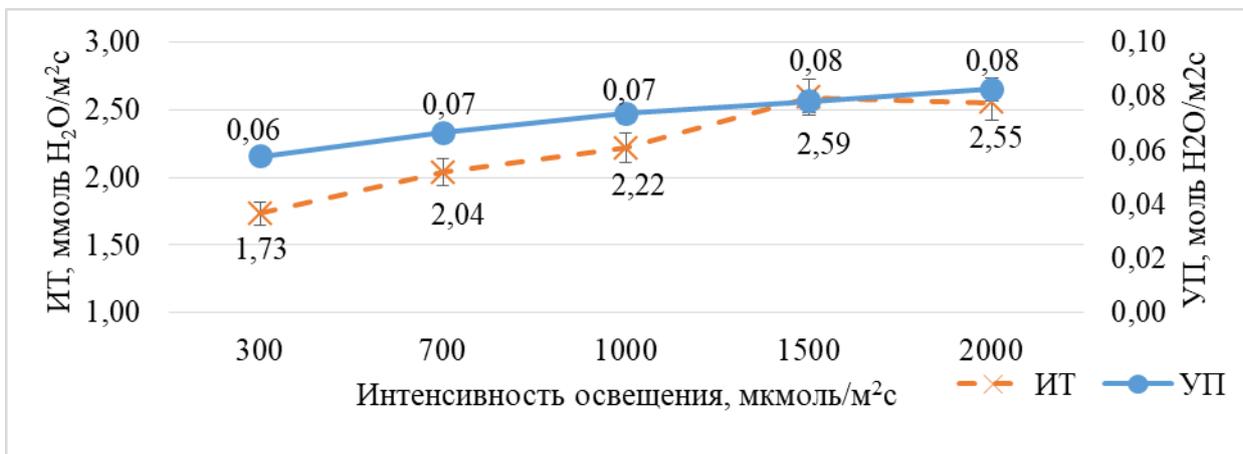


Рисунок 110 – Устьичная проводимость (УП) и транспирационная активность (ИТ) листьев у растений гороха посевного в зависимости от освещенности, 2017–2020 гг.

Самой высокой устьичной проводимостью характеризовались листья генеративной сферы растений: 0,11–0,12 $\text{ммоль } \text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$, в то время как у нижних листьев ее значение было на 70% меньше (Рисунок 111).

То есть подтверждается, что устьичная проводимость листьев является у растений гороха посевного важным регулятором углеводного и водного

обменов, поддерживает определенный баланс между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией в постоянно меняющихся погодных условиях произрастания. В полевых условиях интенсивность фотосинтеза и транспирации листочков и прилистников растений культуры достигает максимума в фазе массового образования плодов (конец цветения), когда спрос на ассимиляты резко возрастает и снижается по мере созревания семян.

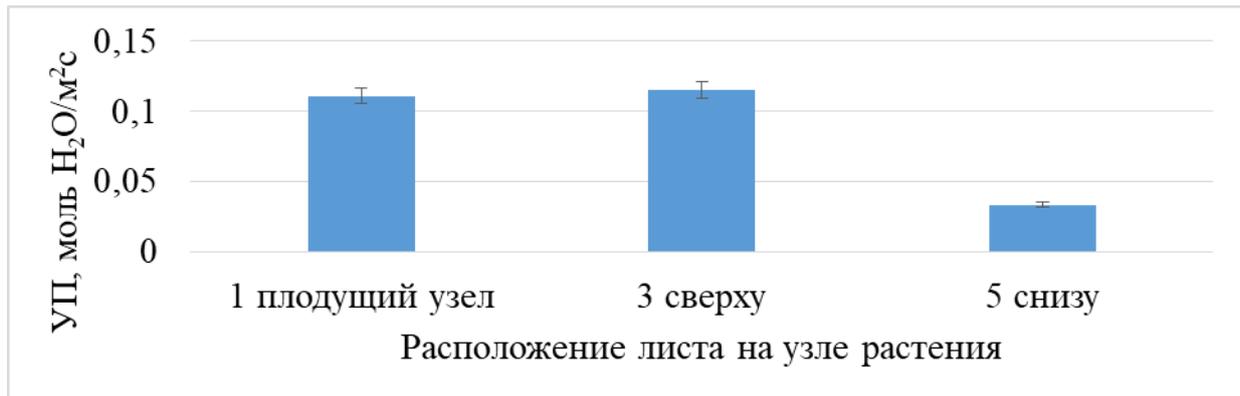


Рисунок 111 – Устьичная проводимость (УП) листьев у растений гороха посевного в зависимости от их яруса, 2017-2020 гг.

Отмечается существенное влияние на проявление данных процессов устьичной проводимости, а также температуры воздуха, увлажнения почвы и светового режима, которые могут являться при определенных условиях одними из важнейших лимитирующих факторов фотосинтетической продуктивности. Между интенсивностью фотосинтеза ассимилирующих органов растений гороха и их семенной продуктивностью выявлена хотя и слабая, но положительная связь, близкая к значимой ($r =$ от +0,33 до +0,56).

5.1.4 Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений

Нами показано, что фотосинтетическая активность листьев растений гороха посевного имеет высокую зависимость от погодных условий вегетации (Чекалин Е.И. и др., 2019). В частности, в условиях Орловской области величина интенсивности фотосинтеза у растений гороха колебалась от 6,5 до 9,7 мкмоль CO₂/м²с. В последующих опытах было зафиксировано еще более широкое

варьирование интенсивности фотосинтеза по годам – от 7,00 до 12,67 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. Максимальная активность фотосинтеза (12,67 и 11,78 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), отмечалась в 2018 и 2017 гг., а минимальная (8,76 и 7,00 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) в 2010 и 2011 гг., когда проявлялись выраженные признаки засух (Рисунок 112).

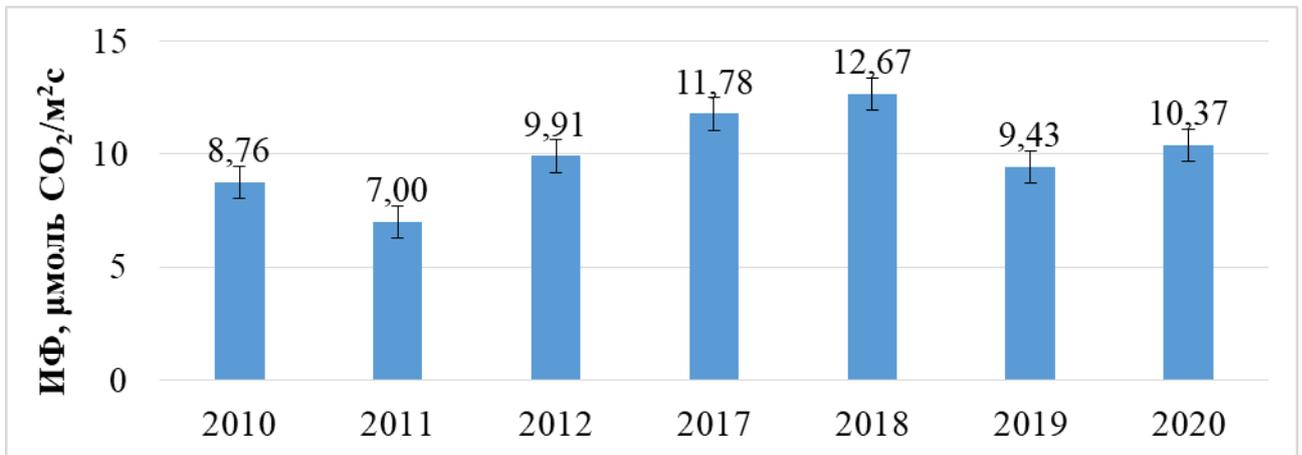


Рисунок 112 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев гороха посевного в фазе молочной спелости

Выявлено, что у растений гороха посевного высокую зависимость от погодных условий вегетации имеют и реакции световой фазы фотосинтеза листьев. Максимальная активность электронно-транспортной цепи и квантового выхода (117,15 отн. ед. и 0,281 отн. ед. соответственно) была зафиксирована в 2018 г., а минимальная в 2019 г. (Рисунок 113).

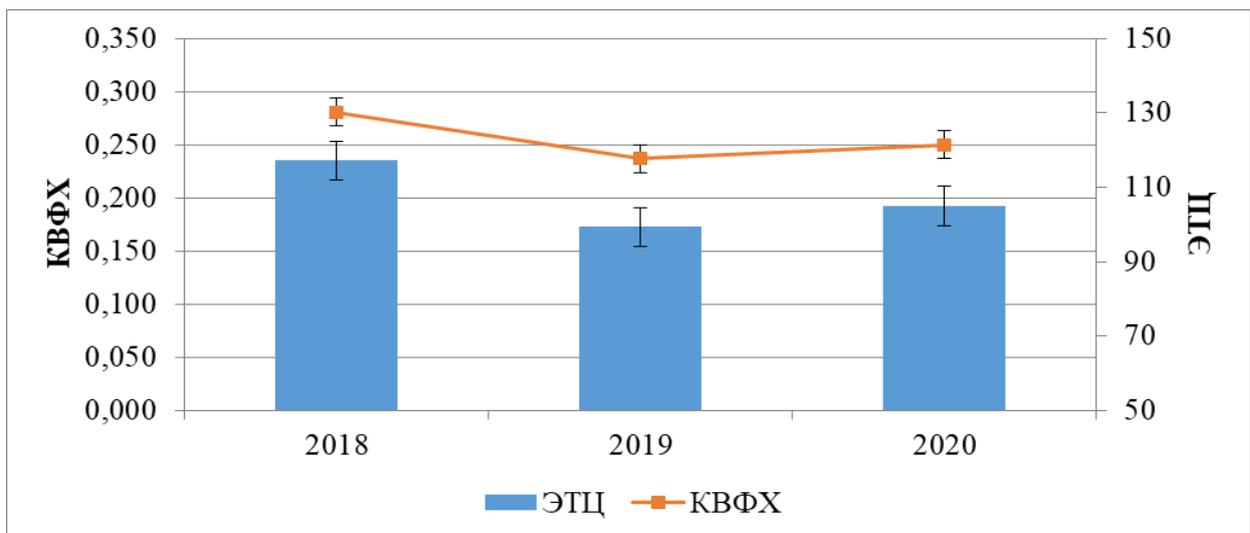


Рисунок 113 – Активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) и квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) листьев у растений гороха посевного, в фазе плодообразования

В то же время при выращивании растений в вегетационных сосудах, когда они находятся в подвязанном состоянии и их надземные органы равномерно освещены, более высокую активность фотосинтеза могут проявлять прилистники, а не листочки. В фазы цветения, плоского боба и зеленой спелости бобов интенсивность фотосинтеза прилистников была на 31%; 22% и 39 % соответственно выше, чем у листочков. При этом абсолютное значение интенсивности фотосинтеза обоих органов растений в среднем за вегетацию отмечалось ниже (на 61%) по сравнению с полевыми условиями и достигала максимального значения в более позднее время – в фазу плоского боба (Рисунок 114).

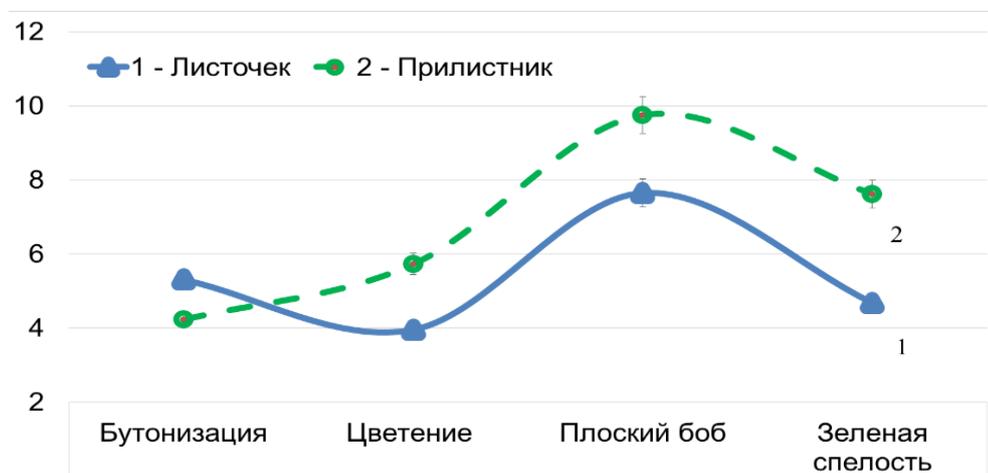


Рисунок 114 – Изменение интенсивности фотосинтеза (ИФ, мкмольСО₂/м²с) листочков и прилистников в онтогенезе растений гороха, по данным вегетационного опыта 2016 г., мкмоль СО₂/м²с

По нашему мнению, одной из главных причин таких различий являются более экстремальные температурные условия для фотосинтеза растений в тепличном селекционном комплексе по сравнению с полем. В фазе плоского боба температура листочков и прилистников растений гороха, выращиваемых в вегетационных сосудах в селекционной остекленной теплице, составляла в среднем 34,3 °С, что было на 3,7 °С больше, чем в полевых условиях, где растения подвергались естественному охлаждению ветром. При этом листочки растений в сосудах нагревались существенно сильнее (на 0,9 °С), чем прилистники (Рисунок 115).

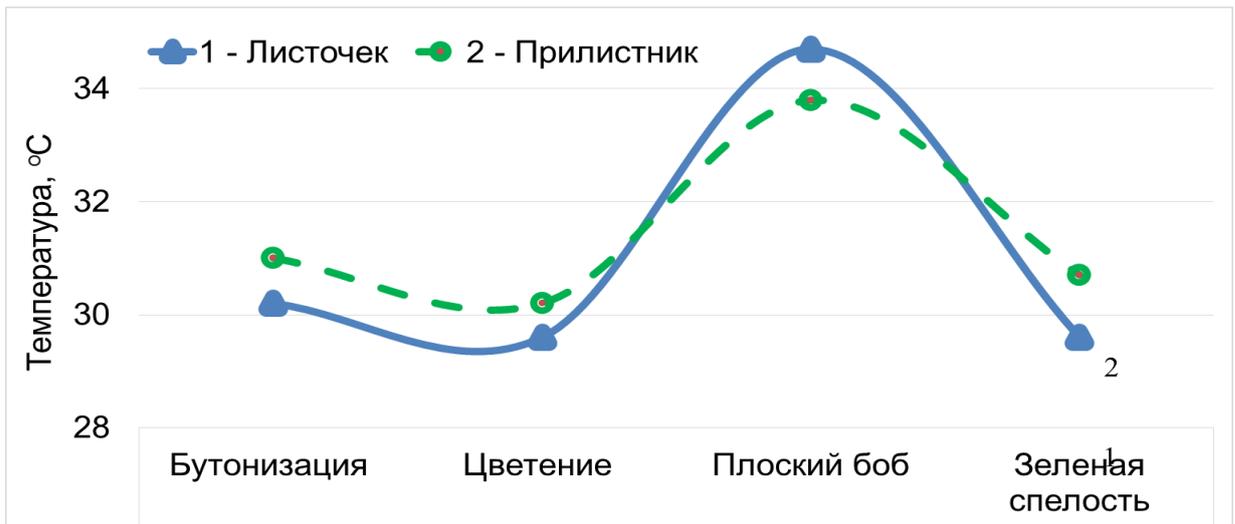


Рисунок 115– Температура листочков и прилистников у растений гороха посевного, в вегетационных сосудах, 2016 г.

В фазе плоского боба листочки нагревались чуть сильнее в полевых условиях, вероятно, из-за большего воздействия прямых солнечных лучей, в то время как прилистники имеют определенное затенение (Рисунок 116).

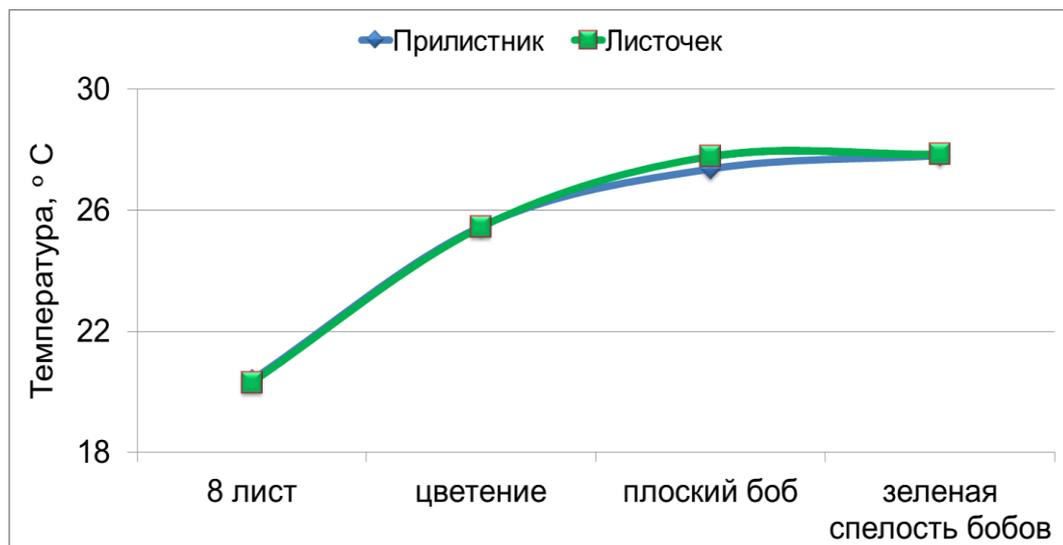


Рисунок 116– Температура листочков и прилистников у растений гороха посевного в условиях полевого опыта, 2010–2012 гг.

Проведенное исследование позволяют заключить, что у растений гороха листочкового морфотипа, как и у других сельскохозяйственных культур, активность фотосинтеза фотоассимилирующих органов во многом зависит от погодных условий вегетации и фазы роста.

5.1.5 Влияние интенсивности света на активность фотосинтеза листьев растений

Результаты опытов с различными режимами освещения показали, что растения гороха посевного малотребовательны не только к теплу, но и к освещенности: в полевых условиях световое насыщение фотосинтеза листьев достигалось уже при инсоляции в 1000 мкмоль (квантов)/м²с. (Рисунок 117).

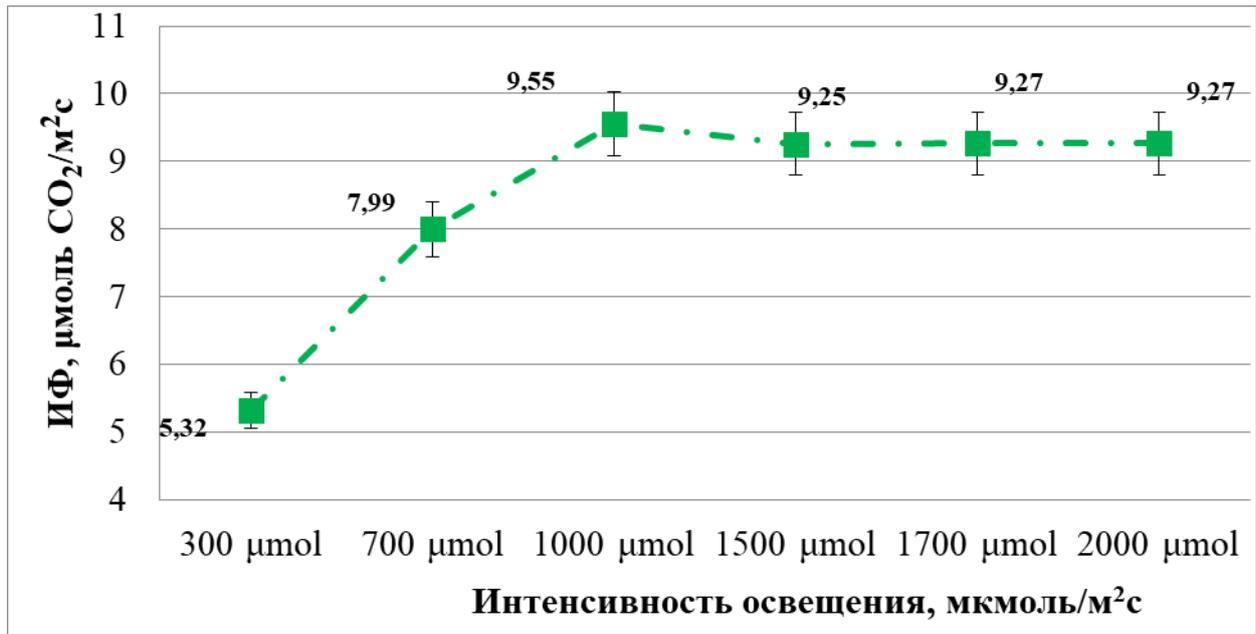


Рисунок 117 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев у растений гороха посевного в зависимости от интенсивности освещения в фазе плоского боба, 2017–2020 гг.

Важно отметить, что у растений культуры наиболее отзывчивыми на увеличение освещения были прежде всего усики, интенсивность фотосинтеза которых увеличивалась в 4,4 раза и продолжала заметно расти вплоть до 1700 мкмоль/м²с. В то же время у листочков и прилистников при тех же изменениях освещения (с 300 до 1500 мкмоль/м²с) увеличение интенсивности фотосинтеза не так было выражено и составляло всего лишь 36,6 и 44,1 % соответственно. Как уже отмечалось, световое насыщение у них наступало при инсоляции в 1000 мкмоль/м²с (Рисунок 118).

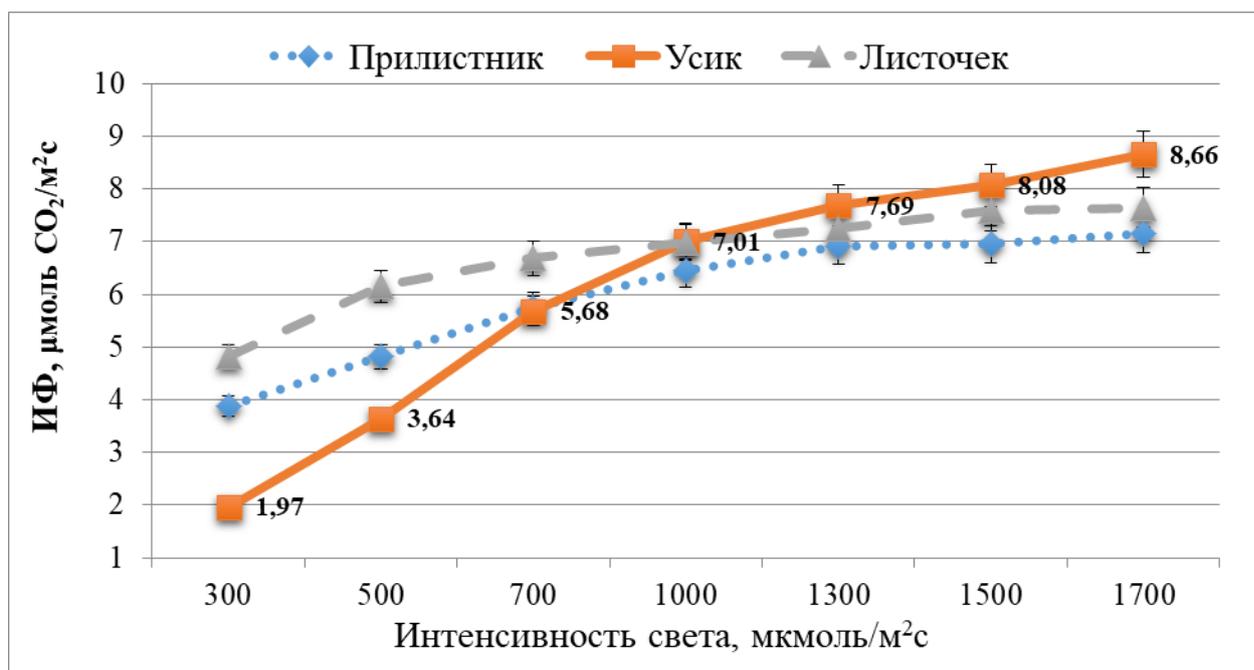


Рисунок 118 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев у растений гороха посевного в зависимости от уровня их освещенности в полевом опыте 2011–2012 гг.

На преимущество усиков указывают и зарубежные исследователи, которые отмечают, что данные органы растений гороха обладают большей эффективностью ассимиляции CO_2 на единицу фотосинтезирующей поверхности по сравнению с листочками, что имеет тесную взаимосвязь с интенсивностью первичных реакций фотосинтеза. Причем усики имеют определенные преимущества перед листочками не только по фиксации CO_2 , но и другим весьма важным функциональным показателям: активность в них ключевого фермента фотосинтеза РБФК в расчете на единицу хлорофилла намного выше, чем в листочках (Harvey D.M. et al., 1978; Lafond L. et al., 1981; Harbison J., et al., 1989).

Однако световые реакции фотосинтеза листьев растений гороха посевного несколько иначе реагировали на изменение инсоляции. В частности, квантовый выход флуоресценции хлорофилла был высоким только при низкой освещенности – $300 \mu\text{моль}/\text{м}^2\cdot\text{с}$, а с ее повышением он резко убывал. Активность же электронно-транспортной цепи, наоборот, при освещенности

300 мкмоль/м²с была самой низкой, а при освещенности 1000-1500 мкмоль /м²с – самой высокой (Рисунок 119).

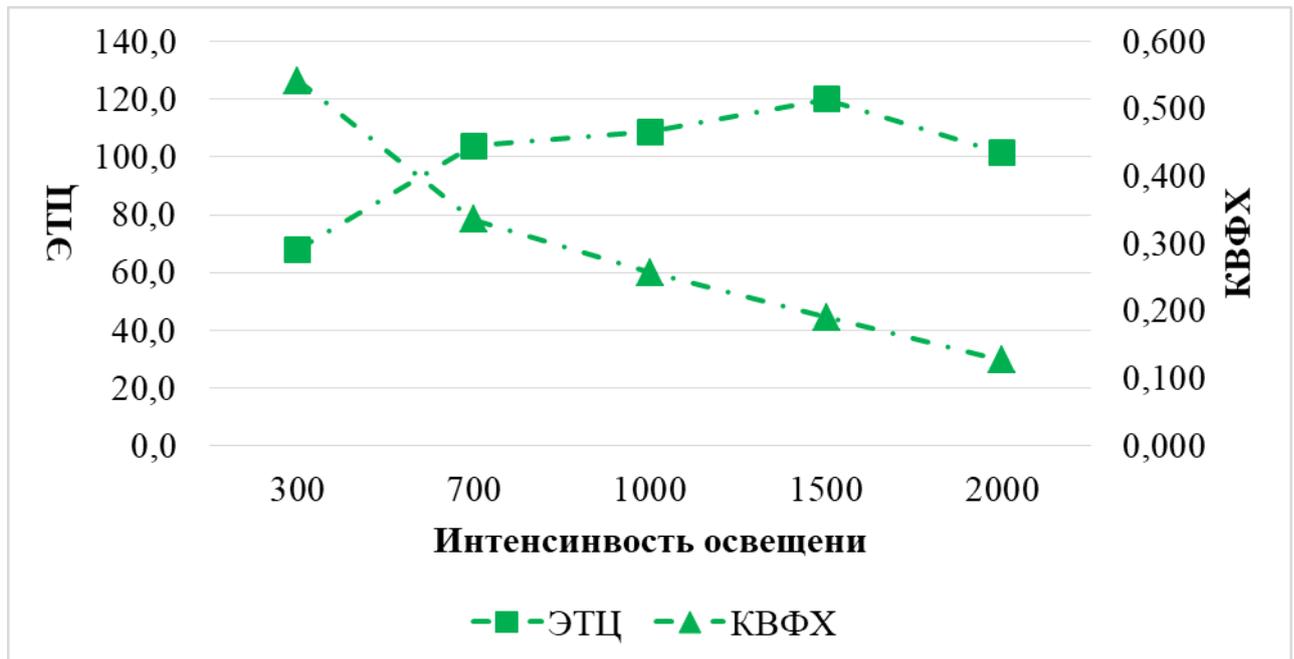


Рисунок 119 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев гороха посевного в зависимости от интенсивности освещения растений в фазе плоского боба, 2018–2020 гг.

Данные такого характера, по-видимому, указывают на то, что солнечная активность, в частности в Центрально-Черноземном регионе РФ, не является лимитирующим фактором активности реакций световой фазы фотосинтеза у гороха посевного.

Значение КВФХ у растений гороха варьировало по годам вегетации от 0,237 до 0,281, а активность электронно-транспортной цепи изменялась от 99,4 до 117,15.

Таким образом, исследование показывает, что оптимальным освещением при оценке растений гороха посевного по показателям активности фотосинтеза является 1000 мкмоль квантов / м²с. для листочков и прилистников, 1700 мкмоль квантов / м²с. для усиков.

5.2 Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у гороха посевного

В создании более совершенных сортов, способных повысить эффективность сельского хозяйства, особое место отводится физиологии, так как возможности селекции, опирающейся на морфо-биологические признаки, исчерпываются.

5.2.1 Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры

Как уже отмечалось, многие высокопродуктивные сорта зерновых культур отличаются более активным фотосинтезом (см. гл.3 и 4). Об этом свидетельствуют и другие исследователи (Володарский Н.И., 1978; Гавриленко В.Ф. и др., 1980; Cui X. et al., 2016).

Аналогичные данные приводятся и по зерновому белоцветковому гороху (Амелин А.В., 2001). Показано, что в процессе его селекции происходит существенное уменьшение площади листьев, что компенсируется выраженным повышением фотохимической активности хлоропластов у листочков и прилистников растений. В результате чего у современных сортов культуры не только листовая, но и вся фотосинтезирующая система растений функционирует с большей напряженностью. При реорганизации листочков в усики, вследствие интрогрессии рецессивного гена *af*, у сортов гороха происходит перенос фотосинтетической функции и на не листовые части растений (Амелин А.В., 1992).

Также установлено, что с переходом к генеративному развитию у сортов гороха усатого типа центр фотосинтетической активности смещается к створкам молодых образующихся бобов, наравне с которыми активно функционируют и другие хлорофиллсодержащие органы растений. В период образования семязачатков фотоактивность стебля, черешков и створок бобов у сортообразцов с генотипом *afafStSt* была выше активности аналогичных органов у обычных сортов соответственно на 26%, 37% и 30%, а у генотипов с

редуцированными листочками и прилистниками одновременно (*afafstst*) ее величина достигала даже более высоких значений по сравнению с усиками. У сортов же, имеющих хорошо развитые и листочки, и прилистники (генотип *AfAfStSt*), интенсивность первичных реакций фотосинтеза данных органов растений оказалась сниженной в среднем на 24% (Амелин А.В. и др., 1997).

Проведённые нами ранее исследования показали, что и в процессе селекции гороха полевого (пелюшки) на зерно значимо активизируются световые реакции фотосинтеза листьев (Амелин А.В., и др., 2018). Впервые установлено, что фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла в листочках и прилистниках у современных сортов гороха пелюшки зернового использования в среднем на 50% выше, а нефотохимическое тушение, отображающее потери энергии поглощенных квантов света в виде теплового излучения, в 2 раза ниже, чем у предшественников. При этом фотохимическое тушение флуоресценции у современных сортов пелюшек находилось на уровне лучших белоцветковых сортов посевного типа (Рисунок 120).

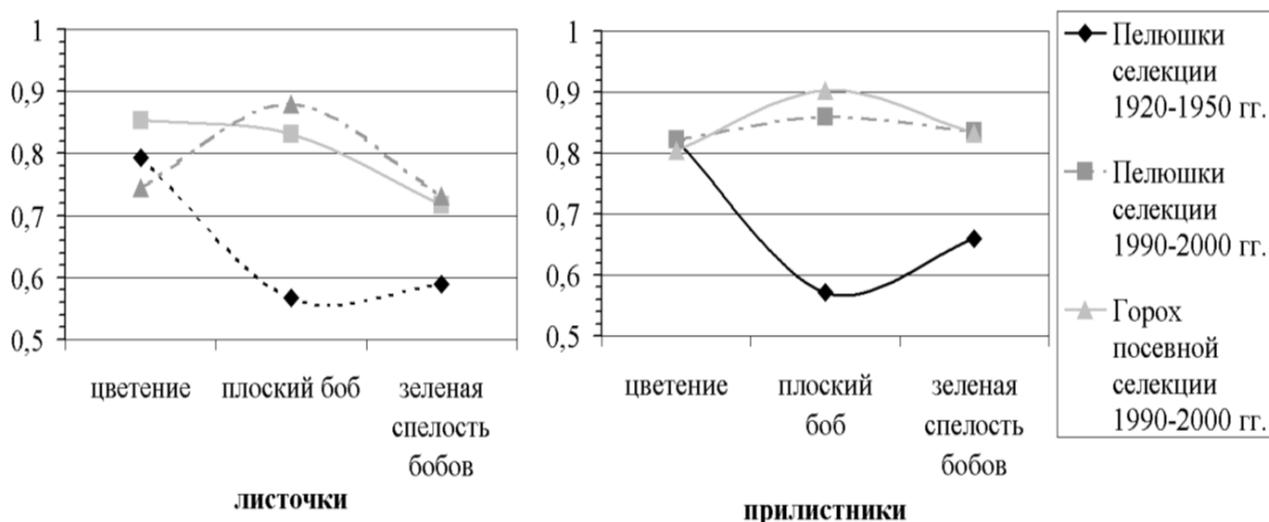


Рисунок 120 – Значение фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (отн.ед.) в онтогенезе сортообразцов гороха разных периодов селекции, 2008 г.

Аналогичные результаты получены и по эффективности поглощения квантов света и их использованию. Современные сорта пелюшки зернового типа характеризуются повышенным квантовым выходом (коэффициент поглощения квантов света) в период формирования бобов и меньшим его

снижением в процессе созревания по сравнению с более «старыми» однотипными сортами при одинаковой величине данного показателя с сортами посевного гороха (Рисунок 121).

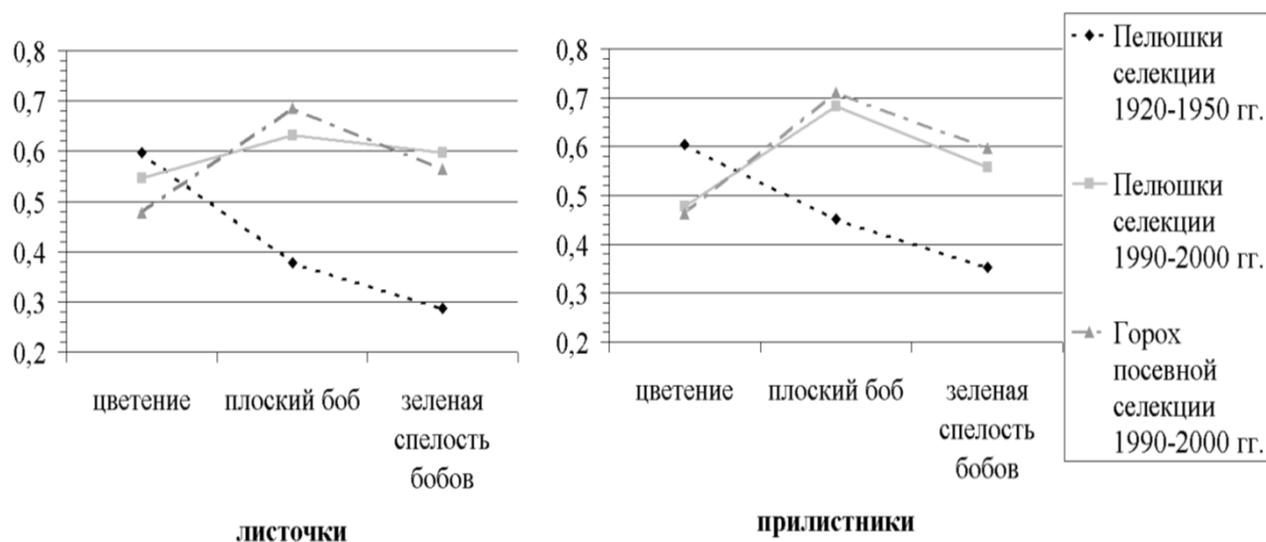


Рисунок 121 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (отн.ед.) в фазе плоского боба у сортообразцов гороха полевого и посевного, 2008 г.

Между фотохимическим тушением и квантовым выходом флуоресценции хлорофилла выявлена значимая положительная связь ($r = 0,78...0,88$).

При этом новые морфогенотипы «хамелеон» и «люпиноид» отличались от традиционных листочковых и усатых морфотипов повышенной фотоактивностью хлоропластов, а листочковые детерминанты – менее эффективным использованием поглощенных квантов света на первичные процессы фотосинтеза. У хамелеонов и люпиноидов квантовый выход флуоресценции хлорофилла прилистников в фазе плоского боба был на 3,0% и 9,6% выше, чем у безлисточковых (усатых) и листочковых морфогенотипов соответственно, в то время как у листовых пластинок на 2,9% меньше (Рисунок 122).

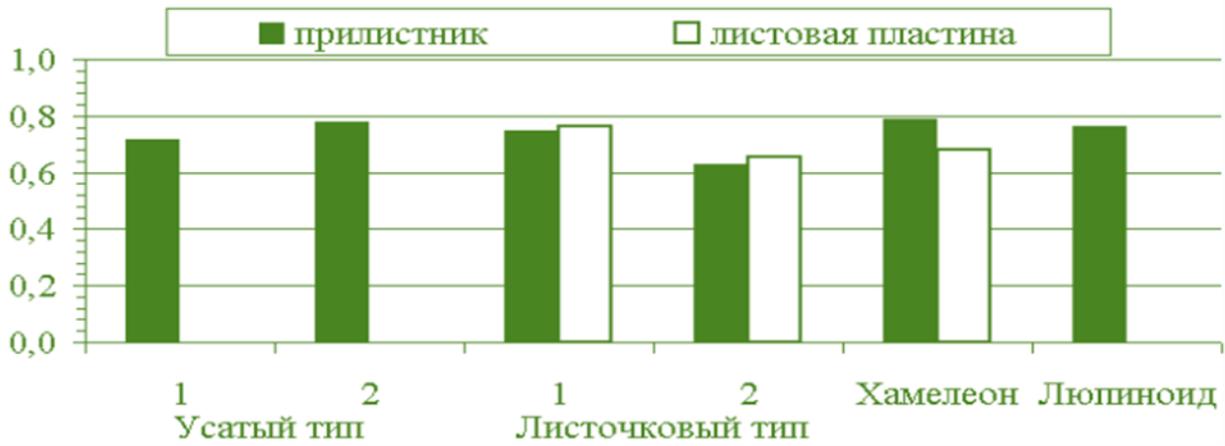


Рисунок 122 – Фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла (отн. ед.) прилистниками 1^{го} продуктивного узла у разных морфогенотипов гороха в фазе плоского боба, 2010–2011 гг.

Обозначения: 1- физиологически ограниченный рост стебля;
2-детерминанты

Фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла было ниже в среднем на 13,3% и 2,2% и у детерминантов по сравнению с индетерминантными формами. В то же время затраты на нефотохимическое тушение, отображающее потери энергии поглощенных квантов света, наоборот, у них были в 1,5 раза выше (Таблица 20).

Таблица 20 – Эффективность усвоения квантов света листьями первого продуктивного узла растений разных морфогенотипов гороха в фазе плоского боба, 2010-2011 гг.

Морфогенотип	Фотохимическое тушение флуоресценции		Нефотохимическое тушение флуоресценции	
	прилистники	листочки	прилистники	листочки
Усатый тип				
Физиологически ограниченный рост стебля	0,678	-	0,318	-
детерминанты	0,776	-	0,224	-
Листочковый тип				
Физиологически ограниченный рост стебля	0,744	0,727	0,253	0,268
Детерминанты	0,613	0,630	0,388	0,372
НСР ₀₅	0,011	0,010	0,014	0,010

Среди современных морфогенотипов гороха посевного, максимальным квантовым выходом флуоресценции хлорофилла отличались сорта Ягуар, Кадет, Таловец 70 (0,266; 0,263 и 0,258 соответственно), а минимальными значениями – сорта Фрегат и Флагман 12 (0,194 и 0,187 соответственно) (Рисунок 123).

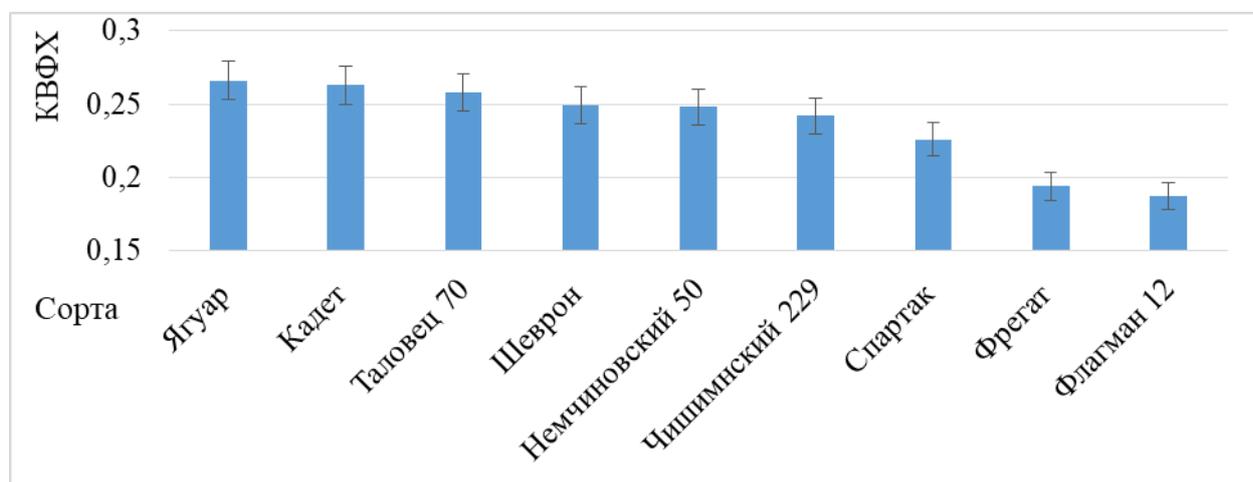


Рисунок 123 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) у прилистников современных сортов гороха посевного, 2019 г.

Квантовый выход флуоресценции хлорофилла тесно был связан у сортообразцов гороха посевного с активностью электронно-транспортной цепи. В условиях вегетации 2019 г. максимальной активностью электронно-транспортной цепи характеризовались прилистники сортов Ягуар, Кадет и Таловец 70 (111,5; 110,3 и 108,4 соответственно), а минимальной – сортов Фрегат и Флагман 12 (81,3 и 78,5 соответственно) (Рисунок 124, Приложение Д 4).

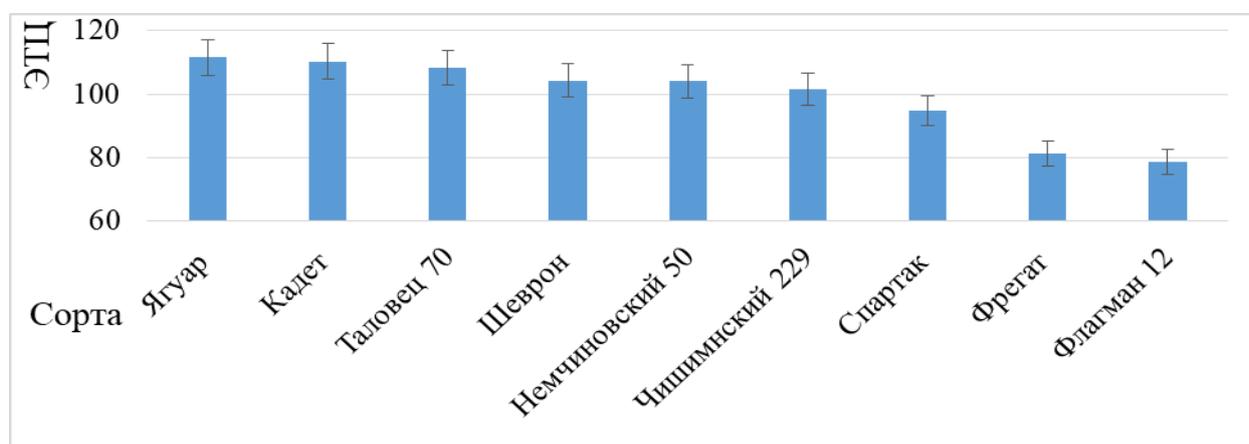


Рисунок 124 – Активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) прилистников у современных сортов гороха посевного, 2019 г.

Следует отметить, что высокие значения световых реакций слабо влияли на активность темновой фазы фотосинтеза сортов. Нами не выявлено у них достоверной корреляционной зависимости между эффективностью поглощения квантов света молекулами хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза листьев ($r=0,03$, $P\leq 0,05$) (Рисунок 125).

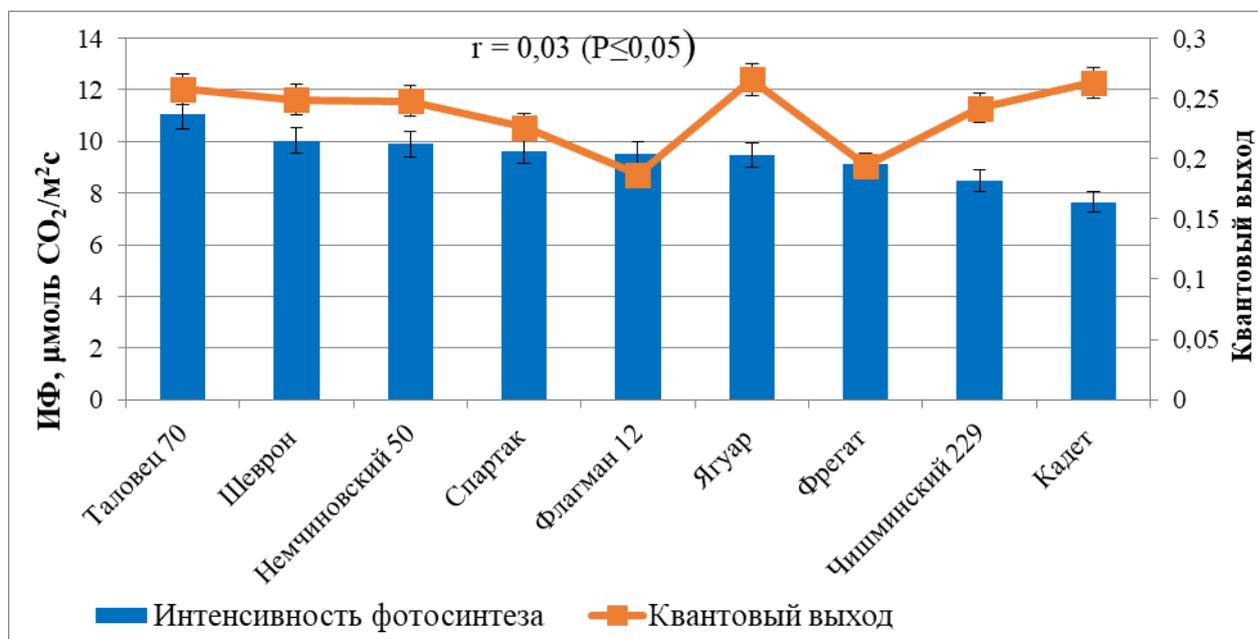


Рисунок 125 – Взаимосвязь интенсивности фотосинтеза (ИФ) и квантового выхода (КВФХ, отн. ед.) прилистников у различных сортов гороха в фазе плоского боба, 2019 г.

В 2010–2012 гг. интенсивность фотосинтеза листьев варьировала по сортам культуры от 2,7 до 16,6 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\cdot\text{с}$. Высоким значением показателя отличались образец Рас 657/7, сорта Спартак и Фараон, которые могут являться источниками фотосинтетической активности для использования в селекции культуры. Особый интерес представляют сорта Фараон и Спартак, сочетающие высокую урожайность семян и интенсивность поглощения углекислого газа.

В условиях вегетации 2019 г. интенсивность фотосинтеза изменялась у сортов гороха посевного от 7,66 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\cdot\text{с}$ у сорта Кадет до 11,06 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\cdot\text{с}$ у сорта Таловец 70 (Рисунок 126), а в 2018 г. – от 12,64 у сорта Оптимус до 21,38 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\cdot\text{с}$ у сорта Гамбит (Приложение Д 1).

Причем сорт Таловец 70 выделялся не только высокой интенсивностью фотосинтеза, но и активностью световых реакций, что делает его особенно ценным для селекции (см. Рисунок 124, 125).

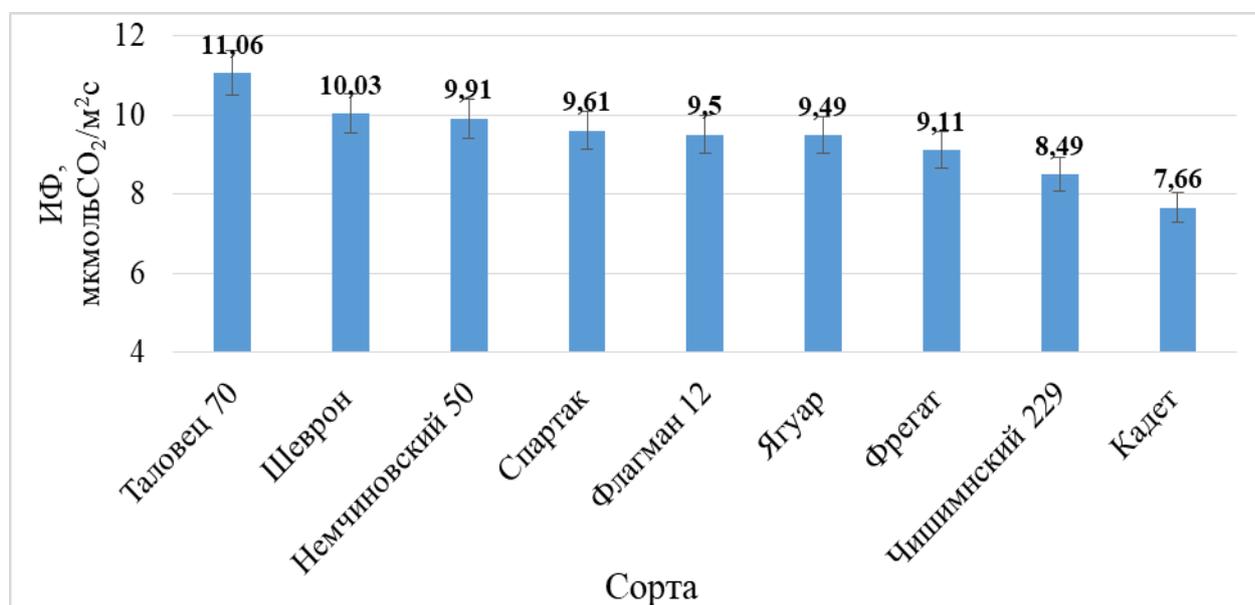


Рисунок 126 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) прилистников у современных сортов гороха посевного в условиях вегетации 2019 г.

Таким образом, результаты проведенного исследования позволяют рекомендовать селекции в качестве источников высокой интенсивности фотосинтеза сорта Таловец 70, Шеврон и Немчиновский 50, а в качестве источников высокой активности световой фазы фотосинтеза – Ягуар, Кадет и Таловец 70.

5.2.2 Генотипическая специфика проявления транспирационной активности листьев у растений культуры

Исследованием на горохе посевном выявлено широкое генотипическое разнообразие по интенсивности транспирации листьев как в среднем за годы исследования (от 2,25 до 7,39 ммоль Н₂О/м²с у прилистников и от 3,14 до 5,48 ммоль Н₂О/м²с у листочков), так и в отдельные годы (Таблица 21, Приложение Д 2).

Таблица 21 – Интенсивность транспирации (ммоль H_2O/m^2c) листочков (Л) и прилистников (П) у сортов гороха посевного

Сорт	Год						Средняя	
	2010		2011		2012			
	Л	П	Л	П	Л	П	Л	П
Рас 657/7	3.55	0.96	3.28	2.45	6.24	6.43	4.35	3.28
Фараон	-	3.03	-	3.79	-	10.04	-	5.62
Алла	-	2.26	-	1.96	-	9.40	-	4.54
Спартак	2.54	1.15		2.78	-	10.43	2.54	4.79
Темп	3.33	2.94	3.72	3.29	9.43	9.28	5.50	5.17
Филби	-	-	-	5.19	-	10.88	-	8.03
Среднее	3.14	2.25	3.50	3.27	5.48	7.39	4.04	4.30
НСР ₀₅	0,27	0,34	0,24	0,28	0,43	0,67	-	-

Наиболее активно испаряли молекулы воды верхние листья сортов гороха посевного. На уровне верхних ярусов проявлялись и наиболее выраженные генотипические различия по интенсивности транспирации (Рисунок 127).

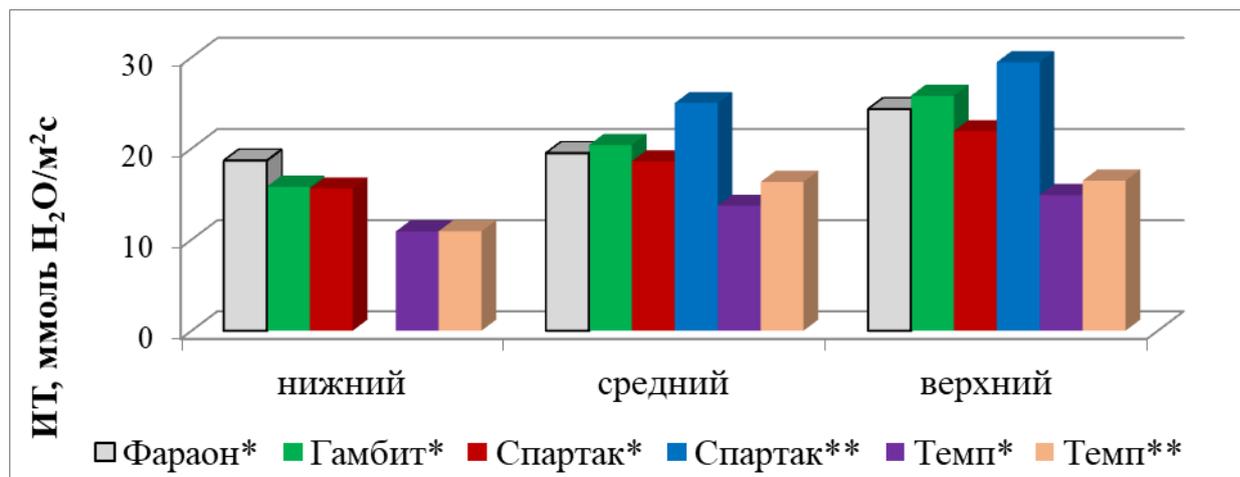


Рисунок 127 – Интенсивность транспирации в зависимости от яруса листьев у сортов гороха посевного в фазе плоского боба, 2018 г.

Обозначения: *П – прилистник, **Л – лист

В онтогенезе наиболее выраженные генотипические различия по транспирации отмечались в период массового формирования плодов, когда ее активность достигала максимальных значений. В условиях вегетации 2018 г. в фазу плоского боба значение интенсивности транспирации листочков варьировало у сортов гороха от 2,62 до 24,98 ммоль H_2O/m^2c , а у прилистников

– от 2,38 до 22,23 ммоль Н₂О/м²с, что указывает на возможность успешного ведения целенаправленной селекции по этому показателю (Таблица 22).

Таблица 22 – Интенсивность транспирации (ИТ, ммоль Н₂О/м²с) у различных сортов гороха по фазам роста, 2018 г. (Л – лист, П – прилистник)

Сорт		Фаза роста				В среднем за вегетацию
		9-10 наст листьев	цветение	плоский боб	зеленая спелость	
Фараон	П	4,70	5,20	19,48	2,61	8.00
Гамбит	П	6,50	9,57	20,37	2,97	9.85
Спартак	П	5,06	8,17	18,58	3,43	8.81
	Л	6,30	3,24	24,98	3,99	9.63
Темп	П	6,49	7,22	14,89	2,16	7.69
	Л	3,22	5,70	16,47	3,47	7.22
Кадет	П	5,17	5,09	14,67	3,44	7.09
	Л	4,25	4,25	2,62	2,96	3.52
Шеврон	П	5,52	4,90	3,65	2,96	4.26
Рас 657/7	П	5,63	3,51	22,23	3,06	8.61
	Л	5,66	3,56	14,00	3,78	6.75
Инст. Тип	П	3,83	3,18	2,38	2,13	2.88
	Л	3,03	7,80	5,28	2,53	4.66
Оптимус	П	5,98	5,40	4,83	3,39	4.90
Среднее	П	5,43	5,80	13,45	2,91	6,90
	Л	4,49	4,91	12,67	3,35	6,35
НСР ₀₅		0,54	0,52	0,98	0,25	-

Установлено, что интенсивность транспирации листьев у сортов гороха посевного тесно связана с активностью фотосинтеза. Степень проявления данной связи во многом зависит не только от фазы роста, но и от условий вегетации. К примеру, в 2019 г., относительно благоприятном по увлажнению и температуре воздуха, коэффициент корреляции между показателями был низким (+0,16 при $P \leq 0,05$), тогда как в 2010 и 2018 засушливых годах его значение было существенным (+0,32 и +0,55, соответственно, при $P \leq 0,05$).

Однако для производства важно создавать сорта гороха с высокой эффективностью использования воды. Для этого в качестве исходного перспективного материала важно использовать генотипы, характеризующиеся высокой активностью фотосинтеза и умеренной транспирацией: Инс-тип, Оптимус и Шеврон (Таблица 23).

Таблица 23 – Эффективность использования воды ($\mu\text{моль CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$) у различных сортов гороха по фазам роста, 2018 г. (Л – лист, П – прилистник)

Сорт		Фазы роста				В среднем за вегетацию
		9-10 наст листьев	Цветение	Плоский боб	Зеленая спелость	
Фараон	П	2,45	2,12	0,75	3,66	2,25
Гамбит	П	2,30	2,05	1,05	4,21	2,40
Спартак	П	2,85	3,03	0,90	3,69	2,61
	Л	1,82	2,80	0,69	2,04	1,84
Темп	П	2,72	2,87	0,88	4,84	2,83
	Л	2,89	3,02	0,76	3,63	2,58
Кадет	П	2,18	2,16	1,15	2,94	2,11
	Л	2,32	2,50	5,04	3,72	3,40
Шеврон	П	2,76	2,97	3,56	3,39	3,17
Рас 657/7	П	2,24	2,44	0,69	3,86	2,31
	Л	1,75	1,63	1,53	3,31	2,06
Инст. Тип	П	3,12	4,37	5,02	2,58	3,77
	Л	2,12	1,56	2,75	2,83	2,32
Оптимус	П	2,49	1,94	2,62	3,58	2,66
НСР ₀₅		0,22	0,25	0,21	0,34	-

В 2019 г. среди изученных сортов гороха максимальным его значением характеризовались Немчиновский 50, Шеврон и Таловец 70 (Рисунок 128).

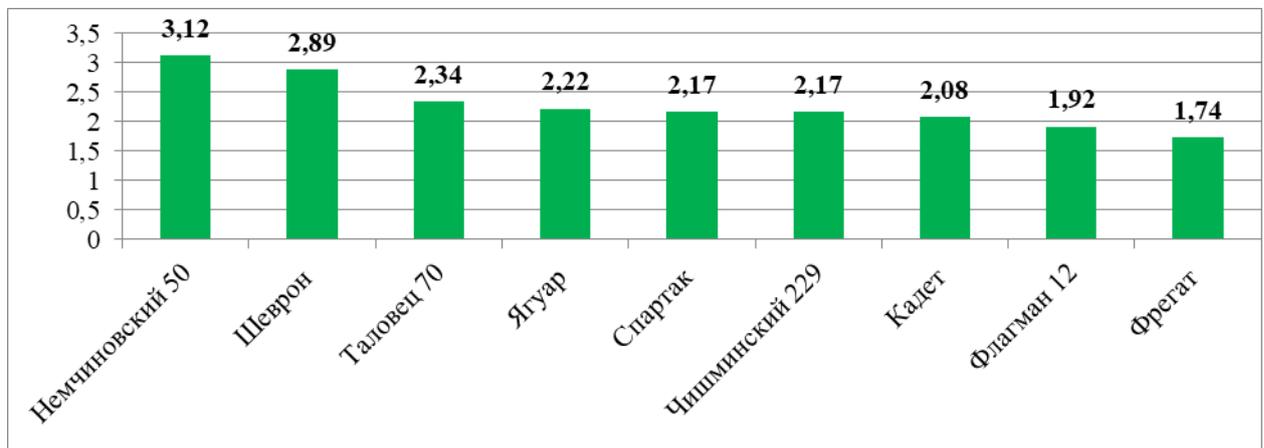


Рисунок 128 – Варьирование значений эффективности использования воды ($\text{ммоль CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$) прилистниками разных сортов гороха посевного в фазе плоского боба, 2019 г.

Таким образом, для создания сортов нового поколения с высокой эффективностью фотосинтетического аппарата в качестве исходного перспективного материала рекомендуется использовать генотипы,

характеризующиеся высокой интенсивностью фотосинтеза и умеренной транспирацией, контролируя для этого работу устьичного аппарата.

5.2.3 Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры

Исследование свидетельствует, что устьичная проводимость является важным регулятором углеродного и водного обмена у растений, в том числе гороха, оказывая положительное влияние не только на интенсивность фотосинтеза, но и транспирации. Коэффициент корреляции между устьичной проводимостью и интенсивностью транспирации у различных сортов гороха в фазе плоского боба был значимым и составлял $+0,65$ ($P \leq 0,05$) (Рисунок 129).

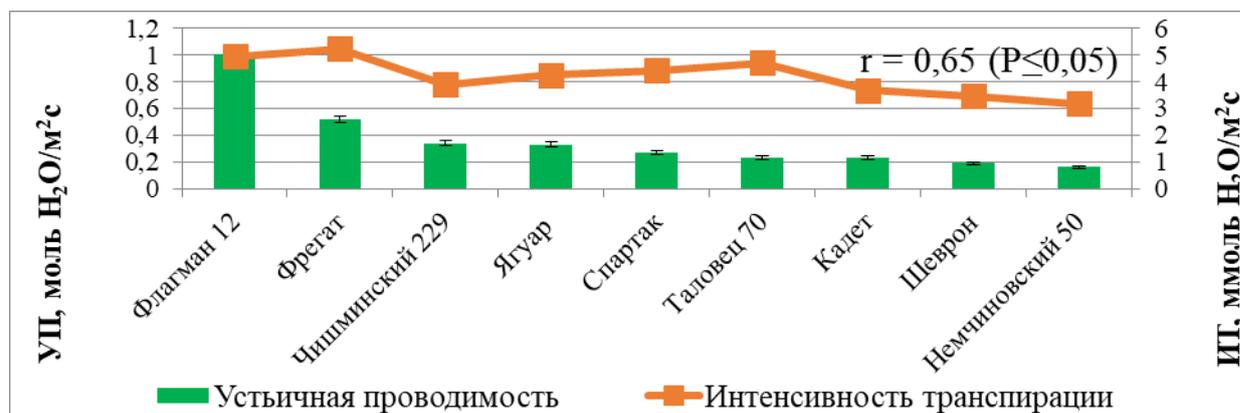


Рисунок 129 – Взаимосвязь устьичной проводимости молекул воды (УП, H₂O) и интенсивности транспирации (ИТ) прилистников у гороха посевного в фазе плоского боба, 2019 г.

Высокой устьичной проводимостью выделялись сорта Флагман 12 и Фрегат, которые могут быть рекомендованы для селекции на повышенную устьичную проводимость при создании сортов с высокой активностью и эффективностью фотосинтеза.

Итак, изложенный материал позволяет заключить, что для фотосинтетической системы растений гороха посевного характерна выраженная зависимость от генотипа, фазы роста, расположения листьев на узлах растений, устьичной проводимости и транспирационной активности. Данные особенности необходимо учитывать при оценке и отборе

перспективных генотипов культуры по показателям фотосинтетической деятельности, принимая во внимание условия среды.

5.2.4 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений

Результаты исследования показали, что интенсивность фотосинтеза листьев у сортов гороха посевного является относительно лабильным признаком, существенно зависимым от погодных условий вегетации. В фазе плоского боба ее значение в 2011 г. было у изученных сортообразцов гороха ниже, чем в 2010 и 2012 гг. в среднем на 25%.

В 2010 засушливом году среди листочковых морфотипов максимальное значение интенсивности фотосинтеза зафиксировано у рассечено-листочковой формы Рас 657/7 (16,57 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), а минимальное – у сорта Темп (4,29 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), в то время как в 2011 г. наибольшей фотосинтетической активностью выделялся сорт Фараон (8,80 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), а в 2012 г. сорта Алла и Спартак (16,02 и 14,17 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ соответственно). (Таблица 24).

Таблица 24 – Интенсивность фотосинтеза ($\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) листьев (Л) и прилистников (П) у сортов гороха посевного

Сорт, генотип (перспективная линия)	Год						среднее	
	2010		2011		2012			
	Л	П	Л	П	Л	П	Л	П
Рас 657/7	16,57	4,28	8,07	6,26	9,88	8,93	11,51	6,49
Темп	4,29	3,50	6,23	5,08	11,69	8,65	7,40	5,74
Фараон	-	11,30	-	8,80	-	13,41		11,17
Алла	-	9,48	-	6,25	-	16,02		10,58
Спартак	-	6,88	-	7,21	-	14,17		9,42
Среднее	10,43	7,09	7,15	6,85	8,81	11,01	8,15	8,63
НСР ₀₅	0,76	0,89	0,74	0,83	0,75	0,82	-	-

У сортообразцов, которые выделились в 2010 г. по интенсивности фотосинтеза листочков (Рас 657/7) и прилистников (Фараон), высокие показатели активности фотосинтеза отмечались и в последующие годы исследований. В связи этим их можно рассматривать в качестве источников для селекции культуры гороха на высокую интенсивность фотосинтеза.

Сильное снижение интенсивности фотосинтеза листьев у сортов гороха было обусловлено прежде всего недостатком влаги и наличием высоких температур воздуха, особенно в критическую для растений фазе – цветение. В результате проведенных специальных вегетационных опытов было установлено, что уменьшение влажности почвы с 70% до 30% от полной влагоемкости приводит у сортообразцов гороха к снижению интенсивности фотосинтеза в среднем 2,4 раза. (Таблица 25).

Таблица 25 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и температура листочка и прилистника в зависимости от влажности почвы* у сортов гороха разных периодов селекции в фазе плоского боба, данные вегетационного опыта 2016 г. (*Контроль – 70% от ПВ, опыт – 30% от ПВ, темп. воздуха – 31,9 °С)

Сорт	ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с				Температура листочка и прилистника, °С	
	прилистник		листочек		контроль*	опыт*
	контроль*	опыт*	контроль*	опыт*		
Местный сорт						
К-1691	9,27	3,63	6,63	3,63	32,7	32,8
Старый сорт						
Норд	9,51	3,72	-	-	32,5	32,7
Современные сорта						
Фараон	9,66	3,3	-	-	31,7	32,6
Темп	9,75	3,36	7,65	3,42	30,7	32,1
Среднее	9,71	3,33	-	-	31,2	32,4
Среднее по сортам	9,55	3,50	7,14	3,53	31,9	32,6

Положение усугубляется и тем, что в селекции зернового гороха намечилось выраженное падение устойчивости растений к стрессовым воздействиям среды и ухудшение качества получаемой продукции (Амелин А.В., 2012), что отмечается и у других сельскохозяйственных культур (Молчан, И.М. и др., 1996; Удовенко Г.В., 1995).

5.2.5 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений

Известно, что по отношению к интенсивности солнечного света виды растений разделяются на светолюбивые и теневыносливые (Зеленский М.И., Агаев М.Г., 2007). Светолюбивым генотипам свойственна высокая

интенсивность фотосинтеза, а теневыносливым – низкая (El Sharkawy M.A., Hesketh J., 1965; Lush W.M., Rawson H.M., 1979). Однако данные видовые и сортовые особенности культурных растений в селекции пока не учитываются, что существенно снижает ее эффективность и производства в целом. Поэтому изучению этого вопроса в своих исследованиях мы придавали особое значение.

Полученные экспериментальные данные показывают, что фотосинтетическая система растений современных сортов гороха посевного существенно различается по отношению к свету. (Таблица 26).

Таблица 26 – Интенсивность фотосинтеза ($\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) прилистников растений при разных режимах освещения у перспективных зерновых сортов гороха усатого типа, 2017 г.

Сорт	Интенсивность освещения, $\mu\text{моль (квантов)}/\text{м}^2\text{с}$		
	300	1000	1700
С высокой отзывчивостью на инсоляцию (увеличение ИФ более чем 2раза)			
Немчиновский 50	8,93	12,52	16,40
Оптимус	7,13	13,21	15,08
Спартак	7,03	15,23	15,74
Фрегат	4,79	12,23	16,92
Таловец 90	7,07	12,72	15,76
Альянс	8,23	13,31	15,85
Фонеер	4,96	11,20	15,26
среднее	6,49	11,32	15,73
С низкой отзывчивостью на инсоляцию (увеличение ИФ менее чем 2 раза)			
Немчиновский 100	7,22	12,69	13,37
Ракул	5,91	11,32	13,47
Шеврон	6,10	10,90	11,75
Кадет (прилистник)	6,00	14,42	12,83
Волжанин	4,99	5,92	14,18
Флагман	6,46	13,63	12,47
Ватан	6,27	14,62	8,71
среднее	6,51	13,25	12,93
НСР ₀₅	0,84	1,02	1,12

Почти половина изученных сортов характеризовались высокой отзывчивостью фотосинтеза на инсоляцию, а другая часть низкой. У зерновых сортов гороха усатого типа интервал генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза листьев при освещенности 300 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$

составлял 4,79-8,93 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, при 1000 – 5,92-15,23 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$., при 1700 – 8,71-16,92 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$

Наиболее отзывчива фотосинтетическая система на инсоляцию у безлисточковых сортов (Спартак и Гамбит), тогда как у обычных листочковых (Темп) она более сдержана (Рисунок 130).

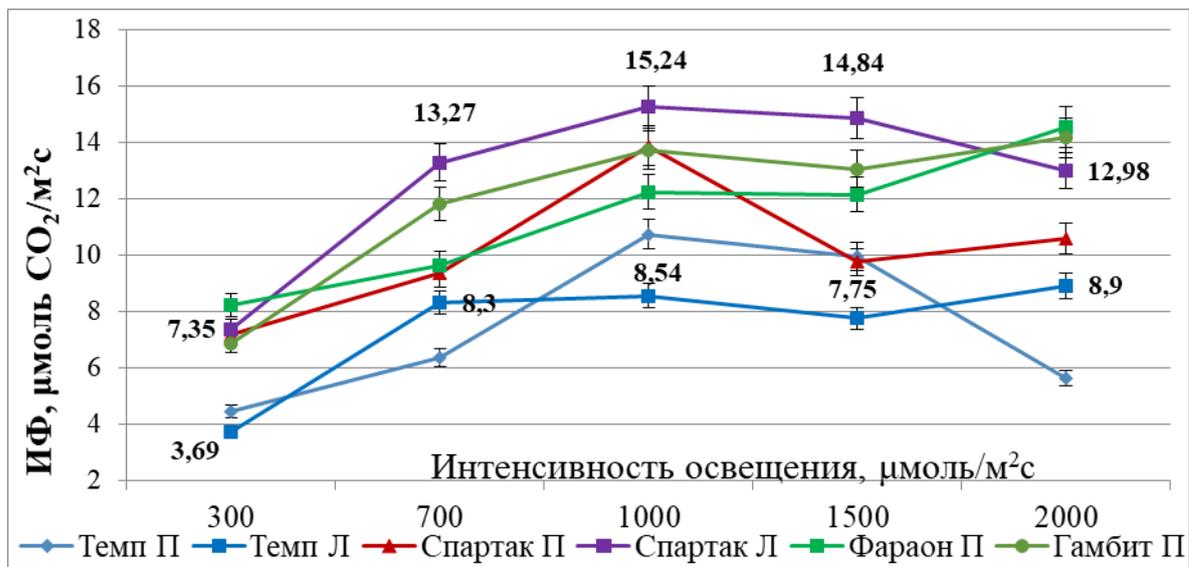


Рисунок 130 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от интенсивности освещения у сортов гороха в фазе плоского боба, 2018 г.
Обозначения: П – прилистник, Л – листочек

Очевидно, что это не случайность, а вполне закономерный результат селекции. А.В. Амелиным (1998) установлено, что в результате селекции гороха посевного на зерно у вновь создаваемых сортов существенно повышается светолюбивость. Это происходит вследствие того, что создаются сорта менее облиственные, более короткостебельные и устойчивые к полеганию, с хорошей светопропускной способностью агроценоза. У сортов с усатой формой листа светопропускная способность агроценоза еще больше усиливается, а в хлорофиллсодержащих органах резко повышается фотовосстановительная активность хлоропластов: по сравнению с листочковыми сортами возрастает в среднем на 41% в фазе 7...8 настоящих листьев и на 25% – в фазе образования бобов (Амелин А.В., 1992; Амелин А.В.,

и др., 1997). В результате сделан вывод, что сорта гороха усатого морфотипа более светолюбивы и отзывчивы на увеличение интенсивности освещения.

Результаты нашего исследования этот вывод полностью подтвердили. В специальных опытах показано, что при усилении освещения с 300 до 1700 мкмоль/м²с у сортов усатого типа интенсивность фотосинтеза прилистников увеличивается почти в 2 раза – с 6,5 до 12,8 мкмоль СО₂/м²с, тогда как у сортов с традиционным (листочковым) морфотипом растений при тех же изменениях освещения ИФ листочков и прилистников возрастает в среднем только на 79%, а у морфотипа хамелеон – на 62%. При освещенности более 1000 мкмоль/м²с у обычного листочкового морфотипа и «хамелеон» интенсивность фотосинтеза даже несколько снижется – в среднем на 11% и 19%, в то время как у сортов с усатой формой листа отмечается дальнейшее ее увеличение – в среднем на 10% (Рисунок 131).

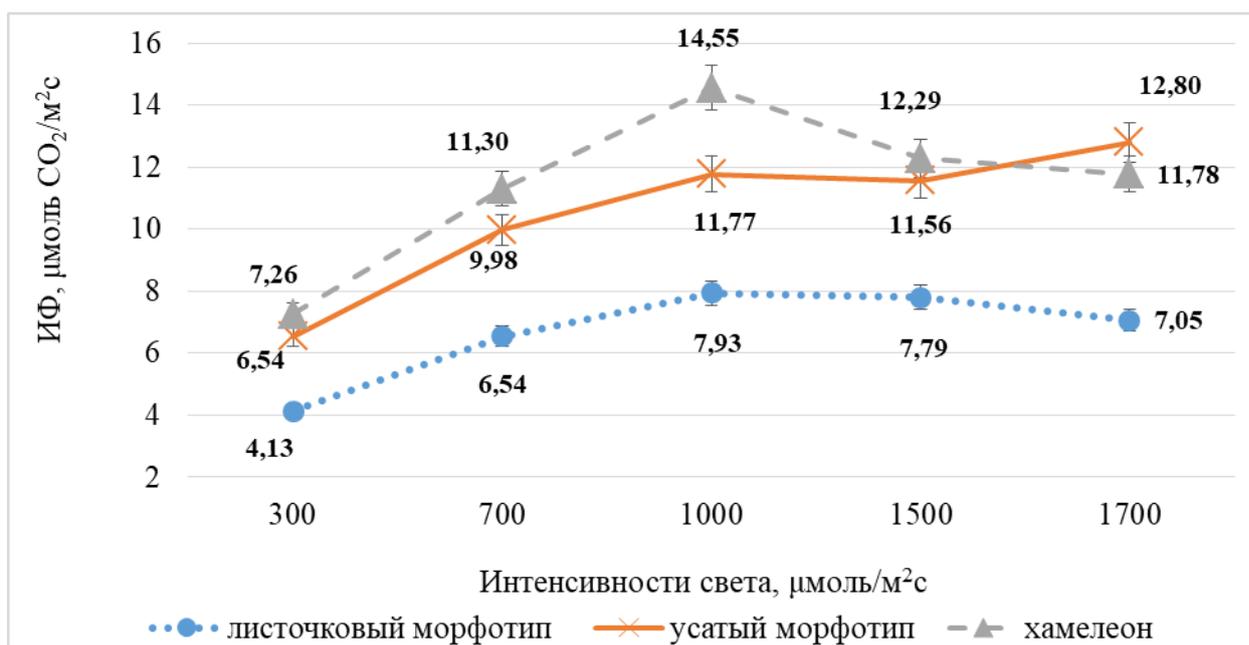


Рисунок 131 – Зависимость интенсивности фотосинтеза листочков и прилистников от интенсивности света у различных морфогенотипов гороха посевного, в среднем за 2011–2012, 2018 гг.

Следует отметить, что и внутри каждого морфотипа отмечается высокий генетический полиморфизм по норме реакции фотосинтетического аппарата на изменение инсоляции. По результатам экологического испытания,

проведенного в 2017 г. на Шатиловской СХОС, у новых зерновых сортов гороха усатого типа интервал генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза листьев при освещенности 300 мкмоль/м²с составлял 4,79–8,93 мкмоль СО₂/м²с, при 1000 – 5,92–15,23 мкмоль СО₂/м²с, а при 1700 – 8,71–16,92 мкмоль СО₂/м²с. То есть наиболее выраженные различия между сортообразцами гороха по реакции фотосинтеза на изменение инсоляции отмечаются при освещенности 1000 мкмоль/м²с, когда начинает проявляться световое насыщение. Это позволило условно разделить их на 2 группы: с высокой отзывчивостью фотосинтеза на увеличение инсоляции (рост ИФ более чем в 2 раза), и с низкой – рост ИФ менее чем в 2 раза. В 1-й группе сортообразцов наиболее выраженной отзывчивостью фотосинтеза на усиление света выделялись сорта Фрегат (увеличение ИФ в 3,5), Фонеер (увеличение ИФ составляло 3,1 раза) и др., а самой низкой – сорта 2-й группы Ватан и Флагман: ИФ возрастала всего в 1,6 раза (см. Таблица 26).

Таким образом, сортообразцы гороха посевного существенно различаются по реакции фотосинтетической системы растений на изменение светового режима. Наиболее выраженные различия между сортообразцами культуры по отношению к свету отмечаются при освещенности 1000 мкмоль/м²с, когда наступает световое насыщение фотосинтеза. У генотипов гороха с усатой формой листа оно проявляется при более высокой инсоляции, по сравнению с традиционными листочковыми сортами. Данные такого характера указывают на то, что в селекции культуры можно проводить целенаправленную работу по созданию, как светлюбивых, так и теневыносливых сортов. Реализация данного направления позволила бы существенно повысить эффективность не только самой селекции, но и сельскохозяйственного производства в целом.

6 ВИДОВЫЕ И СОРТОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА, ТРАНСПИРАЦИИ И УСТЬИЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ ЛИСТЬЕВ У СОИ

6.1 Видовые особенности фотосинтетической, транспирационной и устьичной активности листьев растений

Видовая специфичность сои определяется особенностями строения листового аппарата, архитектоникой растений и посева культуры в целом.

6.1.1 Активность реакций световой и темновой фазы фотосинтеза листьев

Результаты исследования показали, что у культуры сои, так же как и у гороха посевного, более высокая активность реакций фотосинтеза отмечается у листьев верхних ярусов растений (третьего сверху): квантовый выход флуоресценции хлорофилла и активность их электронно-транспортной цепи были выше по сравнению с листьями средних ярусов в среднем на 33,1% и 47,3%, а нижних – на 83,0% и 83,1% соответственно (Рисунок 132).

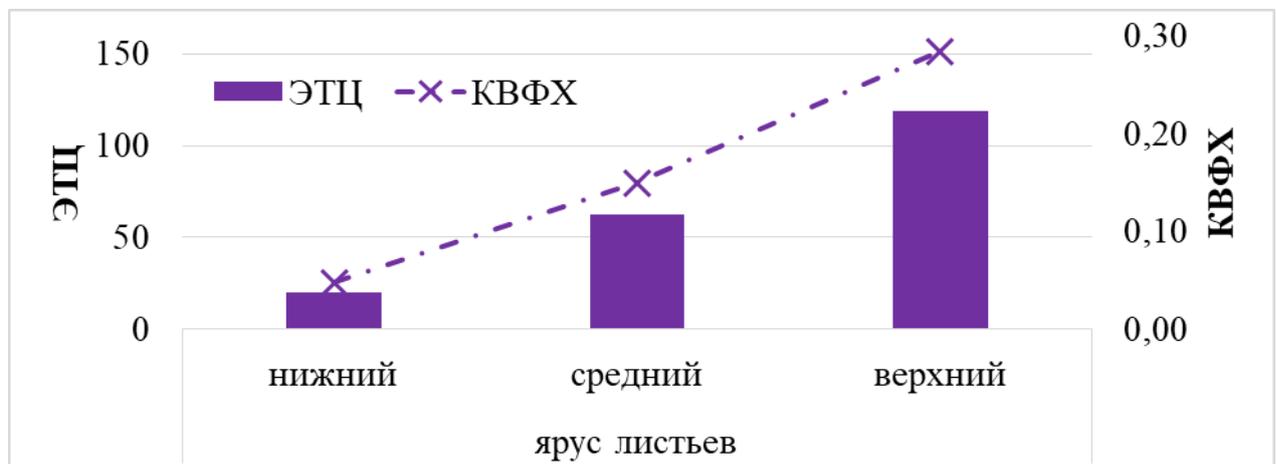


Рисунок 132 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев разных ярусов растений сои в фазе плодообразования, в среднем за 2011, 2017–2018 гг.

Во многом схожая ярусная изменчивость проявлялась и по активности реакций темновой фазы фотосинтеза листьев. У растений сои интенсивность фотосинтеза верхних листьев была выше по сравнению со средними и нижерасположенными в среднем на 41,1 и 78,5 % (Рисунок 133).

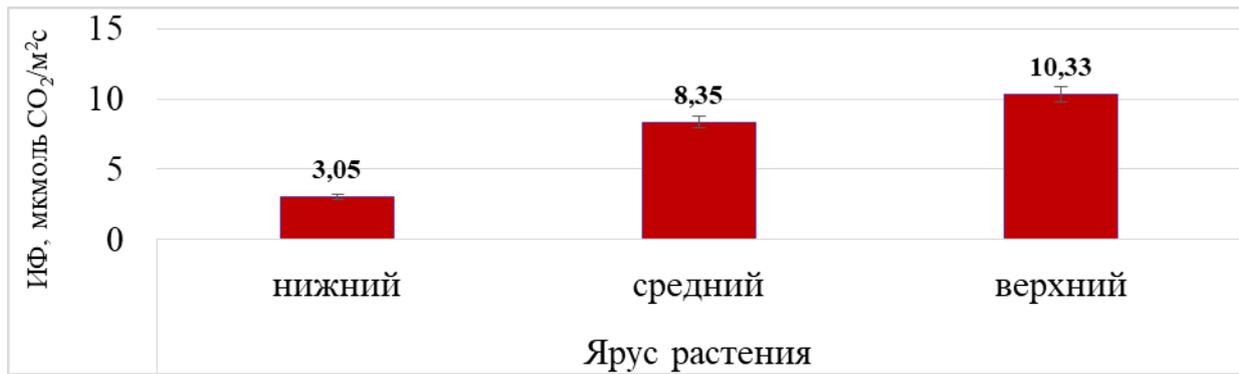


Рисунок 133 – Интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов растений сои в фазе плодообразования, в среднем за 2010–2012, 2017–2018 гг.

Активность верхних листьев существенно возрастала по мере роста и развития растений, достигая пика во время формирования и массового налива плодов. В период развития «плоский боб – зеленая спелость бобов» КФВХ листьев был на 26,0 и 13,0 %, а активность ЭТЦ на 14,4 и 6,4 % выше, чем в фазе ветвления и цветения, соответственно (Рисунок 134).

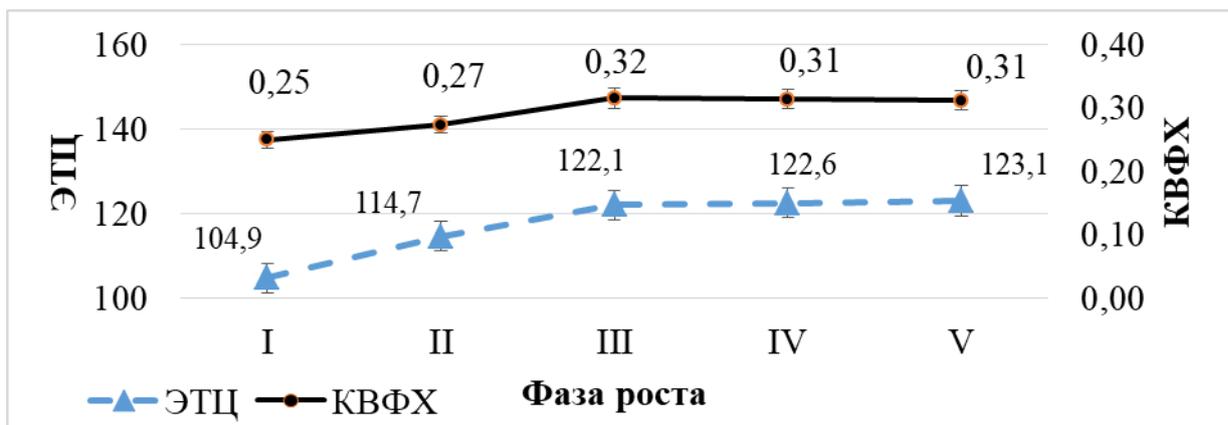


Рисунок 134 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев в онтогенезе растений сои, в среднем за 2011, 2017–2018 гг.

Обозначения: фазы: I – ветвление, II – цветение, III – плоский боб, IV – зеленая спелость бобов

Схожим путем осуществлялась в онтогенезе и ассимиляция СО₂ листьями растений. Ее активность вначале увеличивалась до образования у растений плоского боба (в среднем на 36,0%), а затем резко снижалась (в среднем на 43,2%) к фазе зеленой спелости бобов (Рисунок 135).

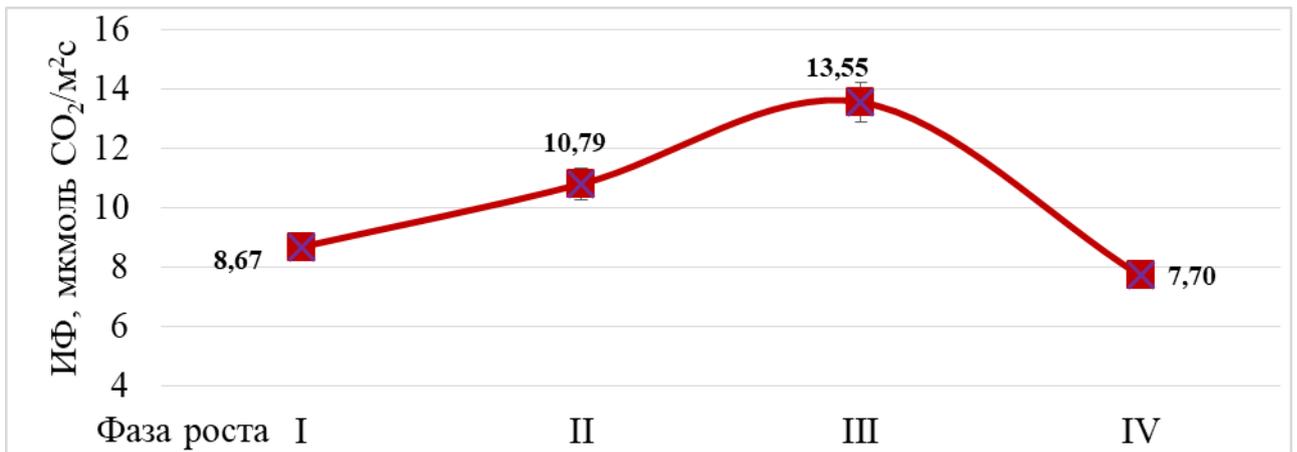


Рисунок 135 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе растений сои, в среднем за 2010–2012, 2017–2018 гг.

Обозначения: фазы: I – ветвление, II – цветение, III – плоский боб, IV – зеленя спелость бобов

В течение дня активность световых реакций фотосинтеза листьев изменялась у сои по-разному. К примеру, квантовый выход флуоресценции хлорофилла был высоким у растений лишь в утренние (8:00) и в предвечерние (18:00) часы, а в остальное время (с 10:00 до 16:00 часов) небольшим. В то же время активность электронно-транспортной цепи листьев оставалась высокой не только в утреннее и вечернее, но и в дневное время. Между величиной КВФХ и активностью ЭТЦ коэффициент корреляции был отрицательным и составлял $-0,95$ (при $P \leq 0,05$) (Рисунок 136).

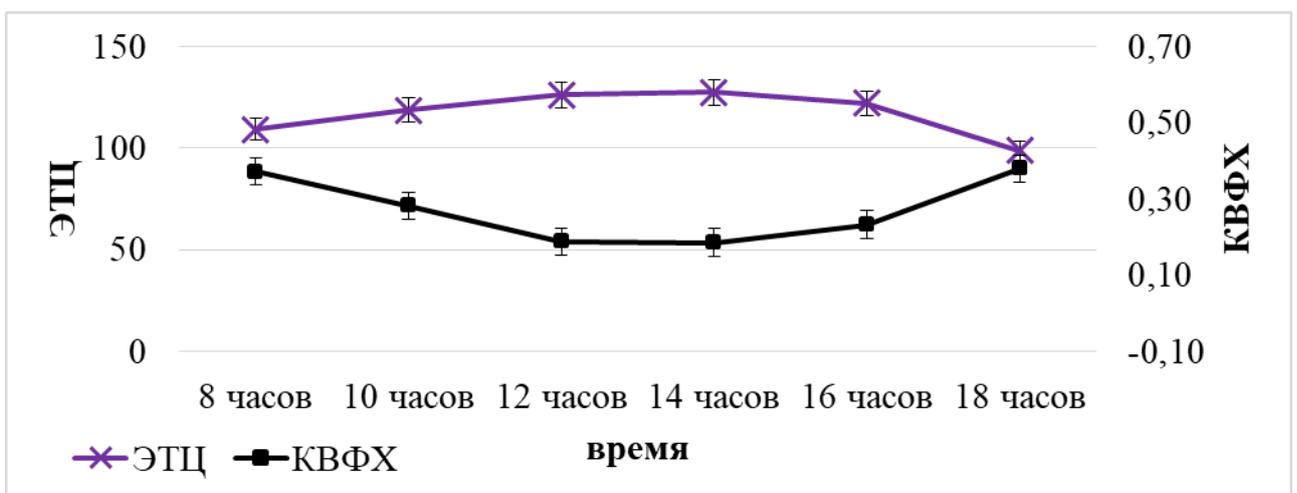


Рисунок 136 – Дневная динамика квантового выхода флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев у растений сои в фазе плодообразования, в среднем за 2011, 2017–2018 гг.

При этом ассимиляция CO_2 листьями растений слабо была сопряжена с характером проявления световых реакций фотосинтеза: наблюдалось два пика ее активности – в 9:00 и 15:00 часов по московскому времени. Причем второй пик был более высоким в среднем на 7%. То есть ИФ листьев растений сои наиболее активно осуществляется в послеобеденное время (с 14:00 до 16:00), когда отмечаются высокая инсоляция и температура воздуха (Рисунок 137).

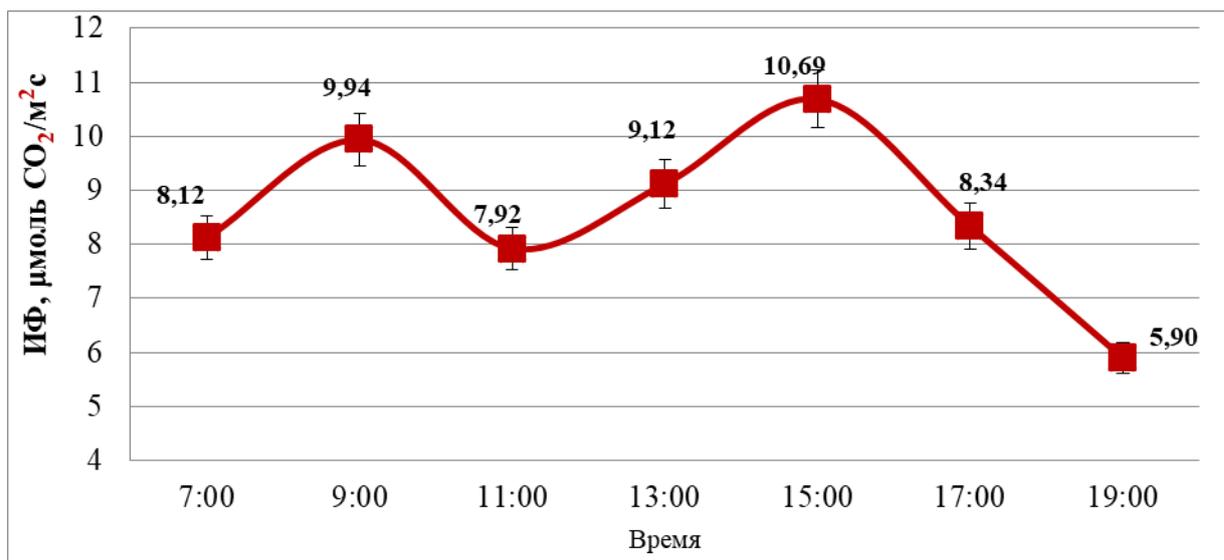


Рисунок 137 – Динамика дневной интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев у растений сои в фазе плодообразования, в среднем за 2010–2012, 2017–2018 гг.

Выявленные онтогенетические особенности проявления фотосинтетической активности листьев у сои, по-видимому, объясняются ее требованиями к условиям выращивания, в частности к инсоляции. Результаты модельных опытов с различными режимами освещения показали, что у теплолюбивой культуры сои с повышением инсоляции резко растет и интенсивность фотосинтеза листьев, а ее стабилизация наступает, когда освещенность листьев достигает уровня 1700...2000 $\mu\text{кмоль}/\text{м}^2\text{с}$. При увеличении инсоляции с 300 до 1500 $\mu\text{кмоль}/\text{м}^2\text{с}$ ИФ листьев возрастала на 42,4%, а с 1500 до 2000 $\mu\text{кмоль}/\text{м}^2\text{с}$ ее прирост составлял всего 2,1% (Рисунок 138).

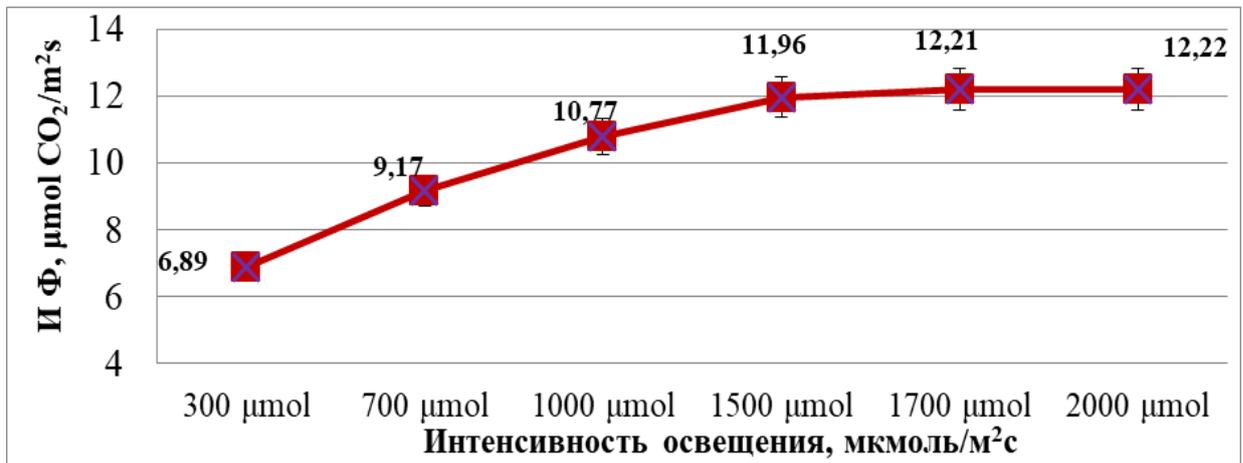


Рисунок 138 – Интенсивность фотосинтеза листьев у растений сои в зависимости от интенсивности освещения в фазе плоского боба, в среднем за 2010-2012, 2017-2018 гг.

Однако реакция световой фазы фотосинтеза листьев на изменение инсоляции существенно отличалась. У растений сои квантовый выход флуоресценции хлорофилла был высоким только при низкой освещенности – 300 мкмоль (квантов)/м²с, а с ее повышением он резко убывал: при освещенности 2000 мкмоль (квантов)/м²с его величина была ниже в среднем на 79,6%. Активность же электронно-транспортной цепи, наоборот, при освещенности 300 мкмоль (квантов)/м²с была самой низкой, а при 1000 мкмоль (квантов)/м²с – самой высокой: ее увеличение в среднем 43,1% (Рисунок 139).

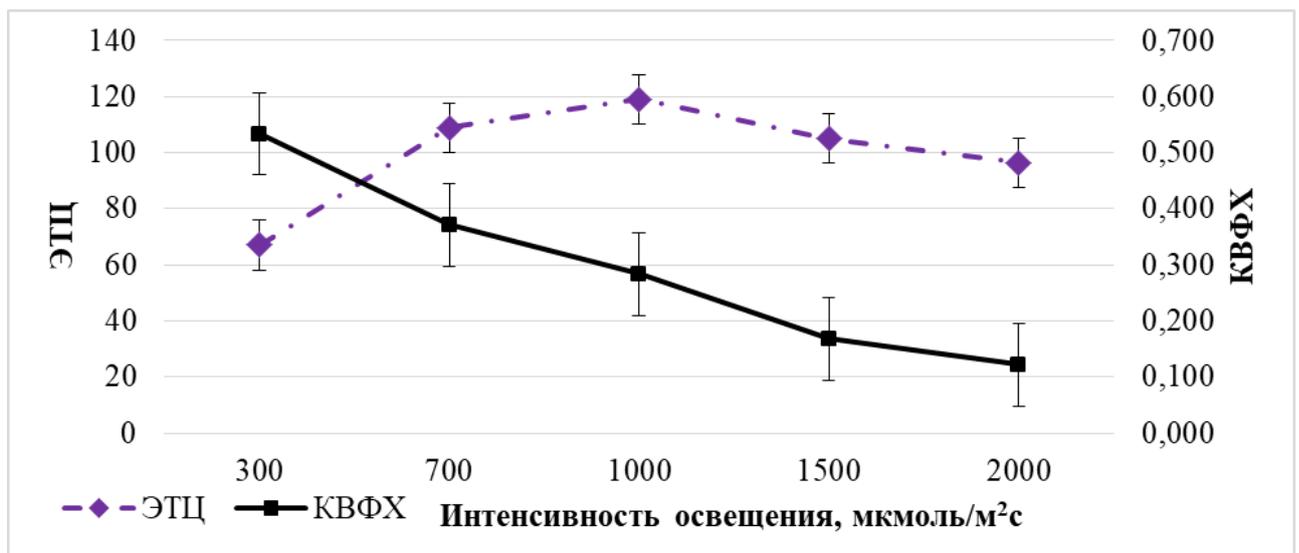


Рисунок 139 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев сои в зависимости от режима освещения в фазе плоского боба, в среднем за 2011, 2017–2018 гг.

Данные такого характера, по-видимому, указывают на то, что солнечная активность в Центрально-Черноземном регионе РФ не является лимитирующим фактором активности реакций светофой фазы фотосинтеза у культуры сои.

6.1.2 Транспирационная активность и ее влияние на фотосинтез листьев

У растений сои интенсивность транспирации листьев в фазу плоского боба варьировала по годам вегетации от 3,94 до 7,31 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$ (Рисунок 140).

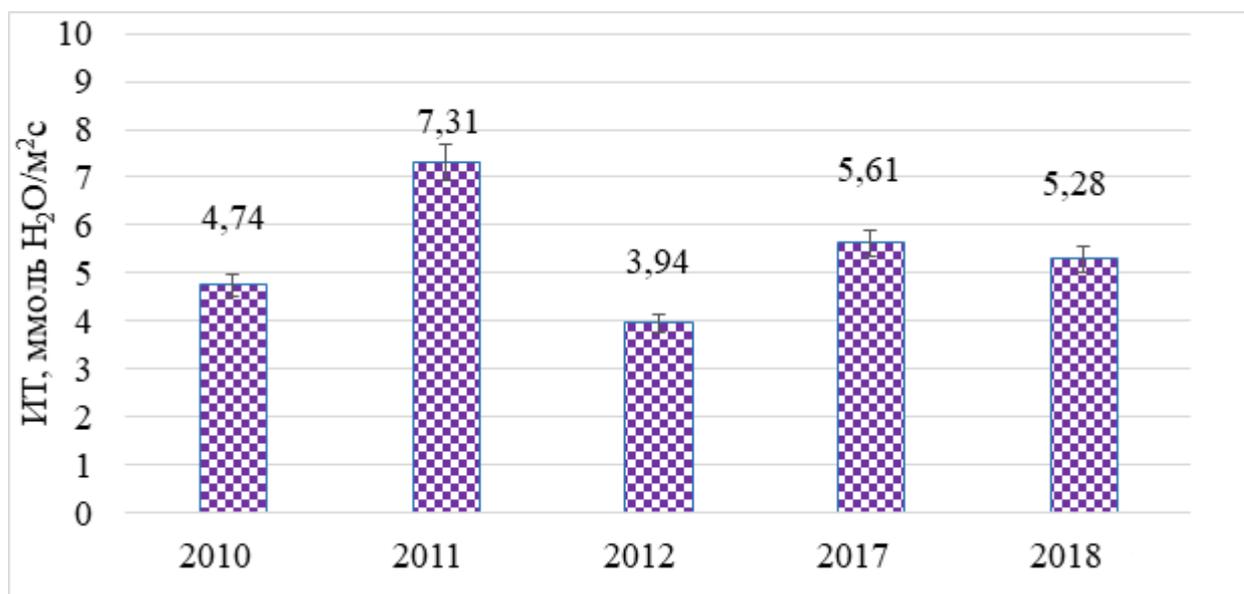


Рисунок 140 –Интенсивность транспирации (ИТ) и фотосинтеза (ИФ) листьев у сои в фазе плодообразования

В онтогенезе интенсивность транспирации резко возрастает при переходе растений к генеративному периоду развития, достигая максимума к фазе массового образования плодов, когда наиболее активно протекают биосинтетические процессы. При переходе растений от фазы бутонизации к фазе формирования плоского боба отмечалось увеличение интенсивности транспирации в среднем на 40,4%, а к моменту полного формирования семян в бобах (фаза зеленой спелости) ее величина, наоборот, снижалась с 8,22 до 4,26 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$, то есть на 48,2% (Рисунок 141).

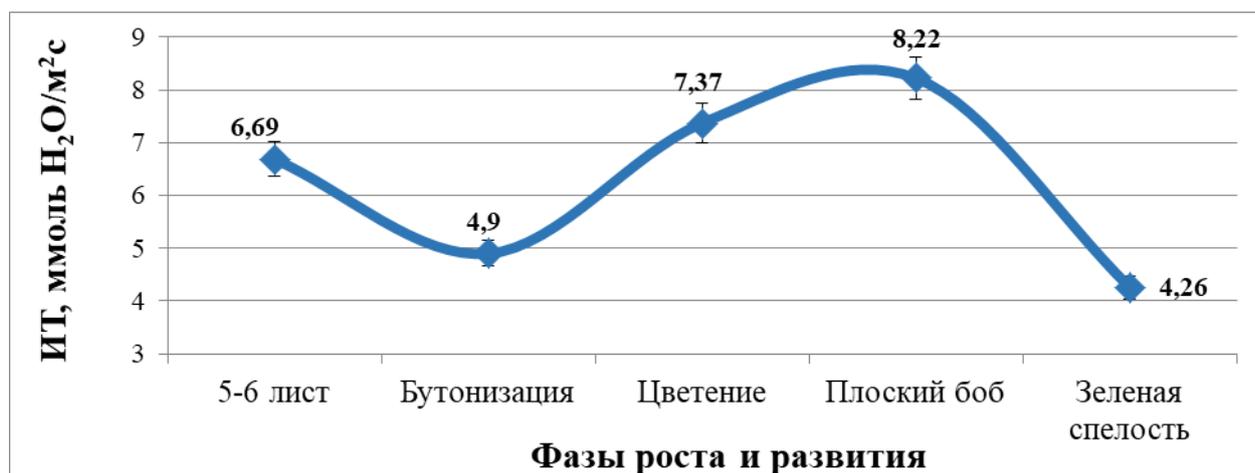


Рисунок 141 – Интенсивность транспирации (ИТ) листьев у растений сои в разные фазы роста при 70% влажности почвы от ПВ, 2015–2016 гг. (вегетационный опыт)

При этом между транспирационной и фотосинтетической активностью листьев *Glycine max (L.) Merr.* установлена тесная положительная связь, которая четко проявлялась на протяжении всего вегетационного периода развития растений. Коэффициент корреляции между двумя этими показателями был достаточно высоким и составлял в среднем за вегетацию +0,91, что достоверно при $P=0,05$. Наиболее тесная связь отмечена в фазе 5-6 настоящих листьев и в период массового налива семян – «плоский боб – зеленая спелость бобов» (Таблица 27).

Таблица 27 – Значение коэффициента корреляции между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью транспирации листьев у растений сои в разные фазы роста

Фаза роста	5-6-й лист	Бутонизация	Цветение	Плоский боб	Зеленая спелость
Коэф. коррел.	0,93	0,86	0,85	0,97	0,96

Нами также показано, что у растений сои в фазе плоского боба наибольшей транспирационной активностью обладают листья, прежде всего расположенные в верхнем ярусе растений как наиболее молодые и освещенные, имеющие повышенную плодовую нагрузку. Интенсивность испарения ими воды (3-4 узел главного побега сверху) составляла 5,22 ммоль Н₂О/м²с, средних – 3,95 ммоль Н₂О/м²с, нижних – 2,37 ммоль Н₂О/м²с. То есть активность

транспирации верхних листьев в 2,2 раза выше, по сравнению с нижерасположенными – 5-й узел снизу (Рисунок 142).

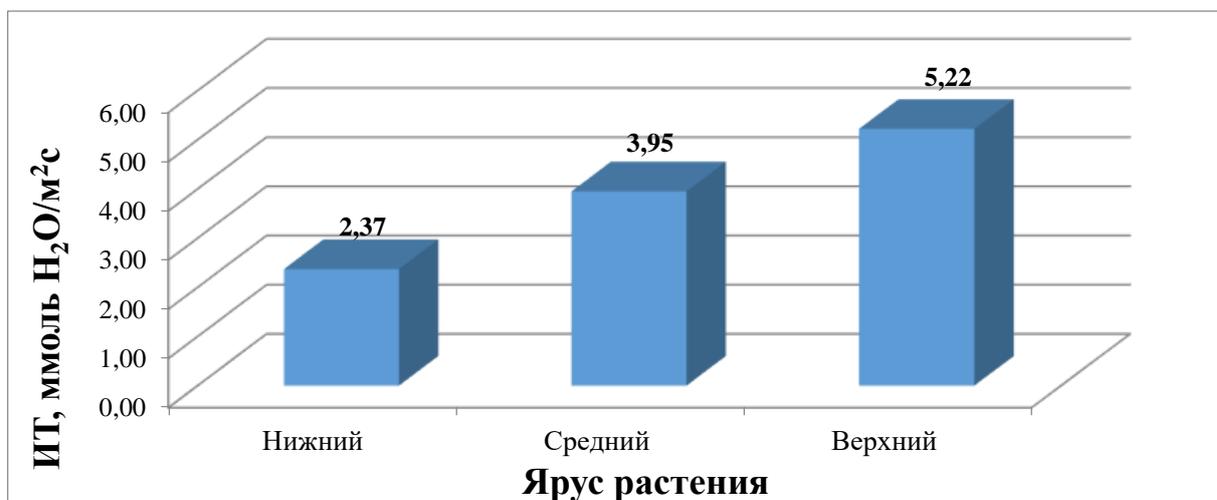


Рисунок 142 – Интенсивность транспирации (ИТ) листьев растений сои в зависимости от ярусного их расположения в фазе плоского боба, в среднем за 2010–2012, 2017–2018 гг.

Такую ярусную изменчивость интенсивности транспирации, очевидно, можно объяснить и тем, что нижние листья физиологически более старые и в период налива семян в них начинают активно проявляться деструктивные процессы, что приводит, в частности, к резкому ухудшению устьичной проводимости и, как следствие, снижению транспирационной активности (Савельева Е.М. и др., 2014).

Кроме этого, установлено, что на интенсивность транспирации листьев сои значительное влияние оказывает время суток. По результатам полевых исследований 2017 г., наиболее интенсивно испаряли воду листья растений культуры с 9:00 до 13:00. Интенсивность транспирации в этот период составляла 5,39 ммоль H₂O/м²с, что было на 19,9% выше, чем в утренние часы (с 7:00 до 8:00) и на 42,3% – в послеобеденное время (с 15:00 до 17:00) (Рисунок 143).

При этом выявлена тесная ее связь с активностью фотосинтеза листьев. В среднем по всем дневным учетам коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью транспирации листьев был достоверным при $P \leq 0,05$ и составлял +0,68. Наиболее значимая связь этих двух физиологических процессов отмечена в полуденное время, когда отмечалась и

самая высокая их активность, а самая низкая – в утренние и послеполуденные часы. Значение коэффициента корреляции между ИФ и ИТ в период учета с 6 до 8:00 часов было равно +0,46, с 12 до 13:00 часов: +0,84, а в 17:00: +0,65.

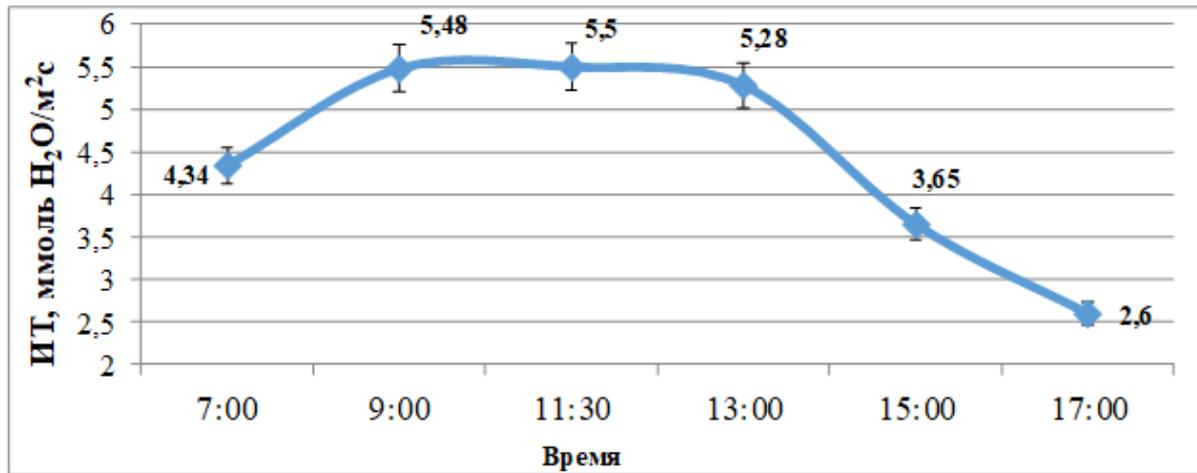


Рисунок 143 – Дневной ход интенсивности транспирации (ИТ) у растений сои в фазе цветения, 2017 г.

Характер связи транспирационной и фотосинтетической активности листьев, в свою очередь, существенно влиял на эффективность использования воды растениями. Показано, что у культуры сои высокая ЭИВ достигается за счет активного фотосинтеза листьев и умеренной интенсивности их транспирации. В годы исследований наиболее высокая ЭИВ отмечалась у растений в 2012 и 2018 гг., а минимальной она была в 2011 и 2017 гг. (Рисунок 144).

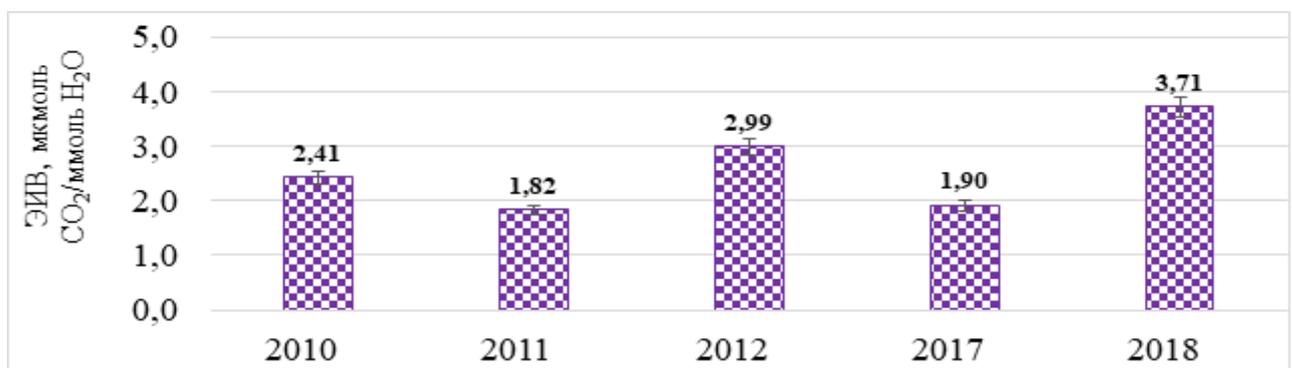


Рисунок 144 – Эффективность использования воды (ЭИВ) листьями растений сои в фазе плодообразования в зависимости от года исследования

Таким образом, у растений сои транспирационная активность листьев заметно влияет на активность реакций фотосинтеза, что существенно зависит

от места расположения листьев на растении, времени суток, фазы роста и периода развития.

6.1.3 Устьичная проводимость и ее влияние на интенсивность фотосинтеза и транспирацию листьев растений

Устьичная проводимость листьев является важным механизмом регулирования и обеспечения эффективности процессов транспирации и фотосинтеза (Atkinson C.J. et al., 2000) и вследствие этого значимо может влиять на интенсивность роста растений и формирование конечного урожая (Li F. et al., 2002, Ort D.R. et al., 2015). Поэтому представляется весьма актуальным проводить учет устьичной проводимости листьев культурных растений, чтобы эффективно влиять не только на их транспирацию и фотосинтез, но и в целом на продукционный процесс (Farquhar G.D., et al., 1989).

По экспериментальным данным вегетационных опытов, у растений вида *Glycine max* (L.) Merr. наиболее заметно проявляется активность устьица листьев в период плодообразования и массового налива семян, а затем начинает медленно снижаться, достигая минимальных значений к фазе зеленой спелости бобов (Рисунок 145).

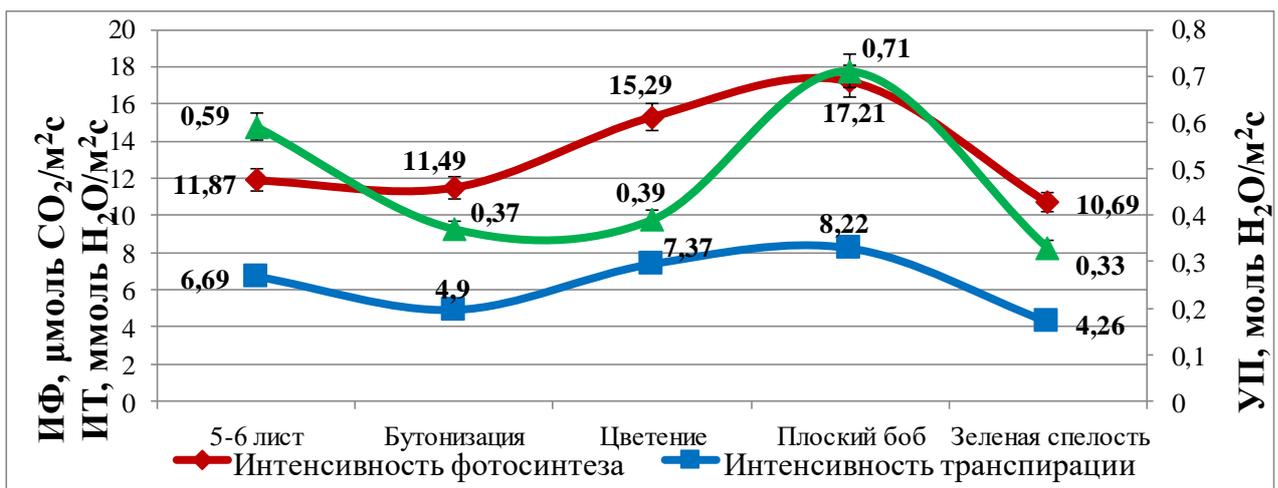


Рисунок 145 – Изменение устьичной проводимости (УП), интенсивности фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) в онтогенезе растений сои при 70% влажности почвы от ПВ, данные вегетационного опыта, 2015–2016 гг.

В фазе плоского боба значение данного показателя у опытных растений сои была в среднем на 20%, 92%, 82% и 115% соответственно больше по сравнению с фазами «5-6 настоящих листьев», «бутонизация», «цветение» и «зеленая спелость бобов» (см. Рисунок 145).

Выявленные в онтогенезе растений сои различия по устьичной проводимости листьев были тесно связаны с характером проявления у растений транспирационной и фотосинтетической активности. Коэффициент корреляции между устьичной проводимостью, транспирационной и фотосинтетической активностью листьев составлял в вегетационных опытах +0,78 и +0,63 соответственно, а в полевых условиях его значение по фазам роста варьировало от 0,48 до 0,62 (см. Рисунок 147).

Показано также, что устьичная проводимость листьев растений сои значительное влияние оказывает и на ярусную изменчивость транспирационной и фотосинтетической активности. Как и у других сельскохозяйственных культур, наибольшей устьичной проводимостью, интенсивностью транспирации и фотосинтеза обладают листья, расположенные в верхнем ярусе растений (Рисунок 146).

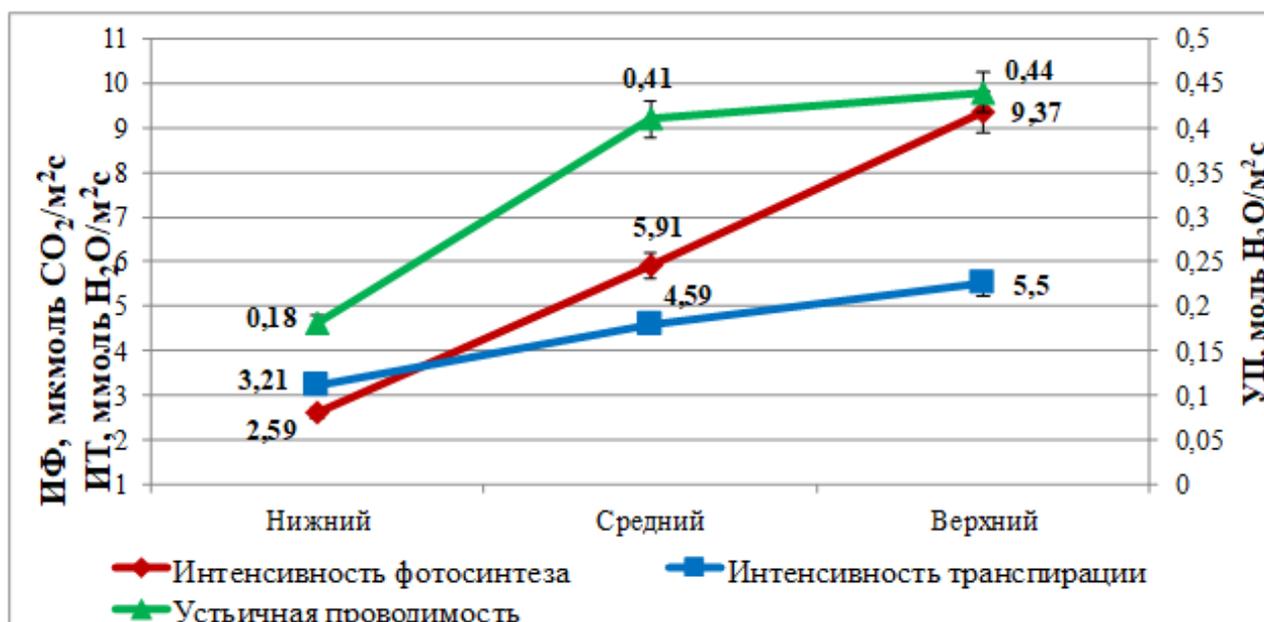


Рисунок 146 – Устьичная проводимость паров воды (УП), интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) у разных по расположению листьев растений сои в фазе плоского боба, 2017–2018 гг.

Величина данного показателя у нижних листьев была в среднем в 2,3 раза меньше, чем у листьев средних ярусов, и в 2,4 раза – по сравнению с верхними. Коэффициент корреляции ИФ с УП был достаточно высоким и составлял в среднем по ярусам 0,98, а между ИТ и УП его величина равнялась 0,93 (см. Рисунок 146).

Во многом схожие результаты по устьичной проводимости листьев разных ярусов у культурных растений приводят и другие ученые (Амелин, А.В. и др., 2018, Савельева, Е.М. и др., 2014). Различную устьичную проводимость и ее влияние на ИФ и ИТ у листьев разных ярусов растений можно, очевидно, объяснить разными внешними условиями их функционирования и физиологическим возрастом (Савельева, Е.М. и др., 2014). Нижние листья, более затененные и старые по возрасту, в период налива семян в них начинают активно проявляться деструктивные процессы, что приводит, в частности, к резкому ухудшению устьичной проводимости и, как следствие, снижению их транспирационной и фотосинтетической активности. Тогда как верхние более молодые листья не только лучше освещены и обеспечены углекислым газом, но и несут основную плодовую нагрузку, что приводит к увеличению интенсивности их работы.

На ярусную изменчивость устьичной проводимости заметное влияние оказывали и погодные условия вегетации. Наиболее высокой она была в 2016 г., а самой низкой в 2015 г., равно как и активность фотосинтеза и транспирации листьев разных ярусов, что во многом было обусловлено различным водообеспечением (Рисунок 147).

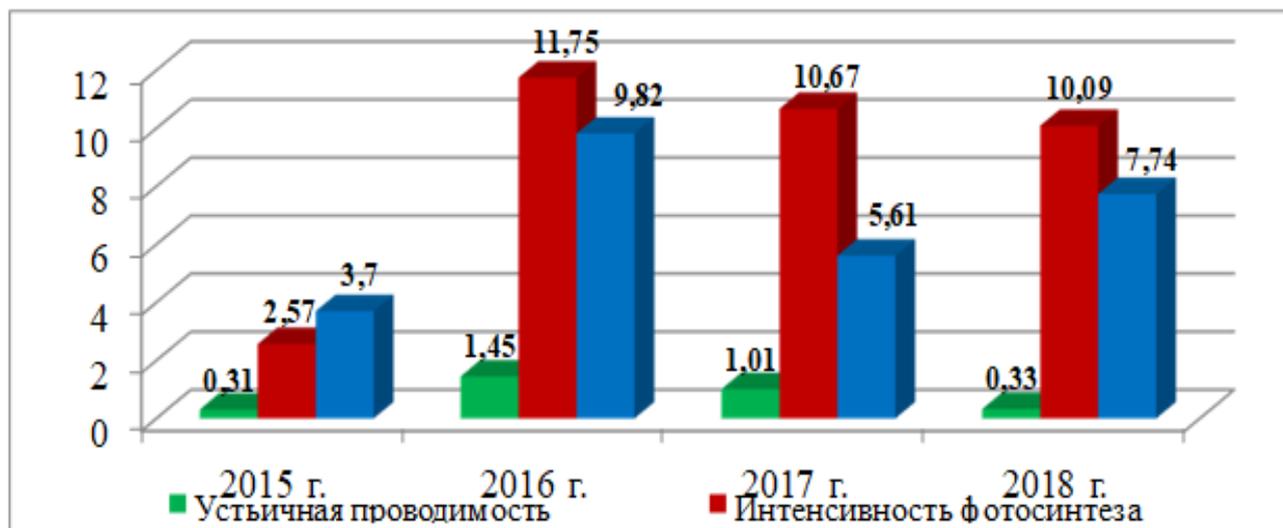


Рисунок 147 – Проводимость паров воды устьицами (УП, моль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2/\text{с}$), интенсивность фотосинтеза (ИФ, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2/\text{с}$) и транспирации (ИТ, ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2/\text{с}$) листьев растений сои в фазе плодообразования в зависимости от года исследования

В специальных вегетационных опытах показано, что при уменьшении влажности почвы с 70% до 30% от полной влагоемкости (ПВ) устьичная проводимость водяных паров снижается в 1,97 раза в фазе плоского боба и в 2,75 раза в фазе зеленой спелости бобов (Таблица 28).

Таблица 28 – Значение устьичной проводимости паров воды (УП) у листьев растений сои в зависимости от влажности почвы* в разные фазы роста, данные вегетационного опыта, 2015–2016 гг.

УП, моль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2/\text{с}$			
фаза плоского боба		фаза зеленой спелости	
контроль	опыт	контроль	опыт
0,71	0,38	0,33	0,12

*Примечание: контроль – 70% от ПВ, опыт – 30% от ПВ

В течение светового дня максимальные значения устьичной проводимости отмечались в период между 8:00 и 10:00 часами по московскому времени, а затем устойчиво снижались, достигая минимума к 17:00. В 9:00 величина УП составляла 0,92 моль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2/\text{с}$, тогда как в 11:30 она была меньше на 19,6 %, в 13:00 – на 21,7 %, в 15:00 – на 48,9 %, а в 17:00 – на 64,1 % (Рисунок 148).

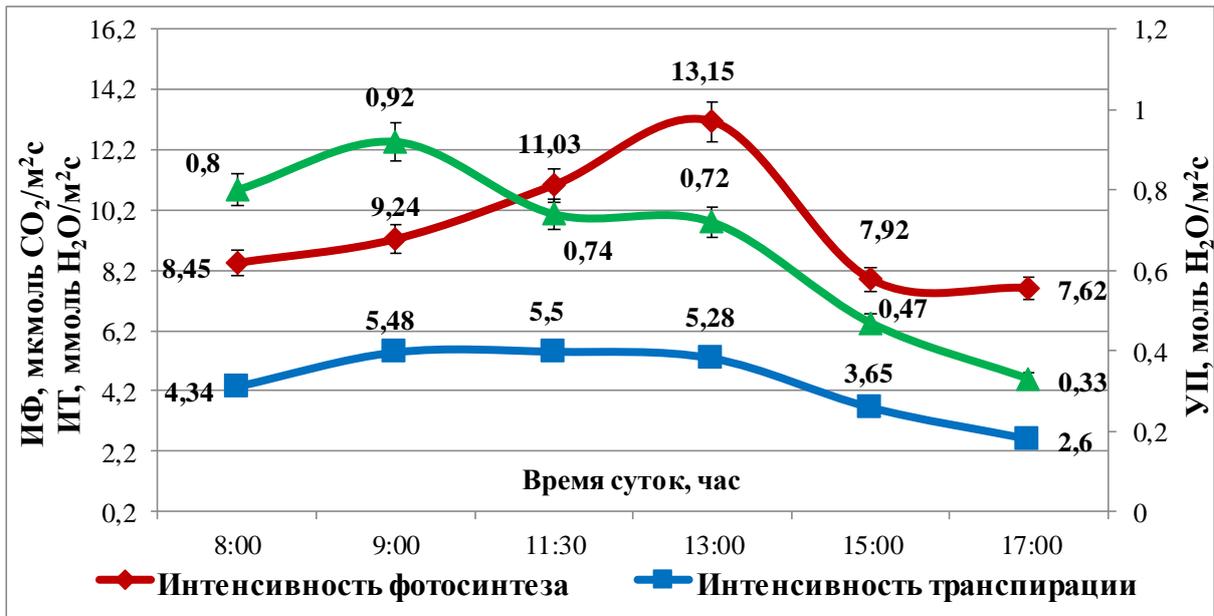


Рисунок 148 – Дневной ход устьичной проводимости (УП) молекул воды листьями растений сои в фазе цветения, 2017 г.

Низкая активность устьичной проводимости в ранние утренние часы (до 8:00), по-видимому, объясняется невысокой интенсивностью света и насыщенностью клеток водой, а резкий спад ее в послеобеденное время (после 13:00 часов) – экстремальным воздействием на листья повышенной температуры воздуха, которая достигает к этому времени максимальных значений, приводя к потере тургора клетками и эффективности фотосинтеза, что заставляет растения экономить воду, снижая тем самым транспирацию. В то же время снижение устьичной проводимости в вечернее время может быть связано с закрыванием устьиц в ночное время (Дустов Н.Ш., Акназаров О.А., 2013).

Таким образом, устьичная проводимость листьев сои выступает важным регулятором фотосинтеза и транспирации, без которых невозможны активный рост и развитие растений. Ее воздействие на процессы осуществляется посредством открытия и закрытия устьица листьев в зависимости от складывающихся погодных условий вегетации (Bertolli S.C. et al., 2012).

6.1.4 Влияние погодных условий на фотосинтез листьев растений

В зависимости от условий года вегетации активность световых реакций фотосинтеза листьев растений сои изменялась по-разному. Наибольший квантовый выход флуоресценции хлорофилла (0,763 отн. ед.) зафиксирован в 2011 г. в фазе плоского боба, а наименьшее его значение (0,310 отн. ед.) отмечалось в 2018 г., когда отмечался выраженный дефицит влаги. В то же время активность электронно-транспортной цепи в 2011 г., наоборот, была минимальной (75,94 отн. ед.), а в 2018 г. максимальной – 128,65 отн. ед. (Рисунок 149). Это показывает разные компенсаторные механизмы растений сои: в случае 2011 г. растения эффективнее поглощали кванты света с меньшей активностью передачи энергии по электрон-транспортной цепи между светособирающими комплексами и реакционным центром вследствие отсутствия в течении 2 недель дождей перед фазой плодообразования; а в 2018 г. образованию плодов предшествовали 2 недели активных осадков после продолжительного периода засухи, что в первую очередь отразилось на эффективности поглощения энергии солнца на фоне активной работы ЭТЦ.

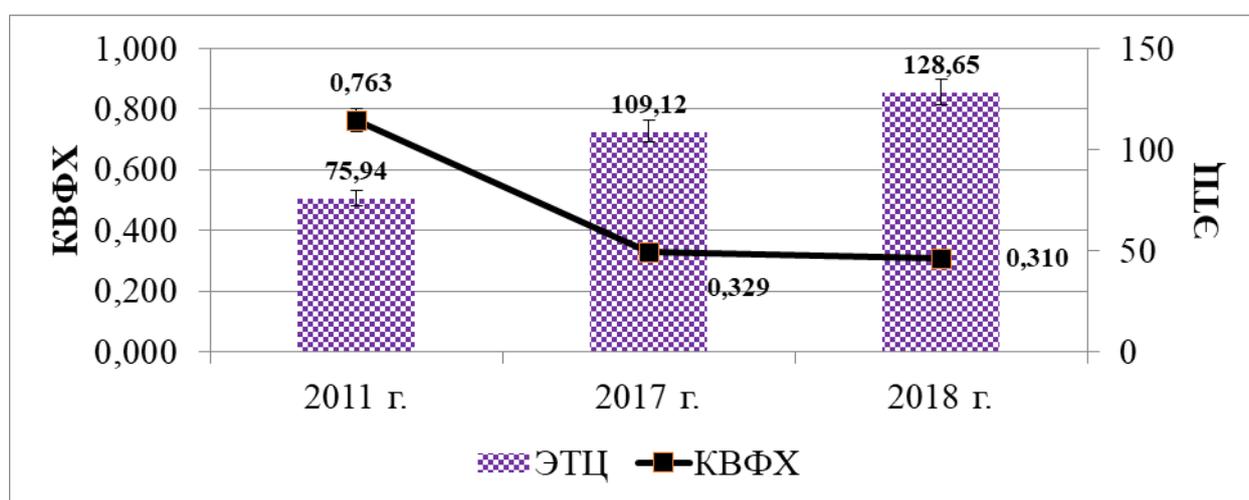


Рисунок 149 – Активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) и квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) листьев у растений сои в разные годы вегетации, фаза плодообразования

Интенсивность фотосинтеза, напротив, от условий года зависела в меньшей степени и изменялась от 10,09 до 12,99 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ или в пределах 20%. При

этом прослеживается по годам вегетации большая сопряженность ее с квантовым выходом, а не с активностью электронно-транспортной цепи. В 2011 г. значения ИФ и КВФХ были у растений культуры в среднем на 17,1% и 58,2% больше по сравнению с 2017 и 2018 гг. (Рисунок 149 и 150).

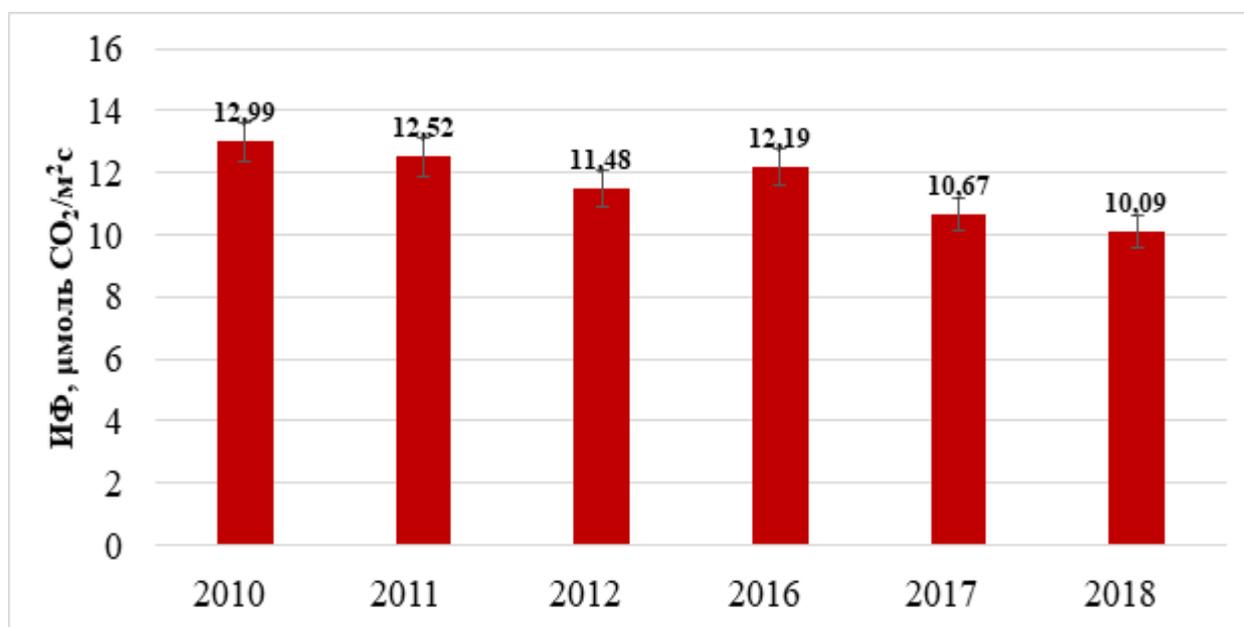


Рисунок 150 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев сои в разные годы исследования в фазе плоского боба

На фотосинтетическую активность листьев в годы вегетации значительное влияние оказывало прежде всего увлажнение. К примеру, метеорологические условия 2011 г. в целом не были экстремальными для роста и развития растений. В период формирования и налива бобов (июнь и июль) осадков выпало всего лишь на 21,8% меньше среднемноголетней нормы, а погодные условия во время созревания и уборки вообще были близки к оптимальным (см. Рисунок 10), что и сказалось благоприятно на активности фотосинтеза.

В 2017 г. во 2-й и 3-й декадах июня и 1-й декаде июля, когда у растений формировались бобы и происходил активный налив семян, количество осадков было существенно ниже средней многолетней нормы. Но особенно засушливыми были погодные условия во время формирования бобов и налива семян в 2018 г.: в июне температура воздуха была выше на 1,2 °С, а количество

осадков на 76% ниже среднеголетних значений. Аналогичная погода наблюдалась и в 1-й декаде июля (см. Рисунок 16, 17), что негативно повлияло на активность фотосинтеза листьев растений сои.

Негативно сказывалась на активности фотосинтеза и высокая температура воздуха: прослеживается обратная связь интенсивности фотосинтеза с температурой воздуха. В полевых условиях 2017 г. коэффициент корреляции между данными показателями был отрицательным и составлял по фазам роста в среднем $r = -0,30$ (Рисунок 151).

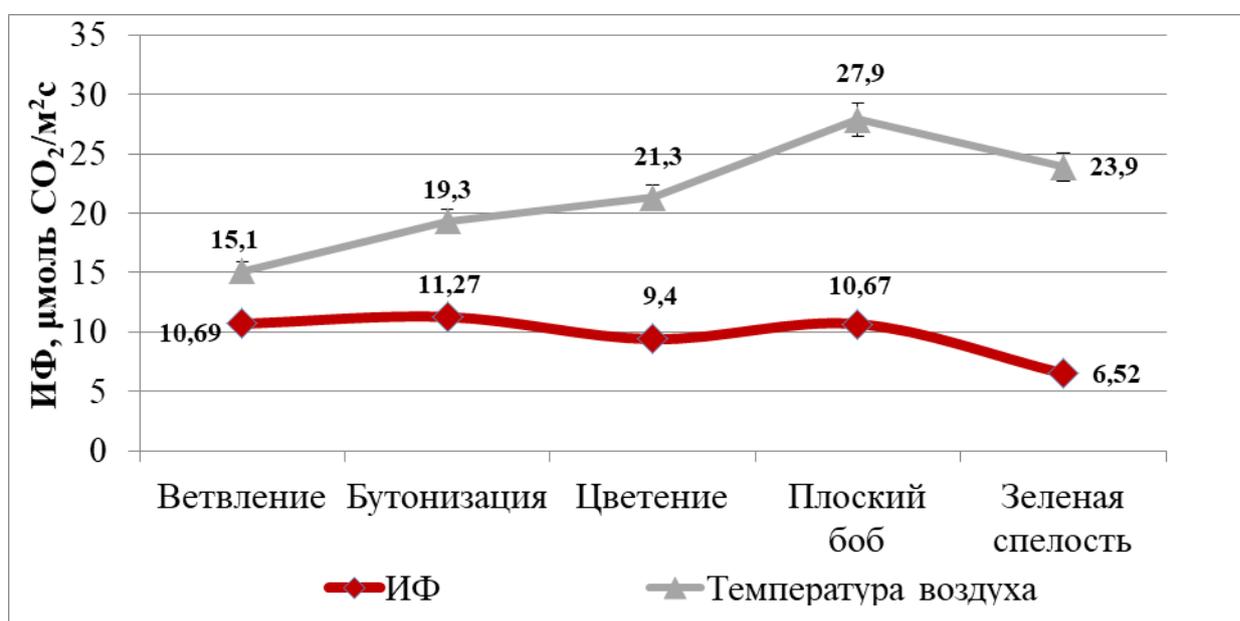


Рисунок 151 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев и температура воздуха по фазам роста и периодам развития растений сои, 2017 г.

Определенное негативное влияние температуры воздуха на фотосинтетическую активность листьев растений наблюдалось и в течение дня. Во время дневного учета коэффициент корреляции между ИФ и температурой воздуха был также отрицательным: $r = -0,28$ (Рисунок 152).

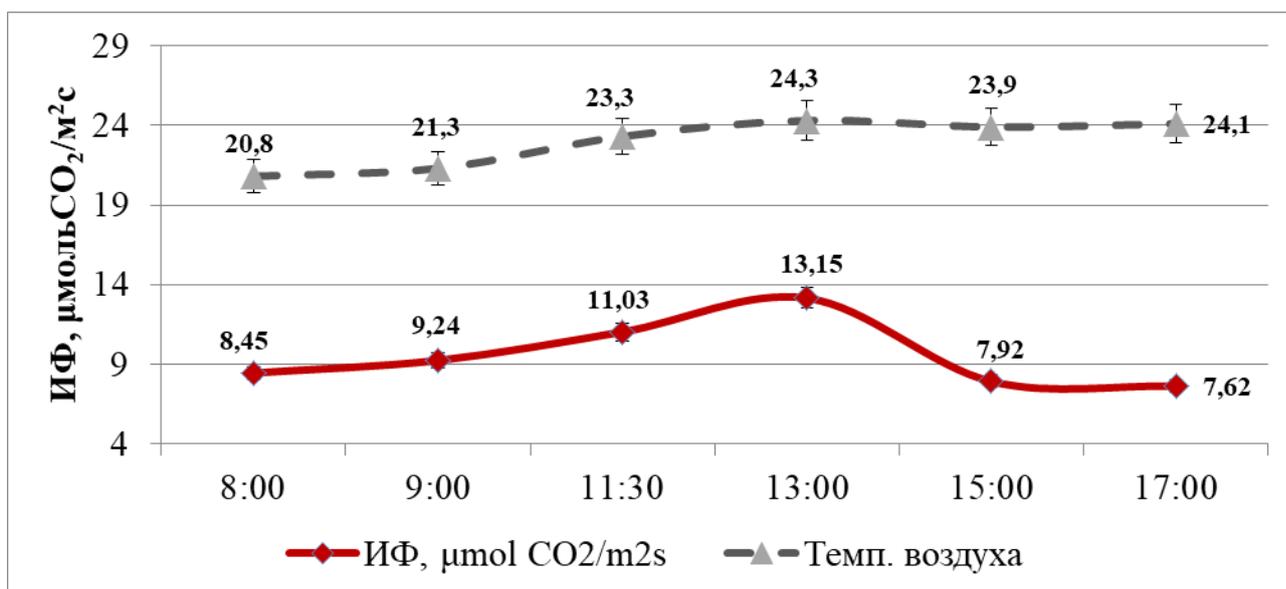


Рисунок 152 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) и температуры воздуха у растений сои в фазе цветения, 2017 г.

Влияние инсоляции на фотосинтетическую активность листьев было противоположным.

6.1.5 Влияние интенсивности света на фотосинтез листьев растений

Подтверждено, что фотосинтетическая система растений сои весьма требовательна к световому режиму. У растений культуры, выращенных в полевых условиях, при увеличении освещенности с 300 до 700 $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}$ интенсивность фотосинтеза листьев возрастала в среднем на 24,9%, с переходом от 700 до 1000 $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}$ ее прирост составлял 14,9%, а при достижении 1500 $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}$ ее величина еще возрастает на 9,9% и продолжает дальше увеличиваться, достигая максимума (12,2 $\mu\text{mol} \text{CO}_2/\text{m}^2\text{s}$) при освещенности 1700 $\mu\text{mol} / \text{m}^2\text{s}$. Лишь при этом уровне инсоляции наступает стабилизация процесса ассимиляции CO_2 листьями растений, то есть происходит полное световое насыщение фотосинтеза листьев (Рисунок 153).

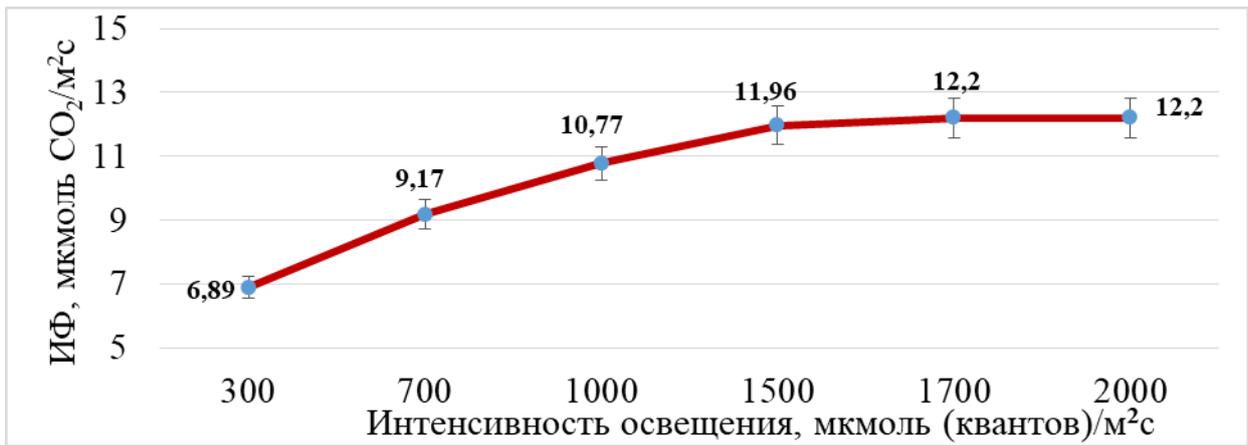


Рисунок 153 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от интенсивности освещения у сои в фазе плоского боба, в среднем за 2010–2012, 2017–2018 гг.

Реакции же световой фазы фотосинтеза реагируют на изменение светового режима несколько по-другому. Активность электронно-транспортной цепи достигает максимума при освещенности 1000 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$, а затем заметно уменьшается. Тогда как квантовый выход флуоресценции хлорофилла начинает уменьшаться уже при освещенности более 300 $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ (Рисунок 154).

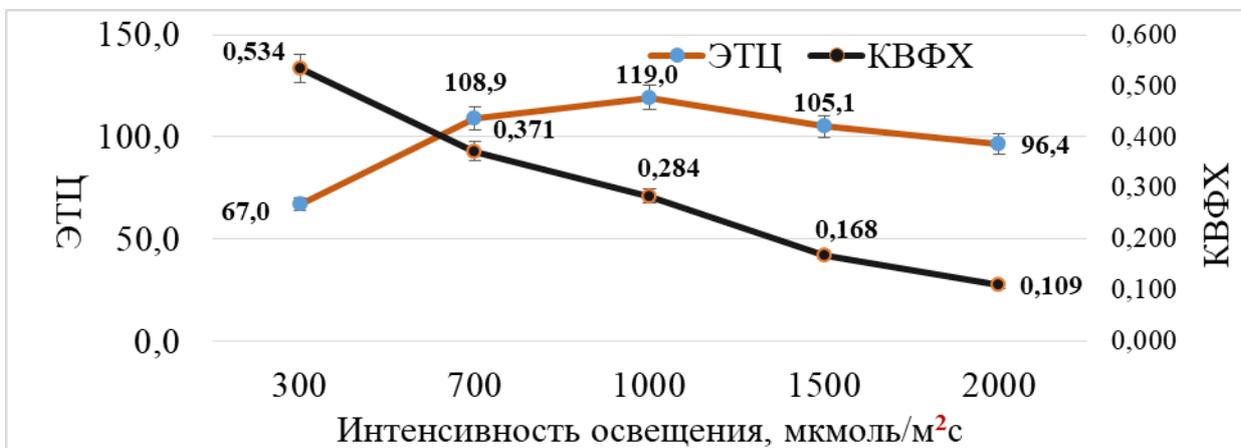


Рисунок 154 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла (КВФХ, отн. ед.) и активность электронно-транспортной цепи (ЭТЦ, отн. ед.) листьев сои в зависимости от интенсивности освещения в период плодообразования, в среднем за 2011, 2017–2018 гг.

Значимое влияние оказывала интенсивность освещения (ИО) на ассимиляцию CO_2 листьями (ИФ) и в онтогенезе растений. Сопряженность этих двух процессов во многом определялась фазой роста и погодными условиями. Вначале их активность увеличивалась (с фазы ветвления до бутонизации в

среднем на 50,7% и 5,1% соответственно), а затем к фазе цветения несколько снижалась (в среднем на 11,4% и 16,6%). После цветения интенсивность процессов вновь возрастала (в фазу плоского боба ИО на 7,2%, ИФ на 11,9%), а к фазе зеленой спелости бобов она снова падала – в среднем на 9,7% и 38,9% соответственно (Рисунок 155).

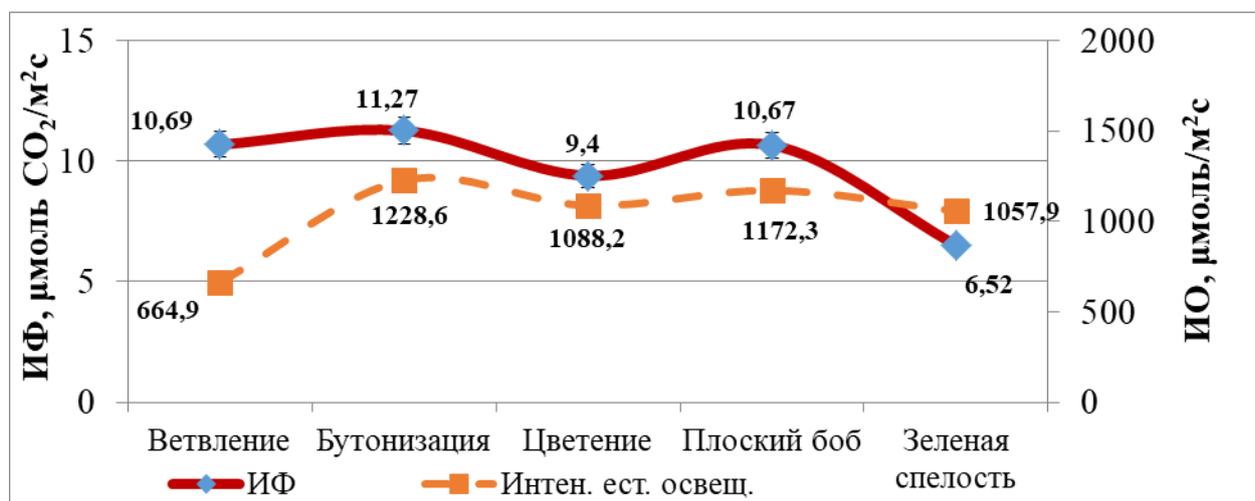


Рисунок 155 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев сои и интенсивность естественного освещения (ИО) по фазам роста и периодам развития, 2017 г.

Такая динамика интенсивности освещения (ИО) и ассимиляции CO_2 листьями (ИФ) в онтогенезе растений сои в целом сохранялась и в другие годы исследования (Рисунок 156).

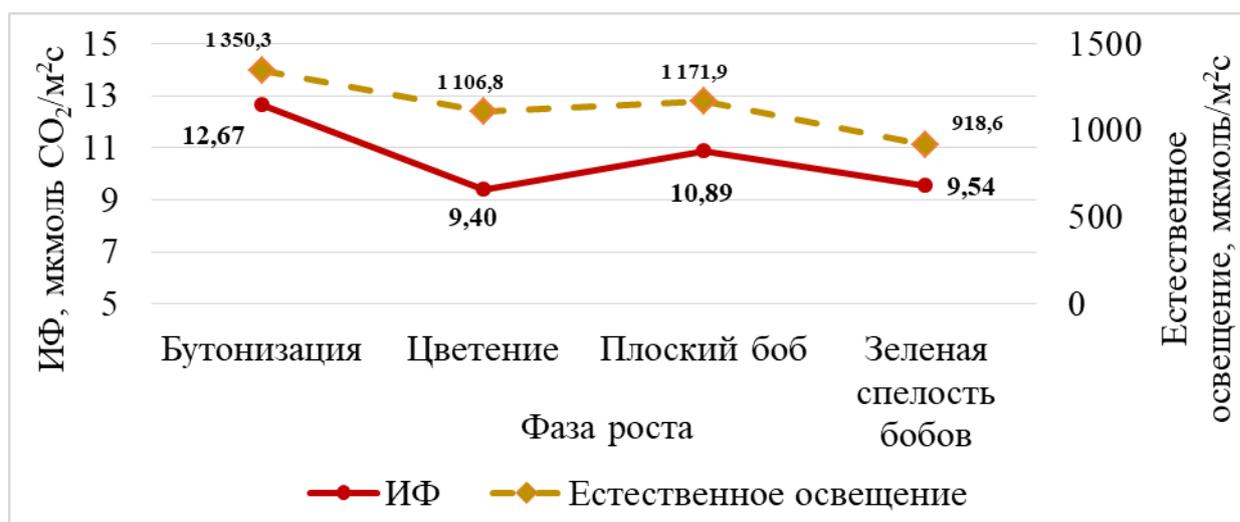


Рисунок 156 – Интенсивность фотосинтеза растений сои в зависимости от естественного освещения по фазам роста, 2009–2011 гг.

Высокая сопряженность интенсивности света и фотосинтеза отмечалась и в течение дня: с 8:00 и до 13:00 часов их активность возрастала в среднем на 55%, а затем выражено снижалась – к 17:00 на 42%. Во время дневного учета коэффициент корреляции между ИФ и ИО в 2017 г. был достоверно положительным и составлял в фазу цветения 0,76 (Рисунок 157).

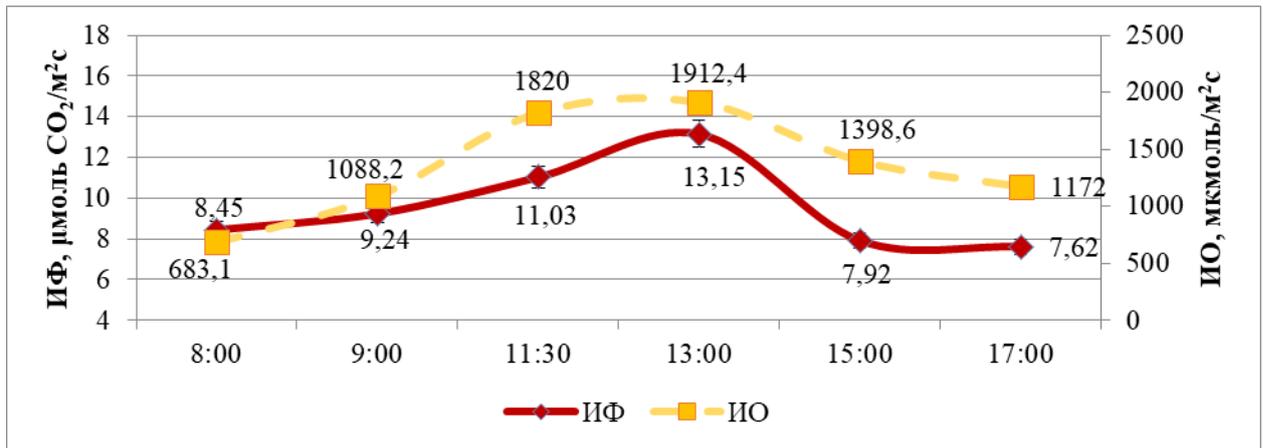


Рисунок 157 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ), интенсивности солнечного света (ИО) у растений сои в фазе цветения, 2017 г.

Выявленная в 2017 г. дневная зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности сохранялась у растений сои и в засушливые годы вегетации, только спад в полуденное время был более выраженным (Рисунок 158).

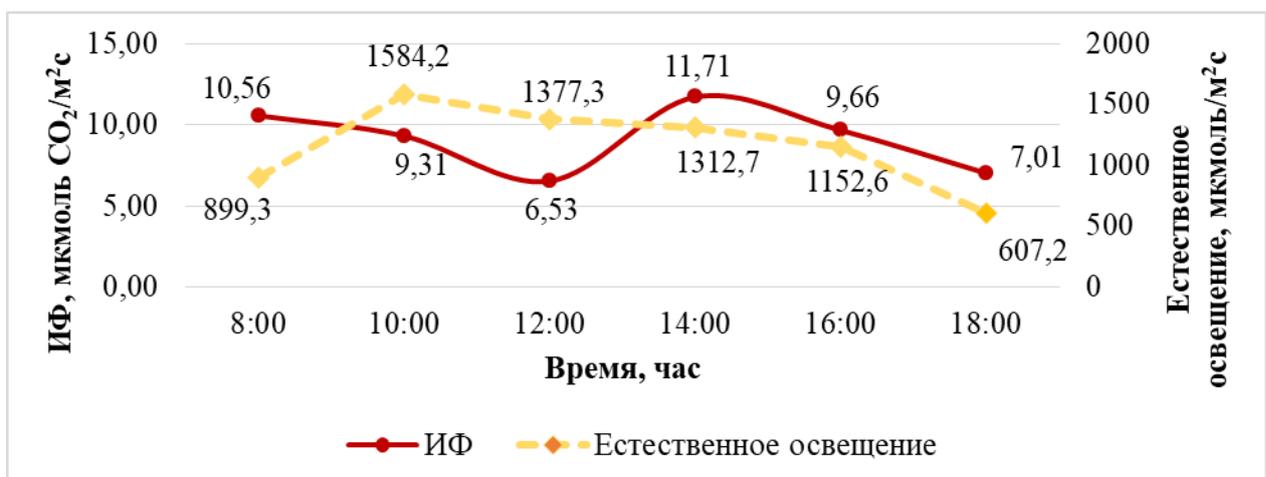


Рисунок 158 – Динамика дневной интенсивности фотосинтеза (ИФ) и естественного освещения листьев у растений сои в фазе плодообразования, 2018 г.

Особенно ярко проявлялась у культуры сои зависимость активности фотосинтеза листьев от их освещенности на уровне различных ярусов растений. Интенсивность фотосинтеза верхних листьев в 2017 г. была в 3,6 раза, а интенсивность освещения в 8,9 раза выше, чем у нижних листьев (Таблица 29).

Таблица 29 – Интенсивность фотосинтеза и интенсивность естественного освещения в зависимости от яруса листьев у растений сои в фазе плоского боба, 2017 г.

Сорт	Ярусы растения		
	нижний	средний	верхний
Интенсивность фотосинтеза, мкмоль CO ₂ /м ² с	2,64	7,64	9,43
Интенсивность естественного освещения, мкмоль/м ² с	115,1	410,3	1023,2

Таким образом, для изучения показателей фотосинтетической деятельности растений сои целесообразно оценки проводить на листьях верхнего яруса (3-4 лист) при интенсивности освещения в измерительной камере газоанализатора 1000 мкмоль (квантов)/м²с.

6.2 Сортовая специфика фотосинтетической активности листьев у культуры сои

Чтобы обеспечить дальнейший прогресс селекции в настоящее время кроме традиционных показателей (элементы структуры урожая) необходимо учитывать и множество физиологических свойств и признаков растений, в частности фотосинтетической деятельности (Зеленский М.И., 1995).

6.2.1 Генотипические особенности проявления активности световых и темновых реакций фотосинтеза листьев у растений культуры

Исследование показало, что у культуры сои интенсивность фотосинтеза листьев имеет высокую наследственную обусловленность. В годы исследования ее средняя величина по сортам изменялась от 1,65 до 16,75 мкмоль CO₂/м²с, в частности, в 2015 г. она варьировала от 1,65 до 14,18 мкмоль

$\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, в 2016 г. – от 2,96 до 16,75 $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а в 2017 г. – от 7,89 до 11,34 $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ (Приложение Е 1, Е 2, Е 3).

В онтогенезе растений наиболее значимо проявлялись сортовые различия по интенсивности фотосинтеза во время массового образования плодов, когда резко возрастает спрос на фотоассимиляты. По экспериментальным данным вегетационного опыта, в фазе плоского боба сорт Свапа по фотоактивности листьев достоверно превосходил Припять в среднем на 22,9% (Рисунок 159).

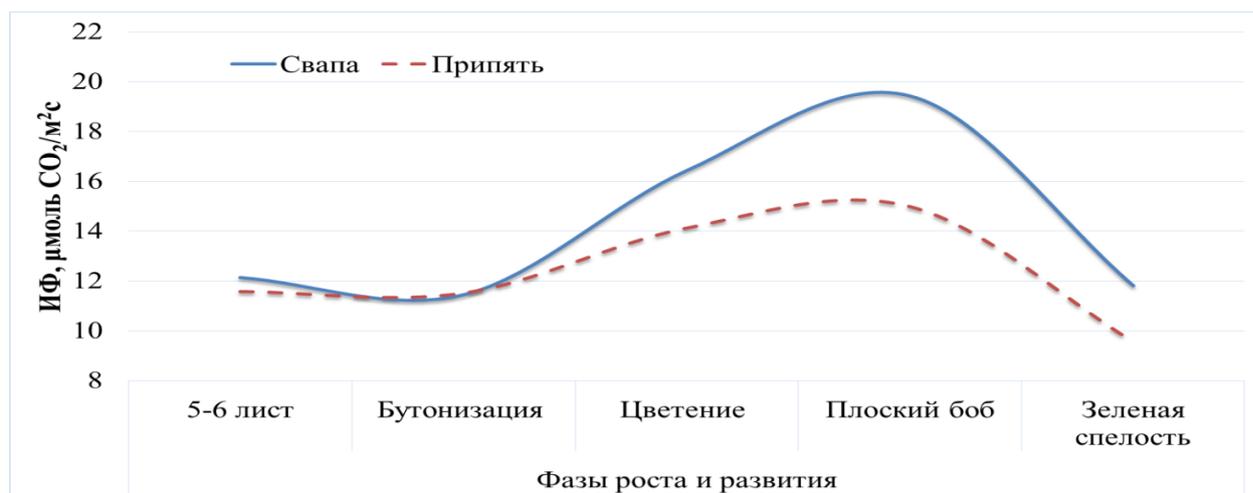


Рисунок 159 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев у сортов сои в разные фазы роста растений при 70% влажности почвы от ПВ, данные вегетационного опыта, 2015–2016 гг.

А в условиях полевого испытания из изученных сортов лидерами по интенсивности фотосинтеза листьев в среднем за вегетационный период являлись сорта Самер 5, Зуша, Славяночка, Самер 4, Белгородская 7, Казачка, которые в основной своей массе отличались повышенной фотоактивностью в фазы «ветвление» и «плоский боб) (Таблица 30).

Во многом схожие результаты были получены Амелиным А.В. с соавторами (2013), при разработке модели перспективного сорта сои северного экотипа для Центрально-Черноземного региона России. В известной степени они согласуются и с экспериментальными данными по другим сельскохозяйственным культурам (Чиков, В.И. и др., 1977; Amelin A.V. et al., 2016) и диким видам растений (Зеленский М.И., 1995).

Таблица 30 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) у различных сортов сои по фазам роста в погодных условиях 2017 г.

Сорт	ИФ по фазам роста, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$					Среднее за вегетацию
	ветвление	бутонизация	цветение	плоский боб	зеленая спелость	
- с высокой ИФ						
Самер 5	13,55	10,99	11,30	10,86	10,02	11,34
Зуша	10,83	13,51	12,74	11,30	7,16	11,11
Славяночка	11,09	12,48	10,60	9,80	7,62	10,32
Самер 4	11,62	9,85	10,14	10,95	8,42	10,20
Белгородская 7	11,21	10,91	7,08	15,88	5,29	10,07
Казачка	11,46	12,02	7,91	12,11	5,80	9,86
Среднее	11,63	11,63	9,96	11,82	7,39	10,48
- с низкой ИФ						
Белгородская 8	9,01	10,14	10,60	10,14	5,50	9,08
Виктория	9,87	9,44	7,40	8,69	9,41	8,96
Свапа	8,85	10,80	6,64	13,33	1,71	8,27
Белгородская 48	9,44	12,53	9,57	3,63	4,30	7,89
Среднее	9,29	10,73	8,55	8,95	5,23	8,55
НСР ₀₅	0,73	0,94	0,89	0,57	0,69	-

Оценка современных сортов, проведенная в 2018 г. в условиях экологического испытания на Шатиловской СХОС, показала, что и они в фазе плоского боба имеют повышенную интенсивность фотосинтеза листьев, которая варьировала от 13,70 до 16,60 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. (Таблица 31).

Таблица 31 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) у различных сортов сои по фазам роста условиях СХОС Шатилово, 2018 г.

Сорт	Фазы роста		В среднем за вегетацию
	ветвление	плоский боб	
Самер 2	7,67	13,64	10,66
Геоorgia	5,74	16,18	10,96
Мезенка	7,69	16,03	11,86
Ланцетная	8,35	16,60	12,48
Осмонь	5,96	13,70	9,83
Свапа	5,28	13,82	9,55
Зуша	7,67	15,29	11,48
Шатиловская 17	6,45	14,74	10,60
Среднее	6,85	15,00	10,93
НСР ₀₅	0,78	1,13	-

Наиболее высокой ассимиляцией CO_2 отличались сорта Ланцентная, Георгия и Мезенка, которые могут рассматриваться как перспективный исходный материал при создании сортов нового поколения – с высокой активностью и эффективностью фотосинтеза.

В условиях же испытания сортообразцов на опытных полях ФНЦ зернобобовых и крупяных культур наиболее ценными по фотоактивности листьев оказались, прежде всего, сорт Ланцентная и образец Icar-166, а также линии Л 82 и Мон-21 (Таблица 32).

Таблица 32 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) у различных сортов сои по фазам роста в условиях ФНЦ ЗБК, 2018 г.

Сорт	Фазы роста		В среднем за вегетацию
	цветение	плоский боб	
Осмонь	10,77	7,99	9.38
Ланцентная	10,34	12,28	11.31
Мезенка	12,15	7,78	9.97
Свапа	8,71	8,71	8.71
Зуша	10,69	9,80	10.25
Красная Меча	7,97	9,06	8.52
Л 82	10,81	11,58	11.20
ПЭП-18	12,59	10,25	11.42
М-140	13,58	9,88	11.73
Мон-21	15,03	11,23	13.13
Icar-166	10,93	12,39	11.66
Среднее	11.23	10.09	10.66
НСР ₀₅	1,05	0,87	-

У выделившихся сортов высокой активностью фотосинтеза характеризовались не только верхние, но и средние и даже нижние листья. Примером могут служить сорта Ланцентная, Воронежская-31, Магева и Окская (Таблица 33).

Это связано с облиственностью и площадью листьев данных сортов (Амелин А.В. и др., 2011; Кузнецов И.И., 2012).

Таблица 33 – Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) листьев у различных сортов сои в зависимости от яруса, 2009–2011 гг.

Сорт	Ярус			
	верхний	средний	нижний	среднее
Ланцетная	10,39	11,99	5,53	9,3
Свапа	11,03	5,11	3,81	6,6
Магева	13,12	6,65	4,11	7,9
Окская	12,87	13,85	3,00	9,9
Белгородская-48	8,13	2,10	0,36	3,5
Воронежская-31	11,28	6,59	6,37	8,1
Ясельда	9,47	5,06	1,63	5,3
Припять	12,61	12,63	3,22	9,4
НСР ₀₅	0,65	1,13	0,79	-

Например, сорт Ланцетная сохранял высокую фотосинтетическую активность листьев и в засушливых условиях вегетации (2018 г.), что дает основание рассматривать его ценным исходным материалом в селекции культуры. Среди изученных сортов наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза верхних и средних листьев в фазе плоского боба отличался также сорт Зуша, а нижних – Мезенка (Рисунок 160).

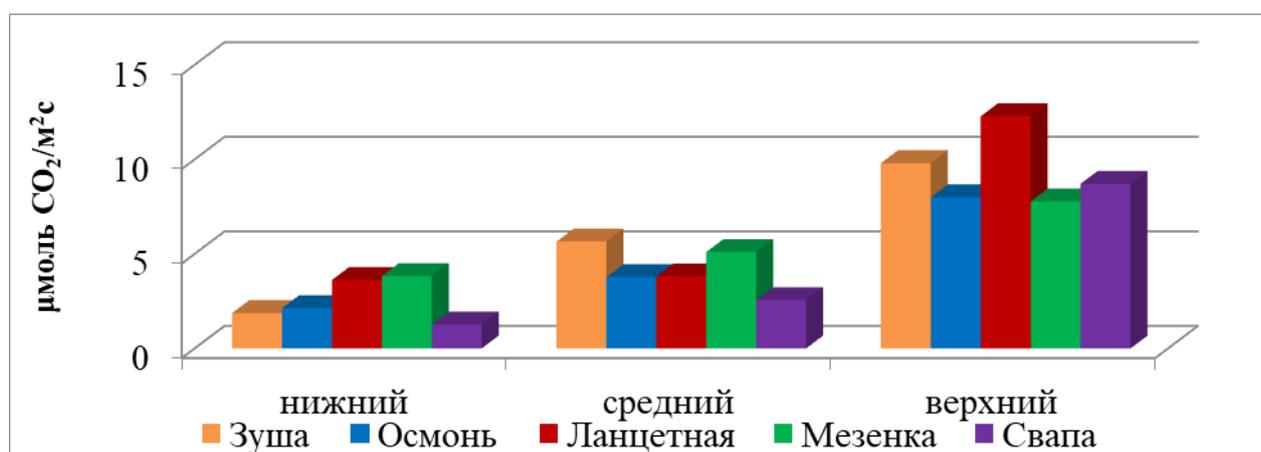


Рисунок 160 – Интенсивность фотосинтеза листьев растений сои в фазе плоского боба, 2018 г.

Существенные генотипические различия у культуры отмечались и по динамике дневного хода фотосинтеза. В условиях полевого опыта, у сортов сои наблюдалось два пика активности листьев. В среднем по изученным сортам

первый пик отмечался в 8:00 (интенсивность фотосинтеза составляла 10,56 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), а второй в 14:00 часов – интенсивность фотосинтеза составляла 11,71 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, что было на 10% выше, чем в утренние часы (с 8:00 до 9:00) и на 40% – в вечерние (в 18:00).

При этом сортовые различия отмечались на протяжении всего времени учета. В условиях ограниченного увлажнения 2018 г. в период «цветение – начало плодообразования» наиболее интенсивно в течение дня осуществлялась ассимиляция CO_2 листьями растений у сорта Осмонь, в 10:00 часов у сорта Мезенка, а в 14:00 часов у сорта Ланцентная (Рисунок 161).

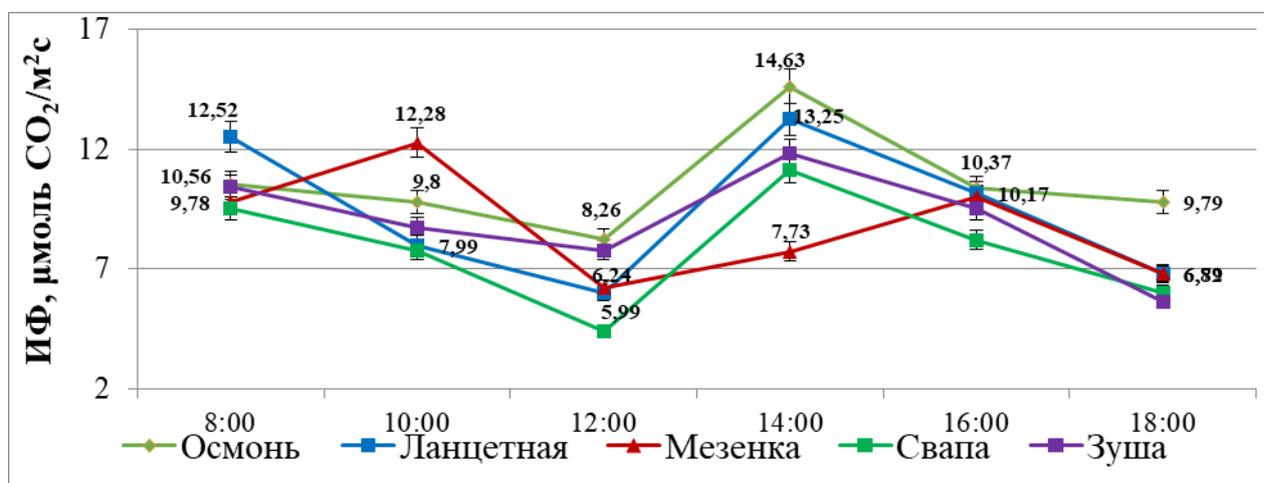


Рисунок 161 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза у сортов сои в фазе плоского боба, 2018 г.

Итак, можно констатировать, что генофонд культуры сои характеризуется широким генетическим полиморфизмом показателей фотосинтетической активности. В годы исследования диапазон варьирования среднего значения интенсивности фотосинтеза листьев у опытных образцов культуры находится в интервале от 7,3 до 12,2 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, что дает основание проводить целенаправленную работу в этом направлении. При оценке исходного материала по показателям активности и эффективности фотосинтеза листьев в селекции культуры сои в обязательном порядке необходимо учитывать фазу роста, ярусную изменчивость и время суток, чтобы произвести эффективный отбор перспективных генотипов.

Следует также учитывать и зависимость показателей фотосинтетической активности от транспирации листьев.

6.2.2 Генотипическая специфика проявления транспирационной активности листьев у растений культуры

На 78 коллекционных образцах установлено, что у культуры сои интенсивность транспирации листьев, как и активность фотосинтеза, имеет высокую наследственную обусловленность. Значение показателя варьировало по изученным сортам от 2,03 до 5,00 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$. Наиболее высокую транспирационную активность листьев имели сорта Белгородская, Лада, Снежок (Приложение Е 1).

В онтогенезе сортовые различия по транспирационной активности листьев значимей всего проявлялись в фазе плоского боба. Самой высокой интенсивностью транспирации в это время отличались сорта рязанской и белорусской селекции – по величине данного показателя они превосходили орловские, белгородские и воронежские сорта в среднем на 11% (Таблица 34).

Таблица 34 – Величина транспирации листьев (ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$) у сортов сои в разные фазы роста и в среднем за вегетационный период 2009–2011 гг.

Сорт	Фаза роста				
	цветение	плоский боб	налив семян	зеленая спелость	в среднем за ВП
орловской селекции					
Ланцетная	8,6	9,5	3,1	2,3	5,9
Свапа	7,7	8,7	2,8	2,5	5,4
белгородской и воронежской селекции					
Воронежская 31	8,6	9,1	3,1	2,6	5,9
Белгородская 48	7,9	8,9	3,1	3,1	5,8
рязанской селекции					
Магева	8,5	11,3	4,1	1,5	6,4
Окская	7,2	9,8	3,9	1,7	5,7
белорусской селекции					
Ясельда	8,2	10,1	2,8	2,7	6,0
Припять	7,5	9,3	2,9	2,1	5,5
НСР ₀₅	0,25	0,30	0,12	0,08	-

Между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией листьев установлена у сортообразцов весьма высокая положительная связь во все фазы роста. Значение коэффициента корреляции между данными показателями изменялось в годы исследования от +0,90 до +0,98, что значимо при уровне $P \leq 0,01$. Среди обследованного селекционного материала высокой интенсивностью транспирации и фотосинтеза характеризовались сорта Светлая, Касатка, Малетка, (Рисунок 162).

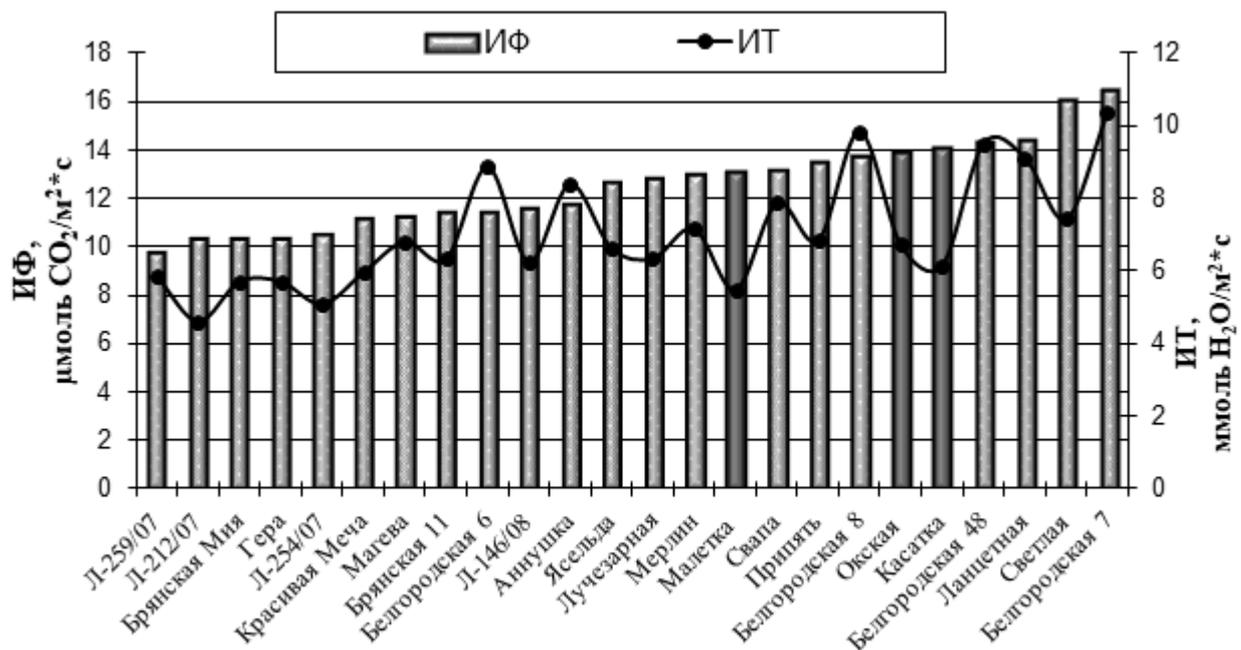


Рисунок 162 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) листьев у коллекционных сортообразцов сои, 2011–2012 гг.

Однако с позиции эффективности продукционного процесса растений важно, чтобы высокая интенсивность фотосинтеза достигалась при умеренной транспирации. В данном случае можно будет рассчитывать на большую эффективность использования воды листьями растений и, как следствие, продуктивность не только в благоприятных по увлажнению погодных условиях, но и в засушливых. В 2010 г., который характеризовался выраженным проявлением дефицита осадков, среди изученных сортов сои таким свойством в период налива бобов отличались сорта Окская и Магева (Таблица 35).

Таблица 35 — Интенсивность фотосинтеза и транспирации листьев в период налива бобов у сортов сои в засушливых условиях, 2010 г.

Сорт	Интенсивность		ЭИВ, мкмоль CO ₂ /ммоль H ₂ O
	фотосинтеза, мкмоль CO ₂ /м ² с	транспирации, ммоль, H ₂ O/м ² с	
Припять	19,4	5,3	3,7
Окская	15,7	3,8	4,1
Воронежская 31	15,2	4,4	3,5
Ланцетная	15,1	4,2	3,6
Магева	14,7	3,6	4,1
Ясельда	12,8	3,9	3,3
Свапа	12,1	3,7	3,3
Белгородская 48	10,7	2,9	3,7
НСР ₀₅	0,4	0,2	-

В экологическом испытании на Шатиловской СХОС в 2018 г. в фазу плоского боба высокой эффективностью использования воды выделялся прежде всего сорт Мезенка, а затем уже Зуша Ланцетная и Георгия, которые рекомендуется использовать в качестве ценных источников в селекции на высокую фотосинтетическую продуктивность (Таблица 36, Приложение Е 2).

Таблица 36 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, мкмоль CO₂/м²с), интенсивность транспирации (ИТ, ммоль H₂O/м²с) и эффективность использования воды (ЭИВ, мкмоль CO₂/ммоль H₂O) у сортов сои в условиях экологического испытания 2018 г. на Шатиловской СХОС

Сорт	Фаза плоского боба			В среднем за вегетацию		
	ИФ	ИТ	ЭИВ	ИФ	ИТ	ЭИВ
Мезенка	16,03	2,05	7,82	11,86	2,03	5,84
Зуша	15,29	2,62	5,84	11,48	2,11	5,44
Ланцетная	16,60	2,94	5,65	12,48	2,92	4,27
Георгия	16,18	2,89	5,60	10,96	2,47	4,44
Самер 2	13,64	2,57	5,31	10,66	2,07	5,15
Осмонь	13,70	2,75	4,98	9,83	2,26	4,35
Свапа	13,82	3,13	4,42	9,55	2,29	4,17
Шатиловская 17	14,74	3,57	4,13	10,60	2,73	3,88
Среднее	15,00	2,82	5,47	10,93	2,36	4,69
НСР ₀₅	1,13	0,24	0,46	-	-	-

Но, несмотря на значимость для растений показателя эффективности использования воды (ЭИВ), нам не удалось установить у изученных сортов сои достоверной связи с показателями качества семян (Таблица 37), и генотипической характеристикой сортов сои по спектрам белковых компонентов (см. Таблица 38.)

Таблица 37 – Генотипическая характеристика сортов сои, 2018 г.

Сорт	Наличие спектра белкового компонента			ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$	ИТ, $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$	ЭИВ, $\text{мкмоль CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$	Содержание, %	
	73	54	56				белка	жира
Сорта сои (п. Шатилово)								
Мезенка	+	–	+	16,03	2,05	7,82	39,0	22,9
Зуша	–	–	+	15,29	2,62	5,84	41,6	21,5
Ланцетная	–	–	+	16,60	2,94	5,65	39,2	22,8
Георгия	+	–	+	16,18	2,89	5,60	40,2	20,7
Самер 2	–	–	+	13,64	2,57	5,31	42,8	20,3
Осмонь	–	–	+	13,70	2,75	4,98	38,8	22,5
Свапа	–	–	+	13,82	3,13	4,42	38,6	22,7
Шатиловская 17	+	–	+	14,74	3,57	4,13	41,6	20,7
НСР ₀₅				1,23	0,34	0,65	-	-
Сорта сои (Тульский НИИСХ)								
Ланцетная	–	–	+	12,28	2,41	5,10	32,6	24,6
Свапа	–	–	+	8,71	2,43	3,58	34,2	22,9
ПЭП-18	+	–	+	10,25	7,47	1,37	34,6	22,7
Моп 21	+	+	–	11,23	9,20	1,22	33,7	22,5
Isar 166	+	–	+	12,39	9,59	1,29	40,0	18,6
M140	–	–	+	9,88	8,50	1,16	33,9	21,3
НСР ₀₅				1,05	0,68	0,09	-	-

В частности, коэффициент корреляции между ЭИВ и показателями качества семян (содержанием белка и жира) был слабым и варьировал от положительного до отрицательного значения (Таблица 38).

Таблица 38 – Коэффициент корреляции между компонентами белковых спектров с другими показателями у сортов сои, 2018 г.

Спектр белкового компонента	Показатели				
	ИФ, $\mu\text{моль}$ $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$	ИТ, ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$	ИФ/ИТ	Содержание, %	
				белка	жира
73	0,10	0,43	-0,23	0,07	-0,34
56	0,23	-0,48	0,40	0,36	-0,11

Также установлено, что степень и характер проявления связи между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью транспирации листьев у растений сои существенным образом зависит от устьичной проводимости листьев, что необходимо учитывать при оценке перспективных генотипов культуры по показателям фотосинтетической и транспирационной активности.

6.2.3 Генотипическая специфика проявления устьичной проводимости листьев у растений культуры

В годы исследования интервал генотипического варьирования устьичной проводимости углекислого газа листьями растений сои находился в интервале: в 2015 г. – от 0,07 до 0,33 моль CO_2 $\text{м}^2/\text{с}$, в 2016 г. – от 0,27 до 0,65 моль CO_2 $\text{м}^2/\text{с}$, в 2017 г. – от 0,22 до 1,42 моль CO_2 $\text{м}^2/\text{с}$ (Таблица 39, Приложение Е 3).

В онтогенезе УП листьев проявляется у сортообразцов сои по-разному: у одних (Белгородская 8, Самер 4) она наиболее активна в фазе ветвления, у других (Белгородская 48) в фазе бутонизации, у третьих (Зуша) – в фазе цветения, у четвертых (Казачка, Белгородская 7) – в фазе плоского боба. Но у всех она очень низкая в фазу зеленой спелости бобов, видимо, по причине физиологического старения листьев. В условиях вегетации 2017 г. в фазе плоского боба наиболее высокими значениями устьичной проводимости углекислого газа характеризовались сорта Белгородская 7 – 0,65 моль CO_2 $\text{м}^2/\text{с}$; Белгородская 8 – 0,51 моль CO_2 $\text{м}^2/\text{с}$; Светлая – 0,48 моль CO_2 $\text{м}^2/\text{с}$; Мерлин – 0,44 моль CO_2 $\text{м}^2/\text{с}$. (Таблица 39).

Таблица 39 – Устьичная проводимость углекислого газа (мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) у сои в зависимости от фазы роста, 2017 г.

Сорт	Фаза роста				
	ветвление	бутонизация	цветение	плоский боб	зеленая спелость
Свапа	0,81	0,58	0,36	0,22	0,14
Зуша	1,23	0,97	1,77	0,79	0,06
Славяночка	-	0,70	0,76	0,77	0,15
Казачка	-	0,71	0,49	1,02	0,18
Виктория	0,70	0,67	0,56	0,54	0,20
Белгородская 7	0,77	0,61	0,28	1,42	0,18
Белгородская 48	0,79	1,24	0,69	0,44	0,16
Белгородская 8	1,07	0,89	-	0,41	0,16
Самер 4	1,78	0,56	0,54	0,40	0,22
Самер 5	-	0,85	0,80	0,48	0,27
Среднее	1,02	0,78	0,69	0,65	0,17
НСР ₀₅	0,12	0,08	0,08	0,07	0,05

В экологическом сортоиспытании на Шатиловской СХОС по устьичной проводимости углекислого газа и молекул воды листьями растений лидерами являлись сорта Ланцетная, Зуша и Шатиловская 17, а в условиях ФНЦ зернобобовых и крупяных культур селекционные линии Мон-21, М-140, ПЭП-18, Icar-166 (Таблица 40).

Таблица 40 – Устьичная проводимость молекул воды (УП H_2O , моль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$) и CO_2 (УП CO_2 , моль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) у сортов сои в разных экологических условиях, 2018 г.

Сорт	Шатиловская СХОС		Сорт	ФНЦ ЗБК	
	УП H_2O	УП CO_2		УП H_2O	УП CO_2
Ланцетная	0,035	0,022	Мон-21	0,04	0,026
Зуша	0,03	0,019	М-140	0,038	0,024
Шатиловская 17	0,028	0,018	ПЭП-18	0,033	0,021
Георгия	0,027	0,017	Icar-166	0,032	0,021
Свапа	0,026	0,017	Л 82	0,028	0,018
Мезенка	0,025	0,016	Зуша	0,027	0,017
Осмонь	0,028	0,018	Свапа	0,024	0,015
Самер 2	0,023	0,016	Красивая Меча	0,022	0,014
Среднее	0,027	0,017	Среднее	0,031	0,02
НСР ₀₅	0,003	0,002	НСР ₀₅	0,002	0,002

Выделившиеся генотипы, несомненно, могут быть рекомендованы селекции в качестве исходного перспективного материала для создания сортов сои с повышенной фотосинтетической активностью листьев.

В полевых опытах между устьичной проводимостью и интенсивностью фотосинтеза листьев у сортообразцов сои выявлена существенная положительная корреляция, которая варьировала по фазам роста от 0,48 до 0,62. Причем современные высокопродуктивные генотипы сои характеризовались высокими значениями как устьичной проводимости листьев, так и интенсивности фотосинтеза – коэффициент корреляции составлял + 0,72 и был достоверным при уровне $P \leq 0,05$ (Рисунок 163).

Особенно высокая взаимосвязь этих двух важных физиологических процессов отмечалась у сортов сои по ярусам листьев растений. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и устьичной проводимостью листьев разных ярусов растений составлял у изученных сортов + 0,98, что достоверно при уровне $P \leq 0,05$.

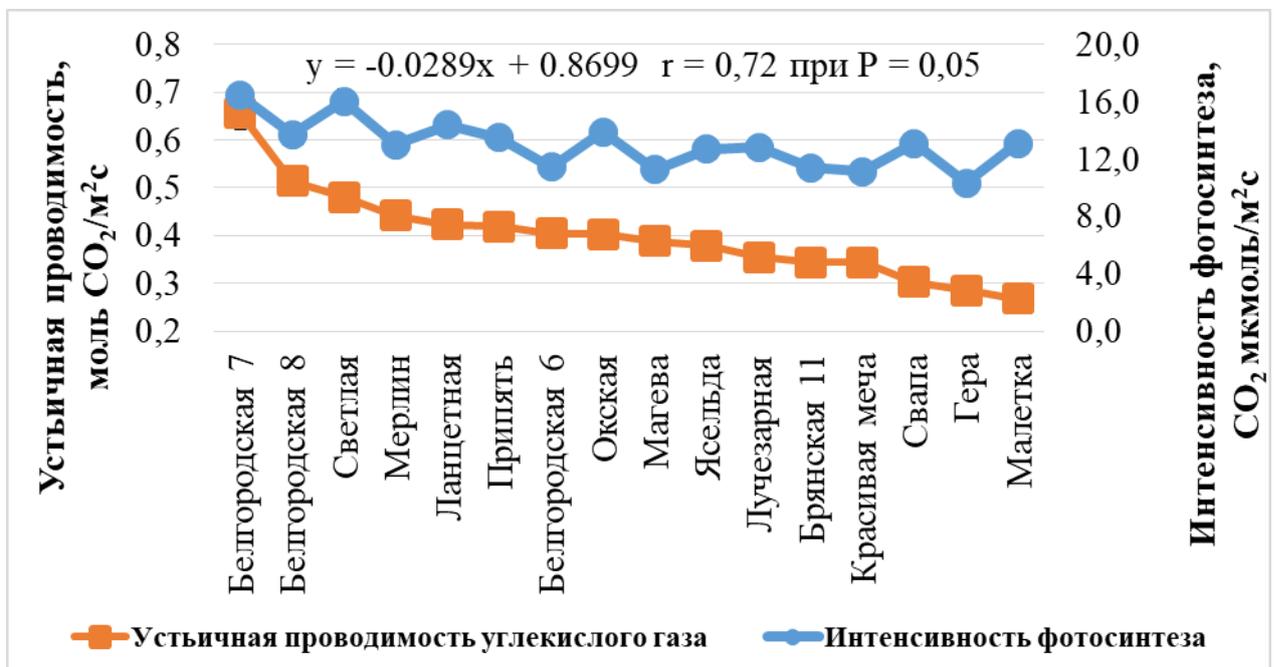


Рисунок 163 – Взаимосвязь устьичной проводимости паров воды с интенсивностью фотосинтеза листьев у различных сортов сои в фазе плодообразования, 2009–2011 гг.

В годы исследования наибольшей устьичной проводимостью верхних листьев и, как следствие, интенсивностью фотосинтеза в фазе плоского боба выделялись Магева, Окская и Свапа. Устьичная проводимость и интенсивность фотосинтеза их верхних листьев (3-4 -й на главном стебле сверху) была выше, чем у остальных сортов в среднем на 11,1% и 27,8% соответственно (Таблица 41).

Проведенный нами корреляционный анализ сортовых признаков растений показал, что у культуры сои устьичная проводимость листьев в силу своей важной физиологической роли оказывает значительное влияние не только на интенсивность фотосинтеза и транспирации, но и многие полезно-хозяйственные признаки и свойства сорта, в частности на урожайность. У изученных 78 коллекционных образцов сои коэффициент корреляции между устьичной проводимостью и урожайностью семян был достоверным при уровне $P \leq 0,05$ и составлял в годы исследования 0,54 (Приложение Е 3).

Таблица 41 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, мкмоль CO_2 m^2/c) и устьичная проводимость (УП, моль $\text{CO}_2/\text{m}^2\text{c}$) в зависимости от яруса листьев растений у сортов сои в фазе плоского боба

Сорт	Ярус растения					
	нижний		средний		верхний	
	ИФ	УП по CO_2	ИФ	УП по CO_2	ИФ	УП по CO_2
2009–2011 гг.						
Магева	4,11	0,05	14,41	0,22	13,12	0,27
Окская	3,00	0,04	13,85	0,20	12,87	0,32
Ланцетная	5,53	0,11	11,99	0,24	10,39	0,21
Припять	3,22	0,09	12,63	0,30	12,61	0,28
Среднее	3,96	0,07	13,22	0,24	12,25	0,27
2017 г.						
Свапа	1,61	0,08	10,24	0,41	13,33	0,22
Славяночка	5,11	0,26	7,85	0,43	9,80	0,28
Белгородская 48	2,11	0,12	2,85	0,21	3,63	0,44
Самер 4	1,71	0,13	9,63	0,67	10,95	0,48
Среднее	2,64	0,15	7,64	0,43	9,43	0,46
НСР ₀₅	0,31	0,05	0,95	0,06	0,87	0,07

Это указывает на важность использования в селекции данного показателя, учитывая его роль и в адаптации растений к условиям произрастания.

6.2.4 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение погодных условий вегетации растений

Согласно полученным экспериментальным данным, у сортов сои на проявление фотосинтетической активности листьев заметно влияют не только наследственные особенности растений, но и погодные условия их вегетации. Интервал генотипического варьирования показателя в 2015 г. находился в пределах от 1,65 до 14,18 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, в 2016 г. он составлял 2,96–16,75 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, в 2017 г. – 7,89–11,34 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, а 2018 г. – 7,78–16,60 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. Наибольшая величина интенсивности фотосинтеза (12,2 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) зафиксирована у опытных сортов сои в 2016 г., когда вегетационное развитие растений проходило преимущественно в благоприятных для культуры погодных условиях – отмечалось тепло и обилие атмосферных осадков в виде дождей. Тогда как в 2015 г. значение ИФ у них было на 40% меньше, по-видимому, из-за более экстремальных погодных условий вегетации растений. В 2017 г. интенсивность фотосинтеза у сортов сои была не такой высокой, как в 2016 г., но и не столь низкой, как в 2015 г. В 2018 г. основным лимитирующим фактором фотосинтетической активности листьев сортов сои, очевидно, также являлся дефицит влаги на протяжении большого периода вегетации: от всходов до фазы плоского боба. В этот период (май – июнь) осадков выпало меньше среднемноголетнего значения на 40% и 75% соответственно (Рисунок 164).

Оценка коллекционных генотипов лаборатории селекции зернобобовых культур ФГБНУ ФНЦ ЗБК позволила выявить генотипы сои не только с высокой, но и стабильной активностью фотосинтеза по годам: Ланцентная, Белгородская 48, Ясельда, Припять, которые могут быть использованы в селекции культуры как перспективный исходный материал (Таблица 42).

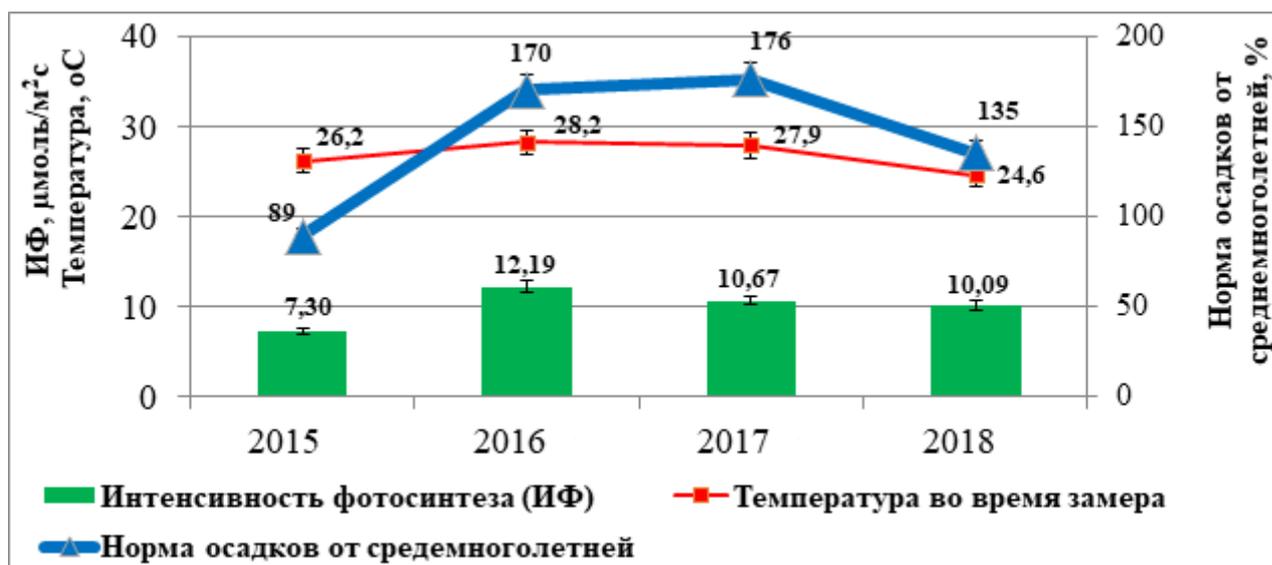


Рисунок 164 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев сои в разные годы исследования в фазе плоского боба, в среднем по сортам

Таблица 42 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\cdot\text{с}$) у различных сортообразцов сои в разные годы исследования в фазе плоского боба

Сорт, перспективный генотип	2010	2011	2012	среднее
Ланцетная	12,39	14,35	10,97	12,57
Свапа	10,76	13,1	9,67	11,18
Белгородская 48	15,25	14,29	-	14,77
Красивая меча	9,59	11,12	12,78	11,16
Л-212/07	10,64	10,31	11,3	10,75
Л-254/07	11,65	10,52	-	11,08
Л-259/07	12,34	9,71	-	11,03
Л-146/08	-	11,55	10,71	11,13
Магева	15,04	11,24	-	13,14
Окская	16,91	13,87	-	15,39
Ясельда	13,38	12,67	-	13,03
Припять	14,93	13,46	-	14,2
НСР ₀₅	1,17	1,31	1,26	-

Как ранее отмечалось, наиболее заметное влияние на показатели фотосинтетической активности листьев сортов сои оказывает прежде всего засуха. В модельных вегетационных опытах с различными режимами увлажнения почвы выявлено, что при изменении ее влажности с 70% до 30% от полной влагоемкости у сортов культуры резко снижаются все показатели активности фотосинтеза и транспирации: ИФ в среднем на 50,9%, КВФХ – на 37,3%, ЭТЦ – 35,8%, ФХТХ – на 24,3%, ИТ – на 22,0% (Таблица 43).

Причем наиболее сильно снижалась у сортов сои интенсивность фотосинтеза листьев, а менее всего фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла (ФХТФХ) и интенсивность транспирации. Стоит отметить, что сорт Ланцетная выделялся более высокой устойчивостью работы фотосинтетической системы растений в условиях засухи, что лишний раз подтверждает его значение для использования в селекции.

Таблица 43 – Активность световых и темновых реакций фотосинтеза у сортов сои при 70% (К – контроль) и 30% (опыт) влажности почвы от ПВ в фазе плоского боба, данные вегетационного опыта, 2018 г.

Сорт	Показатели фотосинтетической активности листьев									
	ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с		ИТ, ммоль H ₂ O/м ² с		КВФХ, отн. ед.		ФХТФХ, отн. ед.		ЭТЦ, отн. ед.	
	К	опыт	К	опыт	К	опыт	К	опыт	К	опыт
Mon 21	2,00	1,10	9,12	7,96	0,111	0,074	0,791	0,562	46,39	31,18
Alta	3,55	1,03	9,24	8,22	0,129	0,071	0,638	0,513	53,94	29,80
Fiskeby V	1,74	0,73	8,35	6,39	0,089	0,058	0,645	0,403	37,54	24,45
Ланцетная	3,77	2,58	6,06	2,97	0,109	0,073	0,900	0,772	45,84	30,76
Среднее	2,77	1,36	8,19	6,39	0,110	0,069	0,744	0,563	45,93	29,05
НСР ₀₅	0,32	0,27	0,79	0,75	0,012	0,011	0,065	0,054	3,56	2,43

Также установлено, что интенсивность фотосинтеза листьев у сортов сои существенно зависит и от концентрации CO₂ в воздухе. Снижение в рабочей камере-прищепке измерительного прибора концентрации CO₂ в 2 раза от нормального уровня (0,033%) приводило к уменьшению интенсивности фотосинтеза листьев у опытных сортов в 2,7–3,8 раза, а двукратное ее увеличение – к удвоению интенсивности фотосинтеза. Наиболее активно протекал фотосинтез листьев у сортов культуры, когда концентрация CO₂ находилась в интервале от 0,066% до 0,198% (Рисунок 165).

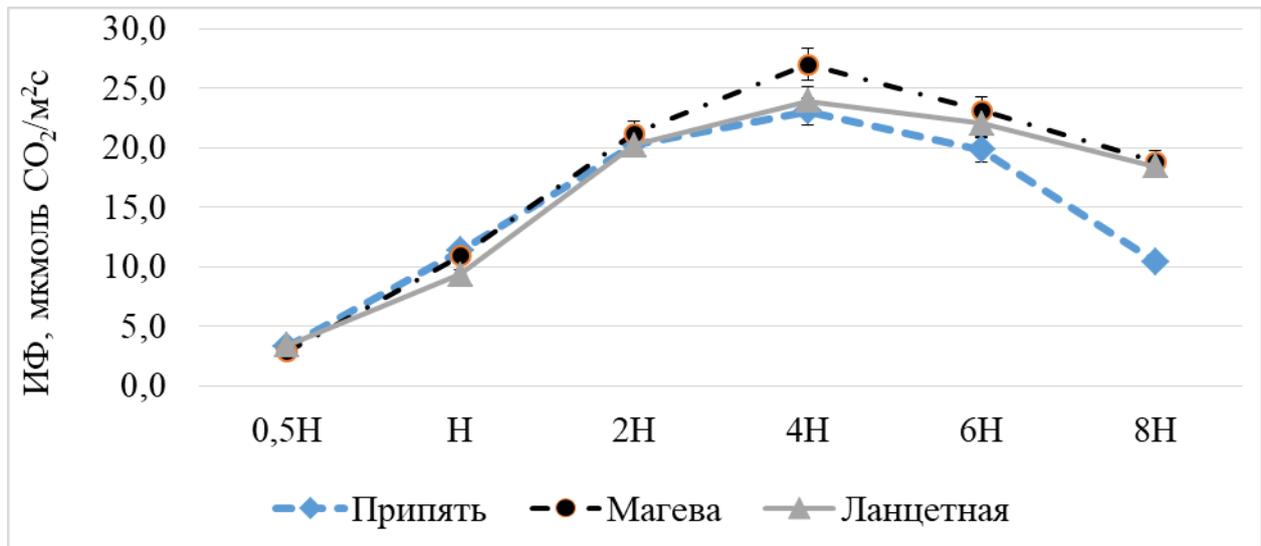


Рисунок 165 – Зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO₂ у сортов сои (н – концентрация CO₂ в воздухе равная 0,03%), 2011–2012 гг.

При этом норма реакции сортов на изменение содержания в воздухе CO₂ существенно различалась. При естественной концентрации CO₂ (н) активность фотосинтеза у опытных сортов была примерно одинаковой, тогда как при 4-х кратном ее увеличении интенсивность фотосинтеза повышалась на 108% при существенном превосходстве сорта Магева. При 8-кратном же увеличении концентрации CO₂, наоборот, происходило выраженное падение активности фотосинтеза, которое наиболее сильно проявлялось у сорта Припять: интенсивность фотосинтеза его листьев была в 2,2 раза, а у сортов Магева и Ланцетная в 1,4 и 1,3 раза соответственно меньше значений ИФ при обычной концентрации CO₂ в воздухе.

Существенно различались сорта сои и по реакции на изменение светового режима вегетации растений.

6.2.5 Реакция фотосинтеза генотипов культуры на изменение светового режима вегетации растений

Анализ экзогенных факторов воздействия на фотосинтез показывает, что наиболее значимое влияние на этот процесс оказывает не только увлажнение (засуха), но и световой режим в сочетании с температурой воздуха, что особенно ярко проявляется в течение дня (Таблица 44).

Таблица 44 – Дневная динамика температуры воздуха и интенсивности естественного освещения у сортов сои в фазе плоского боба, по данным 2018 г.

Сорт	Время суток, час					
	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00
Температура воздуха, °С	20,9	24,6	26,6	27,9	27,4	27,3
Интенсивность естественного освещения, мкмоль (квантов)/м ² с	899,3	1584,2	1377,3	1312,7	1152,6	607,2
Интенсивность фотосинтеза в среднем по сортам, мкмоль СО ₂ /м ² с	10,56	9,31	6,53	11,71	9,66	7,01

Во время дневного учета коэффициент корреляции между ИФ и интенсивностью естественного освещения был положительным и составлял в среднем 0,20, а с температурой воздуха его значение было отрицательным –0,23.

Специальными экспериментами выявлено, что среди генотипов сои есть сорта как с высокой отзывчивостью листьев на усиление инсоляции, так и низкой, то есть одних можно отнести к более светолюбивым, других – к теневыносливым. Генотипические различия начинали проявляться при освещенности 700 мкмоль квантов света/м²с, а при дальнейшем ее повышении только усиливались. Наиболее выражено они проявлялись при уровне 1500 мкмоль квантов света/м²с. Среди опытных сортов наиболее активно реагировали на усиление света сорта Ланцетная, Свапа, Мезенка, а самой сдержанной реакцией характеризовались Осмонь и Зуша. Причем у первых трех сортов полное насыщение фотосинтеза светом наступало при уровне инсоляции 1500 мкмоль квантов света/м²с, тогда как у двух других при 1000 мкмоль квантов света/м²с (Рисунок 166).

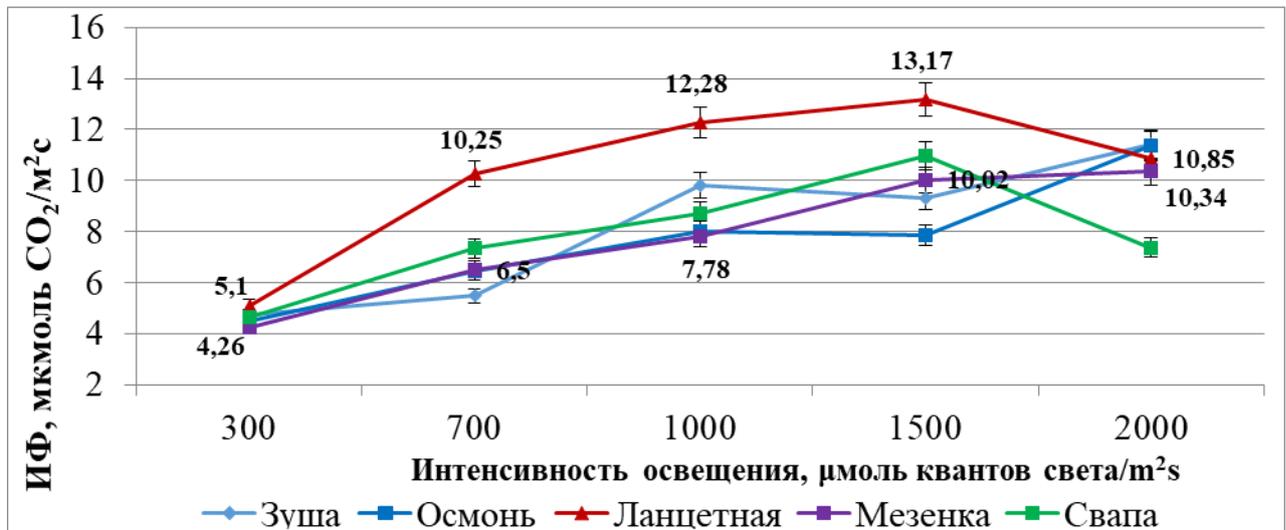


Рисунок 166 – Интенсивность фотосинтеза в зависимости от интенсивности освещения у сортов сои в фазе плоского боба, 2018 г.

Значимые сортовые различия по отношению к световому режиму отмечались и в течение светового дня. Наиболее ярко они начинали проявляться с 10:00 часов и сохранялись таковыми до 16:00 часов по московскому времени. Активнее всего ассимиляция CO_2 листьями растений осуществлялась у сорта Самер 4, и очень медленно у сорта Свапа (Рисунок 167).

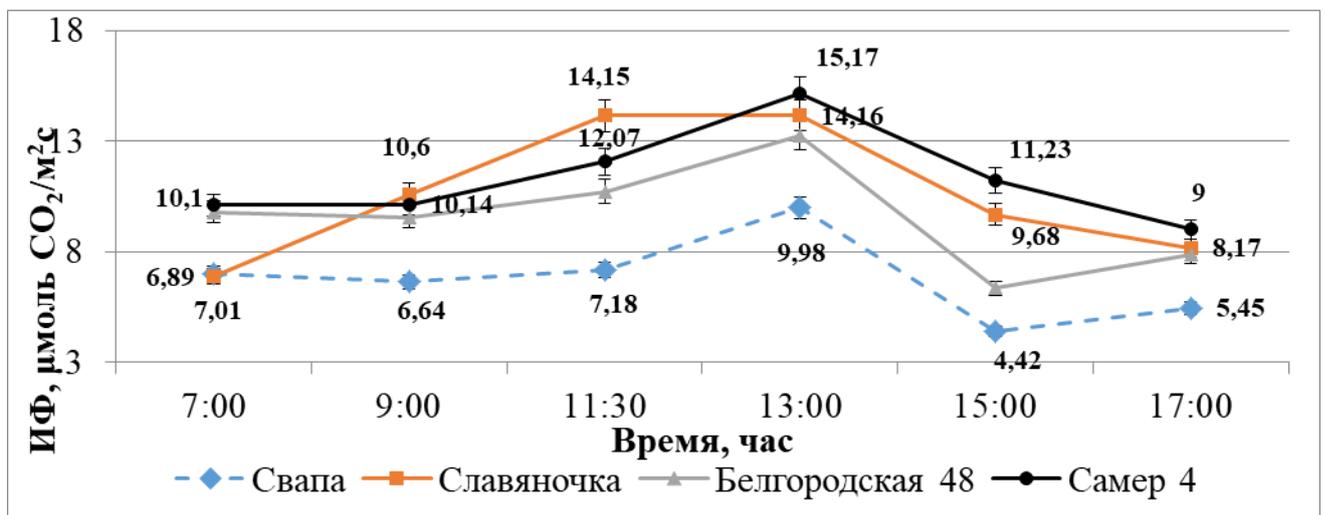


Рисунок 167 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза (ИФ) у сортов сои в фазе цветения, 2017 г.

Из других изученных сортов заметнее всего реагировали на усиление света Белгородская 7 и Казачка, а самой сдержанной реакцией характеризовались Самер 5 и Белгородская 8 (Таблица 45).

Таблица 45 – Интенсивности фотосинтеза ($\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) листьев у различных сортов сои в зависимости от интенсивности освещения в фазе плоского боба, 2017 г.

Сорт	Интенсивность освещения, $\mu\text{моль квантов света}/\text{м}^2\text{с}$	
	300	1800
Белгородская 7	7,71	15,95
Казачка	5,67	15,87
Виктория	5,10	11,81
Зуша	5,50	10,76
Белгородская 8	6,80	10,53
Самер 5	6,22	10,72
НСР ₀₅	0,93	1,24

Существенные генотипические различия по фотосинтетической активности листьев выявлены у культуры сои и в зависимости от ярусного их расположения у растений: ярче всего они проявлялись на уровне верхних и средних листьев. Среди опытных сортов наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза верхних и средних листьев в фазу плоского боба отличались Свапа и Самер 4, а нижних – Белгородская 48, у которого относительно невысокую активность ассимиляции CO_2 показывали все листья, в том числе верхние. В условиях полевого опыта 2017 г. коэффициент корреляции между ИФ и интенсивностью естественного освещения в среднем по ярусам листьев был достоверным при уровне $P \leq 0,05$ и составлял +0,82 (Рисунок 168).

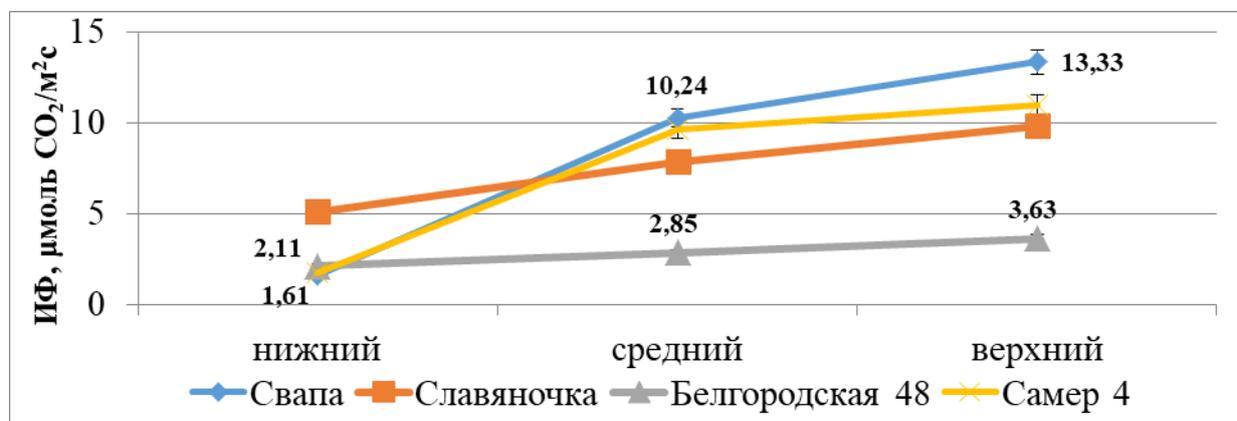


Рисунок 168 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) в зависимости от яруса листьев у сои в фазе плоского боба, 2017 г.

Из вышеизложенного следует, что в селекции сортов сои северного экотипа оценку селекционного материала и отбор перспективных генотипов по показателям активности фотосинтеза целесообразно проводить при интенсивности освещения $1000 \text{ мкмоль квантов света/м}^2\text{с}$, тогда как при создании сортов для южных регионов страны или возделываемых на производстве широкорядным способом посева эту работу следует осуществлять при уровне инсоляции $1500 \text{ мкмоль квантов света/м}^2\text{с}$, чтобы достичь большей эффективности использования фотосинтетически активной радиации.

При оценке и отборе перспективных генотипов сои по показателям фотосинтетической деятельности важно также учитывать фазу роста, место расположения листьев на растении и их устьичную проводимость.

6.3 Фотосинтетическая активность листьев у растений кормовых бобов, чечевицы обыкновенной

В России, кроме гороха и сои, селекция также проводится на чечевице обыкновенной, кормовых бобах, люпине, фасоли (Стебакова Е.Н. и др., 2012; Зотиков В.И. и др., 2015; Казыдуб Н.Г. и др., 2015; Мирошникова М.П., 2015; Лукашевич М.И., 2018). В частности, у люпина выявлена тесная взаимосвязь ряда функциональных показателей фотосинтетической системы с семенной продуктивностью, что позволило обосновать приоритетные направления селекции культуры, отобрать для этого перспективный исходный материал и создать новые сорта (Яговенко Г.Л., 1991).

С учетом этого нами были изучены функциональные показатели фотосинтетической системы генотипов чечевицы обыкновенной и кормовых бобов с целью определения возможностей их использования в селекции.

Чечевица обыкновенная. Результаты исследования показали, что по величине квантового выхода первичного разделения зарядов в фотосистеме II (КВФХ) генотипы чечевицы обыкновенной различались в широком диапазоне – от 0,37 до 0,73 отн. ед. Из них наиболее высокой эффективностью поглощения квантов света молекулами хлорофилла характеризовались

селекционные образцы 192/08 и 199/08, а наименьшей – Рауза, Веховская 1, Светлая, 246/08 (Рисунок 169).

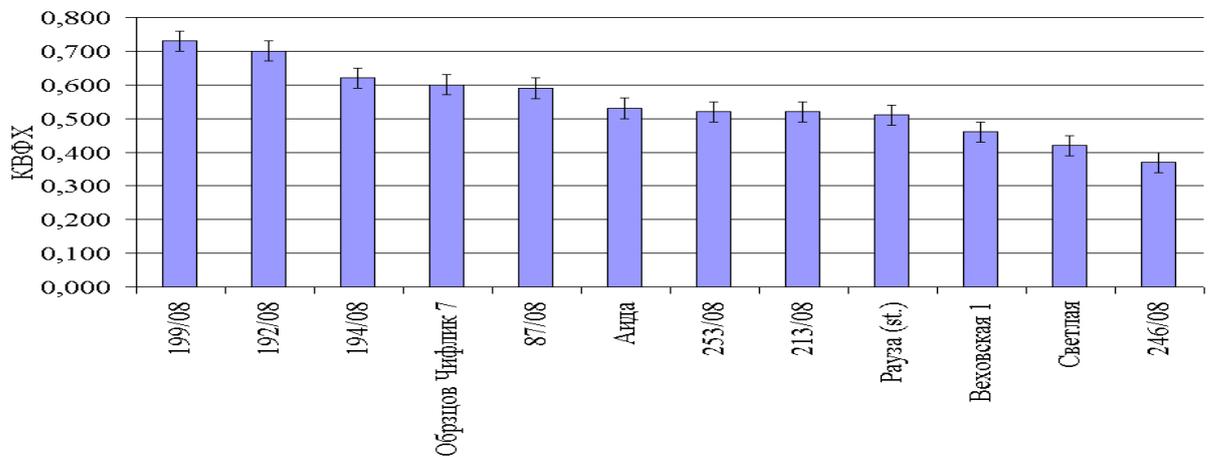


Рисунок 169 – Квантовый выход флуоресценции хлорофилла в фотосистеме II у различных генотипов чечевицы обыкновенной, в среднем за 2010, 2012 гг.

Самая высокая продуктивность использования солнечной энергии отмечена у образцов 192/08 и 199/08 (ФХТФХ – 0,739 и 0,726 отн. ед. соответственно) (Рисунок 170).

Этим же генотипам было присуще и самое низкое значение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла – 0,274 отн. ед. у образца 199/08 и 0,325 отн. ед. у 192/08. Этот показатель отражает неэффективное использование солнечной энергии молекулами хлорофилла, которая трансформируется в тепло или вызывает деструктивные процессы в клетках.

Нами установлена высокая корреляционная связь между КВФХ и ФХТФХ ($r=0,92$, значимо при $P \leq 0,05$),

Но высокие значения КВФХ и ФХТФХ не всегда способствовали такому же поглощению углекислого газа листьями растений. Нам не удалось выявить существенную корреляцию между эффективностью поглощения энергии света молекулами хлорофилла (КВФХ) и интенсивностью фотосинтеза.

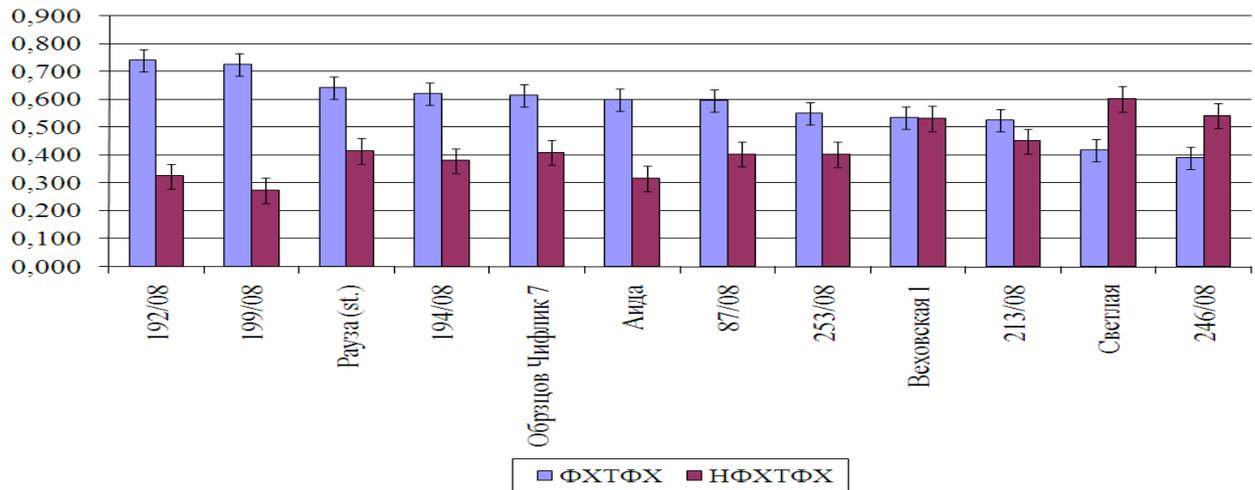


Рисунок 170 – Фотохимическое (ФХТФХ) и нефотохимическое (НФХТФХ) тушение флуоресценции хлорофилла у различных генотипов чечевицы обыкновенной, в среднем за 2010, 2012 гг.

В опыте были образцы как с высоким КВФХ и низкой интенсивностью фотосинтеза (192/08), так и с высокой интенсивностью фотосинтеза и низким КВФХ (246/08), а также с высоким КВФХ и средними значениями интенсивности поглощения углекислоты (сорт Образцов Чифлик 7 и образцы 194/08 и 199/08). Это указывает на то, что сорта чечевицы обыкновенной по-разному используют энергию квантов солнца на осуществление физиологических функций растений, в том числе поглощения молекул CO_2 листьями.

По результатам исследования интервал генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза листьев растений чечевицы обыкновенной находится в диапазоне от 2,31 до 10,01 $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ (Рисунок 171).

В 2010 засушливом году наиболее высокой интенсивностью фотосинтеза характеризовались образцы 246/08 (10,01 $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), сорта Веховская 1 (8,56 $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) и Аида (8,20 $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), превосходя по данному показателю сорт-стандарт Рауза в 3,3 раза. В силу этого данные образцы могут быть использованы в селекции культуры в качестве источника высокой фотосинтетической активности и адаптации к экстремальным условиям воздействия.

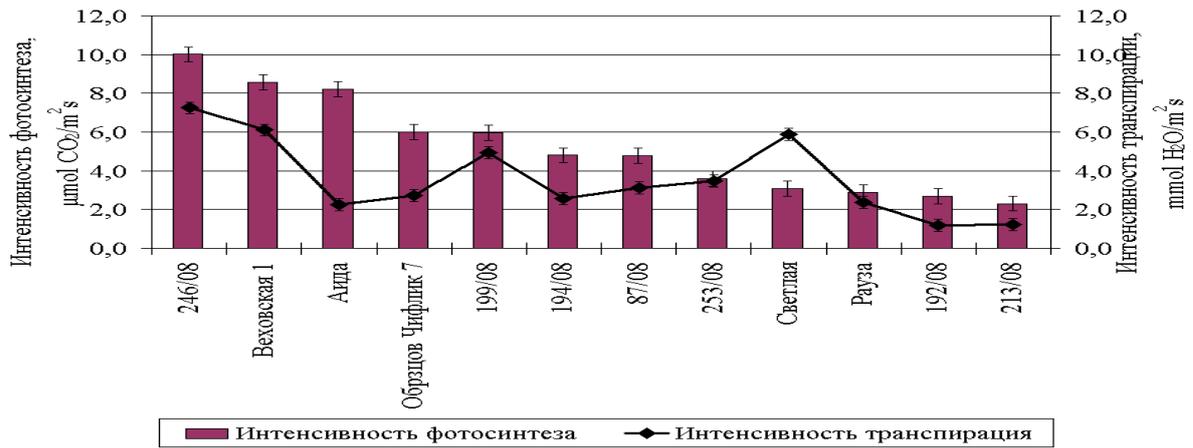


Рисунок 171 – Интенсивность фотосинтеза и транспирации у различных генотипов чечевицы обыкновенной, в среднем за 2010, 2012 гг.

Минимальные значения интенсивности усвоения молекул углекислоты отмечены у образцов 192/08 (2,69 мкмоль CO₂/м²с) и 213/08 (2,31 мкмоль CO₂/м²с), а также у районированных сортов Рауза (2,89 мкмоль CO₂/м²с) и Светлая (3,09 мкмоль CO₂/м²с).

Одновременно показано, что активность поглощения листьями молекул CO₂ тесным образом связана с интенсивностью их транспирации – коэффициент корреляции составил 0,61 (значимо при P≤0,05) (Рисунок 171).

Однако не всегда высокой интенсивности фотосинтеза листьев соответствует высокая интенсивность их транспирации. Например, у сорта Аида интенсивность фотосинтеза была всего на 22% ниже, а интенсивность транспирации – в 3 раза меньше, чем у образца 246/08. Это указывает на то, что фотосинтетический аппарат растений данного сорта Аида может активно поглощать молекулы CO₂ и при этом экономно расходовать воду. То есть растения сорта Аида в случае недостатка влаги в меньшей степени могут испытывать стресс от засухи. По нашему мнению, такие сорта и должны служить базой для селекции культуры на высокую и стабильную продуктивность.

Кормовые бобы. В годы исследования у генотипов кормовых бобов, как и у других изученных зернобобовых культур, отмечался яркий полиморфизм по показателям активности реакций световой и темновой фазы фотосинтеза.

Значение квантового выхода флуоресценции хлорофилла в фазу зеленой спелости бобов варьировало по сортаобразцам от 0,377 до 0,747 отн. ед., а фотохимического тушения флуоресценции хлорофилла – от 0,379 до 0,749 отн. ед. По квантовому выходу выделялись образцы к-1736, сPire, сорта Пикантные и Винздорские белые, что было почти в 2 раза больше, чем у сорта PrerovScky. Эти же сортаобразцы отличались и повышенным фотохимическим тушением (Таблица 46).

Таблица 46 – Результаты оценки сортаобразцов кормовых бобов по активности световых реакций фотосинтеза, фаза зеленой спелости бобов, 2010 г.

Сорт	КВФХ, отн.ед.	ФХТФХ, отн.ед.
к-1463	0,650	0,677
Огонек	0,605	0,650
Янтарные	0,610	0,622
Омар	0,679	0,741
PrerovScky	0,377	0,379
Русские черные	0,545	0,561
Пикантные	0,742	0,740
Erfordia	0,630	0,645
к-1731	0,655	0,660
Скороспелые	0,655	0,677
к-1736	0,747	0,749
Винздорские белые	0,727	0,735
сPire	0,729	0,736
НСР ₀₅	0,034	0,041

Интенсивность фотосинтеза листьев растений у сортаобразцов кормовых бобов изменялась в фазу зеленой спелости от 1,35 до 4,19 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. Максимальное значение этого показателя зафиксировано у формы к-1463 – 4,19 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, что на 13% было больше, по сравнению с известными районированными сортами Омар, Огонек и Янтарные. Очевидно, что образец к-1463 можно рекомендовать для селекции культуры как перспективный исходный материал.

Причем у сортаобразцов кормовых бобов (как и у гороха, сои и чечевицы обыкновенной) установлена высокая положительная корреляция между интенсивностью фотосинтеза и транспирацией ($r=0,569$) при отсутствии таковой с показателями активности первичных реакций фотосинтеза (Таблица 47).

Таблица 47 – Результаты оценки сортообразцов кормовых бобов по интенсивности фотосинтеза и транспирации листьев в фазе зеленой спелости бобов, 2010 г.

Сорт	Интенсивность	
	фотосинтеза, мкмоль CO ₂ /м ² с	транспирации, ммоль H ₂ O/м ² с
к-1463	4,20	1,29
Огонек	3,69	1,27
Янтарные	3,65	0,90
Омар	3,57	1,24
PregovScky	2,82	1,16
Русские черные	2,80	1,30
Пикантные	2,66	0,67
Erfordia	2,49	1,31
к-1731	2,46	0,74
Скороспелые	2,45	1,05
к-1736	2,38	1,12
Винздорские белые	2,26	0,96
cPire	1,35	0,59
НСР ₀₅	0,30	0,20

Таким образом, у кормовых бобов сортообразцы к–1463, Огонек, Янтарные и Омар можно рекомендовать для использования в селекции как источники высокой активности фотосинтеза.

7 МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ, СПОСОБЫ ОЦЕНКИ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА И ОТБОР ПЕРСПЕКТИВНЫХ ФОРМ

Анализ литературных данных и результатов собственных экспериментов позволяет заключить, что традиционные методы селекции не в полной мере отвечают стоящим государственным задачам по обеспечению продовольственной безопасности России. Современные сорта сельскохозяйственных культур наряду с достоинствами (высокая отзывчивость на агрофон, устойчивость к полеганию, осыпанию и хорошие вкусовые свойства) имеют и ряд важных для производства недостатков: слабая устойчивость к болезням, вредителям и абиотическим факторам среды, снижение качества зерна. Они формируют высокий и стабильный урожай лишь в благоприятных погодных условиях и при высоком уровне культуры земледелия (Молчан И.М. и др., 1996; Амелин А.В., 1999; 2012).

Связано это с тем, что в результате селекции фотоэнергетический потенциал растений не увеличивается, а фактически остается на достигнутом в ходе эволюции уровне (Амелин А.В., 2001). И, очевидно, его возможностей в настоящее время уже не хватает, чтобы одновременно обеспечить получение высокого, качественного и стабильного урожая, так как для этого требуется значительно больше энергии, чем ее усваивают современные культурные растения. Поэтому важно сейчас проводить целенаправленную работу на повышение фотоэнергетического потенциала растений и эффективное его использование. (Ничипорович А.А., 1977; Мокроносков А.Т., 1981; Ort D.R. et al., 2015).

Повышение эффективности использования неисчерпаемых ресурсов – солнечной радиации через управление фотосинтезом (увеличение КПД ФАР) – позволит создать не только эффективное, но и адаптивное растениеводство (Жученко А.А., 2004). Причем обозначенную проблему необходимо рассматривать в тесной взаимосвязи и с наметившимися тенденциями глобального изменения климата на планете, поскольку увеличение концентрации CO_2 в атмосфере может положительно повлиять на

продуктивность растений с СЗ фотосинтезом, особенно в засушливых регионах (Тарчевский И.А., 1982; Bioshop K.A. et al., 2014).

Накопленные научные знания и достигнутые результаты самой селекцией показывают, что данная работа вполне может быть эффективной. Ведь генофонд сельскохозяйственных культур, в том числе нами изученных, характеризуется огромным разнообразием по показателям активности фотосинтеза. В фазу плоского боба интервал генотипического варьирования КФВХ составляет: у яровой пшеницы – 0,134-0,307 отн. ед.; озимой пшеницы – 0,120-0,284 отн. ед.; гороха – 0,100-0,383 отн. ед.; сои – 0,260-0,357 отн. ед.; чечевицы обыкновенной – 0,374-0,728 отн. ед.; кормовых бобов – 0,377-0,747 отн. ед. Активность ЭТЦ изменяется у сортообразцов в диапазоне: у яровой пшеницы – от 56,3 до 128,9 отн. ед.; озимой пшеницы – от 50,2 до 119,3 отн. ед.; гороха – от 78,5 до 160,6 отн. ед.; сои – от 101,8 до 151,2 отн. ед.

Еще более широкий размах наследственной изменчивости установлен по интенсивности фотосинтеза, значение которой варьирует по сортообразцам: у яровой пшеницы – от 8,73 до 17,15 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$; озимой пшеницы – от 10,97 до 25,63 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$; гороха – от 7,27 до 21,38 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$; сои – от 6,12 до 14,38 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$; чечевицы обыкновенной – от 2,31 до 10,01 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$; кормовых бобов – от 1,35 до 4,19 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$.

Поэтому формы с повышенной фотосинтетической активностью разумно брать на учет и использовать в селекции как исходный материал, а величину фотосинтетической активности хлоропластов и энергетической эффективности электронно-транспортной цепи фотосинтеза рассматривать критерием на повышение активности фотосинтетического аппарата (Кумаков В.А., 1982; Быстрых, Е.Е., 1984; Пискунова Н.П., 1985; Амелин А.В. и др., 2004; Sun Z.W., 2016). Повысить фотоэнергетический потенциал растений и эффективность его использования в формировании высокого и стабильного урожая зерна хотя и необходимо, но сделать это будет не просто, так как фотосинтез представляет собою весьма сложный по организации и функционированию процесс. По нашему мнению и мнению других ученых (Ничипорович А.А., 1977, 1979;

Мокроносов А.Т., 1981; Thompson L., 1975; Zhu X.G., 2008), краткосрочные планы улучшения показателей фотосинтетической деятельности растений должны включать оптимизацию площади и расположения листьев в растительном посеве в целях избегания неравномерного насыщения светом и снижения их фотодыхания. Долгосрочные же планы следует ориентировать на совершенствование карбоксилазного пути усвоения CO_2 на основе оптимизации основных компонентов фотосинтетического аппарата.

Для достижения этой цели необходимо селекции опираться на научно обоснованные методические подходы и использовать эффективные способы оценки исходного материала и отбора из него перспективных форм.

7.1 Отбор перспективного исходного материала по показателям фотосинтетической активности

Проведенное исследование показало, чтобы успешно проводить целенаправленную селекцию по созданию сортов с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза листьев, необходимо учитывать ее видовые и генотипические особенности и зависимость от факторов среды.

Установлено, что у изученных сельскохозяйственных культур в зависимости от условий года вегетации КФВХ изменяется: у яровой пшеницы – от 0,136 до 0,208 ед.; озимой пшеницы от 0,122 до 0,152 ед.; гороха – от 0,237 до 0,281 ед.; сои – от 0,310 до 0,763 ед. Активность ЭТЦ: у яровой пшеницы – от 70,38 до 87,41; озимой пшеницы – от 51,40 до 63,64; гороха – от 99,40 до 117,15; сои – от 75,94 до 128,65. Интенсивность фотосинтеза листьев варьирует: у яровой пшеницы – от 7,41 до 13,35; озимой пшеницы – от 11,69 до 15,93; гороха – от 7,00 до 12,67; сои – от 10,09 до 12,99 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$.

Наиболее высокая фотосинтетическая активность листьев отмечается в условиях с оптимальным обеспечением влаги и температурой воздуха, тогда как в неблагоприятных метеоусловиях вегетации она снижается в среднем на 34% меньше. Отсюда следует, что селекцию зерновых и зернобобовых культур

необходимо проводить не только на повышение активности и эффективности, но и стабильности (адаптивности) фотосинтеза растений.

В онтогенезе фотоактивность листьев сельскохозяйственных культур вначале возрастает, а затем падает: к переходу растений к генеративному развитию интенсивность фотосинтеза листьев возрастает в среднем на 19%, а к фазе восковой спелости снижается в среднем на 52%. Такой характер ее проявления объясняется соответствующими изменениями донорно-акцепторных отношений между ассимилирующими и запасными органами. Известно, что в период генеративного развития растений формирующиеся семена и плоды становятся главными аттрагирующими центрами образующихся фотоассимилятов. В силу этого повышенный на них запрос способствует активному росту фотосинтетической активности листьев (Курсанов В.А., 1984; Мокронос А.Т., 1982; Чиков В.И. 2008; Richards R.A., 2000; Repler S. et al., 2005). И закономерно, что по мере созревания плодов и семян наблюдается выраженный спад фотосинтетической активности листьев, сопровождаемый в том числе и процессами их старения (Мокронос А.Т., 1982; Carmo-Silva E. et al., 2017).

Поэтому не случайно, что у изученных зерновых и зернобобовых культур наиболее активно фотосинтезируют верхние листья: активность их электронно-транспортной цепи, квантовый выход и интенсивность фотосинтеза выше, чем у листьев средних ярусов растений в среднем на 30%, 64% и 26 %, а нижних – на 30%, 63%, 62 % соответственно. Кроме этого, они положительно реагируют на повышение инсоляции и концентрации в воздухе молекул CO_2 .

Однако при схожих свойствах функционирования фотосинтетической системы растений у сельскохозяйственных культур проявляются и определенные видовые различия. В частности, установлено, что по активности и эффективности реакций световой фазы фотосинтеза зернобобовые культуры имеют существенное превосходство над зерновыми: в среднем за вегетацию по квантовому выходу флуоресценции хлорофилла листьев соя и горох посевной превышают яровую и озимую пшеницу на 62,0%, а по активности ЭТЦ – на

26,8%. Превосходство зернобобовых культур над зерновыми отмечается на протяжении почти всего периода вегетации, но наиболее ярко оно проявляется в период генеративного развития и, прежде всего, у сои (Рисунок 172).

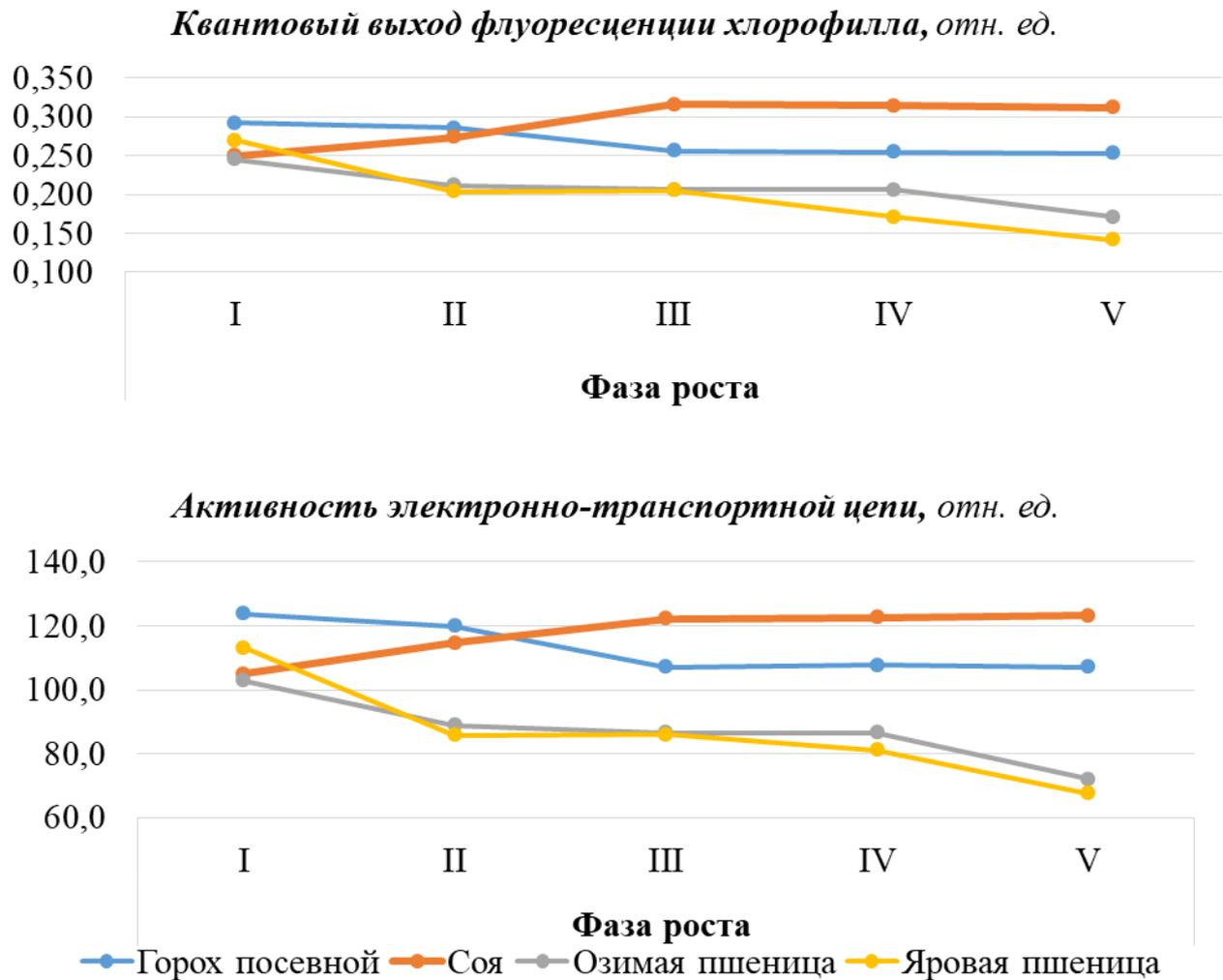


Рисунок 172 – Активность световых реакций фотосинтеза листьев в онтогенезе растений зерновых и зернобобовых культур, 2017–2020 гг.

Обозначения: фазы: гороха посевного: I – 8-9-й лист, II – цветение, III – плоский боб, IV – зеленая спелость бобов, V – созревание; сои: I – бутонизация, II – цветение, III – плоский боб, IV – налив семян, V – зеленая спелость бобов; пшеницы озимой и яровой: I – кущение, II – трубкование, III – цветение, IV – молочная спелость, V – молочно-восковая спелость

Особенно высокой активностью и эффективностью световых реакций фотосинтеза отличаются у растений зернобобовых культур верхние листья. То есть они более активно поглощают, переносят и преобразуют кванты света, чем у зерновых культур (Рисунок 173).

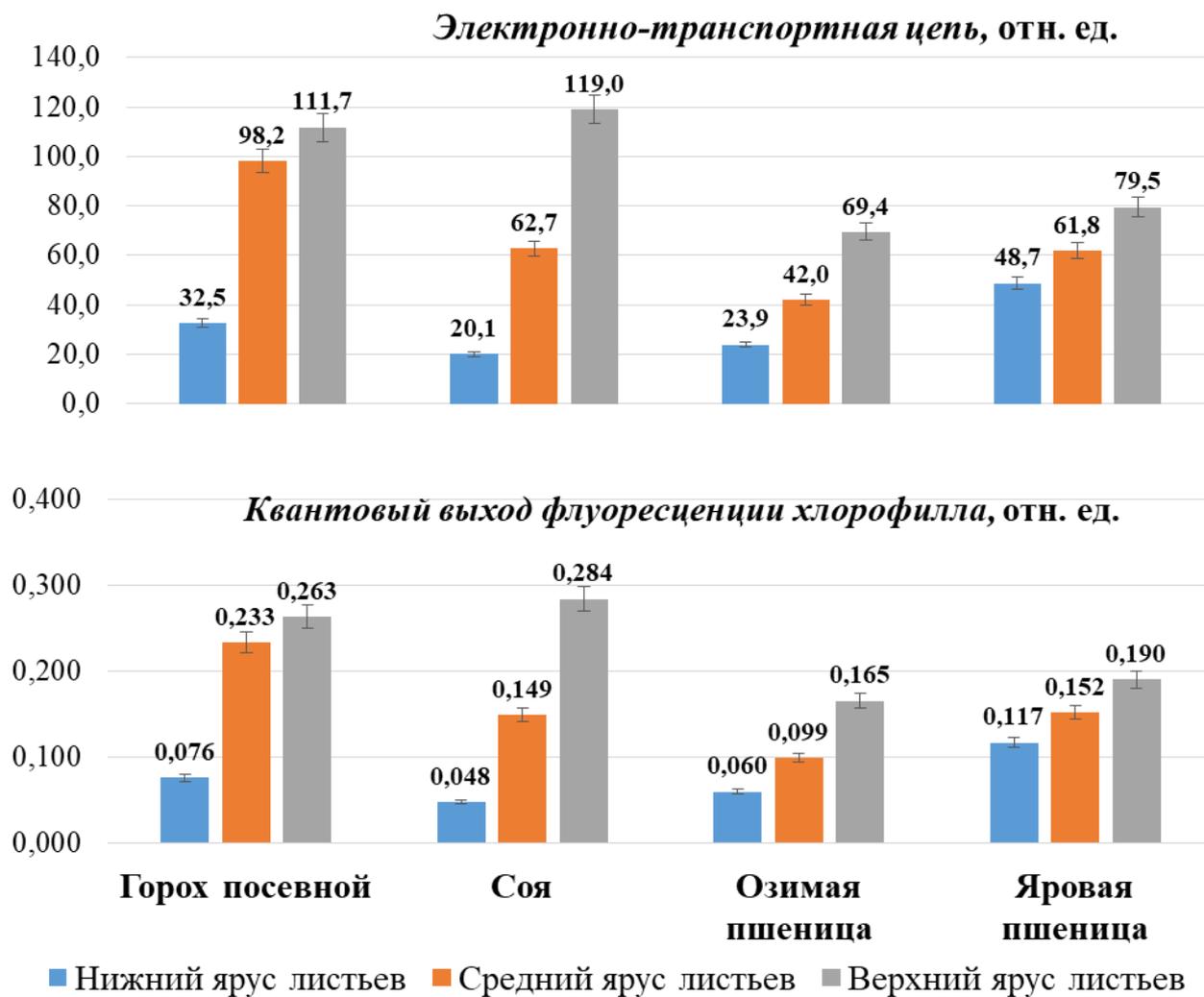


Рисунок 173 – Ярусная изменчивость активности электронно-транспортной цепи и квантового выхода флуоресценции хлорофилла у листьев зернобобовых и зерновых культур в фазе плодообразования, 2017–2020 гг.

Активным поглощением и эффективным усвоением энергии квантов света выделяются зернобобовые культуры, особенно соя, и в течение дня. Их превосходство над зерновыми культурами наиболее значимо проявляется у сои с 8:00 до 12:00 и с 16:00 до 18:00 часов, а у гороха посевного с 14:00 до 18:00 часов по московскому времени (Рисунок 174).

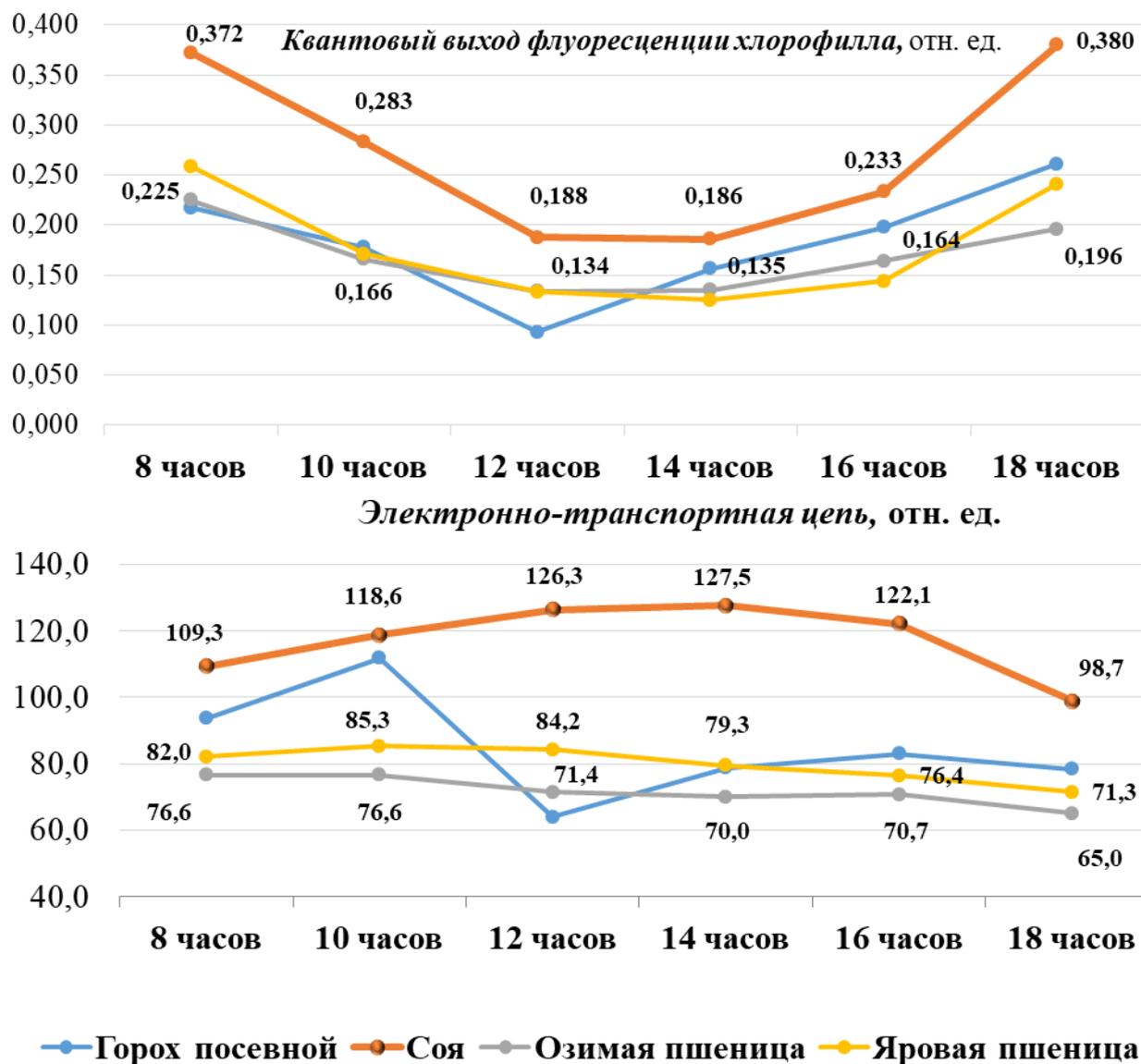


Рисунок 174 – Дневная динамика активности электронно-транспортной цепи и квантового выхода флуоресценции хлорофилла у листьев зерновых и зернобобовых культур в фазе плодообразования, 2017–2020 гг.

По нашему мнению, это может быть обусловлено различным влиянием на первичные реакции фотосистемы растений условий окружающей среды, в частности интенсивности освещения. Выявлено, что по мере увеличения инсоляции квантовый выход флуоресценции хлорофилла резко падает, а активность электронно-транспортной цепи возрастает с определенным преимуществом у зернобобовых культур, что указывает в известной степени на их большую светолюбивость (Рисунок 175).

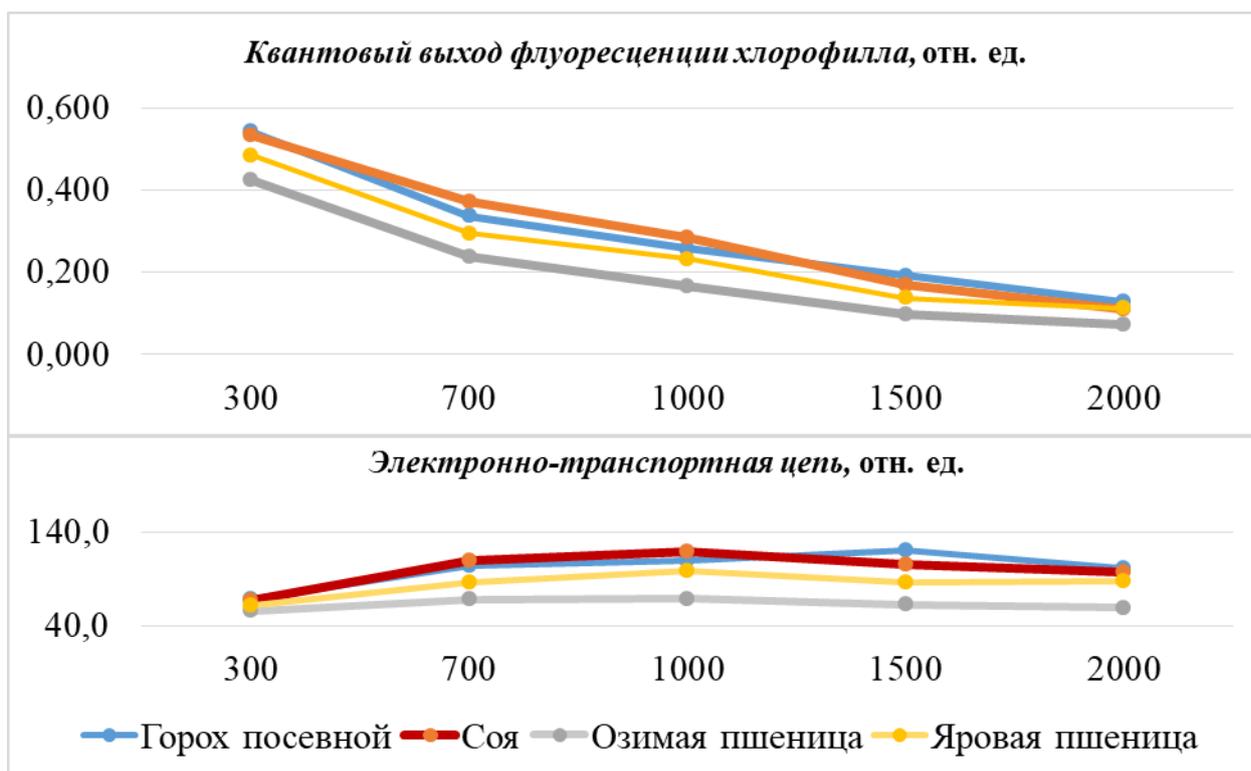


Рисунок 175 – Активность электронно-транспортной цепи и квантовый выход флуоресценции хлорофилла листьев в зависимости от их освещенности у растений зерновых и зернобобовых культур в фазе плодообразования, 2017–2020 гг.

Однако по активности реакций темновой фазы фотосинтеза существенное преимущество имеют зерновые культуры: в годы исследования по интенсивности ассимиляции молекул CO_2 листьями растений они превосходили зернобобовые культуры в среднем на 23% (Рисунок 176).

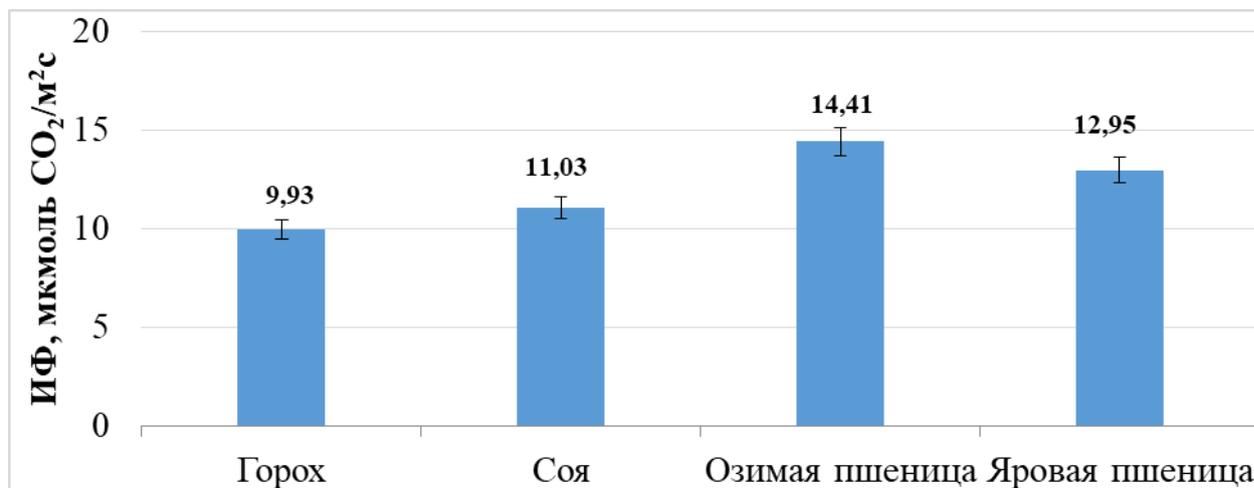


Рисунок 176 – Интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев у растений зерновых и зернобобовых культур в фазе плодообразования, 2010–2020 гг.

В значительной степени этому способствует повышенная активность транспирации. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью транспирации был значимым и составлял у зерновых культур 0,30...0,56, а у зернобобовых культур – 0,36...0,86.

В верхних листьях растений наиболее активно протекают реакции не только световой, но темновой фазы фотосинтеза: зерновые культуры по ассимиляции молекул CO_2 из воздуха в данном случае превосходили зернобобовые в среднем на 30% (Рисунок 177).

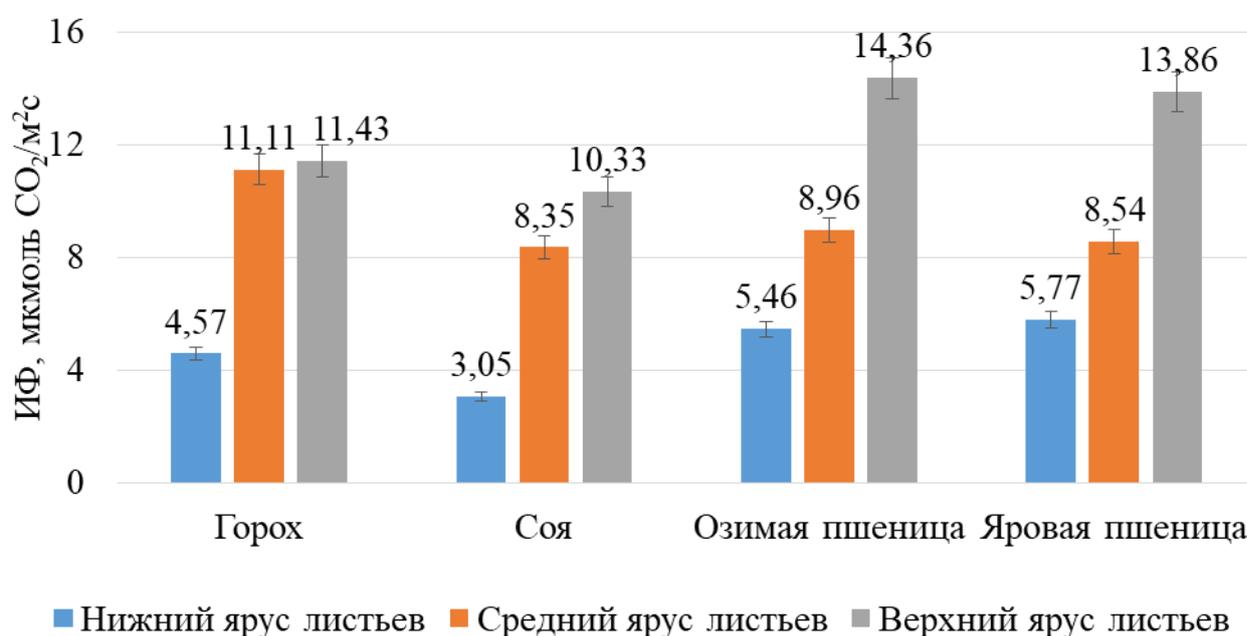


Рисунок 177 – Ярусная изменчивость интенсивности фотосинтеза (ИФ) листьев у растений зерновых и зернобобовых культур в фазе плодообразования, 2010–2020 гг.

Видовые различия по ИФ отмечались уже на ранних этапах развития и устойчиво сохранялись до начала созревания семян: зерновые культуры превосходили зернобобовые в фазе цветения в среднем на 34%, а в фазу налива – на 14% (Рисунок 178).

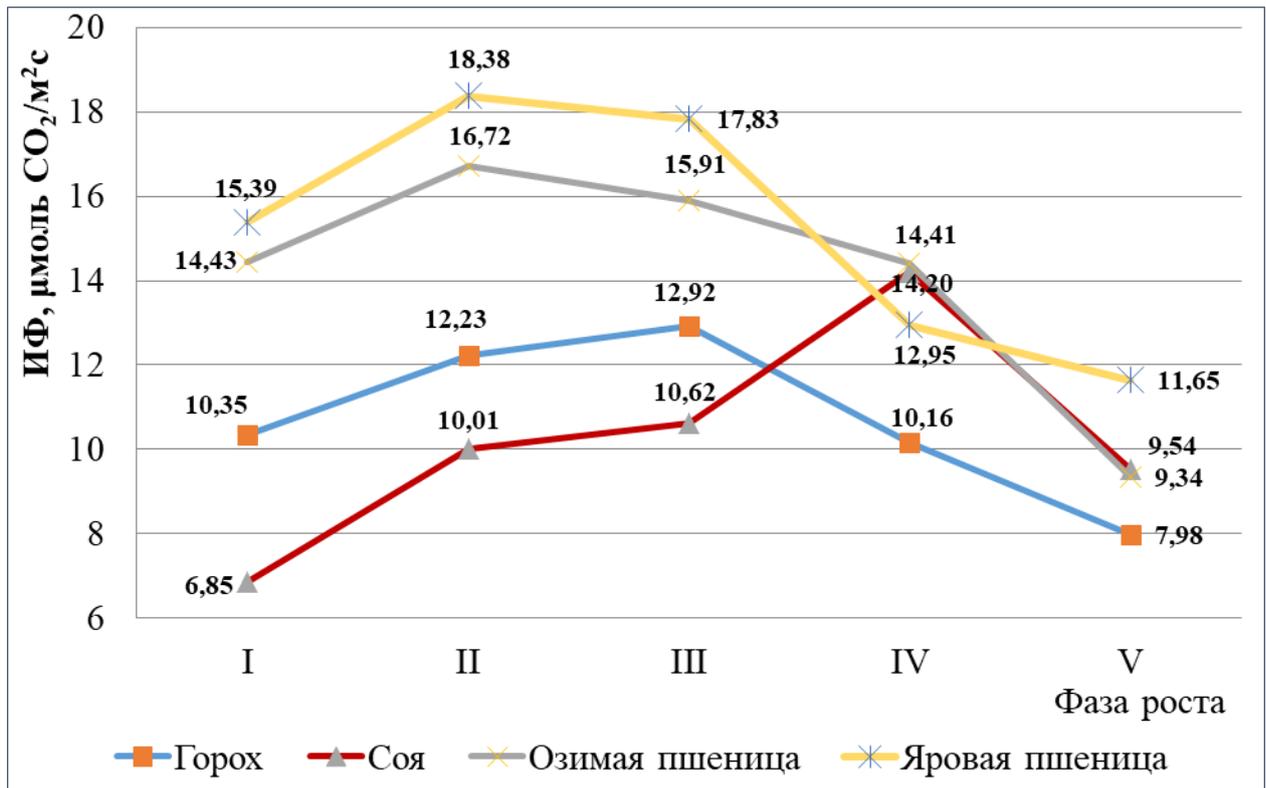


Рисунок 178 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе растений зерновых и зернобобовых культур, 2010–2020 гг.

Обозначения: фазы: гороха посевного: I – 8-9 лист, II – цветение, III – плоский боб, IV – зеленая спелость бобов, V – созревание; сои: I – бутонизация, II – цветение, III – плоский боб, IV – налив семян, V – зеленая спелость бобов; пшеницы озимой и яровой: I – кущение, II – трубкование, III – цветение, IV – налив (молочная спелость), V – молочно-восковая спелость

Выраженные видовые различия по интенсивности фотосинтеза отмечались и в течение дня. У зерновых культур выявлены 2 пика ее активности: один в 9:00, а другой – в 13:00 часов. В то же время у сои второй пик активности приходился на 15:00 и был самым высоким, а у гороха он один и проявляется в 9:00. В это время зерновые культуры по интенсивности фотосинтеза листьев превосходили зернобобовые в среднем на 19% (Рисунок 179).

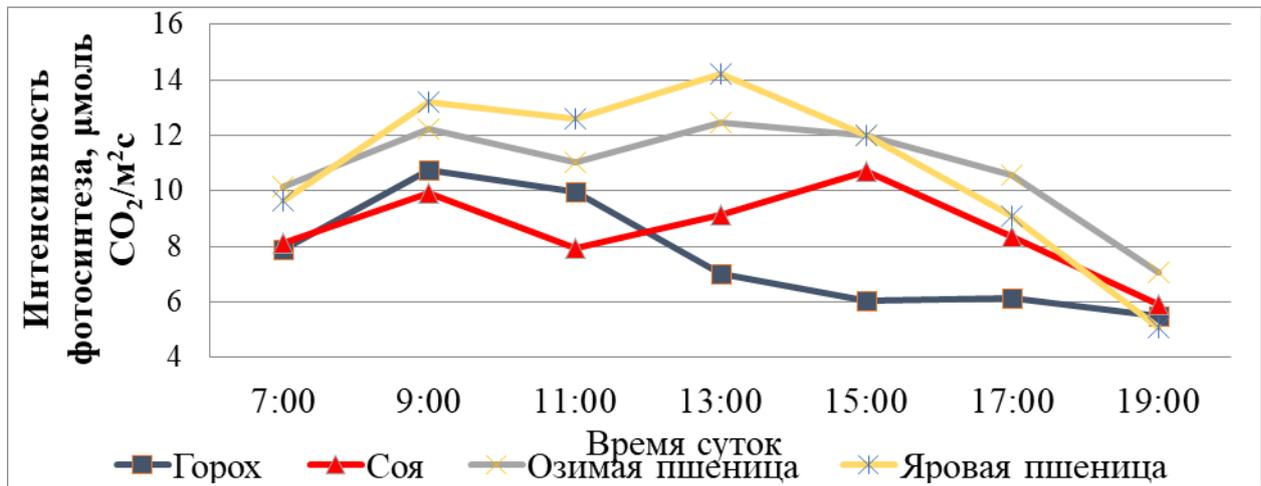


Рисунок 179 – Динамика дневного хода интенсивности фотосинтеза листьев у растений зерновых и зернобобовых культур в фазе плодообразования, 2010–2020 гг.

Отличаются зерновые культуры и повышенной реакцией фотосинтеза на усиление инсоляции. При освещенности в 1000 мкмоль /м²·с интенсивность фотосинтеза листьев в фазе плодообразования у них была на 74%, а при 1700 мкмоль /м²·с на 76% выше, чем у зернобобовых культур. Яровая пшеница и в данном случае проявляла большую отзывчивость на повышение интенсивности света, а у зернобобовых – соя, что указывает на их высокую светолюбивость, что следует учитывать и в селекции, и при размещении культур по регионам возделывания (Рисунок 180).

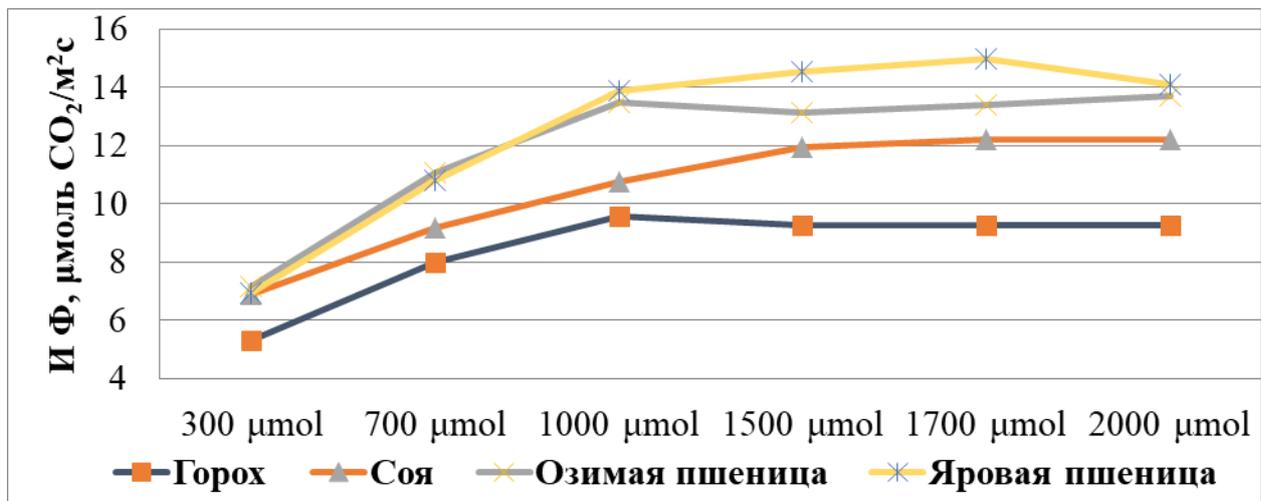


Рисунок 180 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев у растений зерновых и зернобобовых культур в зависимости от освещенности в фазе плодообразования, 2010–2020 гг.

В целом можно констатировать, что растения зернобобовых культур на единицу листовой поверхности более активно поглощают, переносят и преобразуют кванты света, но хуже ассимилируют молекулы CO_2 из воздуха по сравнению с зерновыми. Однако если учесть, что у современных растений зерновых культур формируется площадь листьев в 2–3 раза меньше, чем у гороха, и в 5–8 раз, чем у сои, то становится очевидным, что возможности последних значительно выше не только поглощать и усваивать кванты солнца, но и ассимилировать CO_2 из воздуха (Рисунок 181).

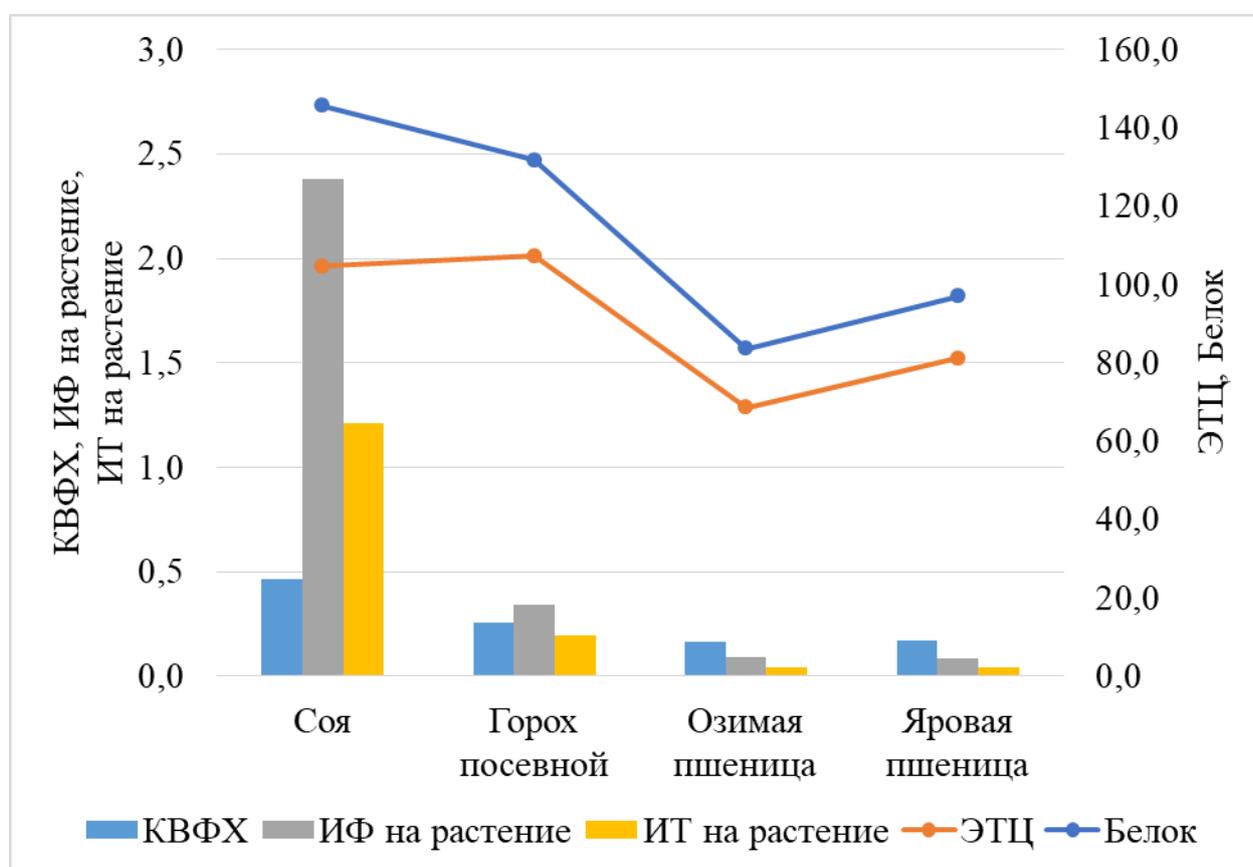


Рисунок 181 – Фотосинтетические возможности растений у зерновых и зернобобовых культур, данные приведены в расчете на целое растение
 Обозначения: КВФХ – квантовый выход флуоресценции хлорофилла, отн. ед.; ИФ – интенсивность фотосинтеза, $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$; ИТ – интенсивность транспирации, $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$; ЭТЦ – электронно-транспортная цепь, отн. ед.; Белок – содержание белка в зерна, %

Вероятнее всего, это обусловлено тем, что в семенах бобовых образуется энергоемких веществ, таких как белка в 1,4 и 2,4 раза, и жира у сои в 12–15 раз больше, чем в зерне яровой и озимой пшеницы. К тому же зернобобовые

культуры обладают способностью симбиотической азотфиксации, на которую дополнительно тратится большое количество энергии (Кретович В.Л., 1987), что, несомненно, следует учитывать не только в технологии возделывания культур по регионам, но и в селекции.

В последнем случае очень важно знать, как изменяются показатели активности фотосинтеза в зависимости от наследственных особенностей растений и условий их произрастания, а также характер их связи с полезными хозяйственными признаками сорта.

Результаты исследования показали, что световые и темновые реакции фотосинтеза листьев у зерновых и у зернобобовых культур имеют широкий интервал варьирования и высокую генотипическую обусловленность, что позволяет эффективно проводить по ним целенаправленную селекционную работу. По ЭТЦ генотипы озимой и яровой пшеницы, сои и гороха различаются в среднем в 2 раза, по КВФХ – в 2–3 раза, по ИФ – в 2–4 раза, по ИТ – в 3–12 раз, по УП – в 3–10 раз, по ЭИВ – в 2–10 раз.

Причем наиболее существенные генотипические различия по активности реакций световой и темновой фазы фотосинтеза проявляются на уровне листьев верхних ярусов, на которые ложится основная нагрузка в обеспечении формирующихся семян фотоассимилятами (Приложение Ж).

В онтогенезе наиболее значимые сортовые различия по ИФ отмечаются у изученных зерновых культур в период формирования и массового налива зерновок, а у зернобобовых в фазе формирования плодов (плоский боб), когда спрос на фотоассимиляты достигает максимальных значений (Рисунок 182).

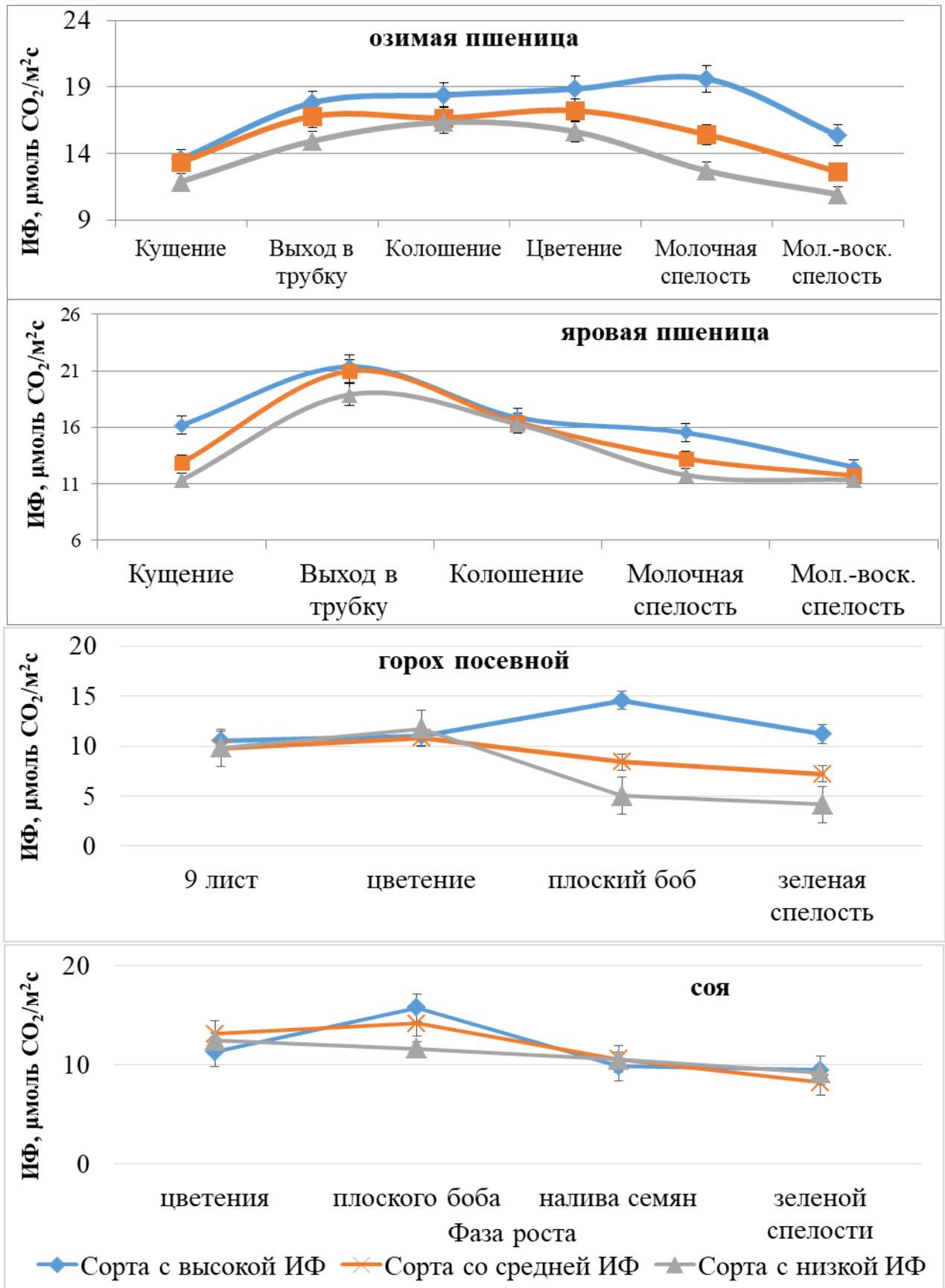


Рисунок 182 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) листьев в онтогенезе разных по фотоактивности сортов озимой, яровой пшеницы, гороха посевного и сои, 2010–2019 гг.

В течение дня генотипические различия у зерновых культур наиболее выражены в основном с 8:00 до 11:00 часов, когда уже ярко светит солнце, а температура воздуха еще не высокая (не превышает 25 °С) (Рисунок 183, 184).

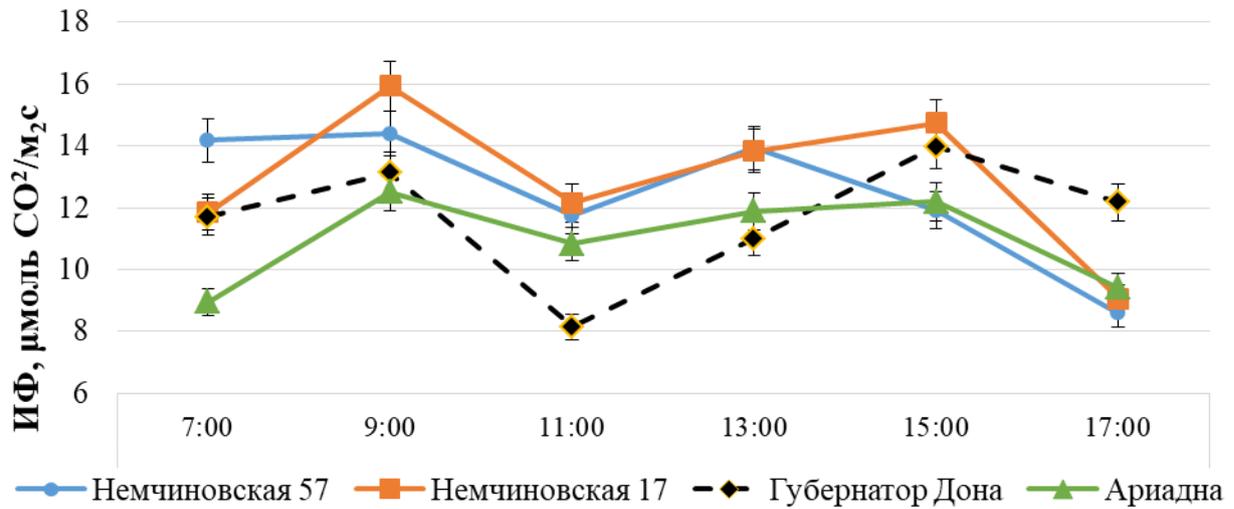


Рисунок 183 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза флагового листа у сортов озимой пшеницы в фазе колошения, 2017–2020 гг.

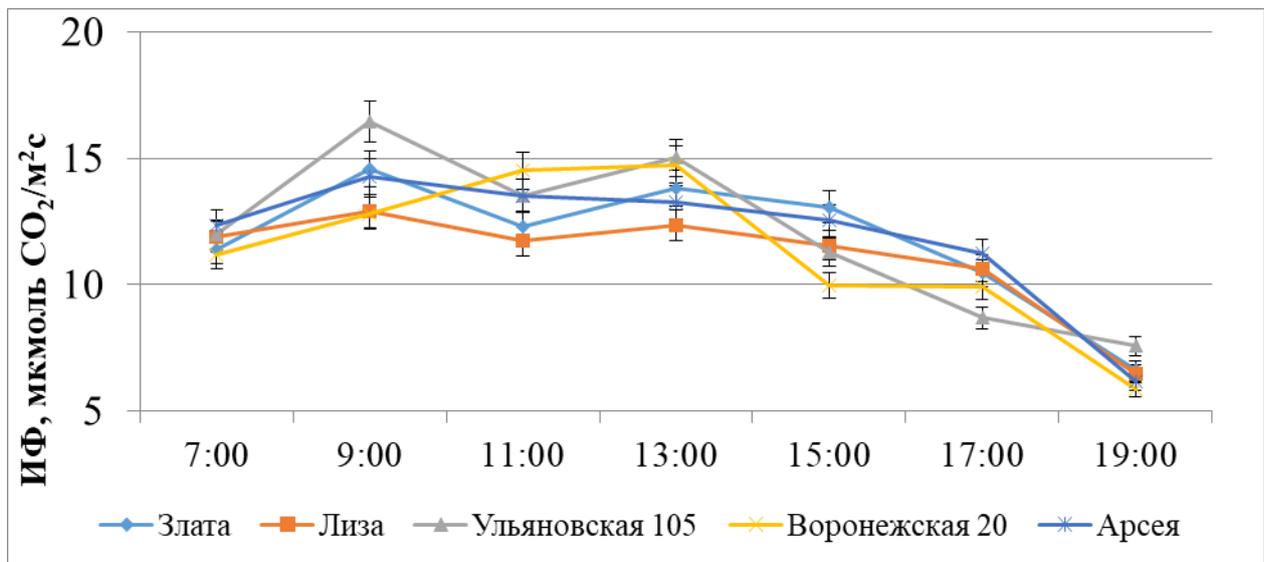


Рисунок 184 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза флагового листа у сортов яровой пшеницы в фазе колошения, 2017–2020 гг.

У зернобобовых же культур они проявляются в большей степени с 9:00 до 13:00 часов по московскому времени (Рисунок 185).

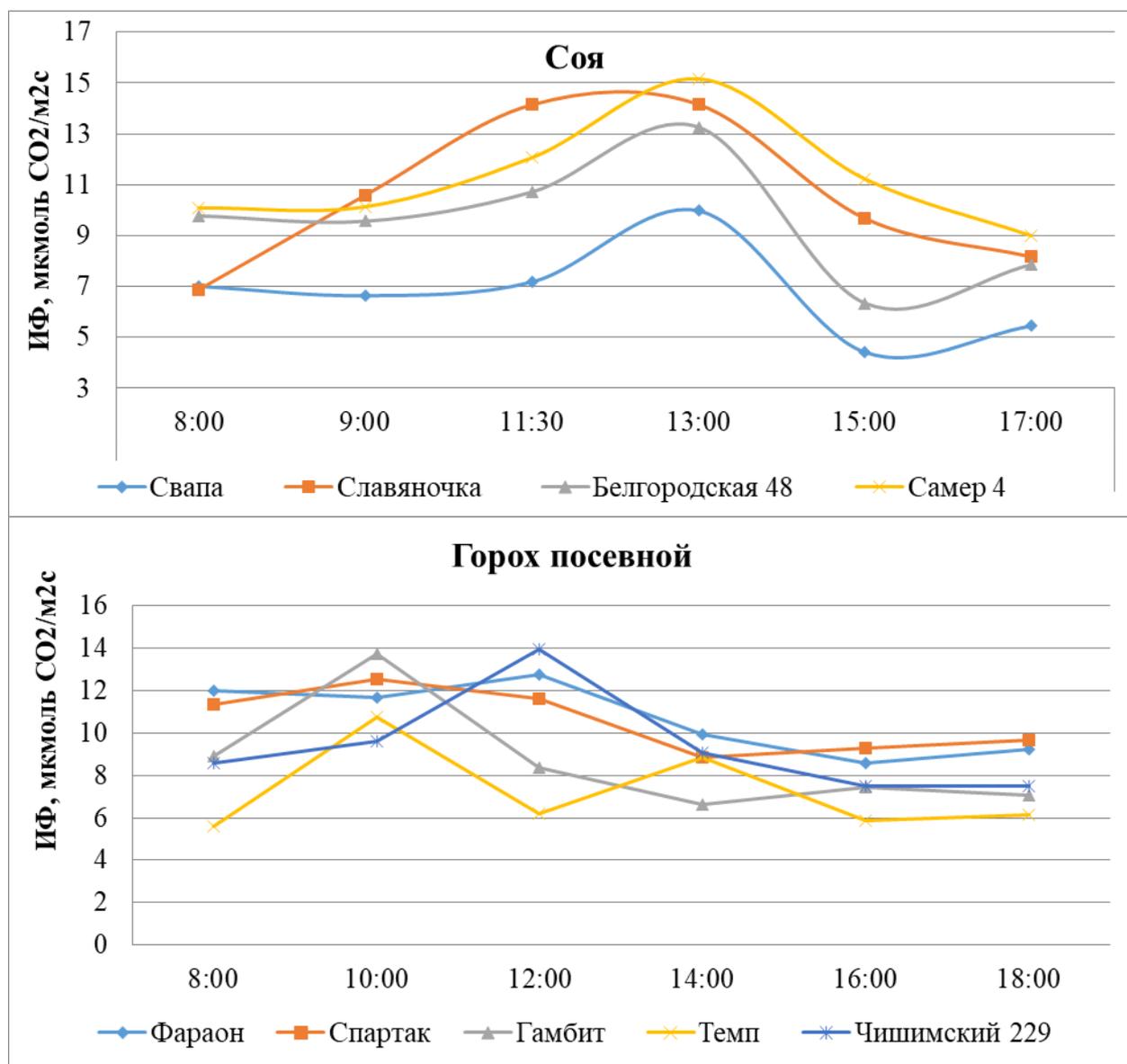


Рисунок 185 – Дневной ход интенсивности фотосинтеза листьев (ИФ) у сортов гороха посевного и сои, 2017–2020 гг.

На основании вышеизложенного предлагается следующий методический порядок проведения оценки исходного материала по ИФ и вовлечения его в селекционный процесс изученных культур (Таблица 48).

В частности, оценку селекционного материала рекомендуется проводить у зерновых культур по флаговому листу в период массового налива зерновок с 8:00 до 11:00 часов, а у зернобобовых – по листьям 1-го плодоносящего узла в фазе плоского боба с 8:00 и до 11:00 часов у гороха и с 9:30 до 12:30 часов – у сои.

Таблица 48 – Методический порядок проведения оценки исходного материала по показателям фотосинтеза

Условия	Культура			
	бобовые		зерновые	
	горох посевной	соя	пшеница озимая	пшеница яровая
Для оценки в полевых условиях используют интактные типичные растения для оцениваемого сорта или линии, без видимых повреждений листьев				
Положение листа на растении	лист на первом плодonoсящем узле	3 лист сверху генеративной части главного стебля	флаговый лист	
Фаза роста	плодообразование			
Время измерения (по местному времени)	с 8 до 11 часов	с 9:30 до 12:30 часов	с 8 до 11 часов	
Интенсивность освещения в измерительной камере прибора	1000 моль/м ² с или 50000 лк			
Количество растений, шт.	5-7			

Данный порядок дает возможность с высокой точностью и минимальными затратами времени проводить оценку генотипов по показателям фотосинтеза и транспирации в полевых условиях с сохранением растений для последующего анализа по хозяйственно-полезным признакам: урожайности, качеству зерна, устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам; выделять по комплексу признаков перспективный селекционный материал для создания сортов нового поколения – формирующих высокий, стабильный, качественный и экологически безопасный урожай на основе эффективного использования возобновляемого природного источника энергии фотосинтеза.

Для проведения данной работы нами разработан целый ряд оригинальных способов оценки генофонда и отбора перспективного исходного материала.

Проведенные научные исследования позволили разработать и запатентовать 5 способов оценки селекционного материала и отбора из него перспективных форм: по интенсивности фотосинтеза (патент РФ № 2626586 А

01 Н 1/04, опубликован 28.07.2017 бюл. № 22), устьичной проводимости паров воды (патент РФ № 2685151 А 01 Н 1/04, опубликован 16.04.2019 бюл. № 11), отзывчивости на освещенность (патент РФ № 2694197 А 01 Н 1/04, опубликован 09.07.2019 бюл. № 19), эффективности использования воды (патент РФ № 2720426 01 Н 1/04, опубликован 29.04.2020 бюл. № 13) и отзывчивости на концентрацию углекислого газа (патент РФ № 2740216 А 01 Н 1/04, опубликован 12.01.2021 бюл. № 2).

7.1.1 Отбор по интенсивности фотосинтеза листьев

Существующие ныне способы оценки селекционного материала по интенсивности фотосинтеза листьев (патент РФ №2012193, опубл. 15.05.1991; патент РФ № 2030855, опубл. 20.03.1995; патент РФ № 2098948, опубл. 20.12.1997; патент РФ № 2352104, Бюл. №11, опубл. 20.04.2009; патент РФ № 2453829, Бюл. №17, опубл. 20.06.2012) в основном предназначены для использования в стационарных условиях и не приспособлены для оценки большого количества селекционного и коллекционного материала в полевых условиях. Недостатком их также является использование сложной и дорогостоящей аппаратуры, трудоемкая и длительная подготовка растений к анализу.

Разработанный же нами способ (патент РФ № 2626586 А 01 Н 1/04 опубликован 28.07.2017 бюл. № 22) дает возможность в полевых условиях оценить экспресс-методом большое количество селекционного материала (50–60 образцов за один раз) по интенсивности фотосинтеза листьев, причем с высокой точностью и минимальными затратами времени, с сохранением растений для последующей оценки по хозяйственно-полезным признакам: урожайности, качеству зерна, устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам; а благодаря широкому диапазону варьирования признака, выделять высокоурожайные сорта и линии с высокой интенсивностью фотосинтеза растений для включения их в селекционный процесс культуры.

Способ оценки интенсивности фотосинтеза осуществляется в полевых условиях на интактных растениях с помощью переносного газоанализатора. Измерения проводятся на листьях, расположенных на первом плодоносящем узле в фазу плодообразования с 8:00 до 11:00 часов по местному времени.

Данный способ при корректировке и адаптации можно использовать и у других сельскохозяйственных культур, что подтверждено нашими исследованиями на озимой и яровой пшенице, а также сое (см. глава 7.1).

7.1.2 Отбор по устьичной проводимости

Селекционную работу в данном направлении предлагается проводить на основе использования запатентованной разработки «Способ оценки и отбора высокоурожайных генотипов сои по устьичной проводимости паров воды» (патент РФ № 2685151 А 01 Н 1/04, опубликован 16.04.2019 бюл. № 11).

Оценка и отбор селекционного материала по устьичной проводимости позволяют выделять перспективный исходный материал и создавать новые сорта на основе регулирования углеводного и водного обмена растений.

На сегодняшний день известен способ определения устьичного сопротивления листьев растений, включающий помещение листа в камеру, прокачивание через нее воздуха и измерение температуры листа и эвапориметра при постоянной влажности воздуха с последующим расчетом устьичного сопротивления по формуле (авторское свидетельство SU № 1639497 А1, опубл. 20.03.1995). Данный способ предназначен для использования в стационарных условиях и не позволяет оценить состояние растительного организма в момент отбора проб у большого количества коллекционных и селекционных образцов, произрастающих в поле.

Наше изобретение основано на функциональной связи устьичной проводимости листьев с фотосинтезом и транспирацией листьев и, как следствие, с урожайностью. По результатам исследований, проведенных на большом наборе коллекционных образцов (65 шт.) и современных районированных сортов (более 15 шт.), современные высокопродуктивные

генотипы сои, как правило, обладают высокими значениями устьичной проводимости водяных паров листьев и интенсивностью фотосинтеза – коэффициент корреляции составлял $+0,72$ и был достоверным при уровне $P \leq 0,05$, что позволяет использовать этот показатель для оценки генофонда культуры и выделять перспективные из них для вовлечения в селекцию культуры на высокую семенную продуктивность. Коэффициент корреляции между устьичной проводимостью и урожайностью семян у сорта составлял $+0,54$ и был достоверным при уровне $P \leq 0,05$.

Предлагаемый способ включает определение устьичной проводимости листьев путем измерения проводимости паров воды с 8:00 до 11:00 часов дня с помощью переносного газоанализатора марки LI-6400 ХТ (или его аналога), что позволяет отбирать растения со значениями устьичной проводимости паров воды на 25% больше от среднего значения по оцениваемой выборке.

Особенностью для культуры сои является то, что в измерения включают центральную листовую пластину тройчатого листа, расположенного на третьем-четвертом узле сверху главного побега. Это связано с тем, что они являются физиологически наиболее зрелыми и вносят наибольший вклад в формирование урожайности растений (Бартков Б.И., 1974).

Достоинством изобретения является то, что с высокой точностью и минимальными затратами времени можно проводить оценку генотипов сои по устьичной проводимости паров воды листьев в полевых условиях экспресс-методом с сохранением растений для последующей оценки по хозяйственно-полезным признакам: урожайности, качеству зерна, устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам; а благодаря широкому диапазону варьирования признака, выделять высокоурожайные сорта и линии с высокой устьичной проводимостью листьев для включения их в селекционный процесс культуры. Данный способ оценки позволяет повысить эффективность отбора на 15–25% и сократить период создания сорта с высокой интенсивностью фотосинтеза на 1–2 года.

7.1.3 Отбор на светолюбивость

Селекцию в данном направлении предлагается осуществлять на основе разработанного нами способа отбора генотипов яровой пшеницы, отзывчивых на освещенность (патент РФ № 2694197 А 01 Н 1/04, опубликован 09.07.2019 бюл. № 19).

Актуальность работы обусловлена тем, что целенаправленная селекция в этом направлении позволит более эффективно использовать биологический потенциал культуры и биоклиматические ресурсы зоны ее производства.

В существующих в настоящее время способах оценки генетического материала на светолюбивость (патент РФ № 2065697 А 01 Н 1/04, 1996; патент РФ № 2065697 А 01 Н 1/04, опубликован 10.06.2007 бюл. № 16; авторское свидетельство SU № 1445634 А1, опубл. 23.12.1988, бюл. № 47) основными недостатками являются трудоемкость и сложность по технике выполнения, что не позволяет оценить состояние растительного организма в момент отбора проб у большого количества коллекционных и селекционных образцов с сохранением материала для последующего отбора.

Предлагаемый нами способ отбора светолюбивых форм яровой пшеницы основан на определении предельных значений интенсивности фотосинтеза растений культуры в зависимости от изменения интенсивности освещения. Измерение интенсивности фотосинтеза листьев проводят при 3-х режимах освещения: низком – 300, оптимальном – 1000 и высоком – 1800 мкмоль квантов /м²с, с помощью переносного газоанализатора марки LI-6400 ХТ (или аналога), позволяющего устанавливать требуемый уровень света в измерительной камере, которую прикрепляют к флаговому листу растения, и после стабилизации ее рабочего режима (1–1,5 минуты) фиксируют на цифровом экране прибора значения интенсивности фотосинтеза. Для измерения отбирают 5–7 типичных для генотипа растений, произрастающих в середине делянки, у которых листья не имеют повреждений вредителями и поражений болезнями.

По результатам анализа полученных экспериментальных данных опытные сорта ранжируют по убыванию значений ИФ при 3-х режимах освещения. Светолюбивыми считаются генотипы, у которых при уровне освещения 1800 мкмоль квантов /м²с ИФ увеличивается на 15 % или более по сравнению с ИФ при освещении 1000 мкмоль квантов /м²с, а при уровне освещения 300 мкмоль квантов /м²с ИФ снижается на 50 % или менее по сравнению с ИФ при освещении 1000 мкмоль квантов /м²с.

Оценку генофонда яровой пшеницы и отбор светлюбивого генетического материала проводят в фазу молочной спелости зерновок, когда отмечается наибольшая разница по интенсивности фотосинтеза между генотипами. Для оценки используют флаговый лист растений яровой пшеницы, на который ложится основная нагрузка в обеспечении зерновок фотоассимилятами.

В результате оценки 20 генотипов яровой пшеницы по интенсивности флагового листа при разных уровнях освещения было выделено 5 сортов культуры, отзывчивых на усиление инсоляции: Черноземоуральская, Злата, Любава, Золотая, Ладья.

Используя данный способ, можно с высокой точностью и минимальными затратами времени проводить оценку исходного селекционного материала и выделять светлюбивые генотипы для включения их в селекцию культуры.

7.1.4 Отбор по эффективности использования воды

Одной из основных задач современной селекции является создание сортов сельскохозяйственных растений, формирующих не только высокий и стабильный, но и качественный урожай зерна в разных условиях выращивания. Важное значение в данном случае имеет эффективное использование растениями воды в процессе своего роста и развития.

Для проведения селекции в этом направлении рекомендуется применять разработанный нами «Способ отбора генотипов пшеницы озимой с повышенным содержанием в зерне белка и клейковины по эффективности

использования воды» (патент РФ № 2720426 01 Н 1/04, опубликован 29.04.2020 бюл. № 13). Целенаправленная работа в этом направлении позволит получать высокий и качественный урожай зерна за счет более эффективного использования биологического потенциала культуры и биоклиматических ресурсов зоны ее производства.

По отбору генотипов по показателям качества зерна разработаны и запатентованы разные способы (патент РФ № 2075913 А 01 Н 1/04 и А01С1/02, опубл. 27.03.1997; патент РФ № 2433398 G01N33/10, опубл. 10.11.2011 бюл. № 31; патент РФ № 2149534 А01G7/00, опубл. 27.05.2000).

Их основными недостатками являются прежде всего трудоемкость и неспособность обеспечить отбор в полевых условиях и сохранить отобранные растения для дальнейшей селекции. К тому же в них не учитываются такие важные физиологические процессы растений, как транспирация и фотосинтез, значимо влияющие на урожай и качество зерна.

Предлагаемый нами способ основан на оценке генотипов озимой пшеницы по эффективности использования воды методом расчета соотношения интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации и отбор генотипов с повышенным содержанием в зерне белка и клейковины. Его преимущество заключается в том, что он позволяет оценивать в массовом количестве исходный селекционный материал (50–60 образцов за один рабочий прием) и отбирать перспективные для селекции генотипы культуры с повышенным содержанием в зерне белка и клейковины.

Для этого измерение интенсивности фотосинтеза и интенсивности транспирации листьев пшеницы озимой проводят в полевых условиях с помощью переносного газоанализатора марки GFS-3000 FL (или аналога) при уровне освещения в измерительной камере $1000 \text{ мкмоль/м}^2\text{с}$, которую прикрепляют к флаговому листу растения, и после стабилизации ее рабочего режима (1–1,5 минуты) фиксируют на цифровом экране прибора значения интенсивности фотосинтеза и интенсивности транспирации. Для измерения отбирают 5–7

типичных для генотипа растений, произрастающих в середине делянки, у которых листья не имеют повреждений вредителями и поражений болезнями.

Оценку генофонда пшеницы озимой и отбор на повышенное содержание в зерне белка и клейковины по эффективности использования воды проводят в фазе налива зерновок, когда отмечается наибольшая разница по интенсивности фотосинтеза между генотипами. Установлено, что в эту фазу сорта с высокой эффективностью использования воды на 50% превосходят сорта со средней эффективностью использования воды и на 83% – с низкой. В другие фазы преимущество сортов с высокой эффективностью использования воды не превышало 8% над другими сортами. Для оценки используют флаговый лист растений пшеницы озимой, на который ложится основная нагрузка в обеспечении зерновок фотоассимилятами, что и проявляется в большей его эффективности использования воды на фотосинтез: на 33% по сравнению с предфлаговыми листьями и 3 раз по сравнению с нижними.

Оценка 15 генотипов по эффективности использования воды позволила установить широкий диапазон варьирования признака (Приложение Д 3). Среднее значение эффективности использования воды по оцениваемой выборке составила 2,54 мкмольСО₂/ммольН₂О. Между эффективностью использования воды и качеством зерна установлена существенная положительную корреляция: 0,60 – с белком и 0,41 – с клейковиной (значима при $P \leq 0,05$).

Сделан вывод, что сорта с повышенным содержанием белка и клейковины характеризуются и высоким значением эффективности использования воды, которое превышает среднюю по выборке на 30%. К таким сортам относятся: Московская 39 (14,5% и 24,1% соответственно), Московская 40 (15,0% и 24,8% соответственно), которым свойственно и высокое значение эффективности использования воды: от 3,41 до 4,19 мкмольСО₂/ммольН₂О.

При этом между эффективностью использования воды и урожайностью не выявлено значимой положительной связи, что не позволяет рекомендовать признак «эффективности использования воды» для отбора адаптивных и урожайных генотипов пшеницы озимой.

Используя данный способ, можно уже на ранних этапах селекции (питомники отбора 1 и 2-го годов) с высокой точностью и минимальными затратами времени проводить в полевых условиях массовую оценку (за 3 часа 50–60 образцов) генотипов пшеницы озимой по эффективности использования воды и отбирать из них перспективные с повышенным содержанием в зерне белка (не менее 12,0%) и клейковины (не менее 23%), сохраняя семенной материал для последующего включения в селекционный процесс культуры. Это позволяет создать сорта озимой пшеницы, формирующие не только высокий, но и качественный урожай зерна для продовольственного использования.

7.1.5 Отбор на повышенное содержание углекислого газа в воздухе

Для осуществления данной работы предлагается «Способ отбора генотипов гречихи и сои, отзывчивых на повышенное содержание углекислого газа в воздухе (патент РФ № 2740216 А 01 Н 1/04, опубликован 12.01.2021 бюл. № 2).

Актуальность направления обусловлена тем, что за последние полвека в связи с глобальным потеплением климата отмечено быстрое увеличение содержания углекислого газа в атмосфере (Kerr, R.A., 2001), что положительно может сказываться на увеличении фотосинтеза и продуктивности большинства сельскохозяйственных культур (Jablonski, L.M., et al., 2002). Поэтому целенаправленная селекция, направленная на создание генотипов сельскохозяйственных культур, отзывчивых на повышенное содержание углекислого газа в воздухе, позволит более эффективно использовать биологический потенциал культуры в условиях происходящего глобального изменения климата.

В основе изобретения лежит оценка и отбор генотипов, отзывчивых на повышенное содержание углекислого газа, путем определения предельных значений интенсивности фотосинтеза растений в зависимости от концентрации углекислого газа в воздухе. Коэффициент корреляции между ИФ и концентрацией CO_2 в воздухе изменялся от 0,78 до 0,87.

Оценку и отбор предлагается проводить прежде всего в фазу плодообразования по интенсивности фотосинтеза листьев первого плодоносящего узла, на который ложится основная нагрузка в обеспечении растений фотоассимилятами. Измерение интенсивности фотосинтеза листьев проводят при разных уровнях концентрации углекислого газа в измерительной камере: среднегодовое значение в земной атмосфере и повышенное в 4 раза. Работу проводят с помощью переносного газоанализатора марки LI-6400 ХТ или аналога, позволяющих устанавливать требуемый уровень концентрации углекислого газа в измерительной камере, которую прикрепляют к листу первого плодоносящего узла растения и после стабилизации ее рабочего режима (1–1,5 минуты) фиксируют на цифровом экране прибора значения интенсивности фотосинтеза. Для измерения отбирают 5–7 типичных для генотипа растений, произрастающих в середине делянки, у которых листья не имеют повреждений вредителями и поражений болезнями.

Учет интенсивности фотосинтеза осуществляют в утренние часы – с 9:00 до 11:00, когда погодные условия наиболее благоприятны для максимального проявления активности фотосинтеза: интенсивность освещения достигает насыщающего уровня, а температура воздуха не оказывает на растения стрессового воздействия – не наблюдается обезвоживания и перегрева клеток листа, как это происходит в полуденное и послеполуденное время.

По результатам оценки при последующем анализе полученных экспериментальных данных опытные сорта ранжируют по увеличению значений интенсивности фотосинтеза при повышенной в 4 раза концентрации углекислого газа по сравнению с концентрацией в естественных условиях (среднегодовое значение в земной атмосфере). Отзывчивыми считаются генотипы культуры, у которых при повышенной в 4 раза концентрации углекислого газа интенсивность фотосинтеза увеличивается не менее чем в 2,3 раза.

В результате применения данного способа было выделено 2 сортообразца сои (Магева и Ланцетная), у которых при повышенной в 4 раза концентрации углекислого газа интенсивность фотосинтеза увеличилась в 2,47 и 2,57 раза

соответственно, которые рекомендуются селекции в качестве ценных источников данного свойства. Используя данный способ, можно с высокой точностью и минимальными затратами времени проводить оценку генотипов сои по реакции их растений на концентрацию углекислого газа в воздухе и выделять среди них наиболее отзывчивые на повышенное содержание углекислого газа в воздухе.

Данный способ, как и предыдущие, можно успешно применять при оценке генетических ресурсов и отборе перспективных форм и у других сельскохозяйственных культур.

7.2 Перспективный селекционный материал и источники высокой активности и эффективности использования энергии фотосинтеза

Разработанные нами методические подходы и способы оценки исходного материала позволили выделить источники высокой активности и эффективности фотосинтеза и создать перспективный селекционный материал для использования в селекции зерновых и зернобобовых культур.

Озимая пшеница. В селекции данной культуры на повышенную активность фотосинтеза в качестве перспективного исходного материала рекомендуются сортообразцы: Бригада, Джангаль, Лютесценс 3608, Глафира, Немчиновская 17, Черноземка 115, Джангаль, Морозко, Трио.

Для целенаправленной селекции на повышенную активность первичных реакций фотосинтеза в качестве перспективного материала можно рассматривать сорта: Аскет, Ариадна и Московская 56.

Для повышения эффективности работы фотосинтетического аппарата растений рекомендуется использовать генотипы с высокой устьичной проводимостью: Октава 15, Черноземка 130.

Для создания сортов с высокой эффективностью использования воды растениями в качестве перспективного исходного материала предлагаются сорта, характеризующиеся высокой активностью фотосинтеза и умеренной транспирацией: Московская 39, Финезия, Глафира, Антонина, Бригада.

Для создания высокоурожайных сортов в качестве перспективного исходного материала предлагаются сорта с сбалансированным развитием полезно-хозяйственных признаков: Московская 39, Московская 40, Немчиновская 17, Немчиновская 57, Аксинья, Губернатор Дона, Казачья, Ариадна, Антонина, Бригада.

По биохимическим показателям потребительских качеств зерна перспективным селекционным материалом следует считать прежде всего Московскую 39, Московскую 40, Аскет и Бригаду.

Яровая пшеница. В селекции данной культуры на повышенную интенсивность фотосинтеза в качестве перспективного исходного генетического материала рекомендуются Йолдыз, Добрыня, Хайкар, Злата, Золотая.

Для целенаправленной селекции на повышенную активность первичных реакций фотосинтеза предлагаются Арсея и Воронежская 20.

Для создания сортов с высокой эффективностью использования воды листьями растений можно использовать Арсею и Воронежскую 20.

В селекции на повышение устьичной проводимости листьев в качестве ценных источников данного свойства растений рекомендуются сорта: Воронежская 20, Вольнодонская, Донская элегия.

Для создания сортов с комплексом полезно-хозяйственных признаков и свойств (высокая урожайность, качество зерна и устойчивость к засухе, активность фотосинтеза и умеренная интенсивность транспирации листьев) в качестве исходного перспективного материала следует рассматривать такие сорта, как Хайкар, Йолдыз, Злата.

Горох посевной. В селекции данной культуры на высокую фотосинтетическую активность листьев в качестве перспективного исходного материала рекомендуются: листочковая форма Рас 657/7 и сорт Витязь, а также безлисточковые сорта Гамбит, Фараон, Клеопатра, хамелеон – Спартак.

Для создания сортов с высокой эффективностью фотосинтеза в качестве ценных источников данного свойства следует рассматривать прежде всего

генотипы, характеризующиеся высокой активностью фотосинтеза и низкой транспирацией: Инс-тип, Оптимус, Шеврон.

Для проведения целенаправленной селекции на повышенную активность первичных реакций фотосинтеза следует использовать сорта: Ягуар, Кадет и Таловец 70.

В селекции на повышение устьичной проводимости листьев в качестве ценных источников данного свойства растений рекомендуются Инс-тип, Оптимус, Шеврон, Немчиновский 50, Шеврон и Таловец 70

Для создания сортов гороха посевного, способных формировать высокую, стабильную и качественную урожайность в условиях глобального изменения климата, предлагается ориентироваться на Спартак, Фараон, Гамбит.

В селекции гороха посевного на высокую и качественную урожайность ценными источниками данных полезно-хозяйственных признаков могут служить Инс-тип, Спартак, Фараон, Оптимус, Гамбит.

Соя. В селекции данной культуры на высокую фотосинтетическую активность листьев в качестве перспективного исходного материала рекомендуется использовать Самер 5, Зуша, Славяночка, Самер 4, Белгородская 7, Светлая, Окская, Белгородская 48, Ланцетная, Георгия, Мезенка. При этом сорта Белгородская 7, Светлая, Окская, Белгородская 48 отличаются и стабильностью интенсивности фотосинтеза в фазы цветения и плодообразования.

Для создания сортов с высокой эффективностью фотосинтеза в качестве исходного материала следует использовать генотипы, характеризующиеся высокой интенсивностью ассимиляции CO_2 и низкой транспирацией листьев: Мезенка, Зуша, Ланцетная, Георгия и Самер 2, Лада, Алтом, MON-21, Envу, Свапа.

В селекции на повышение устьичной проводимости листьев растений в качестве ценных источников данного свойства могут рассматриваться сорта Белгородская 7, Белгородская 8, Мезенка, Ланцетная, Зуша, Самер 2.

Для создания адаптивных сортов в качестве перспективного исходного материала рекомендуется использовать Свапу, Самер 4, Припять, Белгородскую 7.

В селекции на высокую урожайность семян перспективным исходным материалом могут служить Белгородская 48, Воронежская 31, Свапа, Окская, Зуша.

Для создания сортов с высоким содержанием белка и жира в качестве ценных источников рекомендуется использовать Самер 2, Зушу, Шатиловскую 17, Мезенку, Ланцетную и Свапу.

Чечевица обыкновенная и кормовые бобы. В селекции чечевицы обыкновенной на повышенную активность первичных реакций фотосинтеза и интенсивность поглощения углекислого газа в качестве перспективного исходного материала рекомендуются образцы 192/08 и 199/08.

В селекции кормовых бобов на повышенную фотосинтетическую активность листьев в качестве источников высокой интенсивности первичных реакций предлагаются сортообразцы Пикантные, сРiге, к-1736 и Винздорские белые, а источниками высокой интенсивности фотосинтеза листьев могут служить сорта Омар, Огонек, Янтарные и образец к-1463.

7.3 Связь производственно-экономических показателей сорта с фотосинтетической деятельностью растений зерновых и зернобобовых культур

Одной из актуальных задач современного растениеводства является повышение урожайности сельскохозяйственных растений. Селекционная работа по созданию новых высокоурожайных сортов должна базироваться на глубоких знаниях внутренней физиолого-биохимической природы продукционного процесса (Николаева Е.К., 1983). Величина продуктивности, определяемая интенсивностью и длительностью интегрального процесса накопления сухого вещества, зависит от множества внешних и внутренних факторов и в первую очередь тесно связана с эффективностью фотосинтеза – важнейшего звена метаболизма зеленых растений (Ничипорович А.А., 1979).

Кроме того, фотосинтез является не только поставщиком энергопластических субстратов и регуляторных соединений в аттрагирующие центры, но и сам подвержен регуляторному влиянию последних через гормонально-ингибиторную систему (Чиков В.И., 1987; Кефели В.И. и др., 1988; Мокроносов А.Т., 1988), а также является энергетической основой адаптации растений к неблагоприятным внешним условиям (Рахманкулова З.Ф., 2002). Величина продуктивности зависит от множества внешних и внутренних факторов и в первую очередь тесно связана с эффективностью фотосинтеза – важнейшего звена метаболизма зеленых растений (Ничипорович, А.А., 1979).

7.3.1 Взаимосвязь урожайности и качества зерна с показателями фотосинтеза растений

Исследование показывает огромное разнообразие генофонда сельскохозяйственных культур по показателям фотосинтеза (Гаврикова А.А., 1983; Зеленский М.И., 1995; Khan M.A., et al., 1970).

По результатам нашего исследования, в фазе плодообразования интервал генотипического варьирования интенсивности фотосинтеза составляет: у гороха – 2,65–16,57; у сои – 6,12–14,38; чечевицы – 2,31–10,01; кормовых бобов – 1,35–4,19 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$.

Ретроспективное изучение интенсивности фотосинтеза у растений культуры гороха посевного показало, что от генотипов местной сортопопуляции до современных сортов отмечается увеличение интенсивности фотосинтеза и по листочкам (от 7,89 до 10,78 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$), и по прилистникам (от 7,60 до 11,96 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$) (Рисунок 186).

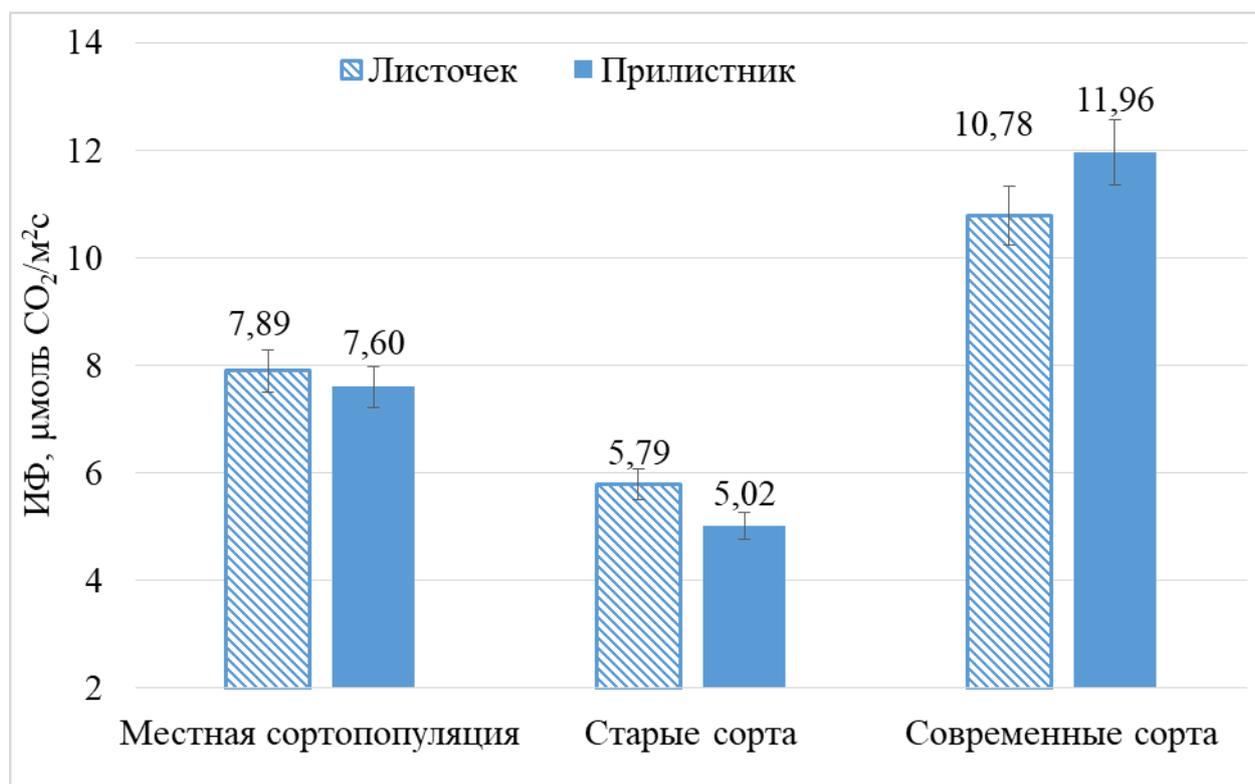


Рисунок 186 – Изменение интенсивности фотосинтеза листьев и прилистников у растений гороха посевного в результате селекции за период от 1921 до 2010 гг., данные полевого опыта 2010–2012 гг.

Но при этом отмечается и увеличение урожайности у современных сортов культуры в среднем на 30% при увеличении интенсивности фотосинтеза растений на 47% (Рисунок 187).

А при оценке современных генотипов гороха посевного установлено, что показатели фотосинтетической активности листьев имеют широкий интервал варьирования и высокую генотипическую обусловленность. При этом отмечается тесная взаимосвязь интенсивности фотосинтеза листьев и прилистников с урожайностью генотипов ($r = 0,567$) (Рисунок 188).

При этом урожайность сортов с высокой интенсивностью фотосинтеза выше на 18% (или 0,55 т/га), чем у сортов с более низкими показателями фотосинтетической деятельности растений гороха посевного.

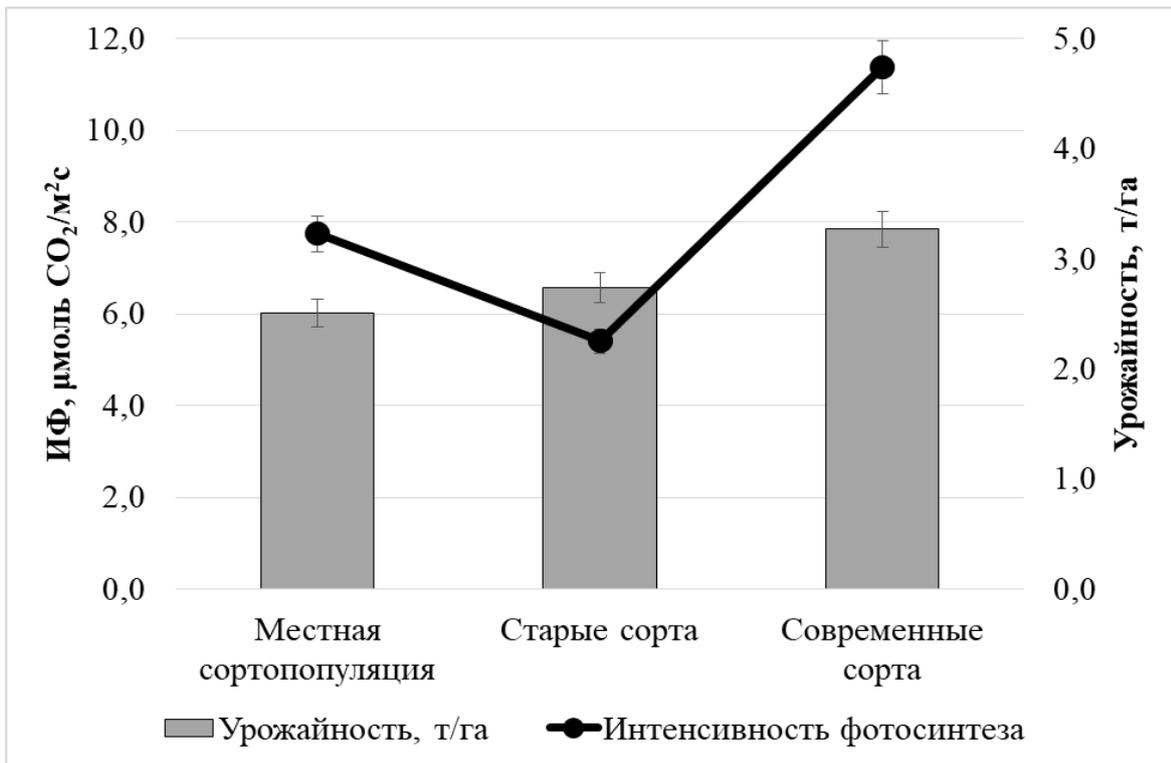


Рисунок 187 – Урожайности и интенсивности фотосинтеза листовой поверхности у растений гороха посевного в результате селекции за период от 1921 до 2010 гг., данные полевого опыта 2010–2012 гг.

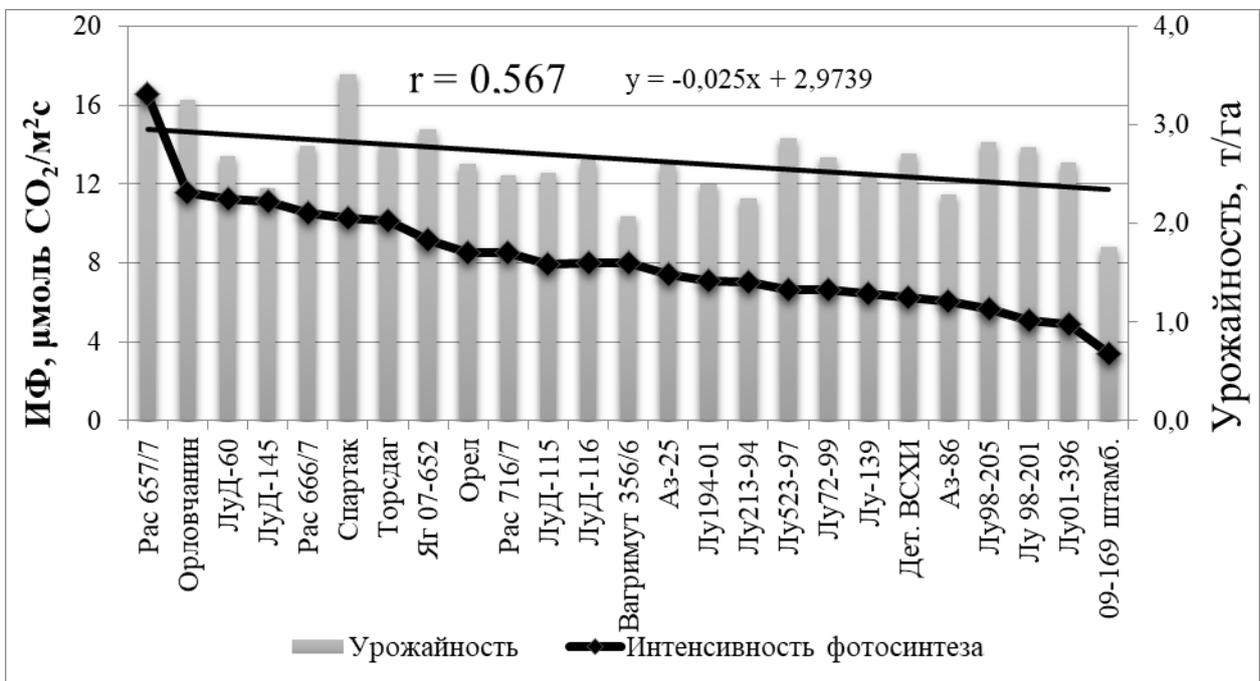


Рисунок 188 – Генотипический интервал варьирования интенсивности фотосинтеза растений гороха посевного и их связь с урожайностью генотипов и сортов, данные полевого опыта 2010–2012 гг.

Это позволяет проводить оценку интенсивности фотосинтеза гороха посевного (и других сельскохозяйственных культур в том числе) в полевых условиях с сохранением растений для последующей оценки по хозяйственно-полезным признакам: урожайности, качеству зерна, устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам; а благодаря широкому диапазону варьирования признака, выделять высокоурожайные сорта и линии с высокой интенсивностью фотосинтеза растений для включения их в селекционный процесс культуры или для внедрения в сельскохозяйственное производство.

Аналогичная закономерность отмечается и зарубежными исследователями по сое. Jin J. с соавторами (2010) отмечает, что за период с 1950 по 2006 год в Северо-Восточном Китае современные сорта сои характеризуются более высокими показателями фотосинтеза, чем их предшественники: в целом отмечено увеличение фотосинтеза на 33,0 %, увеличение сухой массы растений на 10,6% и увеличение уборочного индекса на 19,0% на фоне снижения индекса площади листьев на 17,3%. M.J. Morrison с коллегами (2000) отметил, что в Канаде за 58 лет селекции сои (с 1934 по 1992 гг.) урожай семян, уборочный индекс и интенсивность фотосинтеза увеличивались на 0,5% в год, в то время как индекс площади листьев уменьшался на 0,4% в год. При этом увеличение урожайности семян достоверно коррелировало с увеличением индекса урожая, фотосинтеза, устьичной проводимости и уменьшением индекса площади листа. Современные сорта в производстве и распределении ассимилятов на семена более эффективны, чем их предшественники.

В нашем исследовании на современных сортах сои выявлена тесная корреляционная связь между урожайностью и устьичной проводимостью листьев, которая составляла в годы исследования 0,54. (Приложение Е 3), а между урожайностью и интенсивностью фотосинтеза имела значение от 0,31 до 0,60 (при $P \leq 0,05$) (Рисунок 189).

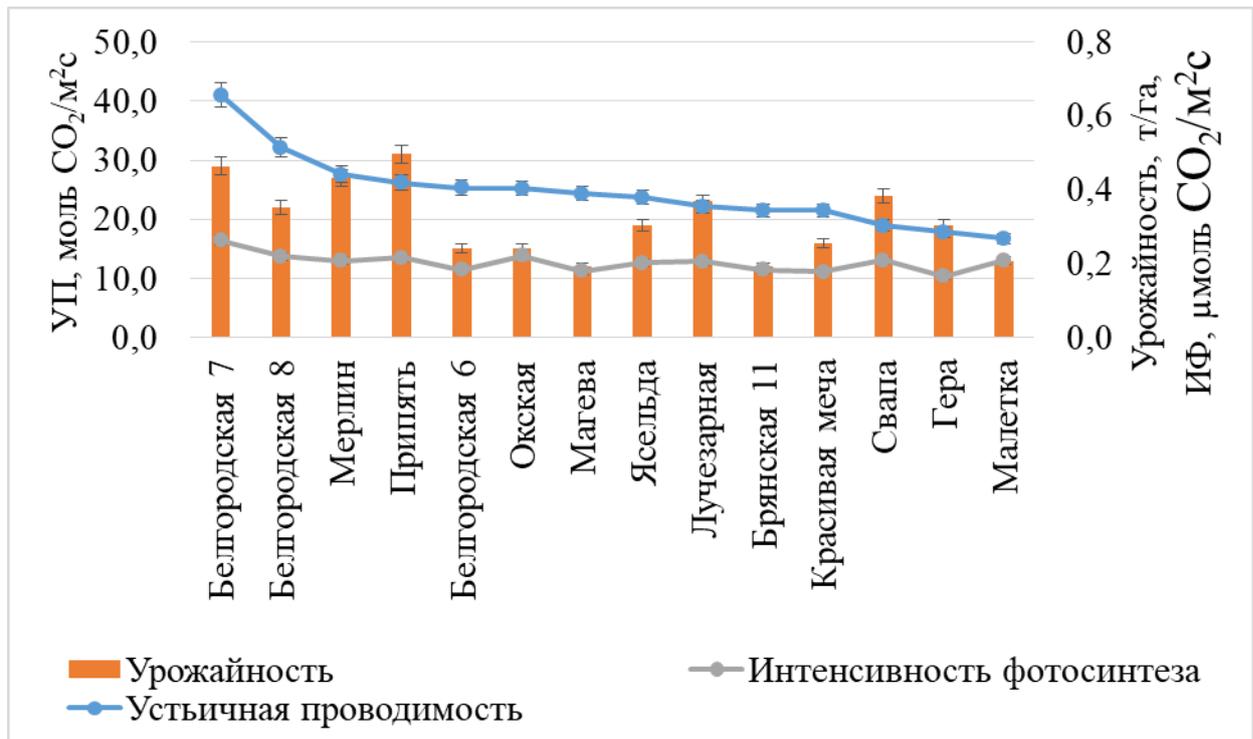


Рисунок 189 – Связь урожайности сортообразцов сои с интенсивностью фотосинтеза и устьичной проводимостью листьев, 2011–2012 гг.

Обусловлено это тем, что эффективность процесса фотосинтеза существенно определена деятельностью устьичного аппарата листьев, через который осуществляется не только ассимиляция CO₂, но и транспирация (Atkinson S.J. et al., 2000). В силу этого оба эти процесса тесно взаимосвязаны между собой устьичной проводимостью, которая определяет активность и эффективность их протекания и вследствие этого существенно может влиять на интенсивность роста растений и формирование ими конечного урожая (Li F. et al., 2002).

Сорта сои с высокой устьичной проводимостью формировали на 38% (или 1,05 т/га) большую урожайность, чем генотипы с меньшим уровнем устьичной проводимости листьев.

Поэтому весьма актуально для селекции проводить оценку и отбор селекционного материала по устьичной проводимости, что позволит создавать перспективных исходный материал и новые сорта на принципиально иных факторах – на основе активного и эффективного использования растениями фотосинтеза и транспирации (Farquhar G.D. et al., 1989).

Одной из основных задач современной селекции является создание сортов сельскохозяйственных растений, формирующих не только высокий и стабильный, но и высокого качества урожай зерна в разных условиях выращивания. Важное значение в данном случае имеет эффективное использование растениями воды в процессе своего роста и развития.

Известно, что за счет фотосинтеза образуется до 95% сухого вещества урожая. При этом на данный результат существенно влияет транспирация растений, поскольку она не только защищает растение от перегрева, защищая хлоропласты от разрушения, но и создает непрерывный ток воды из корневой системы к листьям, с помощью которого передвигаются из корневой системы растворимые минеральные и, частично, органические питательные вещества – чем интенсивнее транспирация, тем быстрее идет этот процесс (Fischer R.A. et al., 1998).

Доступность воды является одним из основных факторов, определяющих производство сельскохозяйственных культур и качество урожая (Chandler J.W. et al., 2003).

Но на транспирацию растения иногда затрачивают до 60–70% преобразованной солнечной энергии фотосинтезом (Слейчер Р., 1970). К.А. Тимирязев (1957) называл транспирацию «необходимым злом» растений. Поэтому эффективность использования воды растениями является важным показателем, который необходимо учитывать и применять на современном этапе селекции сельскохозяйственных культур.

Известен показатель эффективности использования воды растениями, который определяется методом расчета соотношения интенсивности фотосинтеза к интенсивности транспирации. Данный показатель используют для выделения сортов с повышенной засухоустойчивостью (Li Y. et al., 2017) и в изучении этапов эволюции фотосинтеза (Рахманкулова З.Ф. и др., 2018). Отмечено также, что у растений эффективность водопотребления существенно зависит как от технологии их культивирования и экологических условий произрастания, так и от наследственных особенностей (Zhang S.Q. et al., 2002).

Поэтому целенаправленная селекция в этом направлении позволит получать высокий и качественный урожай зерна за счет более эффективного использования биологического потенциала культуры и биоклиматических ресурсов зоны ее производства.

Экспериментально установлено, что наиболее значимые генетические различия эффективности использования воды фиксируются в фазу налива зерновки. В годы исследований эффективность использования воды флаговым листом у сортов пшеницы озимой была в 1,3 раза выше, чем предфлаговым, и в 3 раза выше, чем нижерасположенным, так как в фазу налива на флаговый ложится основная нагрузка в обеспечении зерновок фотосинтезатами (Sanchez-Bragado R. et. al., 2016).

Оценка 15 генотипов по эффективности использования воды позволила установить широкий диапазон варьирования признака (Рисунок 190). Среднее значение эффективности использования воды по оцениваемой выборке составила 2,54 мкмоль CO_2 / ммоль H_2O . Исследования позволили установить между эффективностью использования воды и качеством зерна высокую, существенную положительную корреляционную связь: 0,60 – с белком и 0,41 – с клейковиной (существенна при $P \leq 0,05$). Оценка позволила выявить сорта с повышенным содержанием белка и клейковины: Московская 39 (14,5% и 24,1% соответственно), Московская 40 (15,0% и 24,8% соответственно), которым свойственно высокое значение эффективности использования воды: от 3,41 до 4,19 мкмоль CO_2 / ммоль H_2O . Это позволяет сделать вывод о том, что сорта с повышенным содержанием белка и клейковины характеризуются и высоким значением эффективности использования воды, которое превышает среднюю по выборке на 30% (Приложение Г 6).

При этом между эффективностью использования воды и урожайностью не выявлено значимой связи. Но в отдельные годы в фазе молочной спелости, когда между изучаемыми генотипами культуры проявлялись наиболее выразительные различия, взаимосвязь достигает средней значимости ($r = 0,46$) (см. Рисунок 85).

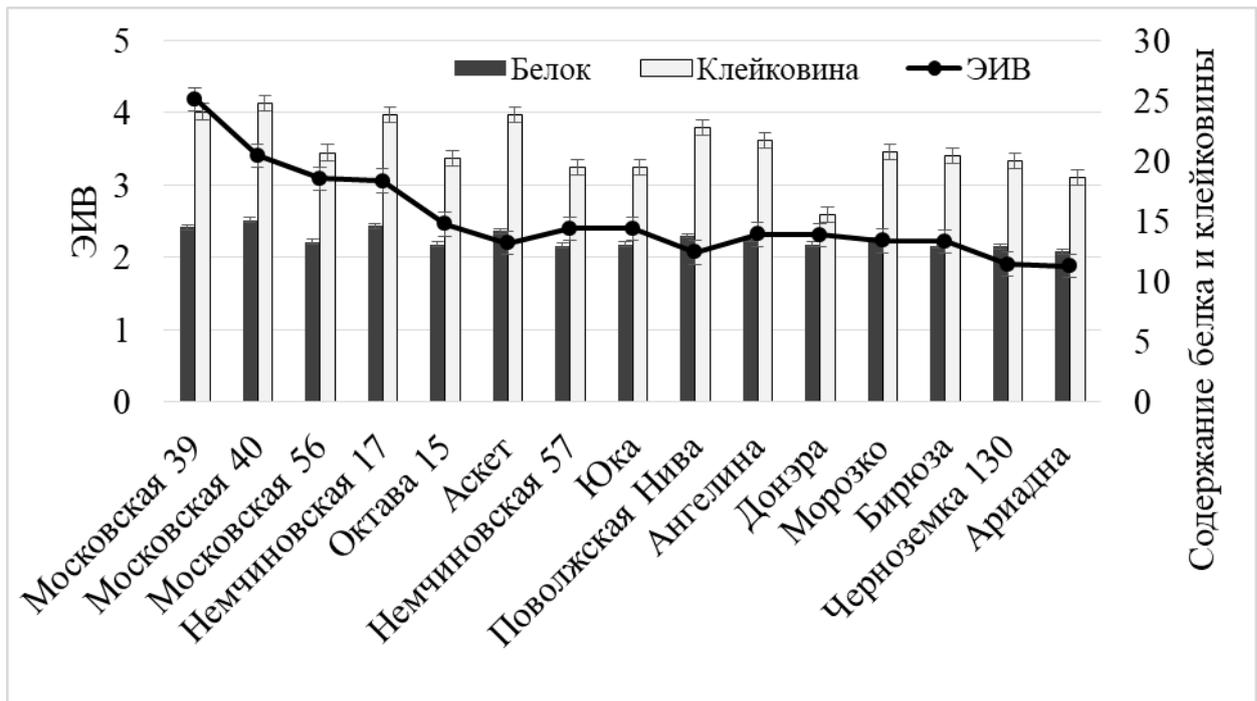


Рисунок 190 – Генотипический интервал варьирования эффективности использования воды (ЭИВ, мкмоль CO₂/ммоль H₂O) у различных сортов пшеницы озимой и ее взаимосвязь с содержанием в зерне белка (%) и клейковины (%), в фазе налива зерновки

Это позволяет рекомендовать признак «эффективности использования воды» как показатель для отбора перспективных генотипов пшеницы озимой с повышенным содержанием в зерне белка и клейковины при сохранении высокого уровня урожайности.

В то же время современные сорта озимой пшеницы в условиях Орловской области способны формировать урожайность зерна на уровне 4,0 т/га (от 3,7 т/га до 4,4 т/га). Наибольшая урожайность зарегистрирована в 2016 г. (4,4 т/га), а минимальная (3,7 т/га) – в 2015 г. из-за более засушливых условий в конце весны – начале лета, когда с третьей декады мая по первую декаду июля осадков выпало в 2 раза меньше средней многолетней нормы, а в первую декаду июня они вообще отсутствовали.

По содержанию клейковины в зерне наблюдалась обратная тенденция. Максимальное значение показателя (28,5%) отмечалось в 2015 г., а низкое (27,5%) – в 2016 г., когда был сформирован самый высокий урожай зерна (Рисунок 191).

Между урожайностью сорта и содержанием клейковины в зерне отмечена отрицательная, хотя и несущественная корреляция (в 2015 г. – $r = -0,07$, 2016 г. – $r = -0,21$, 2017 г. – $r = -0,17$).

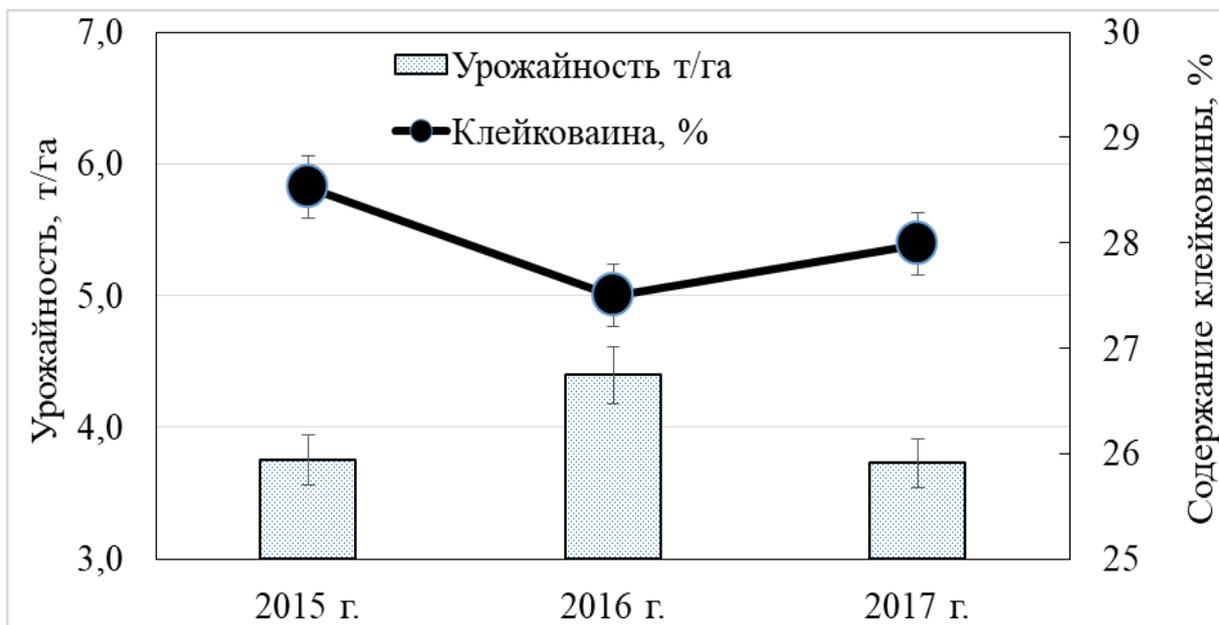


Рисунок 191 – Урожайность зерна и содержание клейковины в зерне озимой пшеницы в зависимости от года исследования

Широкую вариацию урожайности озимой пшеницы по годам от 1,9 до 3,2 т/га отмечают исследователи и в других регионах страны. Указывается на то, что урожайность культуры в регионе во многом зависит от условий осенней вегетации, перезимовки и начала весеннего отрастания, тогда как условия летней вегетации оказывают меньшее влияние (Бесалиев И.Н., 2016).

В нашем исследовании отмечено, что влияние современных сортов на величину урожайности озимой пшеницы значительно выше, чем погодных условий вегетации. В экологическом сортоиспытании на Шатиловской СХОС варьирование урожайности по сортам в 2015 г. находилось в диапазоне от 2,1 до 5,0 т/га, в 2016 г. – от 2,4 до 5,8 т/га, а в 2017 г. – от 2,6 до 5,3 т/га; по содержанию клейковины в зерне: в 2015 г. – от 24,1% до 39,0%, в 2016 г. – 23,5% ...36,3%, а в 2017 г. – 25,3...32,3% (Таблица 49).

Таблица 49 – Генотипические особенности формирования урожайности и содержания клейковины в зерне современными сортами озимой пшеницы (Амелин А.В. и др., 2018)

Сорт	Среднее за 2015–2017 гг.		Отклонение от средней	
	урожай- ность, т/га	клейковина, %	урожай- ность, т/га	клейковина, %
<i>Корочанка</i>	4,5	27,1	-0,7...+0,9	-0,3...+0,5
Финезия	4,5	27,0	-1,3...+0,8	-0,7...+1,2
Московская40	4,4	35,3	-0,2...+0,2	-3,0...+2,0
Московская56	4,4	29,7	-0,3...+0,2	-2,0...+2,2
Ариадна	4,3	27,1	-0,5...+0,7	-1,4...+1,2
Лидия	4,2	26,7	-0,9...+1,2	-1,0...+0,7
Памяти Федина	4,2	27,6	-1,1...+0,9	-1,1...+0,9
<i>Прелюдия</i>	4,2	27,3	-0,4...+0,4	-0,3...+0,3
Стрелецкая12	4,1	24,7	-0,3...+0,7	-1,2...+1,0
<i>Табор</i>	4,1	25,9	-0,6...+0,8	-0,3...+0,2
Аскет	4,0	28,9	-1,3...+1,8	-1,6...+1,8
<i>Бригада</i>	4,0	28,8	-0,4...+0,0	-0,4...+0,5
Константиновская	4,0	28,1	-0,2...+0,1	-1,6...+1,6
Московская39	4,0	32,3	-0,1...+0,2	-1,8...+1,3
Немчиновская17	4,0	29,0	-0,3...+0,3	-2,6...+2,9
Черноземка115	4,0	27,4	-1,6...+1,0	-1,3...+2,4
<i>Крystal</i>	3,9	26,1	-0,3...+0,1	-0,8...+0,5
Аксинья	3,8	32,3	-1,2...+1,5	-3,9...+6,7
Багира	3,8	26,6	-0,4...+0,6	-1,5...+0,8
Магия	3,8	26,5	-0,4...+0,5	-1,7...+1,1
Немчиновская 24	3,8	29,2	-0,3...+0,5	-3,5...+3,0
Морозко	3,7	25,7	-0,4...+0,8	-1,9...+1,8
<i>Скипетр</i>	3,7	27,9	-0,3...+0,4	-1,0...+0,6
Юка	3,7	28,1	-0,4...+0,3	-0,8...+1,4
Губернатор Дона	3,6	26,3	-0,4...+0,5	-1,8...+1,1
Курень	3,6	28,9	-0,2...+0,2	-2,5...+2,0
Немчиновская 57	3,4	27,4	-1,3...+0,9	-2,0...+1,9
Трио	3,3	26,2	-0,6...+0,8	-2,1...+2,2
Среднее	4,0	28,0	-	-

Аналогичные результаты по содержанию клейковины в зерне сортов озимой пшеницы приводят и другие исследователи (Коптик И.К. и др., 2013; Ковтун В.И. и др., 2015).

Как известно, для производства и, как следствие, для селекции культуры наиболее привлекательными являются сорта, способные формировать высокий, качественный и стабильный урожай зерна. Среди изученных нами сортов в среднем за три года наибольшую урожайность показывали сорта Корочанка и Финезия – в среднем 4,5 т/га. Немного им уступали Московская 40, Московская 56 и Ариадна – в среднем 4,4 т/га. Примечательно, что данные сорта характеризовались и относительной стабильностью урожайности. При этом сорт Московская 40 был лидером как по урожайности (4,4 т/га), так и по показателям качества (содержания клейковины 35,3%) зерна, уступая лишь по их стабильности.

Однако выделились генотипы, которые формировали не только высокую (более 4,0 т/га) и стабильную, но и качественную (с содержанием клейковины от 25,9% до 28,8%) урожайность зерна по годам: Прелюдия, Табор, Бригада, Корочанка. Несомненно, они представляют большой практический интерес как для селекции, так и производства в целом, выступая в качестве базового исходного материала.

Урожайность зерна сортов яровой пшеницы в природно-климатических условиях Орловской области в годы исследования колебалась в среднем от 3,5 до 4,5 т/га (Рисунок 192).

Во многом это определялось погодными условиями: в 2014 г., когда отмечались благоприятные метеоусловия для роста и развития растений культуры, урожайность была на уровне 4,4 т/га, а в 2015 и 2016 гг., характеризующихся резкими перепадами температур и неравномерным распределением осадков в течение вегетационного периода, урожайность была самой низкой (3,3 и 3,5 т/га соответственно), в 2016 г. в период цветения сортов температура воздуха превышала 30 °С, приводя к нагреву листьев от 28 до 30 °С; в 2017 г. вегетационное развитие растений проходило в менее экстремальных погодных условиях – не отмечалось столь высоких температур и дефицита атмосферных осадков. Это позволило сортам яровой пшеницы сформировать урожайность зерна в среднем 3,8 т/га (Рисунок 192).



Рисунок 192 – Урожайность зерна яровой пшеницы в среднем по сортам

Но вклад генотипа в величину урожайности в годы исследования был весомым, как и у озимой пшеницы. В годы исследования масса зерна на единицу площади у высокоурожайных сортов составляла 3,7–4,9 т/га, у среднеурожайных – 3,2–4,3 т/га, низкоурожайных – 2,8–4,1 т/га (Рисунок 193).

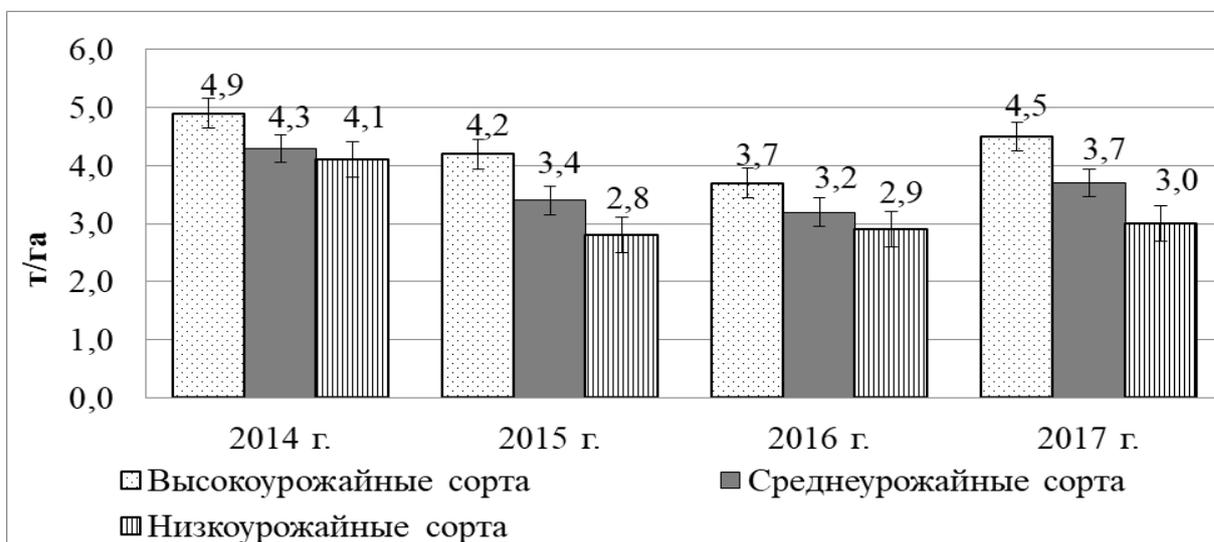


Рисунок 193 – Урожайность зерна у современных сортов яровой пшеницы с разным уровнем продуктивности

Причем к высокоурожайным в один год относились одни сорта, в другой год – другие. В 2014 г. наиболее высокую урожайность зерна формировали Башкирская 27 (5,2 т/га), Йолдыз (5,0 т/га), Воронежская 18 (5,0 т/га) Экада (4,9

т/га), Злата (4,9 т/га); в 2015 г. – Ульяновская 101 (4,8 т/га), У 642/2 (4,7 т/га), Йолдыз (4,5 т/га), Иделле (4,5 т/га), Экада 109 (4,4 т/га); в 2016 г. – Иделле (4,2 т/га), Экада 109 (4,0 т/га), Ульяновская 100 (3,8 т/га), Агата (3,7 т/га), Ульяновская 105 (3,7 т/га); в 2017 г. – Бурлак (5,1 т/га), Эстер (5,1 т/га), ОП-06-03 (5,0 т/га), Воронежская 18 (4,9 т/га), Тулайковская 110 (4,7 т/га).

При этом в каждой группе выделились сорта, как со стабильной, так и нестабильной по годам урожайностью. Среди сортов селекции ГНУ Московский НИИСХ «Немчиновка» наиболее высокой и стабильной урожайностью в годы испытания отличались Злата (4,0–4,9 т/га) и Любава (3,9–4,8 т/га). Из сортов ГНУ Татарского НИИСХ – Йолдыз (4,5–5,0 т/га); Иделле (4,2–4,8 т/га), а ГНУ Воронежский НИИСХ – Воронежская 18 (4,3–5,0 т/га) и Чернозёмноуральская (3,9–4,6 т/га). Отмеченные сорта представляют определенный интерес для селекции культуры в качестве источников данных полезно-хозяйственных свойств, а также они могут играть важную роль и для обеспечения устойчивого развития самого производства культуры, где рекомендуется иметь не один, а несколько сортов-страхователей (Жученко А.А., 2009; Нечаев В.И. и др., 2010).

Кроме этого, создание сортов сельскохозяйственных растений, формирующих высокий и стабильный урожай в разных условиях выращивания, является одной из основных задач современной селекции и растениеводства. А важное значение в данном случае имеет эффективное использование энергии солнечного света культурными растениями при фотосинтезе, за счет которого создается до 96 % сухого вещества урожая. По отношению к свету виды культурных растений делятся на светолюбивые, которые активно растут и фотосинтезируют при высокой интенсивности освещения, и теневыносливые – способные полноценно развиваться в условиях низкого освещения. Выделение генотипов и сортов для целенаправленной селекции позволит более эффективно использовать биологический потенциал культуры и биоклиматические ресурсы зоны ее производства.

Таблица 50 – Оценка различных сортов яровой пшеницы по интенсивности фотосинтеза (мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) в условиях низкой (300 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$), оптимальной (1000 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$) и высокой (1800 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$) освещенности и урожайности

Сорт	Интенсивность освещения, мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$			Урожайность зерна, т/га
	300	1000	1800	
Вольнодонская	6,78	19,42	21,98	2,5
Любава	9,75	15,42	21,37	3,5
Черноземоуральская	11,30	18,20	21,01	4,6
Злата	9,78	16,85	19,84	3,2
Донела М	10,44	16,08	19,18	4,7
Золотая	8,88	15,82	18,46	3,3
Прохоровка	8,52	16,98	17,28	4,0
Ладья	7,20	14,09	17,09	4,3
Агата	6,78	15,48	16,67	3,4
Донская элегия	7,67	18,97	16,53	3,6
Эстер	6,39	14,62	16,13	5,1
Добрыня	8,20	14,95	15,87	2,8
Воронежская 20	7,36	17,5	15,36	3,4
Йолдыз	6,81	15,87	15,31	3,5
Марина	9,23	19,00	15,00	2,9
НСР ₀₅	0,75	0,96	1,14	0,37

Оценка сортов яровой пшеницы по интенсивности фотосинтеза флагового листа при разных уровнях освещения позволила установить их реакцию на изменение данного фактора и дифференцировать на разные группы по отношению к интенсивности освещения (Таблица 50). В результате было выделено 5 сортов культуры (Черноземоуральская, Злата, Любава, Золотая, Ладья), у которых при уровне освещения 1800 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$ ИФ увеличивается на 15% или более по сравнению с ИФ при освещении 1000 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$, а при уровне освещения 300 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$ ИФ снижается на 50% или менее по сравнению с ИФ при освещении 1000 мкмоль/ $\text{м}^2\text{с}$.

Однако у этих сортов не выявлено положительной корреляционной связи урожайности с интенсивностью фотосинтеза при отзывчивости на высокую интенсивность освещения, но прослеживается определенная тенденция, в результате которой можно выделить сорта Черноземоуральская и Ладья, характеризующиеся высокой отзывчивостью на освещение и формирующие

достаточно высокий урожай зерна среди изученных сортов (4,6 и 4,3 т/га соответственно)

Таким образом, используя данный способ, можно с высокой точностью и минимальными затратами времени проводить оценку светлюбивых генотипов яровой пшеницы и выделять светлюбивые генотипы культуры для включения их в селекционный процесс культуры.

В целом можно отметить высокую значимость фотосинтетической деятельности растений зерновых и зернобобовых культуры в продукционном процессе растений и генотипической роли в формировании урожайности и качества получаемого зерна.

7.3.2 Экономическая и социальная значимость полученных результатов исследования

Значение результатов проведенного исследования для экономики и населения страны заключается в том, что разработанные на их основе научно-методические подходы для селекции зерновых и зернобобовых культур позволяют создавать сорта нового типа, формирующие высокий, качественный и экологически безопасный урожай за счет активного и эффективного использования солнечной энергии фотосинтезом растений, поскольку используемые сегодня селекцией методы в создании новых сортов не в полной мере отвечают современным требованиям производства. Районированные сорта формируют высокий и стабильный урожай лишь в благоприятных погодных условиях и при высоком уровне культуры земледелия и не всегда оказываются конкурентоспособными. Многие из них в значительной степени поражаются болезнями и повреждаются вредителями, поэтому для реализации своего генетического потенциала они требуют высокие дозы удобрений и применения в большом количестве химических средств защиты, не обеспечивая достаточного энергосбережения и экологической безопасности производства и получаемой продукции, что является мировым трендом развития сельскохозяйственного производства, который только усиливается.

Обобщение полученных результатов исследований и глубокий анализ литературных сведений позволили заключить, что основной причиной сложившегося положения является недостаточный фотоэнергетический потенциал растений, величина которого в результате селекции не увеличивается, а фактически остается на достигнутом в ходе эволюции уровне. И, очевидно, его возможностей в настоящее время уже не хватает, чтобы одновременно обеспечить получение высокого, качественного и стабильного урожая, потому что для этого требуется значительно больше энергии, чем ее усваивают современные культурные растения. Исходя из этого, предлагается решить возникшую проблему принципиально иным способом – созданием и внедрением сортов с повышенным фотоэнергетическим потенциалом и эффективным его использованием у растений. Сорты такого типа дают возможность получать не только высокий, стабильный, качественный, но и более безопасный урожай за счет существенного снижения химических средств защиты растений и эффективного использования продуктивной влаги и элементов минерального питания.

Это обстоятельство, на наш взгляд, будет определять в ближайшем будущем основной тренд мирового производства сельскохозяйственной продукции. Ведь страны, обладающие подобными сортами, будут иметь неоспоримые преимущества на агропродовольственном рынке по сравнению с другими его участниками ввиду того, что спрос на экологически чистую продукцию в развитых странах растет в последнее время в геометрической прогрессии.

По мнению академика А. А. Жученко (2004), повышение эффективности использования неисчерпаемых ресурсов – солнечной радиации через управление фотосинтезом – позволит создать не только эффективное, но и адаптивное растениеводство. Эти взгляды согласуются и с мнением зарубежных исследователей, которые считают, что улучшение показателей фотосинтеза средствами селекции дает новую возможность в обеспечении

скачка урожайности, необходимого сейчас всему миру (Slattery R.A. et al, 2015; Xin-Guang Z. et al, 2008, 2010).

Для создания сортов нового типа нами впервые в России разработаны научно-методические основы селекции зерновых и зернобобовых культур, которые позволяют повысить конкурентную способность отечественных сортов за счет повышения активности и эффективности фотосинтеза растений. Для этого предложены оригинальные запатентованные способы отбора перспективного материала: у гороха – по интенсивности фотосинтеза (патент №2626586); у сои – по устьичной проводимости (патент №2685151); у яровой пшеницы – по реакции фотосинтеза на интенсивность освещения (патент №2694197), у озимой пшеницы по эффективности использования воды (патент №2720426), у гречихи и сои – по отзывчивости на содержание в воздухе CO_2 (патент №2740216).

Доказано, что данное направление селекции у зерновых и зернобобовых культур вполне может быть успешным, так как показатели активности фотосинтеза имеют широкий интервал генотипического варьирования и высокую наследственную обусловленность. В среднем за вегетационный период диапазон генотипической изменчивости интенсивности фотосинтеза по генотипам составлял: у яровой пшеницы – от 8,73 до 17,15; озимой пшеницы – от 10,97 до 25,63; гороха – от 7,27 до 21,38; сои – от 6,12 до 14,38 $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$.

При этом отмечается тесная связь урожайности семян с интенсивностью фотосинтеза листьев и прилистников у генотипов гороха ($r = 0,567$, при $P \leq 0,05$). Прибавка урожая у сортов с высокой интенсивностью фотосинтеза может достигать 18% или 0,55 т/га. В условиях производства это позволяет снизить себестоимость продукции с 12,41 до 10,22 тыс. руб./т, или на 17,6%, и повысить рентабельность производства на 24%, также получить прибыль от реализации товарного зерна на 66%, а от реализации семян на 24% больше (Таблица 51).

Таблица 51 – Экономическая эффективность при выращивании сортов гороха с высокой интенсивностью фотосинтеза листовой поверхности

ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с	Урожайность, т/га	Прибавка урожая, т/га	Цена товарного зерна, тыс. руб./т	Доход производства на 100 га, тыс. руб.	Себестоимость продукции, тыс. руб./т	Прибыль от реализации зерна, тыс. руб.	Прибыль от реализации семян, тыс. руб.	Рентабельность, %
Сорта и генотипы с высокой интенсивностью фотосинтеза (Орловчанин, Спартак, Рас 657/7)								
11,64	2,95	0,55	15,00	4425,00	10,22	1099,00	10701,29	36,40
Сорта и генотипы с низкой интенсивностью фотосинтеза (Орел, Дет. ВСХИ, 09-169 штамб.)								
7,05	2,40	-	15,00	3600,00	12,41	370,19	8182,19	12,40

У сортов сои связь урожайности с интенсивностью фотосинтеза варьирует по годам вегетации от 0,31 до 0,60. Наиболее значима она с устьичной проводимостью листьев – коэффициент корреляции составлял в годы исследования в среднем 0,54 (при $P \leq 0,05$). Оценка экономической эффективности показала, что прибавка урожая у сортов сои с высокой устьичной проводимостью может достигать 38,0%, а рентабельность производства 70,3%, прибыль от реализации товарного зерна увеличивается на 91,0%, а от реализации семян на 48% (Таблица 52).

Таблица 52 – Экономическая эффективность при выращивании сортов сои с высокой устьичной проводимостью листьев

Устьичная проводимость, моль CO ₂ /м ² с	Урожайность, т/га	Прибавка урожая, т/га	Цена товарного зерна, тыс. руб./т	Доход производства на 100 га, тыс. руб.	Себестоимость продукции, тыс. руб./т	Прибыль от реализации товарного зерна, тыс. руб.	Прибыль от реализации семян, тыс. руб.	Рентабельность, %
Сорта с высокой устьичной проводимостью (Белгородская 7, Белгородская 8)								
0,51	2,73	1,05	32,00	8736,00	17,48	3353,18	19348,26	70,30
Сорта с низкой устьичной проводимостью (Гера, Малетка)								
0,35	1,68	-	32,00	5376,00	27,96	301,68	10144,80	6,40

Разработанные методы и способы отбора позволяют проводить целенаправленную селекцию не только на повышение урожайности, но и на ее качество. Важное значение в данном случае имеет высокая интенсивность фотосинтеза при умеренной транспирации, что определяет эффективность использования воды растениями. Данный показатель используют для выделения сортов с повышенной засухоустойчивостью (Li Y., et al., 2017).

Проведенная нами оценка большого количества генотипов озимой пшеницы по эффективности использования воды позволила установить широкий диапазон варьирования признака у культуры. Причем между эффективностью использования воды и качеством зерна установлена существенная положительная корреляция: 0,60 – с белком и 0,41 – с клейковиной (значима при $P \leq 0,05$). Для использования в селекции в качестве ценных источников выявлены сорта с повышенным содержанием белка и клейковины: Московская 39 (14,5% и 24,1% соответственно), Московская 40 (15,0% и 24,8% соответственно), которым свойственно высокое значение эффективности использования воды: от 3,41 до 4,19 мкмоль CO_2 / ммоль H_2O .

В отдельные годы в фазе молочной спелости проявляется значимая связь эффективности использования воды и с урожайностью зерна ($r = 0,46$), что позволяет рекомендовать признак «эффективности использования воды», как показатель для отбора перспективных генотипов пшеницы озимой с повышенным содержанием в зерне белка и клейковины при сохранении высокого уровня урожайности.

В нашем исследовании сорта с высокой эффективностью использования воды формировали урожай с более высоким содержанием белка (на 1,35%) и с большим содержанием клейковины (на 3,63%), что дает возможность производителям реализовать продукцию таких сортов по более высокой цене. При этом себестоимость продукции практически не меняется (снижается только на 2,6%), прибыль от реализации товарного зерна увеличивается на 59%, а рентабельность производства – на 23% (Таблица 53).

Таблица 53 – Экономическая эффективность при выращивании сортов пшеницы озимой с высокой эффективностью использования воды листовой поверхностью растений

Эффективность использования воды, мкмоль CO ₂ / ммоль H ₂ O	Содержание клейковины, %	Содержание белка, %	Урожайность, т/га	Цена товарного зерна, тыс. руб./т	Доход производства на 100 га, тыс. руб.	Себестоимость продукции, тыс. руб./т	Прибыль от реализации товарного зерна, тыс. руб.	Рентабельность, %
Сорта с высокой эффективностью использования воды (Московская 39, Московская 40)								
3,80	24,45	14,75	4,60	14,00	6440,00	9,36	1685,33	39,20
Сорта с низкой эффективностью использования воды (Черноземка 130, Ариадна, Донской сюрприз)								
2,32	20,82	13,40	4,47	12,00	5364,00	9,61	693,72	16,20

Целенаправленная селекция зерновых и зернобобовых культур на повышение активности и эффективности фотосинтеза растений дает возможность повысить их урожайность на 15–20%, а эффективность использования минеральных удобрений и запасов продуктивной влаги в почве на 10–15% и сократить при этом затраты на средства защиты растений на 20%.

Очень важно, что разработанные способы и методы отбора позволяют существенно сократить время и трудоемкость самого селекционного процесса. Ведь учет показателей активности и эффективности фотосинтеза листьев осуществляется в полевых условиях на интактных растениях у большого количества селекционного материала (за один прием оценивается до 65 генотипов), что позволяет выделить и сохранить из него перспективные образцы для последующей работы. Период создания новых сортов будет сокращаться на 1–2 года, а материальные и финансовые затраты на создание сорта на 15–20%, что в масштабах страны позволяет экономить миллиарды рублей.

В целом результаты исследования способствуют повышению конкурентоспособности российского сельскохозяйственного производства и его продукции за счет повышения экологической безопасности, снижения

себестоимости и внедрения технологий ресурсосбережения и рационального природопользования. Особо ценен вклад проведенных исследований в повышение продовольственной безопасности РФ и Программу импортозамещения в сфере селекционных достижений.

Целевой продукцией реализации результатов исследований являются: методы и способы оценки фотосинтетических и адаптивных возможностей генетических ресурсов гороха, сои, озимой и яровой пшениц; источники и доноры полезно-хозяйственных признаков для использования в селекционном процессе данных культур; источники и доноры высокой фотосинтетической активности и эффективности для использования в селекции; перспективный генетический материал.

Потенциальными потребителями научно-методических разработок, направленных на повышение эффективности искусственного отбора, будут являться, с одной стороны, селекционные учреждения и специализированные семеноводческие фирмы Российской Федерации, а также страны ближнего и дальнего зарубежья, юридические и физические лица, занимающиеся изучением генетических ресурсов растений и их использованием. По данным Министерства науки и высшего образования, в настоящее время в Российской Федерации насчитывается 41 селекционное учреждение, которые занимаются созданием сортов сельскохозяйственных культур.

С другой стороны, пользователями сортов и гибридов нового поколения могут выступать фактически все развивающиеся и развитые сельскохозяйственные предприятия различной формы собственности, занимающиеся производством зерна и семян пшеницы, сои, гороха. Их потенциальная потребность в сортовых семенах достаточно велика, на что указывают посевные площади данных культур. По данным ФАОСТАТ, под пшеницей в мире было занято 221615921 га (или 18,5% от всей посевной площади), под соей – 117718624 га (9,8%), горохом – 6868131 га (0,57%), гречихой (0,17%), а по данным РОССТАТа, посевные площади под зерновыми культурами составляли в России 44097000 га или 55,6% от всей посевной

площади, а под посевами зернобобовых находилось 1588000 га или 2,0% от всей посевной площади. Среди зерновых наибольшие площади занимала пшеница – 26833000 га (или 28,7%), у зернобобовых культур: соя – 2123000 га (или 26,9%) и горох – 942000 га (или 23,0%).

7.3.3 Внедрение результатов исследований в селекцию, производство и образование

С целью практической реализации идеи проекта по созданию высокопродуктивных генотипов с принципиально новым физиологическим статусом и для определения особенностей наследования физиологических признаков выделенные образцы в 2010 г. были вовлечены в гибридизацию по стандартной методике. Всего проведено 8 комбинаций парных скрещиваний:

1. Пап 485/4 x Спартак
2. Пап 485/4 x Фараон
3. Рас 657/7 x Фараон
4. Спартак x Лу Д-60
5. Фараон x Спартак
6. Лу Д-60 x Лу 153-06
7. Фараон x Лу Д-60
8. Лу 153-06 x Фараон

Рисунок 194 – Схемы скрещивания генотипов гороха с высокой интенсивностью фотосинтеза, 2012 г.

По каждой комбинации опылено 30 цветков. В результате получено 589 гибридных семян F_1 .

В результате получены гибриды F_1 , которые отличались высокой интенсивностью фотосинтеза в интервале от 7 мкмоль CO_2/m^2c у Фараон x Спартак и до 9,5 мкмоль CO_2/m^2c – у Пап 485/4 x Фараон. По эффективности поглощения энергии света интервал варьирования квантового выхода составил 0,64 – 0,73 отн. ед. (Рисунок 195).

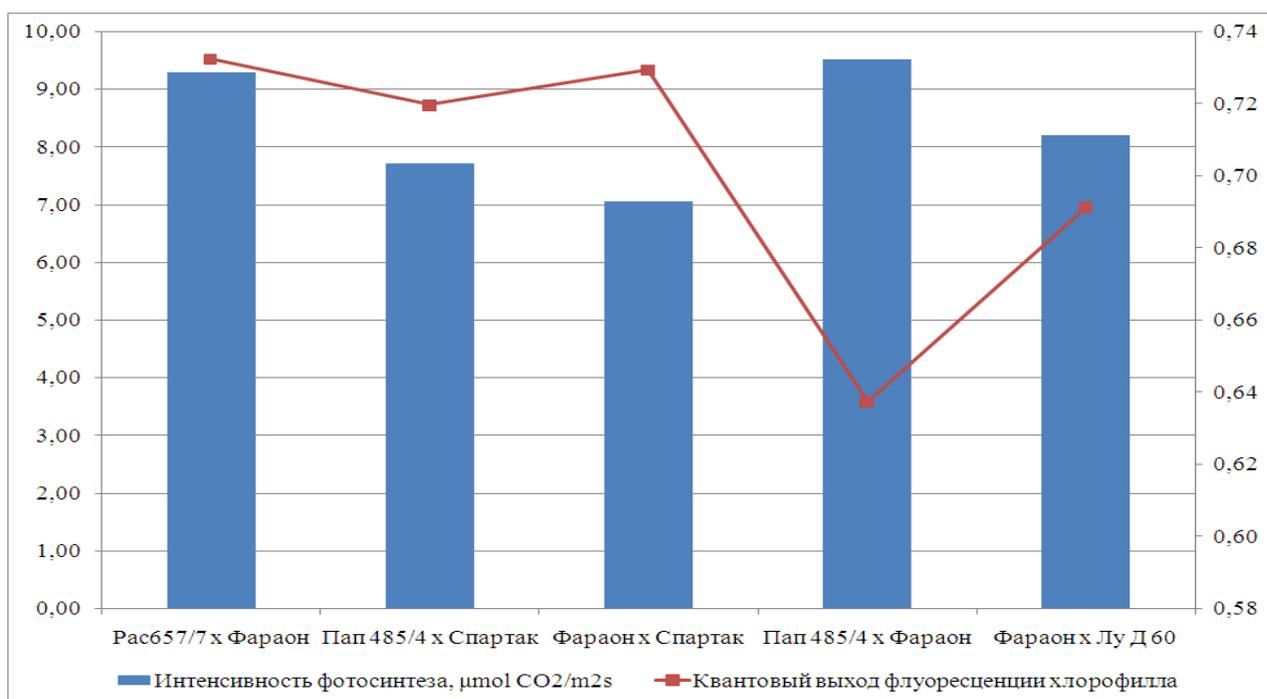


Рисунок 195 – Характеристика гибридов F_1 по интенсивности фотосинтеза ($\mu\text{кмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) и квантовый выход флуоресценции хлорофилла (отн. ед.), в фазе плоского боба, 2012 г.

В дальнейшем совместная работа по оценке и изучению перспективного генетического материала по показателям фотосинтетической деятельности, а также по показателям продуктивности и биохимическому качеству зерна позволила создать и зарегистрировать сорт гороха посевного Оптимус (авторское свидетельство №61033, Приложение И), районированного по Северо-Западному, Западно-Сибирскому регионам страны.

В рамках работы по сое совместно с селекционером ФГБНУ ФНЦ ЗБК Зайцевым В.Н. была оценена коллекция перспективных сортов и генотипов культуры по показателям качества зерна и фотосинтетической деятельности растений, что послужило основой для выведения сорта сои Мезенка (авторское свидетельство №61032, Приложение И).

В результате проведенной оценки перспективных сортов озимой пшеницы нами были выделены истоки по комплексу полезно-хозяйственных признаков: Московская 40; Немчиновская 17; Немчиновская 57; Аксинья; Губернатор Дона; Казачья; Ариадна. Это позволило предложить схему скрещивания выделенных генотипов для создания адаптивных сортов совместно с селекционерами

Белгородского ГАУ. В результате скрещивания данных сортов были получены гибриды: Немчиновская 17 × Губернатор Дона; Немчиновская 17 × Ариадна; Немчиновская 17 × Московская 40; Ариадна × Немчиновская 17; Немчиновская 17 × Казачья; Московская 40 × Губернатор Дона; Московская 40 × Ариадна; Московская 40 × Аксинья; Аксинья × Немчиновская 57; Аксинья × Немчиновская 17; Ариадна × Аксинья; Ариадна × Губернатор Дона, которые в настоящий момент находятся в селекционной проработке.

Оценка перспективного генетического материала Белгородского ГАУ по яровой пшенице показала широкое варьирование генотипов по интенсивности фотосинтеза (8,87–16,24 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), интенсивности транспирации (4,20–7,63 ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$), устьичной проводимости молекул воды (0,40–0,95 моль $/\text{м}^2\text{с}$) и углекислого газа (0,26–0,61 моль $/\text{м}^2\text{с}$).

По результатам оценки современных сортов культуры были выделены родительские формы и составлены схемы скрещивания: Кинельская нива × Любава, Кинельская юбилейная × Кинельская нива, Кинельская нива × Дарья. Из них выделены гибридные линии, которые по активности и эффективности фотосинтеза превышают или не уступают родителям (см. Таблица 7-12, подглава 3.2.5). Их можно рекомендовать для дальнейшей селекции культуры по созданию сортов нового поколения – с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза.

В настоящее время с выделенными гибридами продолжается работа, направленная на создание перспективных образцов, константных по морфологическим и хозяйственно ценным признакам.

Также результаты проведенного исследования и сделанные по ним научные выводы, рекомендации селекции и производству в настоящее время используются в учебном процессе при подготовке бакалавров по направлению 35.03.04 «Агрономия», магистров по направлению 35.04.04 «Агрономия», профиль – «Научно-методические основы селекции и семеноводства» и при подготовке аспирантов по специальности 4.1.2 «Селекция, семеноводство и биотехнология растений» в ФГБОУ ВО Орловский ГАУ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Фотосинтетическая активность листьев растений зерновых и зернобобовых культур по многим параметрам проявляется схожим образом: в онтогенезе вначале возрастает, а затем падает. При переходе растений к генеративному развитию интенсивность фотосинтеза листьев увеличивается в среднем на 19%, а к фазе восковой спелости снижается в среднем на 52%. При этом наиболее активно фотосинтезируют верхние листья растений: по активности первичных реакций фотосинтеза и ассимиляции молекул CO_2 они превосходят нижерасположенные у зерновых культур в среднем на 60,2% и 38,0%, а у зернобобовых – на 64,5% и 9,5% соответственно.

2. Наиболее высокая фотосинтетическая активность листьев растений у зерновых и зернобобовых культур отмечается в оптимальных погодных условиях вегетации, тогда как при их ухудшении она снижается в среднем на 34%, что указывает на необходимость повышения адаптивных свойств возделываемых сортов.

3. Из факторов среды наиболее негативное воздействие на фотосинтетическую активность листьев растений зерновых и зернобобовых культур оказывают увлажнение почвы и температура воздуха. Снижение влажности почвы с 70% до 30% от полной ее влагоемкости приводит к падению интенсивности фотосинтеза листьев: у сортов яровой пшеницы более чем в 1,5 раз; у озимой пшеницы в полевых условиях на 33,6–52,7%; у гороха посевного – в среднем 1,8 раза; у сортов сои – в среднем на 50,9%. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и температурой воздуха варьировал у яровой пшеницы и озимой пшеницы от –0,31 до –0,56; у сои и гороха посевного: от –0,66 до –0,23.

4. Повышение интенсивности света и концентрации углекислоты в воздухе благоприятно сказывается на активности фотосинтеза. Коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью освещения

был равен: у озимой пшеницы +0,90; у яровой пшеницы +0,82; у гороха посевного +0,85; у сои + 0,82.

5. Из эндогенных факторов на проявление активности фотосинтеза у зерновых и зернобобовых культур значительное влияние оказывают транспирация и устьичная проводимость листьев. В годы исследования коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и интенсивностью транспирации был положительным и изменялся у зерновых культур от 0,30 до 0,67, а у зернобобовых от 0,36 до 0,91; с устьичной проводимостью его значение варьировало у зерновых культур от 0,20 до 0,97; у зернобобовых от 0,48 до 0,65.

6. Видовые различия по фотосинтетической активности листьев выражаются в том, что по интенсивности протекания реакций световой фазы фотосинтеза зернобобовые культуры существенно превосходят зерновые: в среднем за вегетацию по квантовому выходу флуоресценции хлорофилла листьев соя и горох посевной превышают яровую и озимую пшеницу на 62,0%, а по активности электронно-транспортной цепи на 26,8%. Превосходство зернобобовых культур над зерновыми сохраняется на протяжении всего периода вегетации, но наиболее ярко проявляется в период генеративного развития.

7. Зернобобовые культуры, особенно соя, выделяются активным поглощением и эффективным усвоением энергии квантов света и в течение дня. Их превосходство над зерновыми культурами наиболее значимо проявляется у сои с 8:00 до 18:00 часов, а у гороха посевного с 14:00 до 18:00 часов по московскому времени.

8. По интенсивности фотосинтеза на единицу поверхности листьев зернобобовые культуры существенно уступают зерновым: в фазе цветения в среднем на 34%, а в фазе налива на 14%. Но, вследствие формирования у растений большей площади листьев (у гороха в 2-3 раза, у сои в 5-8 раз) по сравнению с зерновыми, они имеют значительно более высокие потенциальные возможности не только поглощать и усваивать кванты солнечного света (в среднем на 41%), но и ассимилировать CO_2 из воздуха (в среднем на растение на 93%).

9. Зерновые культуры характеризуются и повышенной реакцией фотосинтеза на усиление инсоляции. При освещенности в 1000 мкмоль/м²с интенсивность фотосинтеза листьев в фазе плодообразования у них была на 74%, а при 1700 мкмоль/м²с на 76% выше, чем у зернобобовых культур. У зерновых наиболее отзывчива на повышение интенсивности света яровая пшеница, а у зернобобовых – соя, что указывает на их высокую светолюбивость и на необходимость учета этого в их селекции и при размещении по регионам возделывания.

10. У зерновых и зернобобовых культур показатели фотосинтетической активности листьев растений характеризуются широким генетическим полиморфизмом, что дает возможность эффективно проводить по ним целенаправленную селекционную работу. В среднем за вегетационный период диапазон генотипической изменчивости активности электронно-транспортной цепи составлял: у озимой пшеницы – 50,2–119,3; яровой пшеницы – 56,3–128,9; гороха посевного – 78,5–160,6; у сои 101,8–151,2 отн. ед. Значение квантового выхода флуоресценции хлорофилла варьировало по сортам: у озимой пшеницы – от 0,120 до 0,284; у яровой пшеницы – от 0,134 до 0,307; у гороха посевного – от 0,100 до 0,383; у сои – от 0,260 до 0,357 отн. ед. Интенсивность фотосинтеза изменялась по сортам: у яровой пшеницы – от 8,73 до 17,15; у озимой пшеницы – от 10,97 до 25,63; у гороха – от 7,27 до 21,38; у сои – от 6,12 до 14,38; у чечевицы – от 2,31 до 10,01; у кормовых бобов – от 1,35 до 4,19 мкмоль СО₂/м²с.

11. В онтогенезе сортовые различия по активности реакций фотосинтеза у зерновых и зернобобовых культур отмечаются уже на ранних этапах развития и наиболее значимо проявляются в период генеративного развития растений, когда спрос на фотоассимиляты существенно возрастает, а приход ФАР в регионе достигает максимального значения. В период формирования и налива семян интенсивность фотосинтеза на единицу площади листьев растений у сортов зерновых культур варьировала в диапазоне от 8,73 до 25,63, а у зернобобовых от 6,12 до 21,38 мкмоль СО₂/м²с.

12. В течение дня генотипические различия по интенсивности фотосинтеза наиболее выражены у зерновых культур с 8:00 до 11:00 часов, а у

зернобобовых культур: у гороха посевного – с 8:00 до 11:00 часов, у сои – с 9:30 до 12:30 часов по московскому времени. У сортов зерновых культур наблюдается 2 пика активности: один в 9:00, а другой – в 13:00 часов. В то же время у сортов сои второй пик активности самый высокий и приходится на 15:00, а у гороха он один и отмечается в 9:00, что следует учитывать при оценке селекционного материала.

13. В зависимости от ярусного расположения, сортовые различия по активности реакций фотосинтеза более всего проявляются у сельскохозяйственных культур на уровне верхних листьев, на которые ложится основная зерновая нагрузка. У сортов зерновых культур интенсивность фотосинтеза флаговых листьев изменялась от 13,65 до 14,43 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, у зернобобовых культур ее значение у верхних листьев (3-4-й сверху) варьировало от 10,50 до 11,11 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$. Сорта с высокой интенсивностью фотосинтеза верхних листьев, как правило, характеризуются повышенной активностью и нижерасположенных.

14. На урожайность сорта наиболее значимое влияние оказывают интенсивность фотосинтеза, интенсивность транспирации и эффективность использования воды. У озимой пшеницы наиболее тесная связь урожайности отмечена с интенсивностью фотосинтеза (r варьировал по годам от 0,01 до 0,30) и с эффективностью использования воды (в фазе молочной спелости $r = 0,46$); у яровой пшеницы – с интенсивностью транспирации в период образования и массового налива зерновок ($r = 0,71$); у гороха посевного – с интенсивностью фотосинтеза (от 0,33 до 0,56); у сои – с интенсивностью фотосинтеза ($r = 0,72$) и устьичной проводимостью ($r = 0,54$).

15. Между эффективностью использования воды и интенсивностью фотосинтеза связь положительная (у зерновых культур коэффициент корреляции варьировал от 0,35 до 0,76, а у зернобобовых – от 0,42 до 0,81), а с интенсивностью транспирации отрицательная (у зерновых культур коэффициент корреляции варьировал от 0,07 до $-0,68$, а у зернобобовых от $-0,57$ до $-0,88$).

При выборе перспективных форм для селекции необходимо ориентироваться на генотипы с высокой интенсивностью фотосинтеза и умеренной транспирацией.

16. Генотипы с высокими показателями фотосинтетической деятельности растений формируют более высокую урожайность зерна. Сорты гороха посевного с высокой интенсивностью фотосинтеза листьев формировали на 18,0% большую урожайность семян, это позволяет получить прибыль от реализации зерна на 66,0% больше. У сортов сои с высокой устьичной проводимостью урожайность была на 38,0% больше, это позволит увеличить прибыль от реализации зерна на 91,0%, а рентабельность производства на 70,3%.

17. Сорты озимой пшеницы с высокой эффективностью использования воды формируют урожай зерна с более высоким содержанием белка (на 1,35%) и клейковины (на 3,63%), что позволяет увеличить прибыль от реализации товарного зерна на 59%, а рентабельность производства на 23%.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Для создания сортов зерновых (озимая и яровая пшеницы) и зернобобовых (горох, соя, кормовые бобы, чечевица) культур с повышенной активностью и эффективностью фотосинтеза листьев рекомендуется оценку исходного материала проводить в соответствии с разработанным методическим порядком. В частности, у зерновых культур по флаговому листу в период массового налива зерновок с 8:00 до 11:00 часов, а у зернобобовых – по листьям 1-го плодоносящего узла в фазе плоского боба с 8:00 и до 11:00 часов у гороха, и с 9:30 до 12:30 часов у сои на 3 сверху листу главного стебля.

2. В селекции зерновых и зернобобовых культур на повышение активности и эффективности фотосинтеза листьев отбор перспективных образцов следует проводить с помощью применения запатентованных способов: патент РФ 2626586, патент РФ 2685151, патент РФ 2694197, патент РФ 2720426 и патент РФ 2740216.

3. В качестве ценных источников повышенной активности фотосинтеза могут служить: у озимой пшеницы сорта Московская 40, Немчиновская 57, Немчиновская 17; у яровой пшеницы – Арсея, Триада, Воронежская 20, Вольнодонская, Золотая; у гороха посевного – Спартак, Фараон, Приазовский; у сои – Белгородская, 48, Припять, Ланцетная, Мезенка и Зуша; у кормовых бобов – Янтарные, Омар, Огонек, к-1463; у чечевицы – Аида, Веховская 1, 246/08.

4. В качестве ценных источников высокой эффективности использования воды предлагаются: у озимой пшеницы сорта Московская 39, Московская 40; у яровой пшеницы – Злата, Арсея, Аль-Варис, Вольнодонская; у гороха посевного – Рас 657/7, Фараон и Спартак; у сои – Свапа, Белгородская 8, Мезенка, Ланцетная, Зуша; у кормовых бобов – к-1463, к-1731, Пикантные, Янтарные; у чечевицы – Аида, Обрзцов Чифлик 7, 192/08.

ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оптимизация фотосинтетической деятельности растений сельскохозяйственных культур остается актуальной задачей как в растениеводстве, так и селекции современных сортов. Поэтому дальнейшая работа по использованию результатов исследования будет направлена на организацию целенаправленной селекции по созданию сортов с повышенной активностью и эффективностью фотосинтетической деятельности растений; на выделение и отбор перспективных генотипов с высокими показателями фотосинтеза растений сельскохозяйственных культур и на разработку новых способов оценки и отбора перспективного генетического материала и вовлечение его в селекцию, а также для оптимизации технологий выращивания сортов с высокой активностью и эффективностью фотосинтетической деятельности растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдулаев, Г.А. Исследование связи роста и фотосинтеза с продукционным процессом при селекции хлебных злаков / Г.А. Абдулаев, Г.В. Красичкова, Ю.С. Насыров // Фотосинтез и продукционный процесс/ Под ред. Ничипоровича А.А. – Москва: Наука, 1988. – С. 258–262.
2. Абдуллаев, Х.А. Интенсивность фотосинтеза и урожайность сортов тонковолокнистого хлопчатника / Х.А. Абдуллаев, Х.Х. Каримов, Б.Б. Гиясиддинов, Б.А. Солиева, Х.М. Миракилов, М.М. Саиднабиев// Доклады академии наук Республики Таджикистан. – 2010. – Т. 53, №5. – С. 398–404.
3. Абдуллаев, Х.А. СО₂-газообмен листьев у сортов тонковолокнистого хлопчатника, происходящих из разных эколого-географических зон хлопкосеяния мира / Х.А. Абдуллаев, Х.Х. Каримов, Б.Б. Гиясиддинов, Х.М. Миракилов, Б.А. Солиева, И.С. Каспарова // Доклады академии наук Республики Таджикистан. – 2011. – Т. 54, №7. –С. 569–575.
4. Абдуллаев, Х.А. Фотосинтез генотипов средневолокнистого хлопчатника с различной формой листовой пластинки / Х.А.Абдуллаев, Х.Х. Каримов, М.Н. Негматов, А.Н. Мансуров, И.С. Каспарова // Доклады академии наук Республики Таджикистан. –2013. – Т. 56, №2. –С. 153–159.
5. Абзалов, М.Ф. Генетика и фенотипика важнейших признаков хлопчатника *G. hirsutum* L.: автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада: 03.00.15. – Москва: Ин-т общей генетики АН СССР, 1991. – 84с.
6. Амелин, А.В. Фотовосстановительная активность хлоропластов у сортов и линий гороха / А.В. Амелин // Физиология и биохимия культурных растений. – 1992. – Т.24, №5. – С. 448–454.
7. Амелин, А.В. Использование фотосинтетической активности листьев гороха в селекции на семенную продуктивность / А.В.Амелин, А.П. Лаханов // Доклады ВАСХНИЛ. – 1992. – №7. – С. 7-10.
8. Амелин, А.В. Зависимость урожайности сортов гороха от скороспелости и условий произрастания /А.В. Амелин // Сборник научных трудов: селекция и

технология возделывания зерновых, бобовых и крупяных культур: матер. меж. науч.-практ. конф. – Орел: ВНИИЗБК, 1994. – С. 100–109.

9. Амелин, А.В. Фотовосстановительная активность хлорофиллсодержащих органов у растений гороха с разным морфогенотипом / А.В. Амелин, А.П. Лаханов, В.Л. Яковлев // Биологический и экономический потенциал зернобобовых, крупяных культур и пути его реализации: матер. меж. науч.-практ. конф. – Орел: ВНИИЗБК. – 1997. – С.80–84.

10. Амелин, А.В. Влияние полегания на физиологическое состояние и продуктивность растений гороха / А.В. Амелин // Научные основы создания моделей агроэкоотипов сортов и зональных технологий возделывания зернобобовых и крупяных культур для различных регионов России: сборник статей науч.-метод. координационного совещания. – Орел: ВНИИЗБК, 1997. – С. 68–72.

11. Амелин, А.В. Физиологические аспекты создания высокопродуктивных сортов гороха усатого типа / А.В. Амелин // Вестник РАСХН. – 1998. – №1. – С. 54–56.

12. Амелин, А.В. Содержание хлорофилла в листьях растений гороха в связи с селекцией на высокую семенную продуктивность / А.В. Амелин // Биологический и экономический потенциал зерновых, крупяных культур и пути его реализации: матер. между. науч. конф., приуроченной к 35-летию ВНИИ зернобобовых и крупяных культур. – Орел: ВНИИЗБК, 1999. – С. 50–56.

13. Амелин, А.В. Биологический потенциал гороха и его реализация на разных этапах развития культуры / А.В. Амелин // Селекция и семеноводство. – 1999. – №2 – 3. С. 15–21.

14. Амелин, А.В. Физиологические особенности селекции зернового гороха листочкового морфотипа / А.В. Амелин // Вестник РАСХН. – 2001. – № 4. – С. 29–31.

15. Амелин, А.В. Морфофизиологические основы повышения эффективности селекции гороха: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 03.00.12.– Москва, 2001.– 46 с.

16. Амелин, А.В. Морфофизиологические основы моделирования перспективных сортов гороха / А.В. Амелин, Н.Е. Новикова, Н.В. Парахин и др. // Методические рекомендации. – Орел: Орел ГАУ. – 2004. – 32 с.
17. Амелин А. В. Изменение показателей роста и развития растений гороха в процессе селекции на семенную продуктивность / А.В. Амелин // Проблемы физиологии растений Севера: матер. межд. конф. (15-18 июня 2004 г., Петрозаводск): тез. докл. годич. собр. общ-ва физиол. раст. России. – Петрозаводск, 2004. – С. 8.
18. Амелин А.В. Морфофизиологические основы моделирования перспективных сортов гороха / А.В. Амелин, Н.Е.Новикова, Н.В. Парахин и др. Методические рекомендации. – Орел: Орел ГАУ, 2004. – 32 с.
19. Амелин, А.В. Особенности фотосинтеза в онтогенезе различных по эколого-географическому происхождению сортов сои / А.В. Амелин, И.И. Кузнецов, Е.И. Чекалин / Вестник ОрелГАУ. – №3(30). – 2011. – С. 2–4.
20. Амелин, А.В. Скрининг признаковой коллекции образцов гороха с многоцветным апикальным цветоносом (морфотип люпиноид) / А.В. Амелин, И.В. Кондыков, В.Н. Уваров, Е.И. Чекалин, Н.А. Бутримова, Л.Н. Кузнецова / Вестник ОрелГАУ. – №5(32). – 2011. – С. 104–108.
21. Амелин, А.В. Активность световых и темновых реакций фотосинтеза у генотипов чечевицы обыкновенной / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, И.В. Кондыков, Е.А. Дмитриева / Вестник Орел ГАУ. – №2(35). – 2012. – С. 102–105.
22. Амелин, А.В. Морфофизиологические достоинства и недостатки современных сортов. Дальнейшие пути их совершенствования у зернобобовых и крупяных культур / Амелин А.В. // Вестник Орел ГАУ. – 2012. – №3(36). – С. 10–15.
23. Амелин, А.В. Генетические и физиологические аспекты селекции чечевицы / А.В. Амелин, И.В. Кондыков, А.В. Иконников, Н.Н. Кондыкова, Е.И. Чекалин, Е.А. Дмитриева / Вестник Орел ГАУ. – №1(40). – 2013. – С. 31-38.
24. Амелин, А.В. Селекция на повышение фотоэнергетического потенциала растений и эффективность его использования, как стратегическая задача в

- обеспечении импортозамещения и продовольственной безопасности России / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин // Вестник Орел ГАУ. – 2015. – № 6(57). – С. 9-17.
25. Амелин, А.В. Фотоэнергетический потенциал — «Клондайк» в селекции / Амелин А.В., Фесенко А.Н., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Задорин А.М., Городов В.Т., Кулешова И.В. // Селекция, семеноводство и генетика. – 2016. – № 6. – С. 36–38.
26. Амелин, А.В. Фотосинтез – основа сортов будущего / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин // Сельскохозяйственные вести. – 2016. – № 4. – С. 14.
27. Амелин, А.В. Интенсивность фотосинтеза листьев у сортов сои в зависимости от фазы роста и ярусного расположения / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, В.И. Мазалов, Н.Б. Сальникова /// Зернобобовые и крупяные культуры. – 2017. – № 4(24). – С. 53–58.
28. Амелин А.В. Интенсивность фотосинтеза и транспирации листьев у растений *Glycine Max (L.) Merr.* / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Н.Б. Сальникова // Вестник аграрной науки. – 2017. – № 6(69). – С. 3–8.
29. Амелин А.В., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Сальникова Н.Б. Интенсивность транспирации листьев *Glycine max (L.) Merr.* в зависимости от фазы роста и ярусного расположения на растении / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Н.Б. Сальникова // Овощи России. – 2018. – № 1. – С. 47–49.
30. Амелин А.В. Морфофизиологический потенциал *Pisum sativum ssp. arvense L.* и селекционные аспекты его реализации / А.В. Амелин, И.В. Кондыков, Е.И. Чекалин, Н.Н. Кондыкова. – Орел: Картуш, 2018 – 180 с.
31. Амелин А.В. Влияние интенсивности света на активность газообмена листьев и прилистников у сортов гороха посевного зернового использования / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, А.М. Задорин // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2018. - № 4(28). – С. 15–18.
32. Амелин А.В. Потенциал продуктивности и качества зерна у современных сортов пшеницы озимой в условиях Орловской области / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, В.И. Мазалов, А.В. Сагин, И.В. Кулешова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2018. – № 72. – С. 28–33.

33. Амелин А.В. Генотипические особенности проявления фотоактивности листьями озимой пшеницы / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, В.И. Мазалов, А.В. Сагин // Успехи современного естествознания. – 2018. – № 11. – С. 18–23.
34. Амелин А.В. Особенности устьичной проводимости молекул воды листьями растений гречихи посевной *Fagopyrum esculentum* Moench / А.В. Амелин, А.Н. Фесенко, В.В. Заикин, Е.И. Чекалин // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2018. – № 4 (28). – С. 54–59.
35. Амелин А.В. Генотипические особенности проявления фотоактивности листьями озимой пшеницы / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, И.В. Кулешова, В.И. Мазалов, А.В. Сагин // Успехи современного естествознания. – 2018. – № 11. – С. 18–23.
36. Амелин А.В. Биохимические показатели качества зерна у современных сортов яровой пшеницы / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, В.И. Мазалов, В.Т. Городов, Р.А. Икусов // Вестник аграрной науки. – 2019. – № 2(77). – С. 3–11.
37. Амелин А.В. Накопление сухой массы надземными органами растений у разных по географическому происхождению коллекционных образцов сои / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Н.Б. Сальникова // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. – 2019. – № 1. – С. 112–116.
38. Амелин, А.В. Интенсивность фотосинтеза листьев у растений озимой пшеницы/ А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, В.И. Мазалов, Р.А. Икусов // Вестник Курской ГСХА. – 2020. – № 9. – С. 41–48.
39. Амелин, А.В. Отзывчивость современных сортов яровой пшеницы на различную интенсивность освещения / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Р.А. Икусов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2020. – № 84. – С. 26–31.
40. Амелин А.В. Влияние экзо- и эндогенных факторов на интенсивность транспирации листьев у растений озимой пшеницы / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, В.И. Мазалов, Р.А. Икусов // Эпоха науки. – 2020. – № 24. – С. 7–13.

41. Амелин А.В. Генотипические особенности фотосинтетической активности листьев растений яровой пшеницы в связи с селекцией сортов нового типа / А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Р.А. Икусов // Аграрный научный журнал. – 2021. – № 3. – С. 9–13.
42. Андрианова, Ю.Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю.Е. Андрианова, И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2000. – 135 с., ил.
43. Ахмедова П.М. Площадь листовой поверхности и продуктивность фотосинтеза у скороспелых сортов томата / П.М. Ахмедова // Овощи России. – 2013. – № 4(21). – С.54–57.
44. Беденко, В.П. Фотосинтез и продуктивность пшеницы на юго-востоке Казахстана / В.П. Беденко. – Алма-Ата: Наука, 1980. – 223 с.
45. Беликов, П.С. Интенсивность фотосинтеза у различных видов рода *Triticum* / П.С. Беликов, М.В. Моторина, Е.Б. Куркова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1961. – №.5 (42). – С.44–54.
46. Березина О.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. – Казань, 1989. – 26 с.
47. Бесалиев, И.Н. Урожайность сортов озимой пшеницы в экологическом изучении в условиях Оренбургского Предуралья / И.Н. Бесалиев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2016. – № 4 (60). – С. 36–39.
48. Боровик, А.Н. Оценка экологической пластичности и стабильности сортов и линий озимой шарозерной пшеницы (*Triticum sphaerosocum*) в условиях северной зоны Кубани / А.Н. Боровик, П.И. Костылев, Л.М. Костылева, С.А. Савченко, А.М. Васильева // Международный научно-исследовательский журнал. – 2021. – № 5-1(107). – С. 165–170. – DOI 10.23670/IRJ.2021.107.5.028.
49. Быстрых, Е.Е. Активность первичных процессов фотосинтеза и продуктивность пшеницы / Е.Е. Быстрых // Физиолого-генетические основы

интенсификации селекционного процесса. Материалы Всесоюзн. конф. (4-6 июля 1983г, Саратов). – Саратов, 1984. – Ч.1. – С. 55–56.

50. Вавилов, Н.И. Проблемы происхождения, географии, генетики, селекции, растениеводства и агрономии. Избранные труды. Т.5. / Н.И. Вавилов. М. – Л.: Наука, 1965. – 786с.

51. Варушкина, А.М. Рост и продуктивность картофеля (*Solanum tuberosum* L.) в условиях светокультуры / А.М. Варушкина, Н.П.Луговская, А.Ю. Максимов // Вестник Пермского федерального исследовательского центра. – 2019. – №. 2. – С. 37-46. DOI:10.7242/2658-705X/2019.2.4

52. Васаев, В.А. Продуктивность фотосинтеза двух простых межлинейных гибридов кукурузы и их родительских линий / В.А. Васаев //Сельскохозяйственная биология. – 1977. – №6. – С. 934–937.

53. Вертикова, Е.А. Оценка коллекционных сортообразцов гороха посевного (*Pisum Sativum* L.) по морфотипу в условиях Нечерноземья / Е.А. Вертикова, А.А. Деревянко // Эколого-биологическое благополучие растительного и животного мира: Тезисы докладов МНПК, Благовещенск, 20–21 октября 2022 года. – Благовещенск: Дальневосточный государственный аграрный университет, 2022. – С. 159.

54. Володарский, Н.И. Фотосинтетическая активность верхнего листа пшеницы у сортов различной продуктивности / Володарский Н.И., Быстрых Е.Е., Николаева Е.К. // Сельскохозяйственная биология. – 1978. – Т.8, №5. – С. 703–710.

55. Володарский, Н.И. Фотосинтетическая активность хлоропластов высокопродуктивных сортов озимой пшеницы / Н.И. Володарский, Е.Е. Быстрых, Е.К. Николаева // Сельскохозяйственная биология. – 1980. – №3. – С. 366–373.

56. Гавриленко, В.Ф. Особенности фотосинтетического энергообмена сортов пшеницы различной продуктивности / В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова // Физиолого-биохимические особенности пшениц разной продуктивности. – М.: МГУ, 1980. – С. 5-43.

57. Гаврикова, А.А. Особенности выращивания селекционного материала зерновых бобовых культур в условиях теплиц / А.А. Гаврикова, А.П. Лаханов // Научно-техн. бюл. ВНИИЗБК. – 1981. – Вып. 28. – С. 41–46.
58. Гаврикова, А.А. Изучение особенностей фотосинтетического аппарата сортов гороха в связи с селекцией на продуктивность / А.А. Гаврикова // Актуальные вопросы селекции зернобобовых культур интенсивного типа. – Орел: ВНИИЗБК, 1983. – С. 4–13.
59. Голева, Г.Г. Роль флаговых листьев в формировании продуктивности растений озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Г.Г. Голева, Т.Г. Ващенко, Т.И. Крюкова, А.Д. Голев // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. – 2016. – № 2 (49). – С. 31–42. DOI: 10.17238/issn2071-2243.2016.2.31
60. Головина, Е.В. Физиологические механизмы формирования продуктивности и адаптивности у сортов сои в контрастных метеорологических условиях / Е.В. Головина, А.А. Зеленев, Р.В. Беляева // Земледелие. – 2019. – №. 4. – С. 29–32. DOI:10.24411/0044-3913-2019-10407
61. Головина, Е.В. Водный режим сортов сои северного экотипа и продуктивность / Е.В. Головина, В.И. Зотиков, В.В. Гришечкин // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2015. – № 2(14). – С. 37–42.
62. Городов, В.Т. Повышение фотоактивности листьев растений яровой пшеницы селекционным путем / В.Т. Городов, А.В. Амелин, Е.И. Чекалин, В.В. Заикин, Р.А. Икусов // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. – 2020. – № 2(26). – С. 151–162.
63. Гулов, М.К. Клонирование и характеристика гена *gbcl* хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. сорта 108F: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.04. – Минск, 1990. – 129 с.
64. Дебелый, Г.А. Сорта гороха, созданные в НИИСХ ЦРНЗ (Немчиновка Московской области), и их родословные / Г.А. Дебелый, О.И. Бежанидзе, В.В. Попивщя, А.В. Меднов // АгроЭкоИнфо. – 2008. – № 1(2). – С. 5.

65. Довнар В.С. Некоторые закономерности фотосинтеза и оптимальной площади листьев у кукурузы в Белоруссии / В.С. Довнар // Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. – М.: Колос, 1970. – С. 298–316.
66. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
67. Дроздов С.Н. Свето-температурная характеристика CO_2 -газообмена растений гречихи обыкновенной / С.Н. Дроздов и др. // Сельскохозяйственная биология. – 2004. – № 5. – С. 28–31.
68. Дроздов С.Н. Влияние температуры почвы на нетто-фотосинтез культуры тепличного огурца / С.Н. Дроздов, Е.С.Холопцева, Э.Г. Попов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2011. – № 3. – С. 45–48.
69. Дустов Н.Ш. Дневной и сезонный ход интенсивности транспирации листьев персика (*Persica vulgaris* Mill.) в условиях Западного Памира / Н.Ш. Дустов, О.А. Акназаров // ДАН РТ. – 2013. – №1. – С. 65–71.
70. Ерошенко Ф.В. Фотосинтетическая продуктивность растений озимой пшеницы высокорослых и низкорослых сортов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.01.05. – Воронеж, 2011. – 42 с.
71. Жакотэ А.Г. Эволюция потенциальной продуктивности, фотосинтеза и экологической устойчивости культурных растений / А.Г. Жакотэ // Адаптивные системы сельского хозяйства. Материалы Всесоюз. совещания (18-20 окт. 1983, г. Кишинев). – Кишинев: Штииница, 1984. – С.23–41.
72. Жакотэ А.Г. Особенности фотосинтеза дикорастущих, полукультурных, культурных генотипов томата и их гибридов F₁, в связи с селекцией на продуктивность / А.Г. Жакотэ, В.Г. Харти // Сельскохозяйственная биология. – 1990. – №5. – С.82–88.
73. Жученко А.А. Эколого-генетические проблемы селекции растений / А.А. Жученко // Сельскохозяйственная биология. – 1990. – №3. – С. 3–23.

74. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агроферы (теория и практика): монография. В двух томах / А.А. Жученко. – М. : ООО «Издательство Агрорус», 2004. – Том I. – 690 с.: ил.
75. Жученко А.А. Обеспечение продовольственной безопасности России в XXI веке на основе адаптивной стратегии устойчивого развития АПК: (теория и практика) / А.А. Жученко. – Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2009. – 273 с.
76. Жученко А.А. Пути инновационно-адаптивного развития АПК России в XXI столетии / А.А. Жученко. – Киров: НИИСХ Северо-Востока [и др.], 2011. – 143 с.
77. Зайцев Н.И. Перспективы и направления селекции сои в России в условиях реализации национальной стратегии импортозамещения / Н.И. Зайцев, Н.И. Бочкарёв, С.В. Зеленцов. // Масличные культуры. – 2016. – №. 2(166). – С. 3–11.
78. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений / В.Р. Заленский // Известия Киевского политехнического института. – 1904. – Вып. IV. – № 1. – С. 1–209.
79. Зеленов А.А. Создание и использование в селекции генетического разнообразия рассечённолисточкового морфотипа гороха / А.А. Зеленов, А.Н. Зеленов, Т.С.Наумкина, Н.Е. Новикова, А.М. Задорин, Г.А. Бударина, С.В. Бобков // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2017. – № 2(22). – С. 8–16.
80. Зеленов, А.Н. Оригинальный мутант гороха / Зеленов А.Н. // Селекция и семеноводство. – 1991. – №2. – С.33–34.
81. Зеленов, А.Н. Селекция усатых сортов гороха в ФНЦ зернобобовых и крупяных культур / Зеленов А.Н., Задорин А.М., Зеленов А.А., Кононова М.Е. // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2020. – №. 1(33). – С. 4–10. DOI:10.24411/2309-348X-2020-11147
82. Зеленская, Т.И. Достижения и перспективы селекционно-семеноводческой работы по сое в Белгородском государственном аграрном университете имени В.Я. Горина / Т.И. Зеленская, Н.С. Шевченко // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2016. – № 3(167). – С. 97–100.

83. Зеленский, М.И. Генотипическое разнообразие и стабильность некоторых фотосинтетических признаков у яровой пшеницы / М.И. Зеленский, Г.А. Могилева, И.П. Шитова, Т.Н. Тихомирова // Сельскохозяйственная биология. – 1982. – №4. – С. 482-487.
84. Зеленский М.И. Фотосинтетические характеристики важнейших сельскохозяйственных культур и перспективы их селекционного использования / М.И. Зеленский // Физиологические основы селекции растений/ Под ред. Удовенко Г.В., Шевелухи В.С. – Санкт-Петербург: ВИР, 1995. –Т.II., Ч.II. – С.466–554.
85. Зеленский, Г.Л. Связь ориентации листьев в пространстве с продукционным процессом / Г.Л. Зеленский, И.И. Бегун // Эволюция научных технологий в растениеводстве: сб. науч. тр. в честь 90-летия образования Краснодарского НИИСХ им. П. П. Лукьяненко. – Краснодар, 2004. – Т. 3. – С. 240–244.
86. Зеленский, М.И. Некоторые тенденции эволюционной изменчивости фотосинтеза культурных растений / Г.Л. Зеленский, М.Г. Агаев // Труды прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2007. – Т. 164. – С. 361–378.
87. Зотиков, В.И. Производство зернобобовых и крупяных культур в России: состояние, проблемы, перспективы / Зотиков В.И., Наумкина Т.С., Сидоренко В.С. // Земледелие. – 2015. – № 4. – С. 3–5.
88. Зотиков, В.И. Отечественная селекция зернобобовых и крупяных культур / В.И. Зотиков // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2020. – №. 3(35). –С. 12–19. DOI:10.24411/2309-348X-2020-11179
89. Зуборева, К.Ю. Влияние МИБАС на фотосинтетическую продуктивность и качество семян гороха сорта Орпела / К.Ю. Зуборева // Продукционный процесс сельскохозяйственных культур: матер. меж. науч.-практ. конф.: в 3 ч.. – Орел: Изд-во Орел ГАУ, 2001. – Ч. 1. – С. 101–104.
90. Иванов, А.Л. Фотосинтез и урожай / А.Л. Иванов // Сб. работ по физиологии растений памяти К.А. Тимирязева. – Москва: Изд-во АН СССР, 1941. – С. 29–42.
91. Игошин, А.П. Фотосинтез отдельных органов в период налива зерна у различных сортов яровой пшеницы / А.П. Игошин, В.А. Кумаков // Труды по

приклад. ботанике, генетике и селекции. – Ленинград: ВИР, 1982. – Т.72. Вып.2. – С.40–45.

92. Икусов, Р.А. Полиморфизм показателей начального роста у современных сортов яровой пшеницы / Р.А. Икусов, А.В. Амелин, В.В. Заикин, Е.И. Чекалин, В.И. Мазалов // Вестник аграрной науки. – 2020. – № 6. – С. 3–11.

93. Кадырова, Ф.З. Селекция гречихи в Республике Татарстан: дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.01.05. – Казань, 2003. – 265 с.

94. Казыдуб, Н.Г. Моделирование параметров продуктивности фасоли для условий южной лесостепи Западной Сибири / Н.Г. Казыдуб, Т.В. Маракаева, М.М. Коробейникова // Вестник Омского государственного аграрного университета. – 2015. – №. 3(19). – С. 12–16.

95. Калашник, Н.С. Важнейшие результаты и современные вопросы селекции и семеноводства сорно / Н.С. Калашник // Бюлл. ВНИИ кукурузы. – 1972. – №.1(24). – С.61–65.

96. Карпилов, Ю.С. Особенности пигментного состава листьев и фотосинтеза в зависимости от происхождения и скороспелости сортов / Ю.С. Карпилов, Н.Ф. Маслова, Л.П. Руссу // Физиология и биохимия сорта. – Ч.1. – Иркутск, 1969. – С. 113–118.

97. Каспарова, И.С. Кинетические параметры фотосинтеза у сортов хлопчатника различной сортосмены / И.С. Каспарова, Х.А. Абдуллаев, Х.Х. Каримов, Б.Б. Гиясидинов // Доклады академии наук Республики Таджикистан. – 2012. – Т. 55, №4. – С. 339–343.

98. Кашулин, П.А. Суточные ритмы фотосинтеза и холодоустойчивость растений / П.А. Кашулин, Н.В. Калачёва // Вестник Кольского научного центра РАН. – №. 1(20). – 2015. – С. 85–91.

99. Кефели, В.И. Гормональные аспекты взаимодействия роста и фотосинтеза / В.И. Кефели, Н.Н. Протасова // Фотосинтез и продукционный процесс / Под ред. Ничипоровича А.А. – М.: Наука, 1988. – С. 153-163.

100. Кильчевский, А.В. Экологическая селекция растений / А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева. – Минск: Изд-во Технология, 1997. – 372 с.

101. Ковтун, В.И. Новые сорта озимой мягкой пшеницы универсального типа в повышении урожайности, качества зерна и устойчивости к болезням / В.И. Ковтун, А.И. Войсковой // Вестник АПК Ставрополья. – 2015. – № 2 (18). – С. 204–207.
102. Коломейченко, В.В. Теория продукционного процесса растений и фитоценоз / Коломейченко В.В., Беденко В.П. // Вестник ОрелГАУ. – 2008. – № 4. – С. 17–21.
103. Кондыков, И.В. Основные достижения и приоритеты в селекции гороха / Кондыков И.В. // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2012. – №. 1. – С. 37–46.
104. Кондыков, И.В. Интенсивность ростовых процессов на ранних этапах онтогенеза у контрастных по продуктивности образцов чечевицы / И.В. Кондыков, А.А. Янова, Е.И. Чекалин, Н.А. Бутримова, А.В. Амелин / Вестник ОрелГАУ. – №1(34). – 2012. – С. 38–42.
105. Коновалов, Ю.Б. Роль различных органов в формировании продуктивности колоса / Ю.Б. Коновалов // Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. – Москва: Колос, 1981. – С. 35–94.
106. Коптик, И.К. Урожайность и хлебопекарные качества зерна сортов озимой пшеницы белорусской селекции / И.К. Коптик, Г.И. Тарануха // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. – 2013. – № 3. – С. 63–67.
107. Костюк, В.И. Связь фотохимической активности хлоропластов с некоторыми физиолого-биохимическими показателями у растений картофеля / В.И. Костюк // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – Ленинград: ВИР, 1982. – Т. 72. – Вып. 2. – С. 68–76.
108. Кошкин, Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур / Е.И. Кошкин. – Москва: Дрофа, 2010. – 638 с.
109. Кошкин, Е.И. Физиологические основы селекции растений: учеб. пособие / Е.И. Кошкин. – Москва: АРГАМАК-МЕДИА, 2014. – 400 с.
110. Кретович В.Л. Усвоение и метаболизм азота у растений / В.Л. Кретович. Москва: Наука, – 1987. – 485 с.

111. Кузнецов, И.И. Продуктивный, фотосинтетический и адаптивный потенциал сортов сои северного экотипа и его реализация в условиях Центрально-Черноземного региона России: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 03.01.05. – Орел, 2012. – 24 с.
112. Кулаева, О.Н. Хлоропласт и его полуавтономность в клетке / Кулаева О.Н. // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 7. – С. 2-9.
113. Кумаков, В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции и их связь с урожайностью и биологическими особенностями растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук.: 03.00.00. – Ленинград, 1971. – 51 с.
114. Кумаков, В.А. Листовой аппарат как объект для оценки зерновых культур при селекции в условиях недостаточного увлажнения / В.А. Кумаков // Физиология растений в помощь селекции. – Москва, 1974. – С. 213-225.
115. Кумаков, В.А. Принципы разработки оптимальных моделей (идеатипов) сортов растений / В.А. Кумаков // Сельскохозяйственная биология. – 1980. –Т.15, №2. – С. 180–197.
116. Кумаков, В.А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции / В.А. Кумаков // Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А.А. – Москва: Наука, 1982. – С. 283.
117. Кумаков, В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы / В.А. Кумаков. – Москва: Агропромиздат, 1985. – 270 с.
118. Куперман, Ф.М. Морфофизиология растений / Ф.М. Куперман. – Москва: Высшая школа, 1977. – 288 с.
119. Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растении / А.Л. Курсанов. – Москва: Наука, 1976. – 647 с.
120. Курсанов, А.Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донор-акцепторные отношения у растений / А.Л. Курсанов // Физиология растений. – 1984. – Т.31, Вып.3. – С.597–595.
121. Лисовский, Г.М., Долгушев В.А. Очерки частной светокультуры растений / Г.М. Лисовский, В.А. Долгушев. – Новосибирск: Наука, 1986. – 128 с.

122. Лукашевич, М.И. Достижения и перспективы селекции люпина / М.И. Лукашевич, П.А. Агеева, Н.В. Новик, М.В. Захарова // Достижения науки и техники АПК. – 2018. – Т. 32, № 2. – С. 29–32.
123. Лысенко, Н.Н. Влияние фунгицида пропиконазол на растения яровых зерновых культур в условиях засухи и патогенеза / Н.Н. Лысенко, Е.Г. Прудникова, Н.Л. Хилкова, Е.И. Чекалин / Вестник ОрелГАУ. – №3(30). – 2011. – С. 58–64.
124. Лысенко, Н.Н. Особенности физиолого-биохимических процессов в растениях яровой пшеницы при обработке фунгицидом / Н.Н. Лысенко, Е.Г. Прудникова, Н.Л. Хилкова, Е.И. Чекалин // Ученые записки Орловского государственного университета. Серия: Естественные, технические и медицинские науки. – 2012. – № 6-1. – С. 385–388.
125. Лысенко, Н.Н. Активность фотосинтеза и транспирация в листьях кормовых бобов при патогенезе и использовании средств защиты / Н.Н. Лысенко, Е.И. Чекалин, С.М. Пожарский // Вестник Орловского государственного аграрного университета. – 2013. – № 1(40). – С. 70–76.
126. Лысенко, Н.Н. Активность фотосинтеза и транспирация в листьях кормовых бобов при патогенезе и использовании средств защиты / Н.Н. Лысенко, Е.И. Чекалин, С.М. Пожарский / Вестник ОрелГАУ. – №1(40). – 2013. – С. 70–76.
127. Макашева, Р. Х. Горох / Р. Х. Макашева. – Ленинград: Колос, 1973. – 312 с.
128. Макашева, Р.Х. Горох. Культурная Флора СССР. Зерновые бобовые культуры. / Р.Х. Макашева. – Л.: Колос, 1979. – Т.4. – 324 с.
129. Мамонтова, Р.А. Агроклиматическое районирование Нечерноземной зоны РСФСР / Р.А. Мамонтова // Тр. ВНИИСХ. М., 1986. Вып.16. С. 3-18.
130. Мацков, Ф.Ф. Распознавание живых, мертвых и поврежденных хлорофиллоносных тканей растений по реакции образования феофитина при оценке устойчивости к экстремальным воздействиям / Ф.Ф. Мацков // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Ленинград: Колос, 1976. – С. 54–60.

131. Миракилов, Х.М. Изучение интенсивности фотосинтеза у некоторых видов растений в связи с их эволюцией и селекцией новых сортов/ Х.М. Миракилов, Х.А, Абдуллаев, Х.Х. Каримов //Известия академии наук республики Таджикистан. Отделение биологических и медицинских наук. – 2009. – №1(166). – С. 49–61.
132. Мирошникова, М.П. Современный генофонд и направления селекции зерновой фасоли / М.П. Мирошникова // Земледелие. – 2015. – №. 4. – С. 43–45.
133. Миюц, О.А.Транспирация растений фасоли обыкновенной зернового типа в онтогенезе / О.А.Миюц, Е.И.Чекалин // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2020. – № 3 (35). – С. 84–92.
134. Могилева, Г.А. Методика массовых определений фотохимической активности и фотофосфорилирования на пшенице / Г.А. Могилева, О.В. Сахарова, М.И. Зеленский // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Ленинград, 1978. – Т.61, Вып.3. – С. 111–118.
135. Можайская, Л.О. Фотосинтетическая активность и структура ассимилирующих органов у разных сортов мягкой яровой пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. – Москва, 1997. – 24с.
136. Мокроносков, А.Т. Фотосинтез и его роль в формировании урожая // Физиология картофеля / А.Т. Мокроносков. – Москва, 1979. – С. 138–190.
137. Мокроносков, А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – Москва: Наука, 1981. – 169 с.
138. Мокроносков, А.Т. Доноро – акцепторные отношения в онтогенезе растений / А.Т. Мокроносков // Физиология фотосинтеза. – Москва: Наука, 1982. – С. 235.
139. Мокроносков, А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма / А.Т. Мокроносков. – Москва: Наука, 1983. – 64 с.
140. Мокроносков, А.Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста / А.Т. Мокроносков //Фотосинтез и продукционный процесс. Под ред. Ничипоровича А.А. – Москва: Наука, 1988. – С. 109–121.

141. Мокроносов, А.Т. Фотосинтез и продукционный процесс / А.Т. Мокроносов // Физиология растений на службе продовольственной программы СССР. Москва: Знание, 1988. – №2. – С.3–18.
142. Мокроносов, А.Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста // Фотосинтез и продукционный процесс / А.Т. Мокроносов. Под ред. Ничипоровича А.А. – Москва: Наука, 1988. – С. 109–121.
143. Молчан, И.М. Спорные вопросы в селекции растений / Молчан И.М., Ильина Л.Г., Кубарев П.И. // Селекция и семеноводство. – 1996. – №1-2. – С. 36
144. Моргун, В.В. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы / В.В. Моргун, Г.А. Прядкина // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46. – № 4. – С. 279–301.
145. Мошков, Б.С. Выращивание растений при искусственном освещении / Б.С. Мошков. – Ленинград: Колос, 1966. – 287с.
146. Мушинская, О.А. Транспирация как составная часть водного режима растений и ее изучение у видов рода *Populus L.* / Мушинская О.А., Рябинина З.Н., Мушинская Н.И. // Вестник ОГУ. – 2007. – № 6. – С. 95–99.
147. Насыров, Ю.С. Фотосинтез и генетика хлоропластов / Ю.С. Насыров. – Москва: Наука, 1975. – 143 с.
148. Насыров, Ю.С. Генетическая регуляция формирования и активности фотосинтетического аппарата / Ю.С. Насыров // Физиология фотосинтеза. – Москва: Наука, 1982. – С. 146–164.
149. Неттевич, Э.Д. Культура поля и селекция / Э.Д. Неттевич // Зерновое поле Нечерноземья. – Москва: Московский рабочий, 1986. – С. 22–38.
150. Нечаев, В.И. Развитие инновационной деятельности в растениеводстве / В.И. Нечаев, А.И. Алтухов, А.М. Медведев, Е.А. Блиникова, Н.П. Кравченко, И.А. Малахов. – Москва: Колос, 2010. – 271 с.: ил.
151. Николаева, Е.К. Особенности первичных реакций фотосинтеза у высокопродуктивных сортов озимой пшеницы: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12 / Е.К. Николаева. – Москва, 1983. – 189 с.

152. Ничипорович, А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Тимирязевское чтение / А.А. Ничипорович. – Москва: АН СССР, 1956. – 93 с.
153. Ничипорович, А.А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах / А.А. Ничипорович, Л.Е. Строганова, С.Н. Чмора, М.П.Власова. – Москва: АН СССР, 1961. – 133 с.
154. Ничипорович, А.А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах / А.А. Ничипорович // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. – Москва: АН СССР, 1963. – С. 5–36.
155. Ничипорович, А.А. Энергетическая эффективность фотосинтеза и продуктивность растений / А.А. Ничипорович. – Пущино: НЦ БИ АН СССР. – 1979. – 37 с.
156. Ничипорович, А.А. Задачи по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности / А.А. Ничипорович // Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. – Москва: Наука, 1966. – С. 7–50.
157. Ничипорович, А.А. Теория фотосинтетической продуктивности растений / А.А. Ничипорович // Итоги науки и техники. Физиология растений. Теоретические основы продуктивности растений. – Москва: ВИНТИ, 1977. – Т.3 – С.11–55.
158. Ничипорович, А.А. Энергетическая эффективность фотосинтеза и продуктивность растений / А.А. Ничипорович. – Пущино: НЦ БИ АН СССР. – 1979. – 37 с.
159. Новикова, Н.Е. Накопление и утилизация крахмала в листьях гороха в связи с семенной продуктивностью / Н.Е. Новикова // Актуальные вопросы селекции сортов зернобобовых культур интенсивного типа: сб. матер. меж. науч. конф. – Орел. ВНИИЗБК. 1983. – С. 14–20.
160. Новикова, Н.Е. Физиологические изменения в растениях гороха в процессе длительной селекции на семенную продуктивность / Н.Е. Новикова, А.П. Лаханов, А.В. Амелин // Доклады ВАСХНИЛ. – 1989. – №9. – С.16–19.
161. Образцов, А.С. Биологические основы селекции растений. – Москва: Колос, 1981. – 271 с.

162. Новикова, Н.Е. Сравнительное изучение реутилизации веществ из вегетативных органов у усатых и листочковых сортов гороха / Н.Е. Новикова // Физиология растений - основа рационального земледелия: сб. тр. науч. конф. – Москва, 1999. – С. 53–54.
163. Новикова, Н. Е. Физиологическое обоснование роли морфотипа растений в формировании урожайности сортов гороха: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 03. 00. 12. – Орел, 2002. – 46 с.
164. Образцов, А.С. Системный подход к управлению селекционным процессом у растений / А.С. Образцов // Сельскохозяйственная биология. – 1987. – №11. – С. 34–41.
165. Омаров, Ф. Б. Фотосинтез посевов сои в зависимости от приёмов выращивания / Ф.Б. Омаров, А.А. Айтемиров, М.А. Магомедова, З.Ш. Тажудинова, У.М. Магомедов // Московский экономический журнал. – 2019. – №. 4. – С. 322–336. DOI:10.24411/2413-046X-2019-14035
166. Омелянюк, Л.В. Оценка сортов гороха коллекции вир по урожайности в условиях Среднего Урала / Л.В. Омелянюк, Е.Г. Козионова // Вестник Омского государственного аграрного университета. – 2020. – № 2(38). – С. 82–89. – DOI 10.5281/zenodo.4461754.
167. Омелянюк, Л.В. Результаты изучения сортов сои Омского АНЦ в Костанайской области Республики Казахстан / Л.В. Омелянюк, И.В. Сидорик, А.М. Асанов // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2023. – № 2(67). – С. 81–92. – DOI 10.31677/2072-6724-2023-67-2-81-92.
168. Осипова, О.П. Активность фотосинтетического аппарата растений выросших при разной интенсивности света / О.П. Осипова, Х.Я. Хейн, А.А. Ничипорович // Физиология растений. – 1971. – Т.18, Вып.2. – С. 257–263.
169. Пакшина, С.М. Оценка транспирации посевов зерновых культур опытного поля БГСХА / С.М. Пакшина, А.Е. Колыхалина // Вестник Брянской государственной сельскохозяйственной академии. – 2014. – № 2. – С. 16–22.

170. Пасечнюк А.Д. Особенности роста растений нижнего яруса посевов ячменя в северных районах Калужской области / А.Д. Пасечнюк // Труды ВНИИСХМ. – Ленинград, 1986. – Вып.16. – С. 77–93.
171. Патент на изобретение № 2626586 Способ оценки селекционного материала гороха посевного на интенсивность фотосинтеза. Авторы: Амелин А.В., Чекалин Е.И., Кондыкова Н.Н. Бюл. № 22. Оpubл. 28.07.2017.
172. Патент на изобретение № 2685151 Способ оценки и отбора высокоурожайных генотипов сои по устьичной проводимости паров воды. Авторы: Амелин А.В., Чекалин Е.И., Сальникова Н.Б. Бюл. № 11. Оpubл. 16.04.2019.
173. Патент на изобретение № 2694197 Способ отбора светлюбивых генотипов яровой пшеницы. Авторы: Амелин А.В., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Городов В.Т., Кулишова И.В. Бюл. № 19. Оpubл. 09.07.2019.
174. Патент на изобретение № 2720426 Способ отбора генотипов пшеницы озимой с повышенным содержанием в зерне белка и клейковины по эффективности использования воды. Авторы: Амелин А.В., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Городов В.Т., Кулишова И.В., Икусов Р.А. Бюл. № 13. Оpubл. 29.04.2020.
175. Патент на изобретение № 2740216 Способ отбора генотипов гречихи и сои, отзывчивых на повышенное содержание углекислого газа в воздухе Авторы: Амелин А.В., Фесенко А.Н., Чекалин Е.И., Заикин В.В. Бюл. № 2. Оpubл. 12.01.2021.
176. Патент РФ № 2402 898 А 01 G 31/00, опубликован 10.11.2010 бюл. № 31
177. Пискунова, Н.П. Характеристика сортов яровой мягкой пшеницы по фотохимической активности хлоропластов и наследование этого признака гибридными поколениями / Н.П. Пискунова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. – 17 с.
178. Посыпанов, Г.С. Целесообразность и возможность интродукции сои в Центральном Нечерноземье / Г.С. Посыпанов, Т.П. Кобозева, В.Н. Посыпанова, У.А. Делаев, И.И. Тазин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2005. – №. 2. – С. 135–139.

179. Расулов, Б.Х. Регуляция фотосинтетического CO₂-газообмена в интактных листьях хлопчатника: автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада: 03.00.12. – Душанбе: ИФиБР АН РТ, 1994. – 68с.
180. Рахманкулова, З.Ф. Соотношение фотосинтеза и дыхания как энергетическая основа адаптации растений к неблагоприятным внешним условиям: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.12. – Москва, 2002. – 46 с.
181. Рахманкулова, З.Ф. Роль фотодыхания и циклического транспорта электронов в эволюции C₄ фотосинтеза на примере промежуточного C₃-C₄ вида *Sedobassia sedoides* / З.Ф. Рахманкулова, Е.В. Шуйская, П.Ю. Воронин, Т.А. Веливецкая, А.В. Игнатъев, И.Ю. Усманов // Физиология растений. – Т.65, № 3. – 2018. – С.232–240
182. Роджер, М.Дж. Использование достижений науки о фотосинтезе в целях повышения продуктивности культурных растений / М.Дж. Роджер, Л.Д.Дж. Колин // Фотосинтез. Под ред. Говинджи. – Москва: Мир, 1987. – Т.2. – С. 365–410.
183. Романовская, Р.Н. К методике выращивания гороха при искусственном освещении / Р.Н. Романовская, Н.М. Жукова // Научно-технический бюллетень ВНИИЗБК. – 1979. – №25. – С. 18–21.
184. Росс, Ю.К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова / Ю.К. Росс. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1975. – 342 с.
185. Ростунов, А.А. Сравнительный анализ физиологических процессов двух сортов озимой пшеницы, различающихся по высоте стебля и продуктивности / А.А. Ростунов // Альманах современной науки и образования. – 2014. – №8(86). – С. 143–149.
186. Савельева, Е.М. К проблеме регуляции фотосинтеза и водного обмена у растений рапса (*Brassica napus* L.) в онтогенезе / Е.М. Савельева, И.Г. Тараканов // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. – № 4. – С. 36–51.

187. Сальникова Н.Б. Полиморфизм морфофизиологических признаков сои (*Glycine max* L. Merr.) в связи с созданием сортов для Центрального региона РФ: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05. – Орел, 2019. – 24 с.
188. Сайдаминов Х.Х. Содержание хлорофилла у некоторых бобовых культур в условиях почвенной засухи / Х.Х. Сайдаминов, Н.А. Маниязова, М.Х. Атоев, А. Абдуллаев // Доклады Академии наук Республики Таджикистан. – 2016., Т. 59, №. 9–10. – С 428–433.
189. Сафаралихонов, А.Б. Влияние предпосевного УФ-облучения семян растений пшеницы на их последующий рост и интенсивность транспирации листьев / А.Б. Сафаралихонов, Ф.Н. Худоёрбеков, О.А. Акназаров // доклады академии наук Республики Таджикистан. – 2016. – Т. 59, №7–8. – С. 344–349.
190. Синеговская, В.Т. Перспективные направления научных исследований по сое / В.Т. Синеговская // Дальневосточный аграрный вестник. – №. 1(5). – 2008. – С. 23–28. doi:10.24411/1999-6837-2008-00005
191. Синеговская, В.Т. Активизация фотосинтеза и урожайность сои при комплексном использовании гумата натрия / В.Т. Синеговская, С. Цзинь, В.П. Сухоруков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2009. – №. 10. –С. 31–35.
192. Синеговская, В.Т., Влияние гербицидов на фотосинтетическую деятельность и ферментативную активность листового аппарата сои / В.Т. Синеговская, О.С. Душко, Е.В. Журавлева // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2019. – №. 132. – С. 150–156.
193. Слейчер, Р. Водный режим растений / Р. Слейчер. М.: Мир, 1970. 367 с.
194. Стебакова, Е.Н. Морфофизиологические параметры перспективного сорта бобов для ЦЧР РФ как цели селекции / Е.Н. Стебакова, А.В. Амелин // Вестник аграрной науки. – 2012. – №. 3(36). – С. 51–55.
195. Тарчевский, И.А. Фотосинтез и засуха / И.А. Тарчевский. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. – 200 с.
196. Тарчевский, И.А. Основы фотосинтеза / И.А. Тарчевский. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1971. – С. 130.

197. Тарчевский, И.А. Основы фотосинтеза/ И.А. Тарчевский. – Москва: Высшая школа, 1977. –253с.
198. Тарчевский, И.А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы / И.А. Тарчевский, Ю.Е. Андрианова // Физиология растений. – 1980. – Т.27., №.2. – С. 341–347.
199. Тарчевский, И.А. Механизм влияния засухи на фотосинтетическое усвоение CO_2 / И.А. Тарчевский // Физиология фотосинтеза / Под ред. Ничипоровича А.А. – Москва: Наука, 1982. – С. 118–129.
200. Тильба, В.А. Биология сои: возможности оптимизации отдельных продукционных процессов / В.А. Тильба, Н.М. Тишков // Масличные культуры. – 2016. – №. 3(167). – С. 78-87.
201. Тимирязев, К.А. Избранные сочинения Т.1. / К.А. Тимирязев. М.: Государственное издание сельскохозяйственной литературы, 1957. – 274 с.
202. Тооминг, Х.Г. Конкуренция двух видов растений за фотосинтетически активную радиацию / Х.Г. Тооминг // Экология». – 1972. – №4. – С. 63–72.
203. Тооминг, Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая / Х.Г. Тооминг. – Москва: Гидрометеиздат, 1977. – 200 с.
204. Тороп, А.А. Изменение урожайности, ее элементов и морфо-биологических признаков озимой ржи в процессе селекции / А.А. Тороп, С.А. Кузьменко, Е.А. Тороп, В.В. Чайкин, И.С. Браилова // Достижения науки и техники АПК. – 2015. – Т. 29, №. 4. – С. 20–23.
205. Трунова, М.В. Модель раннеспелого сорта сои для южно-европейской части России / М.В. Трунова // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2017. – Вып. 2 (170). – С. 27–36.
206. Усманов, П.Д. Генотипическая изменчивость фотосинтетического аппарата высших растений: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.15. – Душанбе, 1984. – 406 с.
207. Устенко, Г.П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования высоких урожаев / Г.П. Устенко // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. – Москва: АН СССР, 1963. – С. 37–70.

208. Фесенко, Н.В. Тенденции эволюции гречихи в восточноевропейском ареале и использование их в селекции / Н.В. Фесенко, Г.Е. Мартыненко // Вестник РАСХН. – 1998. – № 1. – С. 10–13.
209. Фотосинтез: В 2 т. / Говинджи, Д.Р. Орт, Дж. Уитмарш и др. ; Под ред. Говинджи; Пер. с англ. А. О. Ганаго и др.; Под ред. А. А. Красновского, Ф. Ф. Литвина. – Москва: Мир, 1987. – Т. 1-2. – 727 с.
210. Холопцева, Е.С. Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза различных видов и сортов бобовых / Е.С. Холопцева, Дроздов С.Н., Э.Г. Попов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2007. – № 11. – С. 131–135.
211. Чайка, М.Т. Адаптационные возможности фотосинтетического аппарата зерновых культур обеспечивающие повышение продуктивности / М.Т. Чайка, С.А. Михайлова, А.С. Климович, Л.Ф. Хабашникова // Продукционный процесс, его моделирование и полевой контроль. – Саратов, 1990. – С. 187–193.
212. Чекалин, Е.И. Морфофизиологические особенности гороха полевого и его перспективы в селекции на семенную продуктивность: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Орел, 2009. – 24 с.
213. Чекалин, Е.И. Изменение показателей архитектоники, роста и развития растений гороха полевого в процессе селекции на высокую урожайность семян / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин, И.В. Кондыков // Вестник ОрелГАУ. – №5(26). – 2010. – С. 56–58.
214. Чекалин, Е.И. Содержание пигментов в листьях и прилистниках у разных по степени окультуренности сортообразцов гороха полевого / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин, И.В. Кондыков // Вестник Орел ГАУ. – №3(24). – 2010. – С. 2–4.
215. Чекалин, Е.И. Устойчивость гороха посевного и полевого к экстремальным факторам погоды / Е.И. Чекалин, И.В. Кондыков, А.В. Амелин // Новые сорта сельскохозяйственных культур – составная часть инновационных технологий в растениеводстве: сб. научных материалов Шатиловских чтений, посвященных 115-летию Шатиловской СХОС – Орел: ГНУ ВНИИЗБК, 2011. – С. 297–303.
216. Чекалин, Е.И. Интенсивность фотосинтеза растений зерновых сортов гороха посевного / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин, И.В. Кондыков // Фотосинтетическая

деятельность и продукционные процессы фитоценозов: мат. межд. дистанционной конф. (Тульский НИИСХ, 12.03.2014 г.). – Орел, 2014. – С. 132–136.

217. Чекалин, Е.И. Интенсивность фотосинтеза генотипов сои в условиях Центрального региона России / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин, Н.Б. Сальникова // Вавиловские чтения – 2016: сб. статей меж. науч.-практ. конф., посвященной 129-й годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова. – Саратов, ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ. – 2016. – С. 148–152.

218. Чекалин, Е.И. Интенсивность фотосинтеза хлорофиллсодержащих органов растений у старых и новых сортов гороха посевного / Чекалин Е.И., Амелин А.В. // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017. – № 66. – С. 237–242.

219. Чекалин, Е.И. Роль показателей фотосинтеза в современной селекции растений гороха посевного/ Е.И. Чекалин // Продовольственная безопасность как фактор повышения качества жизни: мат. национальной (всероссийской) науч.-практ. конф. – Орел, 2021. – С. 466–472.

220. Чекалин, Е.И. Фотосинтетические возможности генофонда гороха посевного и перспективы их использования в селекции / Чекалин Е.И., Амелин А.В. // Успехи современной науки. – 2017. – Т. 2., № 10. – С. 168–175.

221. Чекалин, Е.И. Влияние температуры, увлажнения и фазы роста на интенсивность фотосинтеза листочков и прилистников растений гороха посевного / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин, И.В. Кондыков // Вестник аграрной науки. – 2017. – № 5(68). – С. 12–18.

222. Чекалин, Е.И., Урожайность зерна пшеницы яровой в условиях Орловской области и особенности ее формирования современными сортами / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин, В.В. Заикин, Р.А. Икусов, В.И. Мазалов, А.В. Сагин, В.Т. Городов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2018. – № 72. – С. 369–372.

223. Чекалин, Е.И., Амелин А.В. Особенности транспирации у растений *Pisum sativum* L. // Вестник аграрной науки. – 2019. – № 4(79). – С. 31–38.

224. Чекалин, Е.И. Особенности устойчивости растений пелюшки к стрессовым факторам среды в аспекте селекции на адаптивность / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин // *Аграрная наука*. – 2019. – Т. 1. – С. 86–90.
225. Чекалин, Е.И. Общие и частные особенности фотосинтеза растений у зерновых, зернобобовых и крупяных культур / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин // *Вавиловские чтения – 2020: сб. статей меж. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию открытия закона гомологических рядов и 133-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова*. – Саратов: Амирит, 2020. – С. 268–275.
226. Чекалин, Е.И. Влияние селекции на морфотип, рост, развитие, продуктивность и гормональный статус растений сортов гороха посевного / Е.И. Чекалин, А.В. Амелин, В.И. Панарина // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. – 2020. – № 85. – С. 284–289.
227. Чернов, В.К. Изучение некоторых признаков корневой системы, определяющих продуктивность сортов яровой пшеницы / В.К. Чернов // *Сб. науч. тр. Саратовского СХИ*. – Саратов, 1976. – С. 12–17.
228. Чернышева, Н.Ф. Фотосинтез растений в связи с генетической вариабельностью их реакции на уровень питания / Н.Ф. Чернышева, Э.Л. Климашевский // *Труды ВСГИ*. – 1984. – С. 29–38.
229. Чернышенко, О.В. Интенсивность транспирации листьев у некоторых видов рода *Raemonia* L. как один из возможных показателей их адаптации к условиям среды / О.В. Чернышенко, О.А. Рудая, С.В. Ефимов, Ю.Н. Кирис // *Лесной вестник*. – 2017. – Т. 21, № 3. С. 78–86. DOI: 10.18698/2542-1468-2017-3-78-86.
230. Чиков, В.И. Дневная динамика фотосинтеза целого растения пшеницы / В.И. Чиков, В.В. Лозовая, И.А. Тарчевский // *Физиология растений*. – 1977. – Т.24. – №4. – С.691–698.
231. Чиков, В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов / В.И. Чиков. – Москва: Наука, 1987. – 198 с.
232. Чиков, В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений / В.И. Чиков // *Физиология растений*. – 2008. – Т. 55, № 1. – С. 140–154.

233. Шевелуха, В.С. Биологические проблемы современной селекции растений / В.С. Шевелуха // Новый аграрный журнал: Опыт, проблемы, практика реформирования АПК. – 2001. – С. 89–91.
234. Шульгин, И.А. Растение и солнце / И.А. Шульгин. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1973. – 251 с.
235. Шульгин, И.А. Об адаптивности архитектуры растений к солнечной радиации / И.А. Шульгин, С.В. Климов, А.А. Ничипорович // Физиология растений. – 1975. – Т. 22, Вып. 1. – С. 40–48.
236. Эргашев, А. Влияние климатообразующих факторов на водообмен листьев пшеницы / А. Эргашев, А. Абдуллаев, К. Иброхимов, Ю. Кобиров // ДАН РТ. – 2011. – №7. – С. 576–582.
237. Юркова, А.А. Исследования влияния пигментов на окрас растений / А.А. Юркова // Международный журнал гуманитарных и естественных наук. – 2021. – №. 5–2. – С. 69–72. DOI:10.24412/2500-1000-2021-5-2-69-72
238. Юсов, В.С. Влияние площади флагового листа и длины остей на формирование массы зерна главного колоса твердой пшеницы / В.С. Юсов, М.Г. Евдокимов // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2011. – Т. 85, №. 11. – С. 71–74.
239. Яговенко, Г.Л. Генетические основы фотосинтетической активности сортообразцов люпина и ее доля в продуктивности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 1991. – 19 с.
240. Янова, А.А. Анатомическое строение стебля чечевицы в связи с устойчивостью к полеганию / А.А. Янова, Е.И. Чекалин, И.В. Кондыков // Инновационный потенциал молодых ученых – АПК Орловской области: матер. регионал. науч.-практ. конф. молодых ученых, аспирантов и студентов, посвященной 35-летию Орловского государственного аграрного университета. – Орел, 2010. – С. 365–368.
241. Янова, А.А. Архитектоника растений современных сортов чечевицы в связи с устойчивостью их агроценозов к полеганию / А.А. Янова, И.В. Кондыков, Е.И.

Чекалин, А.В. Амелин, Н.М. Державина / Вестник Орел ГАУ. – №2(29). – 2011. – С. 9–12.

242. Abdulmajeed, A.M. Differential effects of environmental stressors on physiological processes and methane emissions in pea (*Pisum sativum*) plants at various growth stages / Abdulmajeed A.M., Qaderi M.M. // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2019. – Vol. 139. – Pp. 715–723. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.04.030

243. Ache, P. Stomatal action directly feeds back on leaf turgor: new insights into the regulation of the plant water status from non-invasive pressure probe measurements/ P. Ache, H. Bauer, H. Kollist, Ka S. Al-Rasheid, S. Lautner, W. Hartung, R. Hedrich // *The Plant Journal*. – 2010. – N 62. – Pp. 1072–1082. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2010.04213.x

244. Adachi, S. Genetic architecture of leaf photosynthesis in rice revealed by different types of reciprocal mapping populations / S. Adachi, T. Yamamoto, T. Nakae, M. Yamashita, M. Uchida, R. Karimata, N. Ichihara, K. Soda, T. Ochiai, R. Ao, C. Otsuka, R. Nakano, T. Takai, T. Ikka, K. Kondo, T. Ueda, T. Ookawa, T. Hirasawa // *Journal of Experimental Botany*. – 2019. – Vol. 70, №. 19. – Pp. 5131–5144. DOI:10.1093/jxb/erz303

245. Adams, W.W. Photosynthetic Modulation in Response to Plant Activity and Environment / W.W. Adams, J.J. Stewart, B. Demmig-Adams // In: Adams III W., Terashima I. (eds) *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis. Advances in Photosynthesis and Respiration (Including Bioenergy and Related Processes)*, vol. 44. – Springer, Cham. – 2018. DOI:10.1007/978-3-319-93594-2_18

246. Ainsworth, E.A. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield / Ainsworth E.A., Davey P.A., Naidu S.L., Bernacchi C.L., Dermody O.C., Heaton E.A., Moore D.J., Patrick B., Morgan P.B., Yoo H., Zu X., Curtis P.S., Long S.P. // *Global Change Biology*. – 2002. – Vol. 8. – Pp. 695–709. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2002.00498.x

247. Ainsworth, E.A. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. / E.A. Ainsworth, S.P. Long // *New Phytologist*. –

2005. – Vol. 165. – Pp. 351–371. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01224.x>
248. Ainsworth, E.A. How do we improve crop production in a warming world? / E.A. Ainsworth, D.R. Ort // *Plant Physiology*. – 2010. – Vol. 154. Pp. 526–530.
249. Ainsworth, E.A. Accelerating yield potential in soybean: potential targets for biotechnological improvement / E.A. Ainsworth, C.R. Yendrek, J.A. Skoneczka, S.P. Long // *Plant, Cell and Environment*. 2012. Vol. 35. Pp. 38–52. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02378.x
250. Aldea, M. Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean / M. Aldea, J.G. Hamilton, J.R. Resti, A.R. Asngere, M. Berenbaum, E. DeLucia, // *Plant, Cell and Environment*. – 2005. – Vol. 28. – Pp. 402–411. DOI: doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01279.x
251. Allen L.H. Model of light penetration into a wide-row crop / L.H. Allen // *Agronomy Journal*. 1974. V. 66. Pp. 41–47.
252. Alton, P.B. The impact of diffuse sunlight on canopy light-use efficiency, gross photosynthetic product and net ecosystem exchange in three forest biomes / P.B. Alton, P.R. North, S.O. Los // *Global Change Biology*. – 2007. – V.13. – Pp. 776–787.
253. Amelin, A.V. Variability of leaf transpiration intensity in cultivated common buckwheat *Fagopyrum esculentum* Moench. Depending on ontogenetic phase and environment conditions / A.V. Amelin, A.N. Fesenko, E.I. Chekalin, V.V. Zaikin // *The 13th International Symposium on Buckwheat. Section VI. Ecology and environment*. – 2016. – Pp. 767–772.
254. Amelin, A.V. Features of adaptation of photosynthesis of winter wheat plant leaves to growing conditions / A.V. Amelin, E.I. Chekalin, V.V. Zaikin, Ikusov R.A. // *E3S Web of Conferences. Fundamental and Applied Research in Biology and Agriculture: Current Issues, Achievements and Innovations: International Scientific and Practical Conference, FARBA 2021*. – 2021.
255. Amelin, A.V. Donor-acceptor relations influence on the modern spring wheat varieties photosynthetic system activity / A.V. Amelin, E.I. Chekalin, V.V. Zaikin, V.I. Mazalov, R.A. Ikusov // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*.

Krasnoyarsk Science and Technology City Hall of the Russian Union of Scientific and Engineering. – Krasnoyarsk, 2021. – Pp. 42026.

256. Amthor, J.S. Effects of atmospheric CO₂ concentration on wheat yield: review of results from experiments using various approaches to control CO₂ concentration / J.S. Amthor // *Field Crops Research*. – 2001. – Vol. 73. – Pp. 1–34.

257. Anderson, J.M. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes / Anderson, J.M. // *Annual Review of Plant Biology*. – 1986. – Vol. 37. – Pp. 93–136.

258. Andrews, T.J. Manipulating ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase in the chloroplasts of higher plants / T.J. Andrews, S.M. Whitney // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. – 2003. – Vol. 414. – Pp. 159–169. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0003-9861\(03\)00100-0](https://doi.org/10.1016/S0003-9861(03)00100-0)

259. Antolín, M.C. Contrasting responses of photosynthesis at low temperatures in different annual legume species / M.C. Antolín, M. Hekneby, M. Sánchez-Díaz // *Photosynthetica*. – 2005. – V. 43(1). – Pp. 65–74.

260. Araus, J.L. Photosynthetic gas exchange characteristics of wheat flag leaf blades and sheaths during grain filling: the case of a spring crop grown under mediterranean climate conditions / J.L. Araus, L. Tapia // *Plant Physiology*. – 1987. – Vol. 85. – Pp. 667–673. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.85.3.667>

261. Assmann, S.M. From milliseconds to millions of year: guard cells and environmental responses / S.M. Assmann, X.Q. Wang // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2001. – Vol. 4, Is. 5. – Pp. 421–428. DOI: [10.1016/S1369-5266\(00\)00195-3](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)00195-3)

262. Atkinson, C.J. Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential / C.J. Atkinson, M. Policarpo, A.D. Webster, G. Kingswell // *Tree Physiology*. – 2000. – 20. – Pp. 557–563.

263. Austin, R. Yield of wheat in the United Kingdom: recent advances and prospects / R. Austin // *Crop Science*. – 1999. – Vol. 39. – Pp. 1604–1610. DOI: [10.2135/cropsci1999.3961604x](https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961604x)

264. Austin, R.B. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. / R.B. Austin, J. Bingham, R.D. Blackwell, L. Evans,

- M. Ford, C. Morgan, M. Taylor // *Journal of Agricultural Science*. – 1980. – Vol. 94, Is. 3. – Pp. 675–689. DOI: 10.1017/S0021859600028665
265. Austin, R.B. Plant breeding opportunities / Austin R.B. // *Physiology and Determination of Crop Yield*, Madison, WI, USA: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. – 1994. – Pp. 567–585.
266. Balachandran, S. Concepts of plant biotic stress. Some insights into the stress physiology of virus-infected plants, from the perspective of photosynthesis / S. Balachandran, V.M. Hurry, S.E. Kelly, C.B. Osmond, S.A. Robinson, J. Rohozinski, G.G.R. Seaton, D.A. Sims // *Physiologia Plantarum*. – 1997. – Vol. 100. – Pp. 203–213. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb04776.x>
267. Balachandran, S. Diagnostics of the earliest strain-specific interaction between Tobacco Mosaic Virus and chloroplasts of Tobacco leaves in vivo by means of chlorophyll fluorescence imaging / S. Balachandran, C.B. Osmond, P.F. Daley // *Plant Physiology*. – 1994. – Vol. 104. – Pp. 1059–1065. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.104.3.1059>
268. Ballaré, C. L. Keeping up with the neighbours: Phytochrome sensing and other signalling mechanisms. / C.L. Ballaré // *Trends in Plant Science*. – 1999. – Vol. 4, Is. 5. – Pp. 97–102. DOI: 10.1016/S1360-1385(99)01383-7.
269. Ballare, C.L. Light regulation of plant defense / C.L. Ballare // *Annual Review of Plant Biology*. – 2014. – Vol. 65. – Pp. 335–363. DOI: doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040145
270. Ballottari, M. Evolution and functional properties of Photosystem II light harvesting complexes in eukaryotes / M. Ballottari, J. Girardon, L. Dall'Osto, R. Bassi // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2012. – Vol. 1817. – Pp. 143–157. DOI:10.1016/j.bbabi.2011.06.005
271. Bauwe, H. An efficient method for the determination of K_m values for HCO_3^- of phosphoenolpyruvate carboxylase / H. Bauwe // *Planta*. – 1986. – Vol. 169. – Pp. 356–360.

272. Beale, C.V. Can perennial C4 grasses attain high efficiencies of radiant energy-conversion in cool climate / C.V. Beale, S.P. Long // *Plant, Cell and Environment*. – 1995. – Vol. 18, Is. 6. – Pp. 641–650. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00565.x>
273. Ben Shem, A. Crystal structure of plant photosystem I / A. Ben Shem, F. Frolow, N. Nelson // *Nature*. – 2003. – Vol. 426. – Pp. 630–635.
274. Bertolli, S.C. Photosynthetic limitations caused by different rates of water-deficit induction in *Glycine max* and *Vigna unguiculata* / S.C. Bertolli, G.L. Rapchan, G.M. Souza // *Photosynthetica*. – 2012. – N 50(3). – Pp. 329–336. DOI: [10.1007/s11099-012-0036-4](https://doi.org/10.1007/s11099-012-0036-4)
275. Bhatla, S.C. *Plant Physiology, Development and Metabolism* / S.C. Bhatla, M.A. Lal // Springer, Singapore. – 2018. – 1237 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-981-13-2023-1>
276. Biehler, K. Evidence for the contribution of Mehler-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat / K. Biehler, H. Fock // *Plant Physiology*. – 1996. – Vol. 112. – Pp. 265–272.
277. Bilger, W. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field / W. Bilger, U. Schreiber, M. Bock // *Oecologia*. – 1995. – Vol. 102. – Pp. 425–32.
278. Biswal, A.K. Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps / A.K. Biswal, A. Kohli // *Mol Breeding*. – 2013. – Vol. 31(4). – Pp. 749–766.
279. Björkman, O. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure / O. Björkman, N.K. Boardman, J.M. Anderson, S.W. Thorne, D.J. Goodchild, N.A. Pyliotis. – *Carnegie Inst. Year Book*, 1972. – Vol. 71. – Pp. 115–135.
280. Björkman, O. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins / O. Björkman, B. Demmig // *Planta*. – 1987. – Vol. 170. – Pp. 489–504. DOI: [10.1007/BF00402983](https://doi.org/10.1007/BF00402983)

281. Boardman, N.K.: Comparative photosynthesis of sun and shadeplants / N.K. Boardman // *Annual Review of Plant Biology*. – 1977. – Vol. 28. – Pp. 355–377.
282. Boekema, E.J. Supramolecular structure of the photosystem II complex from green plants and cyanobacteria / E.J. Boekema, B. Hankamer, D. Bald, J. Kruij, J. Nield, A.F. Boonstra, J. Barber, M. Rögner // *PNAS*. – 1995. – Vol. 92. – Pp. 175–179.
283. Boese, S.R. Effect of growth temperature and temperature shifts on spinach leaf morphology and photosynthesis/ S.R. Boese, N.P.A. Huner // *Plant Physiology*. – 1990. – Vol. 94. – Pp. 1830–1836.
284. Bota, J. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? / J. Bota, H. Medrano, J. Flexas // *New Phytologist*. – 2004. – Vol. 162. – Pp. 671–681.
285. Brodersen, C.R. A new paradigm in leaf-level photosynthesis: direct and diffuse lights are not equal / Brodersen C.R., Vogelmann T.C., Williams W.E., Gorton H.L. // *Plant, Cell and Environment*. – 2008. – Vol. 31. – Pp. 159–164.
286. Buckley, T.N. The control of stomata by water balance / T.N. Buckley // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 168. – Pp. 275–292. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x.
287. Byrne, M.E. Shoot meristem function and leaf polarity: The role of class III HD-SIP genes / M.E. Byrne // *PLOS Genetics*. – 2006. – Vol. 2, Is. 6. – Pp. 785–790 DOI: 10.1371/journal.pgen.0020089.
288. Câmara, G.M.S. Physiology, environment and yield of soybean / G.M.S. Câmara, L.S. Heiffig // In: Câmara, G.M.S (ed.): *Soybean: Production Technology*. II.: ESALQ/LPV. – Piracicaba, 2000. – Pp. 81 – 120. [In Portuguese.]
289. Cardon, Z.G. Dynamics of patchy stomatal movements, and their contribution to steady-state and oscillating stomatal conductance calculated using gas-exchange techniques / Z.G. Cardon, K.A. Mott, J.A. Berry // *Plant, Cell and Environment*. – 1994. – Vol. 17, Is. 9. – Pp. 995–1007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1994.tb02033.x>

290. Carmo-Silva, A.E. The activity of Rubisco's molecular chaperone, Rubisco activase, in leaf extracts / A.E. Carmo-Silva, M.E. Salvucci // *Photosynthesis Research*. – 2011. – Vol. 108. – Pp. 143–155. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11120-011-9667-8>
291. Carmo-Silva, A.E. Decreased CO₂ availability and inactivation of Rubisco limit photosynthesis in cotton plants under heat and drought stress in the field / A.E. Carmo-Silva, M.A. Gore, P. Andrade-Sanchez, A.N. French, D.J. Hunsaker, M.E. Salvucci // *Environmental and Experimental Botany*. – 2012. – Vol. 83. – Pp. 1–11.
292. Carmo-Silva, A.E. The regulatory properties of Rubisco activase differ among species and affect photosynthetic induction during light transitions / A.E. Carmo-Silva, M.E. Salvucci // *Plant Physiology*. – 2013. – Vol. 161. – Pp. 1645–1655. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.112.213348>
293. Carmo-Silva, E. Optimizing Rubisco and its regulation for greater resource use efficiency / E. Carmo-Silva, J.C. Scales, P.J. Madgwick, M.A.J. Parry // *Plant, Cell and Environment*. – 2015. – Vol. 38. – Pp. 1817–1832. DOI: 10.1111/pce.12425
294. Carmo-Silva, E. Phenotyping of field-grown wheat in the UK highlights contribution of light response of photosynthesis and flag leaf longevity to grain yield / E. Carmo-Silva P.J. Andralojc, J.C. Scales, S.M. Driever, A. Mead, T. Lawson, C.A. Raines, M.A.J. Parry // *Journal of Experimental Botany*. – 2017. – Vol. 68, No. 13. – Pp. 3473–3486. DOI:10.1093/jxb/erx169
295. Carriedo, L.G. Molecular control of crop shade avoidance / L.G. Carriedo, J.N. Maloof, S.M. Brady // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2016. – Vol. 30. – Pp. 151–158. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.03.005
296. Casal, J.J. Shade avoidance / J.J. Casal // *The Arabidopsis Book*. – 2012. – Vol. 10. – Pp. e0157. DOI: 10.1199/tab.0157
297. Casal, J.J. Photoreceptor signaling networks in plant response to shade / J.J. Casal // *Annual Review of Plant Biology*. – 2013. – Vol. 64. – Pp. 403–427. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050312-120221.
298. Catuchi, T. A. Tolerance to water deficiency between two soybean cultivars: transgenic versus conventional / T.A. Catuchi, H.F. Vitolo, S.C. Bertolli, et al. // *Ciência Rural*. – 2011. – Vol. 41. – Pp. 373–378. [In Portuguese.]

299. Challa, H. Quantification of effects of light reduction in greenhouses on yield / H. Challa, A.H.C.M. Schapendonk // *ISHS Acta Horticulturae: III International Symposium on Energy in Protected Cultivation*. – 1984. – Vol. 148. – Pp. 501–510. DOI: 10.17660/ActaHortic.1984.148.63
300. Chandler, J.W. Drought avoidance and drought adaptation / J.W. Chandler, D. Bartels // *Encyclopedia Water Science*. – 2003. – Pp. 163–165.
301. Chang, W.H. Study of the correlation between the accumulation of mineral nutrients and root mass or relative absorptive capacity of plant roots / W.H. Chang // *Biology*. – 1995. – No 1. – Pp. 24-25.
302. Chaves, M.M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficit: prospects for water-saving agriculture / Chaves, M.M., Oliveira, M.M. // *Journal of Experimental Botany*. – 2004. – Vol. 55, Is. 407. – Pp. 2365–2384. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh269>
303. Chazdon, R.L. The importance of sunflecks for forest understory plants / Chazdon R.L., Pearcy R.W. // *Bio Science*. – 1991. – Vol. 41, No. 11. – Pp. 760-766. <https://doi.org/10.2307/1311725>.
304. Chekalin, E.I. Rate of transpiration of plants of *Pisum sativum* L. for grain use / Chekalin E.I., Amelin A.V. // *Scientific research of the SCO countries: synergy and integration: Materials of the International Conference (Beijing, China 25-26 March 2019)*. – Beijing, 2019. – Part 2. – Pp. 159–166.
305. Chen, X.Y. The xanthophyll cycle and antioxidative defense system are enhanced in the wheat hybrid subjected to high light stress / Chen X.Y., Li W., Lu Q.T. et al. // *Journal of Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 168, Is. 15. – Pp. 1828–1836. DOI: 10.1016/j.jplph.2011.05.019.
306. Chihiro, K. Enhancement of the inhibitory activity for greening in xylem sap of squash root with waterlogging / K. Chihiro, O. Noriko, K. Hiroshi // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2001. – Vol. 39. – Pp. 513–519. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(01\)01262-1](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(01)01262-1).
307. Cock, J.H. *The Physiology of Yield in Semi-Dwarf and Standard Winter Wheats*. Ph.D. Thesis. – Reading: University of Reading, 1969.

308. Cockshull, K. E. The influence of shading on yield of glasshouse tomatoes / K.E. Cockshull, C.J. Graves, C.R.J. Cave // *Journal of Horticultural Science*. – 1992. – Vol. 67(1). – Pp. 11–24. DOI: 10.1080/00221589.1992.11516215
309. Cohan, D.S. Impact of atmospheric aerosol light scattering and absorption on terrestrial net primary productivity / D.S. Cohan, J. Xu, R. Greenwald, M.H. Bergin, W.L. Chameides // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2002. – Vol. 16, No 4. – Pp. 37-1–37-12.
310. Coleman, R.K. Identification of quantitative trait loci for traits conferring weed competitiveness in wheat (*Triticum aestivum* L.) / R.K. Coleman, G.S. Gill, G.J. Rebetzke // *Australian Journal of Agricultural Research*. – 2001. – Vol. 52. – Pp. 1235–1246. DOI: <https://doi.org/10.1071/AR01055>
311. Côté, R. Photosynthesis, Photorespiration and Partitioning in Leaflets, Stipules and Tendrils of *Pisum sativum* / R. Côté, B. Grodzinski // *Current Research in Photosynthesis*. – 1990. – Vol. IV. – Pp. 79–82. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-009-0511-5_649
312. Cowan, I.R. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment / I.R. Cowan, G.D. Farquhar // *Integration of Activity in the Higher Plant*. ed Jennings DH (Cambridge Univ Press, Cambridge, UK), 1977. – Pp. 471–505.
313. Crafts-Brandner, S.J. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂ / S.J. Crafts-Brandner, M.E. Salvucci // *PNAS*. – 2000. – Vol. 97. – Pp. 13430–13435. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.230451497>
314. Cui, X. Relationship between root vigour, photosynthesis and biomass in soybean cultivars during 87 years of genetic improvement in the northern China / X. Cui, Y. Dong, P. Gi, H. Wang, K. Xu, Z. Zhang // *Photosynthetica*. – 2016. – No 54(1). – Pp. 81–86. DOI: 10.1007/s11099-015-0160-z
315. Cui, M. Chlorophyll and light gradients in sun and shade leaves of *Spinacia oleracea* / M. Cui, T.C. Vogelmann, W.K. Smith // *Plant Cell Environmet*. – 1991. – Vol. 14. – Pp. 493–500. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01519.x>

316. Dale, M.P. Use of the chlorophyll a/b ratio as abioassay for the light environment of a plant / M.P. Dale, D.R. Causton // *Functional Ecology*. – 1992. – Vol. 6, No. 2. – Pp. 190–196.
317. Davies, W.J. Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture / W.J. Davies, S. Wilkinson, B. Loveys // *New Phytologist*. – 2002. – № 153. – Pp. 449–460.
318. de Lucas, M. PIFs get BRright: PHYTOCHROMEINTERACTING FACTORs as integrators of light and hormonal signals / M. de Lucas, S. Prat // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 202, Is.4. – Pp. 1126–1141. DOI: 10.1111/nph.12725.
319. De Pury, D.G.G. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models / D.G.G. De Pury, G.D. Farquhar // *Plant, Cell and Environment*. – 1997. – Vol. 20. – Pp. 537–557.
320. de Wit, M. Contrasting growth responses in lamina and petiole during neighbor detection depend on differential auxin responsiveness rather than different auxin levels / M. de Wit, K. Ljung, C. Fankhauser // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 208, Is. 1. – Pp. 198–209. DOI: 10.1111/nph.13449
321. Dehigaspitiya, P. Exploring natural variation of photosynthesis in a site-specific manner: evolution, progress, and prospects / Dehigaspitiya P., Milham P., Ash G.J., Arun-Chinnappa K., Gamage D., Martin A., Nagasaka S., Seneweera S. // *Planta*. – 2019. – Vol. 250. – Pp. 1033–1050. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03223-1>
322. Demmig-Adams, B. Photoprotection and other responses of plants to high light stress / B. Demmig-Adams, W.W. III Adams // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 1992. – Vol. 43. – Pp. 599–626.
323. Demmig-Adams, B. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible PSII efficiency in plants acclimated to light stress / B. Demmig-Adams, W.W. III Adams, B.A. Logan, A.S. Verhoeven // *Australian Journal of Plant Physiology*. – 1995. – Vol. 22. – Pp. 261–276. DOI:10.1071/PP9950249
324. Demmig-Adams, B. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species // B. Demmig-Adams,

W.W. III Adams // *Planta*. – 1996. – Vol. 198. – Pp. 460–470. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00620064>

325. Dieleman, J.A. Bud break and cytokinin concentration in bleeding sap of *Rosa hybrida* as affected by the genotype of the rootstock / J.A. Dieleman, F.W.A. Verstappen, D. J. Kuiper // *Plant Physiology*. – 1998. – Vol. 152. – Pp. 468–472.

326. Distelfeld, A. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley / A. Distelfeld, R. Avni, A.M. Fischer // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 65, Is. 14. – Pp. 3783–3798. DOI: [10.1093/jxb/ert477](https://doi.org/10.1093/jxb/ert477).

327. Dodd, A.N. Plant circadianclocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitiveadvantage / A.N. Dodd, N. Salathia, A. Hall, E. Kévei, R. Tóth, F. Nagy, J.M. Hibberd, A.J. Millar, A.A.R. Webb // *Science*. – 2005. – Vol. 309, Is. 5734. – Pp. 630–633. DOI: [10.1126/science.1115581](https://doi.org/10.1126/science.1115581)

328. Doss, B.D. Irrigation, row width and plant population in relation to growth characteristics of two soybean varieties / B.D. Doss, D.L. Thulow // *Agron. J.* – 1974. – Vol. 65. – Pp. 620–623.

329. Drew, M.C. Uptake and long – distance transport of phosphate, potassium and chloride in relation to internal ion concentrations in barley: evidence of non – allosteric regulation / M.C. Drew, L.R. Saker // *Planta*. – 1984. – Vol. 160. – Pp. 500–507.

330. Driever, S.M. Increased SBPase activity improves photosynthesis and grain yield in wheat grown in greenhouse conditions / S.M. Driever, A.J. Simkin, S. Alotaibi, S.J. Fisk, P.J. Madgwick, C.A. Sparks, H.D. Jones, T. Lawson, M.A.J. Parry, C.A. Raines // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2017. – Is. 372. – Pp. 20160384. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0384>.

331. Driever, S.M. Natural variation in photosynthetic capacity, growth, and yield in 64 fieldgrown wheat genotypes / S.M. Driever, T. Lawson, P.J. Andralojc, C.A. Raines, M.A. Parry // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 65, Is. 17. – Pp. 4959–4973. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eru253>.

332. Dudley, S.A. Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites /

- S.A. Dudley, J. Schmitt // *Functional Ecology*. – 1995. – Vol. 9, No. 4. – Pp. 655–666. DOI: 10.2307/2390158
333. Egli, D.B. *Seed biology and the yield of grain crops* / D.B. Egli. – New York: CABI International, 2017. – 2 ed. – 220 pp.
334. Ehleringer, J. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C₃ and C₄ plants / Ehleringer J., Pearcy R.W. // *Plant Physiology*. – 1983. – Vol. 73. – Pp. 555–559.
335. Ellis, R.J. The most abundant protein in the world / R.J. Ellis // *Trends in Biochemical Sciences*. – 1979. – Vol. 4. – Pp. 241–244. DOI: 10.1016/0968-0004(79)90212-3
336. El-Sharkawy, M.A. *Cassava Biology and Physiology* / M.A. El-Sharkawy // *Plant Molecular Biology*. – 2004. – Vol. 56, No. 4. – Pp. 481–501. DOI: 10.1007/s11103-005-2270-7
337. El-Sharkawy, M.A. Photosynthesis among Species in Relation to Characteristics of Leaf Anatomy and CO₂ Diffusion Resistances / M.A. El-Sharkawy, J.D. Hesketh // *Crop Science*. – 1965. – Vol. 5. – Pp. 517–521. DOI: 10.2135/cropsci1965.0011183X000500060010x
338. El-Sharkawy, M.A. Leaf photosynthetic rates and other growth characteristics among 26 species of *Gossypium* / M.A. El-Sharkawy, J. Hesketh, H. Muramoto // *Crop Science*. – 1965. – Vol. 5. – Pp.173–175.
339. El-Sharkawy, M.A. Photosynthetic and respiratory exchanges of carbon dioxide by leaves of the grain amaranth / M.A. El-Sharkawy, R.S. Loomis, W.A. Williams // *Journal of Applied Ecology*. – 1968. – Vol. 5. – Pp. 243–251.
340. El-Sharkawy, M.A. *Factors Limiting Photosynthetic Rates of Different Plant Species* / M.A. El-Sharkawy // Ph.D. Thesis. Tucson: University of Arizona, 1965.
341. El-Sharkawy, M.A.: How can calibrated research-based models be improved for use as a tool in identifying genes controlling crop tolerance to environmental stresses in the era of genomics – from an experimentalist's perspective / M.A. El-Sharkawy // *Photosynthetica*. – 2005. – Vol. 43. – Pp. 161–176. DOI: dx.doi.org/10.1007/s11099-005-0030-1

342. El-Sharkawy, M.A. International research on cassava photosynthesis, productivity, eco-physiology and responses to environmental stresses in the tropics / M.A. El-Sharkawy // *Photosynthetica*. – 2006. – Vol. 44, No. 4. – Pp. 481–512. DOI: 10.1007/s11099-006-0063-0
343. Evans, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants / J.R. Evans // *Oecologia*. – 1989. – Vol. 78. – Pp. 9–19.
344. Evans, J.R. Improving Photosynthesis / J.R. Evans // *Plant Physiology*. – 2013. – Vol. 162 (4). – Pp. 1780–1793; DOI: 10.1104/pp.113.219006
345. Evans, L.T. Some physiological aspects of evolution in wheat / L.T. Evans, R.L. Dunstone // *Australian Journal of Biological Sciences*. – 1970. – Vol. 23. – Pp. 725–741.
346. Evans, L.T. Raising the yield potential: by selection or design / L.T. Evans // *Genetic engineering of plants: an agricultural perspective*: in T. Kosuge, C. P. Meredith, and A. Hollaender, eds. – New York: Plenum Press, 1983. – Pp. 371-389. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4544-2_25
347. Evans, L.T. Morphological and physiological changes among rice varieties used in the Philippines over the last seventy years / L.T. Evans, R.M. Visperas, B.S. Vergara // *Field Crops Reserch*. – 1984. – V. 8. – Pp. 105–124.
348. Evans, L.T. *Crop Evolution, Adaptation and Yield* / L.T. Evans. – New York: Cambridge University Press, 1993. – 500 pp.
349. Evans, J.R. Would C4 rice produce more biomass than C3 rice? / J.R. Evans, S. von Caemmerer // *Redesigning Rice Photosynthesis to Increase Yield*: in J.E. Sheehy, P.L. Mitchell, B. Hardy, eds. – Elsevier Science, Amsterdam, 2000. Pp. 53–71.
350. Evans, J.R. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves / J.R. Evans, F. Loreto // *Photosynthesis: physiology and metabolism*: ed. by R.C. Leegood, T.D. Sharkey and S. von Caemmerer. – Dordrecht: Kluwer Academic. – 2000. – Pp. 321–351
351. Fan, L. The spatially variable inhibition by water deficit of maize root growth correlates with altered profiles of proton flux and cell wall pH / L. Fan, P.M. Neumann // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 135. – Pp. 2291–2300. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.104.041426>
352. Faralli, M. Exploiting natural variation and genetic manipulation of stomatal

conductance for crop improvement / Faralli M., Matthews J., Lawson T. // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2019. – Vol. 49. – Pp. 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.01.003>

353. Farquhar, G.D. Carbon isotope discrimination and photosynthesis / G.D. Farquhar, J.R. Ehleringer, K.T. Hubick // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 1989. – 40. – Pp. 503–537.

354. Farquhar, G.D. Pinatubo, diffuse light, and the carbon cycle / G.D. Farquhar, M.L. Roderick // *Science*. – 2003. – Vol. 299. – Pp. 1997–1998.

355. Farquhar, G.D. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species / G.D. Farquhar, S. von Caemmerer, J.A. Berry // *Planta*. – 1980. – Vol. 149. – Pp. 78–90.

356. Farquhar, G.D. Stomatal conductance and photosynthesis / Farquhar GD, Sharkey TD. // *Annual Review of Plant Biology*. – 1982. – Vol. 33. – Pp. 317– 345. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>

357. Feiz, L. Ribulose-1,5-bis-phosphate carboxylase/oxygenase accumulation factor1 is required for holoenzyme assembly in maize / L. Feiz, R. Williams-Carrier, K. Wostrikoff, S. Belcher, A. Barkan, D.B. Stern // *The Plant Cell*. – 2012. – Vol. 24. – Pp. 3435–3446. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.112.102012>

358. Fesenko, A.N. Selection of rhizobium leguminosarum bv. Viceae strains for inoculation of pisum sativum l. Cultivars: analysis of symbiotic efficiency and nodulation competitiveness / A.N. Fesenko, N.A. Provorov, I.F. Orlova, V.P. Orlov, B.V. Simarov // *Plant and Soil*. – 1995. – Vol. 172. – Pp. 189–198.

359. Fiorucci, A.S. Plant Strategies for Enhancing Access to Sunlight / A.S. Fiorucci, C. Fankhauser // *Current Biology*. – 2017. – Vol. 27. – Pp. R931–R940. DOI: <dx.doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.085>

360. Fischer, R.A. Breeding and cereal yield progress / R.A. Fischer, G.O. Edmeades // *Crop Science*. – 2010. – Vol. 50. – Pp. 85–98. DOI: <doi:10.2135/cropsci2009.10.0564>

361. Fischer, R.A. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthesis rate, and cooler canopies / R.A. Fischer, D. Rees, K.D. Sayre, Z.-M.

- Lu, A.G. Condon, A.L. Saavedra // *Crop Science*. – 1998. – Vol. 38. – N.6. – Pp. 1467–1475. – Doi: 10.2135/cropsci1998.0011183X003800060011x.
362. Fischer, R.A. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthesis rate, and cooler canopies / R.A. Fischer, D. Rees, K.D. Sayre, Z.-M. Lu, A.G. Condon, A.L. Saavedra // *Crop Science*. – 1998. – Vol. 38, N.6. – Pp. 1467–1475. DOI: 10.2135/cropsci1998.0011183X003800060011x
363. Flexas, J. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited / J. Flexas, H. Medrano // *Annals of Botany*. – 2002. – Vol. 89. – Pp. 183–189.
364. Flexas, J. Keeping positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress / J. Flexas, J. Bota, J. Galmés, H. Medrano, M. Ribas-Carbo // *Physiologia Plantarum*. – 2006. – Vol. 127. – Pp. 343-352. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x>
365. Foulkes, M.J. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance / M.J. Foulkes, G.A. Slafer, W.J. Davies, P.M. Berry, R. Sylvester-Bradley, P. Martre, D.F. Calderini, S. Griffiths, M.P. Reynolds // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Vol. 62, Is. 2. – Pp. 469–486. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq300>
366. Foulkes, M.J. Genetic progress in yield potential in wheat: recent advances and future prospects / M.J. Foulkes, J.W. Snape, V.J. Shearman, M.P. Reynolds, O. Gaju, R. Sylvester-Bradley // *Journal of Agricultural Science*. – 2007. – Vol. 145, Is. 1. – Pp. 17–29. DOI: 10.1017/S0021859607006740
367. Frank, D.C. Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene / D.C. Frank, B. Poulter, M. Saurer, J. Esper, C. Huntingford, G. Helle // *Nature Climate Change*. – 2015. – V. 5. – Pp. 579–583. DOI: <https://doi.org/10.1038/nclimate2614>
368. Franklin, K. A. Phytochromes and shade avoidance responses in plants / K.A. Franklin, G.C. Whitelam // *Annals of Botany*. – 2005. – Vol. 96. – Pp. 169–175.

369. Franklin, K.A. Light-quality regulation of freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana* / K.A. Franklin, G.C. Whitelam // *Nature Genetics*. – 2007. – Vol. 39. – Pp. 1410–1413.
370. Franks, P.J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time / Franks P.J., Beerling D.J. // *PNAS*. – 2009. – Vol. 106 (25). – Pp. 10343–10347. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0904209106>
371. Franks, P.J. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas exchange control / P.J. Franks, G.D. Farquhar // *Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 143. Pp. 78–87.
372. Franks, P.J. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in *Tradescantia virginiana* / P.J. Franks, G.D. Farquhar // *Plant Physiology*. – 2001. – Vol. 125. – Pp. 935–942. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.125.2.935>
373. Franks, P.J. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants / P.J. Franks, G.D. Farquhar // *Plant Cell Environment*. – 1999. – Vol. 22. – Pp. 1337–1349.
374. Freixes, S. Root elongation and branching is related to local hexose concentration in *Arabidopsis thaliana* seedlings / S. Freixes, M.C. Thibaud, F. Tardieu, B. Muller // *Plant, Cell and Environment*. – 2002. – V. 25. – Pp. 1357–1366. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00912.x>
375. Fritschi, F.B. Soybean leaf nitrogen, chlorophyll content, and chlorophyll a/b ratio / F.B. Fritschi, J.D. Ray // *Photosynthetica*. – 2007. – Vol. 45 (1). – Pp. 92–98.
376. Fuse, T. Characterisation of a rice mutant having an increased susceptibility to light stress at high temperature / T. Fuse, K. Iba, H. Satoh, M. Nishimura // *Physiologia Plantarum*. – 1993. – Vol. 89. Pp. 799–804. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1993.tb05287.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1993.tb05287.x)
377. Gaju, O. Leaf photosynthesis and associations with grain yield, biomass and nitrogen-use efficiency in landraces, synthetic-derived lines and cultivars in wheat / O. Gaju, J. DeSilva, P. Carvalho, M.J. Hawkesford, S. Griffiths, A. Greenland, Foulkes M.J. // *Field Crops Research*. – 2016. – Vol. 193. – Pp. 1–15. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.018>

378. Gallia, V. Biochemical tests in order to analyze durum wheat *Triticum turgidum* L (Thell.) conv. durum single plant offspring from a contrasted cross for quality / V. Gallia, J.C. Autran, M.E. Samson, J. David, C. Borries, F. Kaan // *Cereal Res. Commun.* – 1996. – Vol. 24, No3. – Pp. 339–345.
379. George, B.S. Characterization of an insecticidal protein from *Withania somnifera* against lepidopteran and hemipteran pest / B.S. George, S. Silambarasan, K. Senthil, et al. // *Molecular Biotechnology.* – 2018. – Vol. 60. – Pp. 290–301. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12033-018-0070-y>
380. Germino, M.J. High resistance to low-temperature photoinhibition in two alpine snowbank species / M.J. Germino, W.K. Smith // *Physiology Plant.* – 2000. – V. 110. – Pp. 89–95.
381. Ghannoum, O. Nitrogen and water use efficiency of C4 plants. / O. Ghannoum, J.R. Evans, S. von Caemmerer // *C4 Photosynthesis and Related CO2 Concentrating Mechanisms:* in A.S. Raghavendra, R.F. Sage, eds. – Dordrecht: Springer, 2011. – P. 129–146.
382. Givnish, T.J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective / Givnish T.J. // *Australian Journal of Plant Physiology.* – 1988. – Vol. 15. – Pp. 63–92.
383. Gommers, C.M. Shade tolerance: when growing tall is not an option / C.M. Gommers, E.J. Visser, K.R. St Onge et al. // *Trends Plant Science.* – 2013. – Vol. 18. – Pp. 65–71.
384. Gong, W.Z. Tolerance vs. avoidance: two strategies of soybean (*Glycine max*) seedlings in response to shade in intercropping / W.Z. Gong, C.D. Jiang, Y.S. Wu, H.H. Chen, W.Y. Liu, W.Y. Yang // *Photosynthetica.* – 2015. – No. 553 (2). – Pp. 259–268. DOI: 10.1007/s11099-015-0103-8.
385. Gopefert, H. Generalized events and agricultural security / H. Gopefert, L.A. Rossetti, J. Souza // IPEA, Ministério do Planejamento. – Brasília, 1993. [In Portuguese.]
386. Gordon, A.J. Soybean leaf photosynthesis in relation to maturity classification and stage of growth / A.J. Gordon, J.D. Hesketh, D.B. Peters // *Photosynthesis Research.* – 1982. – No 3. – Pp. 81–93.

387. Goto, K. Response of leaf water potential, stomatal conductance and chlorophyll content under different levels of soil water, air vapor pressure deficit and solar radiation in chili pepper (*Capsicum chinense*) / K. Goto, Sh. Yabuta, P. Ssenyonga, Sh.Tamaru, J.-I. Sakagami // *Scientia Horticulturae*. – 2021. – Vol. 281. – Pp. 109943. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.109943>
388. Goudriaan, J. Modelling potential crop growth processes: textbook with exercises / J. Goudriaan, H.H. Van Laar. – Berlin: Springer, 1994. – 238 pp. DOI 10.1007/978-94-011-0750-1
389. Goyal, A. Phototropism: at the crossroads of light-signaling pathways / A. Goyal, B. Szarzynska, C. Fankhauser // *Trends Plant Science*. – 2013. – Vol. 18, Is. 7. – Pp. 393–401. DOI: 10.1016/j.tplants.2013.03.002.
390. Goyal, A. Shade promotes phototropism through phytochrome B-controlled auxin production / A. Goyal, E. Karayekov, V.C. Galvao, H. Ren, J.J. Casal, C. Fankhauser // *Current Biology*. – 2016. – Vol. 26. – Pp. 3280–3287. DOI: [dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.001](https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.001)
391. Gu, J. Can exploiting natural genetic variation in leaf photosynthesis contribute to increasing rice productivity? A simulation analysis / J. Gu, X. Yin, T.-J. Stomph, P.C. Struik // *Plant, Cell and Environment*. – 2014. – Vol. 37. – Pp. 22–34. DOI: 10.1111/pce.12173
392. Gu, L. Response of a deciduous forest to the mount pinatubo eruption: enhanced photosynthesis / L. Gu, D.D. Baldocchi, S.C. Wofsy, et al. // *Science*. – 2003. – V. 299. – Pp. 2035.
393. Guillon, P. Effect of the *afila* mutation on photosynthetic characteristics of pea (*Pisum sativum* L.) / P. Guillon, A. Cherbuin, F. Moutot, R. Cousin, E. Jolivet // *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences, III*. – 1982. – Vol. 294, No. 4. – Pp. 231–234.
394. Gutiérrez, D. Acclimation to future atmospheric CO₂ levels increases photochemical efficiency and mitigates photochemistry inhibition by warm temperatures in wheat under field chambers / D. Gutiérrez, E. Gutiérrez, P. Pérez, et al.: // *Physiologia Plantarum*. – 2009. – Vol. 137. – Pp. 86–100. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2009.01256.x

395. Gutiérrez-Rodríguez, M. Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment II. Traits associated with genetic gains in yield / M. Gutiérrez-Rodríguez, M.P. Reynolds, A. Larqué-Saavedra // *Field Crops Research*. – 2000. – Vol. 66. – Pp. 51–62. DOI:10.1016/S0378-4290(99)00078-7
396. Guy, C.L. Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature / C.L. Guy, J.L.A. Huber, S.C. Huber // *Plant Physiology*. – 1992. – Vol. 100. – Pp. 502–508.
397. Hamilton, E.W. Interactive effects of elevated CO₂ and growth temperature on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C3 and C4 species / E.W. Hamilton, S.A. Heckathorn, P. Joshi, D. Wang, D. Barua // *Journal of Integrative Plant Biology*. – 2008. – Vol. 50(11). – Pp. 1375–1387. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2008.00747.x
398. Hanson, M.R. Chloroplast transformation for engineering of photosynthesis / M.R. Hanson, B.N. Gray, B.A. Ahner // *Journal of Experimental Botany*. – 2013. – Vol. 64. – Pp. 731–742. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers325>
399. Hao, D. Genome-wide association analysis detecting significant single nucleotide polymorphisms for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in soybean (*Glycine max*) landraces / D. Hao, M. Chao, Z. Yin, D. Yu // *Euphytica*. – 2012. – Vol. 186(3). – Pp. 919–931.
400. Hao, X.M. Effects of supplemental lighting and cover materials on growth, photosynthesis, biomass partitioning, early yield and quality of greenhouse cucumber / X.M. Hao, A.P. Papadopoulos // *Scientia Horticulturae*. – 1999. – Vol. 80. – Pp. 1–18.
401. Harbison, J. Relationship between the quantum efficiencies of photosystems I and II in pea leaves / J. Harbison, B. Genty, N.R. Baker // *Plant Physiology*. – 1989. – Vol.90, N.3. – Pp. 1029–1034.
402. Harbison, J. The relationship between CO₂ assimilation and electron transport in leaves / J. Harbison, B. Genty, N.R. Baker // *Photosynthesis. Research*. – 1990. – V.25. – Pp. 199–212. DOI: 10.1007/BF00033162.
403. Harley, P.C. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization / P.C. Harley, D.D. Baldocchi // *Plant, Cell and Environment*. – 1995. – Vol. 18. – Pp. 1146–1156.

404. Harvey, D. M. The photosynthetic net carbon dioxide exchange potential in conventional and 'leafless' phenotypes of *Pisum sativum* L. in relation to foliage area, dry matter production and seed yield / D.M. Harvey, J. Goodwin // *Annals of Botany*. – 1978. – Vol. 42, Is. 5. – Pp. 1091–1098. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085549
405. Harvey, D.M. Carbon Dioxide Photoassimilation in Normal-leaved and Mutant Forms of *Pisum sativum* L. / D.M. Harvey // *Annals of Botany*. – 1972. – Vol. 36, Is. 5. – P. 981–991. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a084659.
406. Harvey, D.M. The photosynthesis net carbon dioxide exchange potential in conventional and leafless phenotypes of *Pisum sativum* L. in relation to foliage area, dry matter production and seed yield / D.M. Harvey, Y. Ioodivin // *Annals of Botany*. – 1978. – Vol.42, No. 181. – P. 1091.
407. Hassidim, M. Circadian clock associated 1 (CCA1) and the circadian control of stomatal aperture / M. Hassidim, Y. Dakhiya, A. Turjeman, D. Hussien, E. Shor, A. Anidjar, et al. // *Plant Physiology*. – 2017. – Vol. 175(4). – Pp. 1864–1877. DOI: 10.1104/pp.17.01214
408. Haworth, M. Increased free abscisic acid during drought enhances stomatal sensitivity and modifies stomatal behaviour in fast growing giant reed (*Arundo donax* L.) / M. Haworth, G. Marino, S.L. Cosentino, C. Brunetti, A. De Carlo, G. Avola, et al. // *Environment Experiment Botany*. – 2018. – Vol. 147. – Pp. 116–124.
409. Hay, R.K.M. *An Introduction to the Physiology of Crop Yield* / R.K.M. Hay, A.J. Walker. – Harlow, England: Longman Scientific and Technical. 1989. – 292 pp.
410. Heath, M.C. Solar radiation interception by leafless, semi-leafless and leafed peas (*Pisum sativum*) under contrasting field conditions / M.C. Heath, P.D. Hebblethwaite // *Annals of Applied Biology*. – 1985. – Vol. 107, Is. 2. – Pp. 309–318. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1985.tb01575.x>
411. Hedden, P. The genes of the green revolution / P. Hedden // *Trends in Genetics*. – 2003. – Vol. 19, Is. 1. – P. 5-9. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-9525\(02\)00009-4](https://doi.org/10.1016/S0168-9525(02)00009-4)
412. Hedley, C.L. Designing an improved pea crop plant / C.L. Hedley M.J. Ambrose, K.A. Pyke // *World crops. Production, utilization, description, Perspectives for peas and*

- lupins as protein crops: in R. Thompson and R. Casey, eds. –Hague: Martinus Nijhoff. – 1983. – Vol. 8. – Pp. 52–57.
413. Hemming, S. The effect of diffuse light on crops / S. Hemming, T.A. Dueck, J. Janse, F. van Noort // *Acta Horticulturae*. – 2007. – Vol. 801. – Pp. 1293–1300.
414. Herritt, M. Identification of genomic loci associated with 21chlorophyll fluorescence phenotypes by genome-wide association analysis in soybean / M. Herritt, A.P. Dhanapal, L.C. Purcell, et al. // *BMC Plant Biology*. – 2018. – Vol. 18. – Pp. 312. DOI: 10.1186/s12870-018-1517-9
415. Hetherington, A.M. The role of stomata in sensing and driving environmental change / A.M. Hetherington, F.I. Woodward // *Nature*. – 2003. – Vol. 424. – Pp. 901–908.
416. Hikosaka, K. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use / Hikosaka K., Terashima I. // *Plant Cell Environment*. – 1995. – Vol. 18. – Pp. 605–618. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00562.x>
417. Hilbert, D.W. Optimization of plant root: shoot ratios and internal nitrogen concentration / D.W. Hilbert // *Annals Botany*. – 1990. – Vol. 66. – Pp. 91–99.
418. Hill, R. Joseph Priestley (1733–1804) and His Discovery of Photosynthesis in 1771 / R. Hill // *Photosynthesis, two centuries after its discovery by Joseph Priestley*: in: Forti, G., Avron, M., Melandri, A. (eds). – Dordrecht Springer, 1972. DOI: 10.1007/978-94-010-2935-3_1
419. Hill, C.B. Whole-genome mapping of agronomic and metabolic traits to identify novel quantitative trait loci in bread wheat grown in a water-limited environment / C.B. Hill, J.D. Taylor, J. Edwards, D. Mather, A. Bacic, P. Langridge, U. Roessner // *Plant Physiology*. – 2013. – Vol. 162. – Pp. 1266–1281. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.217851>
420. Hobbs, S.L.A. Relationships between carbon dioxide exchange rate, photosynthetic area and biomass in pea / S.L.A. Hobbs // *Canadian journal of plant science*. – 1986. – Vol. 66. – Pp. 465–472. DOI: <https://doi.org/10.4141/cjps86-064>

421. Hobbs, S.L.A. Variation, heritability, and relationship to yield of physiological characters in peas / S.L.A. Hobbs, J.D. Mahon // *Crop Science*. – 1982. – Vol. 22. – Pp. 773–779.
422. Holaday, A.S. Changes in activities of enzymes of carbon metabolism in leaves during exposure of plants to low temperature / A.S. Holaday, W. Martindale, R. Alred, A.L. Brooks, R.C. Leegood // *Plant Physiology*. – 1992. – Vol. 98. – Pp. 1105–1114.
423. Hornitschek, P. Phytochrome interacting factors 4 and 5 control seedling growth in changing light conditions by directly controlling auxin signaling / P. Hornitschek, M.V. Kohlen, S. Lorrain, J. Rougemont, K. Ljung, I. Lopez-Vidriero, J.M. Franco-Zorrilla, R. Solano, M. Trevisan, S. Pradervand et al. // *The Plant Journal*. – 2012. – Vol. 71, Is.5. – Pp. 699–711. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2012.05033.x
424. Horton, P. Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture / P. Horton // *Journal of Experimental Botany*. – 2000. – Vol. 51. – Pp. 475–485. DOI: 10.1093/jexbot/51.suppl_1.475
425. Horton, P. Nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence / P. Horton // *Light as an Energy Source and Information Carrier in Plant Physiology*: in: R.C. Jennings ed. – New York: Plenum Press, 1996. – Pp. 99–111.
426. Horton, P. Regulation of light harvesting in green plants / P. Horton, A.V. Ruben, R.G. Walters // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 1996. – Vol. 47. – Pp. 655–684. DOI: 10.1146/annurev.arplant.47.1.655.
427. Huner, N.P.A. Growth and development at cold-hardening temperatures. Chloroplast ultrastructure, pigment content, and composition / N.P.A. Huner, B. Elfman, M. Krol, A. McIntosh // *Canadian Journal of Botany*. – 1984. – Vol. 62. – Pp. 53–60. DOI:10.1139/b84-009
428. Huner, N.P.A. Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants / N.P.A. Huner, G. Öquist, V.M. Hurry, M. Krol, S. Falk, M. Griffith // *Photosynthesis Research*. – 1993. – Vol. 37. – Pp. 19–39. DOI: 10.1007/BF02185436

429. Hurry, V.M. Effect of cold hardening on sensitivity of winter and spring wheat leaves to short-term photoinhibition and recovery of photosynthesis / V.M. Hurry, N.P.A. Huner // *Plant Physiology*. – 1992. – Vol. 100. – Pp. 1283–1290. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.100.3.1283>
430. Hurry, V. Photosynthesis at low growth temperatures / V. Hurry, N. Huner, E. Selstam, P. Gardeström, G. Öquist // *Photosynthesis. A Comprehensive Treatise*. – Cambridge: Cambridge University Press, 1998. – Pp. 238–249.
431. Hurry, V.M. Reduced sensitivity to photoinhibition following frost-hardening of winter rye is due to increased phosphate availability / V.M. Hurry, P. Gardeström, G. Öquist // *Planta*. – 1993. – Vol. 190. – Pp. 484–490.
432. Hurry, V.M. Cold-hardening results in increased activity of enzymes involved in carbon metabolism in leaves of winter rye (*Secale cereale* L.) / V.M. Hurry, O. Keerberg, T. Pärnik, P. Gardeström, G. Öquist // *Planta*. – 1995a. – Vol. 195. – Pp. 554–562.
433. Hurry, V.M. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content / V.M. Hurry, A. Strand, M. Tobiaeson, P. Gardeström, G. Öquist // *Plant Physiology*. – 1995b. – Vol. 109. – Pp. 697–706.
434. Iijima, M. Time lapse analysis of root elongation rates of rice and sorghum during the day and night / M. Iijima, Y. Oribe, Y. Horibe, Y. Kono // *Annals of Botany*. – 1998. – Vol. 81, Is. 5. – Pp. 603–607. DOI: [10.1006/anbo.1998.0611](https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0611).
435. Iino, M. Phototropism in higher plants / M. Iino // *Comprehensive Series in Photosciences: D.-P. Hader, and M. Lebert, eds. – Photomovement: Elsevier, 2001. – Vol. 1, Chapter 23. – Pp. 659–811. DOI: [10.1016/S1568-461X\(01\)80027-2](https://doi.org/10.1016/S1568-461X(01)80027-2)*
436. Jablonski, L.M. Plant reproduction under elevated CO₂ conditions: a meta-analysis of reports on 79 crop and wild species / L.M. Jablonski, X. Wang, P.S. Curtis, // *New Phytologist*. – 2002. – V. 156. – Pp. 9–26. DOI: [10.1046/j.1469-8137.2002.00494.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00494.x)
437. Jacobs, M. Photonic multilayer structure of *Begonia* chloroplasts enhances photosynthetic efficiency / M. Jacobs, M. Lopez-Garcia, O.P. Phrathep, T. Lawson, R.

- Oulton, H.M. Whitney // *Nature Plants*. – 2016. – Vol. 2. – Article number: 16162. DOI: 10.1038/nplants.2016.162
438. Jain H.K. Eighty years of post Mendelian breeding for crop yield: nature of selection pressures and future potential / H.K. Jain // *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. – 1986. – Vol. 46(1). – Pp. 30-53.
439. Jeschke, W.D. Shoot – dependent regulation of so-dium and potassium fluxes in roots of whole barley seedlings / W.D. Jeschke // *Journal of Experimental Botany*. – 1982. – Vol. 33. – Pp. 601–618.
440. Jiao, D.M. Mass screening for rice germplasms tolerant to photoinhibition / Jiao D.M. // *Photosynthetica*. – 1992. – Vol. 26. – Pp. 399–404.
441. Jin, J. Agronomic and physiological contributions to the yield improvement of soybean cultivars released from 1950 to 2006 in Northeast China / J. Jin, X. Liu, G. Wang, L. Mi, Z. Shen, X. Chen, S.J. Herbert // *Field Crops Research*. – 2010. – Vol. 115, Is. 1. – Pp. 116–123. DOI: 10.1016/j.fcr.2009.10.016
442. Johnson, I.R. A model of canopy photosynthesis incorporating protein distribution through the canopy and its acclimation to light, temperature and CO₂ / I.R. Johnson, J.H.M. Thornley, J.M. Frantz, B. Bugbee // *Annals of Botany*. – 2010. – Vol. 106. – Pp. 735–749.
443. Jones, H.G: Transpiration in barley lines with differing stomatal frequencies / H.G. Jones // *Journal of Experimental Botany*. – 1977. – Vol. 28. – Pp. 162–168.
444. Kaiser, W.M. Effects of water deficit on photosynthetic capacity / W.M. Kaiser // *Physiology Plants*. – 1987. – Vol. 71. – Pp. 142–149.
445. Kanevski, I. Relocation of the plastid rbcL gene to thenucleus yields functional ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in tobaccochloroplasts / I. Kanevski, P. Maliga // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 1994. – Vol. 91. – Pp. 1969–1973. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.91.5.1969>
446. Karmakar, P.G. Genetic improvement of soybean varieties released in India from 1969 to 1993 / P.G. Karmakar, P.S. Bhatnagar // *Euphytica*. – 1996. – Vol. 90. – Pp. 95–103.

447. Kaznina, N.M. Effect of Zinc Deficiency and Excess on the Growth and Photosynthesis of Winter Wheat / N.M. Kaznina, A.F Titov // *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. – 2017. – Vol. 13, No 4. – Pp. 88–94.
448. Kerr, R.A. It's official: humans are behind most of global warming / R.A. Kerr // *Science*. – 2001. – Vol. 291, Is. 5504. – Pp. 566. DOI: 10.1126/science.291.5504.566A
449. Kessler, S. Shaping up: the genetic control of leaf shape / S. Kessler, N. Sinha // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2004. – Vol. 7. – Pp. 65–72.
450. Keuskamp, D.H. Blue-light-mediated shade avoidance requires combined auxin and brassinosteroid action in *Arabidopsis* seedlings / D.H. Keuskamp, R. Sasidharan, I. Vos, A.J. Peeters, L.A. Voeselek, R. Pierik // *The Plant Journal*. – 2011. – Vol. 67. – Pp. 208–217.
451. Kindler, S.D. Detection and characterization of the mechanisms of resistance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in tall wheat grass / S.D. Kindler, T.L. Springer, K.B.L. Jensen // *Journal of Economic Entomology*. – 1995. – Vol. 88. – Pp. 1503–1509.
452. Kiniry, J.R. Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grainfilling for five grain-crop species / J.R. Kiniry, C.A. Jones, J.C. O'Toole, R. Blanchet, M. Cabelguenne, D.A. Spanel // *Field Crops Research*. – 1989. – Vol. 20. – Pp. 51–64.
453. Knapp, A.K. Stomatal and photosynthetic responses during sun/shade transitions in subalpine plants: influence on water use efficiency / A.K. Knapp, W.K. Smith // *Oecologia*. – 1987. – Vol. 74. – Pp. 62–67. DOI: 10.1007/BF00377346
454. Knapp, A.K. Stomatal and photosynthetic responses to variable sun light / A.K. Knapp, W.K. Smith // *Physiologia Plantarum*. – 1990. – Vol. 78, Is. 1. – Pp. 160–165. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1990.tb08731.x
455. Knoppik, D. Differences between the flag leaf and the ear of a spring wheat cultivar (*Triticum aestivum* cv. Arkas) with respect to the CO₂ response of assimilation, respiration and stomatal conductance / D. Knoppik, H. Selinger, A. Ziegler-Jöns // *Physiologia Plantarum*. – 1986. – Vol. 68, Is. 3. – Pp. 451–457. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1986.tb03381.x

456. Koscielniak, J. Photosynthetic activity of leaves, pods and stem internodes of field bean (*Vicia faba* L. var. *minor*) in various phases of pods development / Koscielniak J., Filek W., Skoczowski A. // *Bulletin of the Polish Academy of Sciences. Biological Sciences.* – 1988. – Vol.36, No 10. – Pp. 243–251.
457. Koppen, D. Einfluss der Beregnung auf Ertrag und die Ertragsicherheit von Getreide Mais und Zuckerruben / D. Koppen, D. Erich, E. Fichter // *Archiv für Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde.* – 1985. – Vol. 29, No 2. – P. 107–112.
458. Kozuka, T. Involvement of auxin and brassinosteroid in the regulation of petiole elongation under the shade / T. Kozuka, J. Kobayashi, G. Horiguchi, T. Demura, H. Sakakibara, H. Tsukaya, A. Nagatani // *Plant Physiology.* – 2010. – Vol. 153. – Pp. 1608–1618. DOI: 10.1104/pp.110.156802
459. Krause, G.H. Photoinhibition of photosynthesis: an evaluation of damaging and protective mechanisms / G.H. Krause // *Physiology Plants.* – 1988. – Vol. 74. – Pp. 566–574.
460. Bioshop, K.A. How seasonal temperature or water inputs affect the relative response of C3 crops to elevated (CO₂): a global analysis of open top chamber and free air CO₂ enrichment studies / K.A. Bioshop, A.D.B. Leakey, E.A. Ainsworth // *Food and Energy Security.* – 2014. – V. 3(1). – Pp. 33–45.
461. Kubien, D.S. C4 photosynthesis at low temperature. A study using transgenic plants with reduced amounts of Rubisco / D.S. Kubien, S. von Caemmerer, R.T. Furbank, R.F. Sage // *Plant Physiology.* – 2003. – Vol. 132. – Pp. 1577–1585.
462. Kumar, A. *Arabidopsis thaliana* expressing a thermostable chimeric Rubisco activase exhibits enhanced growth and higher rates of photosynthesis at moderately high temperatures / A. Kumar, C. Li, A.R. Jr. Portis // *Photosynthesis Research.* – 2009. – Vol. 100. – Pp. 143–153. DOI: 10.1007/s11120-009-9438-y
463. Kumudini, S. Genetic improvement in short season soybean: I. Dry matter accumulation, partitioning, and leaf area duration / S. Kumudini, D.J. Hume, G. Chu // *Crop Science.* – 2001. – Vol. 41. – Pp. 391–398.
464. Kurek, I. Enhanced thermostability of *Arabidopsis* Rubisco activase improves photosynthesis and growth rates under moderate heat stress / I. Kurek, K.C. Thom, S.M.

- Bertain, A. Madrigal, L. Liu, M.W. Lassner, G. Zhu // *The Plant Cell*. – 2007. – Vol. 19. – Pp. 3230–3241. DOI: 10.1105/tpc.107.054171
465. Lafond, G. A comparative study of conventional, leafless and semi-leafless phenotypes of peas: photosynthetic CO₂ fixation in vitro / G. Lafond, L.E. Evans // *Canadian Journal of Plant Science*. – 1981. – Vol. 61. – Pp. 665–671. DOI: 10.4141/cjps81-092
466. Lake, L. Field pea / L. Lake, L. Guilioni, B. French, V.O. Sadras // *Crop Physiology Case Histories for Major Crops*. – Chapter 9. – 2021. – Pp. 320–341. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819194-1.00009-8>
467. Larcher, W. *Physiological Plant Ecology* / W. Larcher. – Berlin: Springer-Verlag, 2003. DOI: 10.1093/aob/mch084
468. Lasceve, G. Arabidopsis contains at least fourin dependent blue-light-activated signal transduction pathways / G. Lasceve, J. Leymarie, M.A. Olney, E. Liscum, J.M. Christie, A. Vavasseur, W.R. Briggs // *Plant Physiology*. – 1999. – Vol. 120. – Pp. 605–614. DOI: 10.1104/pp.120.2.605
469. Lawlor, D.W. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants / Lawlor D.W., Cornic G. // *Plant Cell Environment*. – 2002. – Vol. 25. – Pp. 275–294. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x
470. Lawlor, D.W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes / D.W. Lawlor, W. Tezara // *Annals of Botany*. – 2009. Vol. 103, Is. 4. – P. 561–579. DOI: 10.1093/aob/mcn244.
471. Lawson, T. A surrogate measure of stomatal aperture / T. Lawson, W. James, J. Weyers // *Journal of Experimental Botany*. – 1998. – Vol. 49. – Pp. 1397–1403.
472. Lawson, T. Spatial and temporal variation in gas exchange over the lower surface of *Phaseolus vulgaris* L. primary leaves / T. Lawson, J. Weyers // *Journal of Experimental Botany*. – 1999. – Vol. 50. – Pp. 1381–1391. DOI: 10.1093/jxb/50.337.1381

473. Lawson, T. Improving yield by exploiting mechanisms underlying natural variation of photosynthesis / T. Lawson, D.M. Kramer, C.A. Raines // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2012. – Vol. 23, Is. 2. – Pp. 215–220. DOI: 10.1016/j.copbio.2011.12.012
474. Lawson, T. Stomatal Size, Speed, and Responsiveness Impact on Photosynthesis and Water Use Efficiency / T. Lawson, M.R. Blatt // *Plant Physiology*. – 2014. – Vol. 164. – Pp. 1556–1570.
475. Lawson, T. Mesophyll photosynthesis and guard cell metabolism impacts on stomatal behavior / T. Lawson, A.J. Simkin, G. Kelly, D. Granot // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 203, Is. 4. – Pp. 1064–1081. DOI: 10.1111/nph.12945
476. Lawson, T. Coordination between photosynthesis and stomatal behaviour *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis* / T. Lawson, I. Terashima, T. Fujita, Y. Wang. – Cham: Springer, 2018. – Pp. 141–161.
477. Leakey, A.B.D. Genomic basis for stimulated respiration by plants growing under elevated carbon dioxide? / A.B.D. Leakey, F. Xu, K.M. Gillespie et al. // *PNAS*. – 2009. – Vol. 106. – P. 3597–3602.
478. Leakey, A.D.B. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE / A.D.B. Leakey, E.A. Ainsworth, C.J. Bernacchi, A. Rogers, S.P. Long, D.R. Ort // *Journal of Experimental Botany*. – 2009. – Vol. 60. – Pp. 2859–2876. DOI: 10.1093/jxb/erp096
479. Lee, N. Phytochrome-interacting factor from *Arabidopsis* liverwort / N. Lee, G. Choi // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2017. – Vol. 35. – Pp. 54–60. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.11.004
480. Leivar, P. PIFs: systems integrators in plant development / P. Leivar, E. Monte // *Plant Cell*. – 2014. – Vol. 26. – Pp. 56–78. DOI: 10.1105/tpc.113.120857
481. Leonardos, E.D. Daily photosynthetic and C-export patterns in winter wheat leaves during cold stress and acclimation / E.D. Leonardos, L.V. Savitch, N.P.A. Huner, G. Öquist, B. Grodzinski // *Physiology Plant*. – 2003. – Vol. 117. – Pp. 521–531.

482. Leong, T.-Y. Adaptation of the thylakoid membranes of pea chloroplasts to light intensities. I. Study on the distribution of chlorophyll protein complexes / T.-Y. Leong, J.M. Anderson // *Photosynthesis Research*. – 1984. – Vol. 5. – Pp. 105-115.
483. Leshem, Y.Y. Plant membranes: A biophysical approach to structure, development and senescence / Y.Y. Leshem, R.L. Shewfelt, C.M. Willmer, et al. – Dordrecht: Kluwer Academic Publication, 1992. – 266 pp.
484. Li, F. Studies of canopy structure and water use of apple trees on three rootstocks / Li F. Cohen S., A. Naor, K. Shaozong, A. Erez // *Agricultural Water Management*. – 2002. – Vol. 55. – Pp. 1–14. DOI: 10.1016/S0378-3774(01)00184-6.
485. Li, W. A Novel Two-Step Method for Screening Shade Tolerant Mutant Plants via Dwarfism / W. Li, L. Katin-Grazzini, S. Krishnan, C. Thammina, R. El -Tanbouly, H. Yer, E Merewitz, K Guillard, J Inguagiato, R.J. McAvoy, Z. Liu, Y. Li // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol 7. – Pp. 1495. DOI: 10.3389/fpls.2016.01495
486. Li, H. The analysis of determining factors and evaluation of tolerance to photoinhibition in wheat (*Triticum aestivum* L.) / H. Li, Q. Zheng, J. Zhang, B. Li, Z. Li // *Photosynthetica*. – 2017. – Vol. 55(1). – Pp. 69–76. DOI: 10.1007/s11099-016-0228-4
487. Li, H.W. Genetic analysis of tolerance to photo-oxidative stress induced by high light in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) / H.W. Li, Y.P. Tong, B. Li et al. // *Journal of Genetics and Genomics*. – 2010. – Vol. 37, Is. 6. – Pp. 399–412. DOI: 10.1016/S1673-8527(09)60058-8
488. Li, T.L. Grafting effects on root activity and amino acid contents in bleeding sap of muskmelon / T.L. Li, Y.F. Liu, H.Y. Qi et al. // *Horticulture Environment and Biotechnology*. – 2009. – Vol.50. – Pp. 175-180.
489. Li, Z. Sensing and responding to excess light / Z. Li, S. Wakao, B.B. Fischer, K.K. Niyogi // *Annual Review of Plant Biology*. – 2009. – Vol. 60. – Pp. 239–260. DOI: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103844
490. Li, Y. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought resistant wheat / Y. Li, H. Li, Y. Li, S. Zhang // *The Crop Journal*. – 2017. – No. 5. – Pp. 231–239.
491. Li, Y.T. Dynamic light caused less photosynthetic suppression, rather than more,

- under nitrogen deficit conditions than under sufficient nitrogen supply conditions in soybean / Y.T. Li, Y. Li, Y.N. Li, et al. // *BMC Plant Biology*. –2020. – Vol. 20. – Pp. 339. DOI: 10.1186/s12870-020-02516-y
492. Li, T. Enhancement of crop photosynthesis by diffuse light: quantifying the contributing factors / T. Li, E. Heuvelink, T.A. Dueck, J. Janse, G. Gort, L.F.M. Marcelis // *Annals of Botany*. – 2014. – Vol. 114. – Pp. 145–156. DOI:10.1093/aob/mcu071
493. Libenson, S. Low red to far-red ratios reaching the stem reduce grain yield in sunflower / S. Libenson, V. Rodriguez, R.A. Sa' nchez, J.J. Casal // *Crop Science*. – 2002. – Vol. 42. – Pp.1180–1185.
494. Lichtenthaler, H.K. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves / H.K. Lichtenthaler, C. Buschmann, M. Döll, H-J. Fietz, T. Bach, U. Kozel, D. Meier, U. Rahmsdorf // *Photosynthesis Research*. – 1981. – Vol. 2. – Pp. 115–141.
495. Lichtenthaler, H.K. Uptake of the herbicide diuron as visualized by the fluorescence imaging technique / H.K. Lichtenthaler, M. Lang, M. Sowinska, P. Summ, F. Heisel & J.A. Miede // *Botanica Acta*. – 1997. – Vol. 110. – P. 158–163. Doi: 10.1111/j.1438-8677.1997.tb00623.x
496. Lichtenthaler, H.K. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy / H.K. Lichtenthaler, C. Buschmann // In: *Current Protocols in Food Analytical Chemistry (CPFA) (Supplement 1)*. – Unit F4.3.1-F4.3.8. – New York: John Wiley, 2001.
497. Lin, Y.S. Optimal stomatal behaviour around the world / Y.S. Lin, B. Medlyn, R. Duursma, et al. // *Nature Clim Change*. – 2015. – Vol. 5. – Pp. 459–464. DOI: 10.1038/nclimate2550
498. Liu, N. Genotypic and heat stress effects on leaf cuticles of field pea using ATR-FTIR spectroscopy / N. Liu, C. Karunakaran, R. Lahlali, T. Warkentin, R.A. Bueckert // *Planta*. – 2019. – Vol. 249. – Pp. 601–613. DOI: 10.1007/s00425-018-3025-4
499. Liu, Y. Manipulating the difference between the day and night temperatures can enhance the quality of *Astragalus membranaceus* and *Codonopsis lanceolata* plug

- seedlings / Y. Liu, X. Ren, B.R. Jeong // *Agronomy*. – 2019. – Vol. 9. – Pp. 654. DOI: 10.3390/agronomy9100654
500. Liu, Z. Crystal Structure of Spinach Major Light-Harvesting Complex at 2.72 Å Resolution / Z. Liu, H. Yan, K. Wang, T. Kuang, J. Zhang, L. Gui, X. An, W. Chang // *Nature*. – 2004. – Vol. 428, No. 6980. – Pp. 287–292. DOI: 10.1038/nature02373
501. Long, S.P. Photoinhibition of photosynthesis in nature / S.P. Long, S. Humphries, P.G. Falkowski // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 1994. – Vol. 45. – Pp. 633–662. DOI: 10.1146/annurev.pp.45.060194.003221
502. Long, S.P. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? / S.P. Long // *Plant Cell Environment*. – 2006. – Vol. 29. – Pp. 315–330. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01493.x
503. Long, S.P. Rising atmospheric carbon dioxide. Plants face the future / S.P. Long, E.A. Ainsworth, A. Rogers, D.R. Ort // *Annual Review of Plant Biology*. – 2004. – Vol. 55. – Pp. 591–628. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141610
504. Long, S.P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: has its importance been underestimated? / S.P. Long // *Plant Cell Environment*. – 1991. – Vol. 14. – Pp. 729–739. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1991.tb01439.x
505. Lopes, M.S. Wheat nitrogen metabolism during grain filling: comparative role of glumes and the flag leaf // M.S. Lopes, N. Cortadellas, T. Kichey et al. // *Planta*. – 2006. – Vol. 225, Is. 1. – Pp. 165–181. – DOI: 10.1007/s00425-006-0338-5.
506. Lupton, F.G.H. Further experiments of photosynthesis and translocation of ears and flag leaves of wheat and barley / F.G.H. Lupton // *Annals of Botany*. – 1972. – Vol. 29. – Pp. 317–330. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1972.tb04717.x
507. Lush, W.M., Rawson H.M. Effect of domestication and region of origin on leaf gas exchange in Cowpea *Vigna unguiculata* L. / W. M. Lush, H.M. Rawson // *Photosynthetica*. – 1979. – Vol. 13, No 4. – Pp. 419.
508. Lynch, J. Root architecture and plant productivity / J. Lynch // *Plant Physiol*. – 1995. – Vol. 109. Pp. 7–13.

509. Ma, C.C. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Caragana microphylla*, *C. intermedia*, and *C. korshinskii* / C.C. Ma, Y.B. Gao, H.Y. Guo, J.L. Wang // *Photosynthetica*. – 2004. – Vol. 42(1). – P. 65–70.
510. Mahendra, S. Photosynthetic Characteristics of Several C3 and C4 Plant Species Grown Under Different Light Intensities / Mahendra S., L. Ogren W., M. Widholm J. // *Crop Science*. – 1974. – Vol. 14, Is. 4. – Pp. 563–566. DOI: 10.2135/cropsci1974.0011183X001400040021x.
511. Mahon, J. D. Selection of peas for photosynthetic CO₂ exchange rate under field conditions / J.D. Mahon, S.L.A. Hobbs // *Crop Science*. – 1981. – Vol. 21. – Pp. 616–621.
512. Mahon, J.D. Characteristics of pea leaves and their relationships to photosynthetic CO₂ exchange in the field / J.D. Mahon, S.L.A. Hobbs // *January Canadian Journal of Botany*. – 2011. – Vol. 61(12). – Pp. 3283–3292. DOI: 10.1139/b83-367
513. Makino, A. Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat / A. Makino // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 155. – Pp. 125–129. DOI: 10.1104/pp.110.165076
514. Malamy, J.E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture / J.E. Malamy // *Plant, Cell and Environment*. – 2005. – Vol. 28. – Pp. 67–77. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01306.x
515. Markvart, J. How is canopy photosynthesis and growth of chrysanthemums affected by diffuse and direct light? / J. Markvart, E. Rosenqvist, J.M. Aaslyng, C.O. Ottosen // *European Journal of Horticultural Science*. – 2010. – Vol. 75. – Pp. 253–258.
516. Matsubara, S. Slowly reversible de-epoxidation of lutein-epoxide in deep shade leaves of a tropical tree legume may ‘lock-in’ lutein-based photoprotection during acclimation to strong light / S. Matsubara, M. Naumann, R. Martin, C.J. Nichol, U. Rascher, T. Morosinotto, R. Bassi, C.B. Osmond // *Journal of Experimental Botany*. – 2005. – Vol. 56, Is. 411. – Pp. 461–468. DOI: 10.1093/jxb/eri012
517. Matthews, J.S. Acclimation to fluctuating light impacts the rapidity and diurnal rhythm of stomatal conductance / J.S. Matthews, S.R. Vialet-Chabrand, T. Lawson // *Plant Physiology*. – 2018. – Vol. 176. – Pp. 1939–1950. DOI: 10.1104/pp.17.01809

518. Maydup, M.L. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / M.L. Maydup, M. Antonietta, J.J Guamet., C. Graciano, J.R. López, E.A. Tambussi // *Field Crops Research*. – 2010. – Vol. 119. – Pp. 48-58. DOI:10.1016/j.fcr.2010.06.014
519. McAdam, S.A.M. Separating Active and Passive Influences on Stomatal Control of Transpiration / S.A.M. McAdam, T.J. Brodribb // *Plant Physiology*. – 2014. – Vol. 164, Is. 4. – Pp. 1578–1586. DOI: 10.1104/pp.113.231944.
520. McAusland, L. Effects of kinetics of light-induced stomatal responses on photosynthesis and water-use efficiency / L. McAusland, S. Vialet-Chabrand, P. Davey, N.R. Baker, O. Brendel, T. Lawson // *New Phytologist*. –2016. – Vol. 211, Is. 4. – Pp. 1209–1220. DOI: 10.1111/nph.14000
521. McElwain, J.C. Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant macroevolution / J.C. McElwain, C. Yiotis, T. Lawson // *New Phytologist*. – 2016. – Vol. 209. – Pp. 94–103. DOI: 10.1111/ nph.13579
522. McNevin D. Determining Rubisco activation kinetics and other rate and equilibrium constants by simultaneous multiple non-linear regression of a kinetic model / D. McNevin, S. von Caemmerer, G.D. Farquhar // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – Vol. 57. – Pp. 3883–3900. DOI: 10.1093/jxb/erl156
523. Mearns, L.O. Extreme high-temperature events: changes in their probabilities with changes in mean temperature / L.O. Mearns, R.W. Katz, S.H. Schneider // *Journal of Applied Meteorology and Climatology*. – 1984. – Vol. 23. – P. 1601–1613. DOI: 10.1175/1520-0450(1984)023<1601:EHTECI>2.0.CO;2
524. Melis, A. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage? / Melis A. // *Trends Plant Science*. – 1999. – Vol. 4. – P. 130–135. DOI: 10.1016/S1360-1385(99)01387-4
525. Mercado, L.M. Impact of changes in diffuse radiation on the global land carbon sink / L.M. Mercado, N. Bellouin, S. Sitch, et al. // *Nature*. – 2009. – Vol. 458. – Pp. 1014–1017.

526. Middleton, C.P. Sequencing of chloroplast genomes from wheat, barley, rye and their relatives provides a detailed insight into the evolution of the Triticeae tribe / C.P. Middleton, N. Senerchia, N. Stein, E.D. Akhunov, B. Keller, T. Wicker, B. Kilian // *PLoS ONE*. – 2014. – Vol. 9, Is. – e85761. DOI: 10.1371/journal.pone.0085761
527. Mitchell, P.L. Supercharging rice photosynthesis to increase yield / P.L. Mitchell, J. Sheehy // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171. – Pp. 688–693. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01855.x.
528. Miyagawa, Y. Overexpression of acyanobacterial fructose-1,6-sedoheptulose-1,7-bisphosphatase in tobacco enhances photosynthesis and growth / Y. Miyagawa // *Nature Biotechnology*. – 2001. – Vol. 19. – Pp. 965–969. DOI: 10.1038/nbt1001-965
529. Miyashita, K. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress / K. Miyashita, S. Tanakamaru, T. Maitani, K. Kimura // *Environmental and Experimental Botany*. – 2005. – Vol. 53. – Pp. 205–214. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2004.03.015
530. Monneveux, P., Pastenes C., Reynolds M.P.: Limitations to photosynthesis under light and heat stress in three high-yielding wheat genotypes / P. Monneveux, C. Pastenes, M.P. Reynolds // *Journal of Plant Physiology*. – 2003. – Vol. 160, Is. 6. – Pp. 657–666. DOI: 10.1078/0176-1617-00772
531. Monsi, M. On the factor light in plant communities and its importance for matter production / M. Monsi, T. Saeki // *Annals of Botany*. – 2005. – Vol. 95. – Pp. 549–567.
532. Monteith, J.L. Climate and the efficiency of crop production in Britain // J.L. Monteith // *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*. – 1977. – Vol. 281, Is. 980. – Pp. 277–294. DOI: 10.1098/rstb.1977.0140
533. Monteith, J.L. Reassessment of maximum growth rates for C3 and C4 crops / J.L. Monteith // *Experimental Agriculture*. – 1978. – Vol. 14. – Pp. 1–5. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479700008255>
534. Morandi, B. Increasing water stress negatively affects pear fruit growth by reducing first its xylem and then its phloem inflow / B. Morandi, P. Losciale, L. Manfrini, M. Zibordi, S. Anconelli, F. Galli, E. Pierpaoli, L.C. Grappadelli // *Journal of Plant Physiology*. – Vol. 171, Is. 16. – 2014. – Pp. 1500–1509. DOI:

10.1016/j.jplph.2014.07.005

535. Morris, J.T. Modelling light distribution within the canopy of the marsh grass *Spartina alterniflora* as a function of canopy biomass and solar angle / J.T. Morris // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 1989. – Vol. 46. – Pp. 349–361.

536. Morrison, M.J. Agronomic changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada / M.J. Morrison, H.D. Voldeng, E.R. Cober // *Agronomy Journal*. – 2000. – Vol. 92, Is. 4. – Pp. 780–784. DOI: 10.2134/agronj1999.914685x

537. Mu, X.H. Genetic improvement of root growth increases maize yield via enhanced post-silking nitrogen uptake / X.H. Mu, F.J. Chen, Q.P. Wu et al. // *European Journal of Agronomy*. – 2015. – Vol. 63. – Pp. 55–61. DOI: 10.1016/j.eja.2014.11.009.

538. Mueller-Cajar, O. Directing the evolution of Rubisco and Rubisco activase: first impressions of a new tool for photosynthesis research / O. Mueller-Cajar, S.M. Whitney // *Photosynthesis Research*. – 2008. – Vol. 98. – Pp. 667–675. DOI: 10.1007/s11120-008-9324-z

539. Mueller-Cajar, O. Maintaining photosynthetic CO₂ fixation via protein remodelling: the Rubisco activases / O. Mueller-Cajar, M. Stotz, A. Bracher // *Photosynthesis Research*. – 2014. – Vol. 119. – Pp. 191–201. DOI: 10.1007/s11120-013-9819-0

540. Murata, Y. Dependence of the potential productivity and efficiency in solar energy utilization on leaf photosynthetic capacity in crop species / Y. Murata // *Japanese Journal of Crop Science*. – 1981. – Vol. 50. – Pp. 223–232. DOI: 10.1626/jcs.50.223

541. Murchie, E.H. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research / E.H. Murchie, M. Pinto, P. Horton // *New Phytologist*. – 2009. – Vol. 181. – Pp. 532–552. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02705.x

542. Nagai, T. Differences between rice and wheat in temperature responses of photosynthesis and plant growth / T. Nagai, A. Makino // *Plant & Cell Physiology*. – 2009. – Vol. 50. – Pp. 744–755. DOI: 10.1093/pcp/pcp029

543. Naidu, S.L. Potential mechanisms of low-temperature tolerance of C4 photosynthesis in *Miscanthus × giganteus*: an in vivo analysis / S.L. Naidu, S.P. Long // *Planta*. – 2004. – Vol. 220. – Pp. 145–155.
544. Naidu, S.L. Cold tolerance of C4 photosynthesis in *Miscanthus × giganteus*: adaptation in amounts and sequence of C4 photosynthetic enzymes / S.L. Naidu, S.P. Long, A.K. AL-Shoaibi, C.A. Raines, S.P. Long // *Plant Physiology*. – 2003. – Vol. 132. – Pp. 1688–1697.
545. Niinemets, Ü. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants / Ü. Niinemets // *New Phytologist*. 1999. Vol. 144. P. 35-47. Doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00466.x
546. Niinemets, Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies / Ü. Niinemets // *Plant, Cell and Environment*. – 2007. – Vol. 30. – Pp. 1052–1071. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2007.01683.x
547. Niinemets, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance / Ü. Niinemets // *Ecological Research*. – 2010. – Vol. 25. – Pp. 693–714. DOI: 10.1007/s11284-010-0712-4
548. Niyogi, K.K. Safety valves for photosynthesis / K.K. Niyogi // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2000. – Vol. 3, Is. 6. – Pp. 455–460. DOI: 10.1016/S1369-5266(00)00113-8
549. Niyogi, K.K., Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches / / K.K. Niyogi // *Annual Review of Plant Biology*. – 1999. – Vol. 50. – Pp. 333–359. DOI: 10.1146/annurev.arplant.50.1.333
550. Novak, A.B. Leaf reddening in the seagrass *Thalassia testudinum* in relation to anthocyanins, seagrass physiology and morphology, and plant protection / A.B. Novak, F.T. Short // *Marine Biology*. – 2011. – Vol. 158. – Pp. 1403–1416. DOI: 10.1007/s00227-011-1658-y
551. Nozue, K. Shade avoidance components and pathways in adult plants revealed by phenotypic profiling / K. Nozue, A.V. Tat, U. Kumar Devisetty, M. Robinson, M.R.

- Mumbach, et al. // PLOS Genetics. – 2015. – Vol. 11(4). – e1004953. DOI: 10.1371/journal.pgen.1004953
552. Oerke, E.C. Safeguarding production losses in major crops and the role of crop protection//E.C. Oerke, H.W. Dehne // Crop Protection. – 2004. –Vol. 23. – Pp. 275–285. DOI: 10.1016/j.cropro.2003.10.001
553. Ogren, W. Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration / W. Ogren, G. Bowes, // Nature New Biology. – 1971. – Vol. 230. – Pp. 159–160. DOI: 10.1038/newbio230159a0
554. Ögren, E. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a probe for drought stress in willow leaves / Ögren E. // Plant Physiology. 1990. – Vol. 93. Pp. 1280–1285.
555. Ögren, E. On the significance of photoinhibitionof photosynthesis in the field and its generality among species / E. Ögren, E. Rosenqvist // Photosynthesis Research. – 1992. – Vol. 33. – Pp. 63–71.
556. Oliveira, M.N.S. Stomatal sensitivity to ABA related to pH and NO^{-3} , PO_4^{-3} and Ca^{+2} levels of xylem sap / M.A. Oliva, C.A. Martinez, et al. // Brazilian Journal of Plant Physiology. – 2002. – Vol. 14. – Pp. 117–123.
557. Orbovic, V. Effect of temperature on growth and phototropism of Arabidopsis thaliana seedlings / V. Orbovic, K.L. Poff // Journal of Plant Growth Regulation. – 2007. – Vol. 26, Is. 3. – Pp. 222–228. DOI: 10.1007/s00344-007-9009-4.
558. Ort, D.R. Optimizing antenna size to maximize photosynthetic efficiency / D.R. Ort, A. Melis // Plant Physiology. – 2011. – Vol. 155. – Pp. 79–85. DOI: 10.1104/pp.110.165886
559. Ort, D.R. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand / D.R. Ort, S.S. Merchant, J.Alric, A.Barkan, et al.// PNAS. – 2015. – Vol. 112, Is. 28. – Pp. 8529–8536. DOI: 10.1073/pnas.1424031112.
560. Ortiz-Lopez, A. The involvement of the photoinhibition of photosystem II and impaired membrane energization in the reduced quantum yield of carbon assimilation in chilled maize / A Ortiz-Lopez, GY Nie, DR Ort, NE Baker // Planta. – 1990. – Vol. 181. – Pp. 78–84.

561. Osmond, C.B. Chlorophyll fluorescence quenching during photosynthetic induction in leaves of *Abutilon striatum* Dicks: infected with Abutilonmosaic virus, observed with a field-portable imaging system / C.B. Osmond, P.F. Daley, M.R. Badger, U. Lüttge // *Botanica Acta*. – 1998. – V. 111. – P. 390–397. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1998.tb00724.x
562. Osmond, C.B. Reversible, waterstress-induced non-uniform chlorophyll fluorescence quenching in wilting leaves of *Potentilla reptans* may not be due to patchy stomatal responses // C.B. Osmond, D. Kramer, U. Lüttge // *Plant Biology*. – 1999. – Vol. 1. – Pp. 618–624. Doi: 10.1111/j.1438-8677.1999.tb00272.x
563. Osmond, C.B. Changing the way we think about global change research: scaling up in experimental ecosystem science / C.B. Osmond, G. Ananyev, J. Berry, P. Falkowski, C. Langdon, G. Lin, R. Monson, C.J. Nichol, U. Rascher, S. Smith, D. Yakir // *Global Change Biology*. – 2004. – Vol. 10. – Pp. 393–407. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2003.00747.x
564. Pahlavanian, A.M. Effect of temperature on spatial and temporal aspects of growth in the primary maize root / A.M. Pahlavanian, W.K. Silk // *Plant Physiology* 1988. – Vol. 87. – Pp. 529–532. DOI: 10.1104/pp.87.2.529.
565. Palmer, J.D. Structure and sequence evolution of three legume chloroplast DNAs / J.D. Palmer, G.P. Sing, D.T.N. Pillay // *Molecular and General Genetics*. – 1983. – Vol. 190. – Pp. 13–19.
566. Parry, M.A. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency / M.A. Parry, M. Reynolds, M.E. Salvucci, C. Raines, P.J. Andralojc, X.G. Zhu, G.D. Price, A.G. Condon, R.T. Furbank // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Vol. 62, Is. 2. – P. 453–467. DOI: 10.1093/jxb/erq304.
567. Parry, M.A.J. Rubisco activity: effects of drought stress / M.A. Parry, P.J. Andralojc, S. Khan, P.J. Lea, A.J. Keys // *Annals of Botany*. – 2002. – Vol. 89. – Pp. 833–839. DOI: 10.1093/aob/mcf103
568. Parry, M.A.J. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco / M.A.J. Parry, P.J. Madgwick, J.F.C. Carvalho, P.J. Andralojc //

Journal of Agricultural Science. – 2007. – Vol. 145(1). – P. 31–43. DOI: 10.1017/S0021859606006666

569. Parry, M.A. Rubisco activity and regulation as targets for crop improvement / M.A. Parry, P.J. Andralojc, J.C. Scales, M.E. Salvucci, A.E. Carmo-Silva, H. Alonso, S.M. Whitney // Journal of Experimental Botany. – 2013. – Vol. 64, Is. 3. – P. 717–730. DOI: 10.1093/jxb/ers336

570. South, P.F. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field / P.F. South, A.P. Cavanagh, H.W. Liu, D.R. Ort // Science. – 2019. – Vol. 363, Is. 6422. – eaat9077. DOI: 10.1126/science.aat9077

571. Pearcy, R.W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies / R.W. Pearcy // Annual Review of Plant Biology. – 1990. – Vol. 41. – Pp. 421–453. DOI: 10.1146/annurev.pp.41.060190.002225

572. Peng, S. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential / S. Peng, G.S. Khush, P. Virk, Q. Tang, Y. Zou // Field Crops Research. – 2008. – Vol. 108. – P. 32–38. DOI: 10.1016/j.fcr.2008.04.001

573. Pepler, S. A temporal limit to the association between flag leaf life extension by fungicides and wheat yields / S. Pepler, M.J. Gooding, K.E. Ford, R.H. Ellis // European Journal of Agronomy. – 2005. – Vol. 22, Is. 4. – P. 363–373. DOI: 10.1016/j.eja.2004.06.002

574. Pérez, P. Contrasting responses of photosynthesis and carbon metabolism to low temperatures in tall fescue and clovers / P. Pérez, R. Morcuende, Martín del I. Molino, L. Sánchez de la Puente, R. Martínez-Carrasco // Physiologia plantarum. – 2001. – Vol. 112. – P. 478–486. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2001.1120404.x

575. Pérez, P. Elevated CO₂ and temperature differentially affect photosynthesis and resource allocation in flag and penultimate leaves of wheat / P. Pérez, G. Zita, R. Morcuende, R. Martínez-Carrasco // Photosynthetica. – 2007. – Vol. 45. – P. 9–17. DOI: 10.1007/s11099-007-0002-8

576. Pieruschka, R. Photosynthesis can be enhanced by lateral CO₂ diffusion inside leaves over distances of several millimeters / R. Pieruschka, A. Chavarría-Krauser, K.

- Cloos, H. Scharr, U. Schurr, S. Jahnke // *New Phytologist*. – 2008. – Vol. 178(2). – P. 335–347. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02368.x.
577. Peterhansel, C. Metabolic engineering towards the enhancement of photosynthesis / C. Peterhansel, M. Niessen, R.M. Kebeish // *Photochemistry and Photobiology*. – 2008. – V. 84. – P. 1317–1323. DOI: 10.1111/j.1751-1097.2008.00427.x
578. Pettigrew, W.T. Characterization of canopy photosynthesis of chlorophyll-deficient soybean isolines / W.T. Pettigrew, J.D. Hesketh, D.B. Peters, J.T. Woolley // *Crop Science*. – 1989. – Vol. 29, No. 4. – Pp. 1025-1029. DOI: 10.2135/cropsci1989.0011183X002900040040x
579. Philips, I.D.J. Gibberellin-like activity in bleedingsap of root systems of *Helianthus annuus* detected by a new dwarf pea epicotyl assay and other methods/ I.D.J. Philips, R.L. Jones // *Planta*. – 1964. – Vol. 63. – Pp. 269–278.
580. Piedade M.T.F. The productivity of the C4 grass *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain / M.T.F. Piedade, W.J. Junk, S.P. Long // *Ecology*. 1991. Vol. 72, Is.4. Pp. 1456-1463. Doi: <https://doi.org/10.2307/1941118>
581. Pierik R. Interactions between ethylene and gibberellins in phytochrome-mediated shade avoidance responses in tobacco / R., Pierik, M.L., Cuppens, L.A., Voeselek, E.J. Visser // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 136. – Pp. 2928–2936. DOI: 10.1104/pp.104.045120
582. Pinheiro, C. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? / C. Pinheiro, M.M. Chaves // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Vol. 62. – Pp. 869–882.
583. Poland, J. Genomic selection in wheat breeding using genotyping-by-sequencing / J. Poland, J. Endelman, J. Dawson, et al. // *The Plant Genome*. – 2012. – Vol. 56 No. 3. – Pp. 103–113. DOI: 10.3835/plantgenome2012.06.0006
584. Poland, J. Breeding-assisted genomics / J. Poland // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2015. – Vol. 24. – Pp. 119–124. DOI: 10.1016/j.pbi.2015.02.009
585. Poorter, H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration / H. Poorter // *Vegetatio*. – 1993. – Vol. 104/105. – Pp. 77–97.

586. Poorter, H. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area / H. Poorter, J.R. Evans // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 116. – Pp. 26–37.
587. Polley, W.H. Implications of atmospheric and climate change for crop yield and water use efficiency / W.H. Polley // *Crop Science*. – 2002. – Vol. 42. – Pp. 131–140.
588. Portsmouth, A. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. / A. Portsmouth, Ü. Niinemets // *Functional Ecology*. – 2007. – Vol. 21. – Pp. 61–77. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2006.01208.x.
589. Powles, S.B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light / S.B. Powles // *Annual Review of Plant Physiology*. – 1984. – Vol. 35. – Pp.15–44. DOI: 10.1146/annurev.pp.35.060184.000311
590. Procko, C. Cotyledon-generated auxin is required for shade-induced hypocotyl growth in *Brassica rapa* / C. Procko, C.M. Crenshaw, K. Ljung, J.P. Noel, J. Chory // *Plant Physiology*. – 2014. – Vol. 165. – Pp. 1285–1301. DOI: 10.1104/pp.114.241844
591. Procko, C. The epidermis coordinates auxin-induced stem growth in response to shade / C. Procko, Y. Burko, Y. Jaillais, K. Ljung, J.A. Long, J. Chory // *Genes & Development*. – 2016. – Vol. 30. – Pp. 1529–1541. DOI: 10.1101/gad.283234.116
592. Qu, M.N. Does elevated CO₂ protect photosynthesis from damage by high temperature via modifying leaf water status in maize seedlings? / M.N. Qu, J.A. Bunce, Z.S. Shi // *Photosynthetica*. – 2014. – Vol. 52(2). Pp. 211–216. DOI: 10.1007/s11099-014-0022-0
593. Raines, C.A. The Calvin cycle revisited / C.A. Raines // *Photosynthesis Research*. – 2003. – Vol. 75. – Pp. 1–10.
594. Raines, C.A. Transgenic approaches to manipulate the environmental responses of the C₃ carbon fixation cycle / C.A. Raines // *Plant, Cell and Environment*. – 2006. – Vol. 29. – Pp. 331–339. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01488.x

595. Raines, C.A. Increasing photosynthetic carbon assimilation in C₃ plants to improve crop yield: current and future strategies / C.A. Raines // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 155. – Pp. 36–42. DOI: 10.1104/pp.110.168559.
596. Rascher, U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll-fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field / U. Rascher, M. Liebig, U. Lüttge // *Plant, Cell and Environment*. – 2000. – Vol. 23. – Pp. 1397–1405. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00650.x
597. Rascher, U. Functional diversity of photosynthesis during drought in a model tropical rainforest – the contributions of leaf area, photosynthetic electron transport and stomatal conductance to reduction in net ecosystem carbon exchange / U. Rascher, E.G. Bobich, G.H. Lin, A. Walter, T. Morris, M. Naumann, C.J. Nichol, D. Pierce, K. Bil, V. Kudeyarov, J.A. Berry // *Plant, Cell and Environment*. – 2004. – Vol. 27, Is. 10. – Pp. 1239–1256. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01231.x>
598. Raven, J.A. Rubisco: still the most abundant protein of Earth? / J.A. Raven // *New Phytologist*. – 2013. – Vol. 198. – Pp. 1–3. DOI: 10.1111/nph.12197.
599. Raven, J.A. The cost of photoinhibition / J.A. Raven // *Physiologia Plantarum*. – 2011. – Vol. 142. – Pp. 87–104.
600. Reynolds, M.P. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat / M.P. Reynolds, M. van Ginkel, J.M. Ribaut // *Journal of Experimental Botany*. – 2000. – Vol. 51. – P. 459–473. DOI: 10.1093/jexbot/51.suppl_1.459.
601. Reynolds, M.P. Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environments / M.P., Reynolds, A., Mujeeb-Kazi, M Sawkins // *Annals of Applied Biology*. – 2005. – Vol. 146. – Pp. 239–259. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2005.040058.x
602. Reynolds, M. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies / Reynolds M., Bonnetti D., Chapman S.C. et al. // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Vol 62, No 2. – Pp. 439–452. DOI:10.1093/jxb/erq311
603. Reynolds, M. Achieving yield gains in wheat / Reynolds M., J Foulkes, R Furbank, S Griffiths, J King, E Murchie, M Parry, G. Slafer // *Plant, Cell and*

Environment. – 2012. – Vol. 35. – Pp. 1799–1823. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2012.02588.x

604. Richards, R.A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops / R.A. Richards // *Journal of Experimental Botany*. – 2000. – Vol. 51, Is. suppl_1. – P. 447–458. DOI: 10.1093/jexbot/51.suppl_1.447

605. Rodriguez-Dominguez, C.M. Sensitivity of olive leaf turgor to air vapour pressure deficit correlates with diurnal maximum stomatal conductance / C.M. Rodriguez-Dominguez, V. Hernandez-Santana, T.N. Buckley, J.E. Fernández, A. Diaz-Espejo // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2019. – Vol. 272–273. – P. 156–165. DOI: 10.1016/j.agrformet.2019.04.006

606. Roháček, K. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications / K. Roháček, M. Barták // *Photosynthetica*. – 1999. – Vol. 37. – Pp. 339–363. DOI: 10.1023/A:1007172424619

607. Rott, M. ATP synthase repression in tobacco restricts photosynthetic electron transport, CO₂ assimilation, and plant growth by overacidification of the thylakoid lumen / M. Rott, N.F. Martins, W. Thiele, W. Lein, R. Bock, D.M. Kramer, M.A. Schöttler // *The Plant Cell*. – 2011. – Vol. 23. – Pp. 304–321. DOI: 10.1105/tpc.110.079111

608. Ruckenbauer, P. Photosynthetic and translocation pattern in contrasting winter wheat varieties / P. Ruckenbauer // *Annals of Applied Biology*. – 1975. – Vol. 79. – Pp. 351–359. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1975.tb01591.x

609. Saccardy, K. Photochemical efficiency of photosystem II and xanthophyll cycle components in *Zea mays* leaves exposed to water stress and highlight / K. Saccardy, B. Pineau, O. Roche, et al. // *Photosynthesis Research*. – 1998. – V. 56. – P. 57–66. DOI: 10.1023/A:1005921127513

610. Sadras, V.O. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007 / V.O. Sadras, C. Lawson // *Crop Pasture Science*. – 2011. – 62. – P. 533–549.

611. Sage, R.F. Variation in the k_{cat} of Rubisco in C3 and C4 plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature / R.F. Sage // *Journal of Experimental Botany*. – 2002. – Vol. 53. – Pp. 609–620.
612. Sage, R.F. Rubisco, Rubisco activase, and global climate change / Sage R.F., Way D.A. & Kubien D.S. // *Journal of Experimental Botany*. – 2008. – Vol. 59. – Pp. 1581–1595. DOI: 10.1093/jxb/ern053
613. Sakai, T. Arabidopsis *nph1* and *npl1*: blue light receptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation / T. Sakai, T. Kagawa, M. Kasahara, T.E. Swartz, J.M. Christie, W.R. Briggs, M. Wada, K. Okada, // *PNAS*. – 2001. – Vol. 98(12). – Pp. 6969–6974. DOI: 10.1073/pnas.101137598
614. Salvucci, M.E. Regulation of Rubisco activity in vivo / M.E. Salvucci // *Physiologia Plantarum*. – 1989. – Vol. 77. – Pp. 164–171. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1989.tb05993.x
615. Sánchez-Gómez, D. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species / D. Sánchez-Gómez, F. Valladares, M.A. Zavala // *Tree Physiology*. – 2006. – Vol. 26. – Pp. 1425–1433. DOI: 10.1093/treephys/26.11.1425
616. Sanchez-Bragado, R. Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ $\delta^{13}C$ / R. Sanchez-Bragado, G. Molero, M.P. Reynolds, J.L. Araus // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 65(18). – Pp. 5401–5413. DOI: 10.1093/jxb/eru298.
617. Sanchez-Bragado, R. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation / R. Sanchez-Bragado, G. Molero, M.P. Reynolds, J.L. Araus // *Journal of Experimental Botany*. – 2016. – Vol. 67, No. 9. – P. 2787–2798. DOI: 10.1093/jxb/eru298.
618. Sarlikioti, V. Exploring the spatial distribution of light interception and photosynthesis of canopies by means of a functional–structural plant model / V. Sarlikioti, P.H. de Visser, L.F.M. Marcelis // *Annals of Botany*. – 2011a. – Vol. 107. – Pp. 875–883.

619. Sarlikioti, V. How plant architecture affects light absorption and photosynthesis in tomato: towards an ideotype for plant architecture using a functional–structural plant model / V. Sarlikioti, P.H. de Visser, G.H. Buck-Sorlin, L.F.M. Marcelis // *Annals of Botany*. – 2011b. – Vol. 108. – Pp. 1065–1073.
620. Savitch, L.V. Sucrose metabolism in spring and winter wheat in response to high irradiance, cold stress and cold acclimation / L.V. Savitch, T. Harney, N.P.A. Huner // *Physiologia Plantarum*. – 2000a. – Vol. 108. – Pp. 270–278. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2000.108003270.x
621. Savitch, L.V. Acclimation to low temperature or high light mitigates sensitivity to photoinhibition: roles of the Calvin cycle and the Mehler reaction / L.V. Savitch, A. Massacci, G.R. Gray, N.P.A. Huner // *Australian Journal of Plant Physiology*. – 2000b. – Vol. 27. – Pp. 253–264.
622. Savitch, L.V. Cold acclimation of *Arabidopsis thaliana* results in incomplete recovery of photosynthetic capacity, associated with an increased reduction of the chloroplast stroma / L.V. Savitch, J. Barker-Astrom, A.G. Ivanov, V. Hurry, G. Öquist, N.P.A. Huner, P. Gardeström // *Planta*. – 2001. – Vol. 214. – Pp. 295–303.
623. Slattery, R.A. Photosynthetic energy conversion efficiency: setting a baseline for gauging future improvements in important food and biofuel crops / R.A. Slattery, D.R. Ort // *Plant Physiology*. – 2015. – Vol. 168. – Pp. 383–392. DOI: 10.1104/pp.15.00066
624. Scafaro, A.P. Rubisco activity is associated with photosynthetic thermotolerance in a wild rice (*Oryza meridionalis*) / A.P. Scafaro, W. Yamori, A.E. Carmo-Silva, M.E. Salvucci, S. von Caemmerer, B.J. Atwell // *Physiologia Plantarum*. – 2012. – Vol. 146. – Pp. 99–109.
625. Schmitt, J. A test of the adaptive plasticity hypothesis using transgenic and mutant plants disabled in phytochrome-mediated elongation responses to neighbors / J. Schmitt, A.C. McCormac, and H. Smith // *The American Naturalist*. – 1995. – Vol. 146, No. 6. – Pp. 937–953. doi: 10.1086/285832
626. Scholes, J.D. Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rainforest tree seedlings / J.D. Scholes, M.C. Press, S.W. Zipperlen // *Oecologia*. – 1997. – Vol. 109. – Pp. 41–48.

627. Schubert, S. Effect of drought stress on growth, sugar concentrations and amino acid accumulation in N₂-fixing Alfalfa (*Medicago sativa*) / S. Schubert, R. Serraj, E. Plies-Balzer, K. Mengel // *Journal of Plant Physiology*. – 1995. – Vol. 146. – Pp. 541–546. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)82021-3
628. Schurr, U. Functional dynamics of plant growth and photosynthesis – from steady-state to dynamics – from homogeneity to heterogeneity / U. Schurr, A. Walter., U. Rascher // *Plant, Cell and Environment*. – 2006. – Vol.29. – Pp. 340–352. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01490.x
629. Scurlock, J.M.O. Terrestrial NPP: toward a consistent data set for global model evaluation / J.M.O. Scurlock, W. Cramer, R.J. Olson, W.J. Parton, S.D. Prince // *Ecological Applications*. – 1999. – Vol. 9. – Pp. 913–919. DOI: 10.1890/1051-0761(1999)009[0913:TNTACD]2.0.CO;2
630. Sellaro, R. Cryptochrome as a sensor of the blue/green ratio of natural radiation in *Arabidopsis* / R. Sellaro, M. Crepy, S.A. Trupkin, E. Karayekov, A.S. Buchovsky, C. Rossi, J.J. Casal, // *Plant Physiology*. – 2010. – Vol. 154. – P. 401–409. DOI: 10.1104/pp.110.160820.
631. Shadcbina, T.K. Leaf chlorophyll content as a possible diagnostic mean for the evaluation of plant nitrogen up-take from the soil / T.K. Shadcbina, V.V. Dmitrieva // *J. Plant Nutr.* – 1995. – Vol. 18, No 7. – Pp. 1427–1437.
632. Shafiq, I. Crop responses and management strategies under shade and drought stress / I. Shafiq, S. Hussain, B. Hassan, A. Raza, I. Ahmad, M. Asghar, Z. Wang, T. Tan, S.Li, Tan X., A. Ghafoor, A. Manaf, M. Ansar, F. Yang, W. Yang // *Photosynthetica*. – 2021. – Vol. 59. DOI: 10.32615/ps.2021.057.
633. Shangguan, Z.P, Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat / Z.P. Shangguan, M.G. Shao, J. Dyckmans, // *Journal of Plant Physiology*. – 2000. – Vol. 156. – P. 46–51.
634. Sharma, S.N. The genetic control of flag leaf length in normal and late sown durum wheat / S.N. Sharma, R.S. Sain, P.K. Sharma // *The Journal of Agricultural Science*. – 2003. – Vol. 141, Is. 3-4. – Pp. 323–331. DOI: 10.1017/S0021859603003642.

635. Shearman, V.J. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK / V.J. Shearman, R. Sylvester-Bradley, R.K. Scott, M.J. Foulkes // *Crop Science*. – 2005. – Vol. 45. – P. 175–185. DOI: 10.2135/cropsci2005.0175.
636. Sheehy, J.E. How the rice crop works and why it needs a new engine / J.E. Sheehy, A.B. Ferrer, P.L. Mitchell, A. Elmido-Mabilangan, P. Pablico, M.J.A. Dionora //, *Charting New Pathways to C4 Rice*: in JE Sheehy, PL Mitchell, B Hardy, eds. – Los Banos: International Rice Research Institute, 2007. – P. 3–26.
637. Shi, X.D. Effect of topping on the root activity and endogenous hormone content of cigar wrapper / X.D. Shi, Y.F. Liu, Z.Q. Wen // *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry*. – 2008. – Vol. 36. – Pp. 143–147.
638. Siebke, K. Assimilation images of leaves of *Glechoma hederacea*: analysis of non-synchronous stomata-related oscillations / Siebke K., Weis E. // *Planta*. – 1995a. – Vol. 196. – Pp. 155–165.
639. Siebke K. Imaging of chlorophyll-a fluorescence in leaves: topography of photosynthetic oscillations in leaves of *Glechoma hederacea* / Siebke K., Weis E. // *Photosynthesis Research*. – Vol. 45. – P. 225–237.
640. Silva, J.M. Photosynthesis in the water stressed C4 grass *Setaria sphacelata* is mainly limited by stomata with both rapidly and slowly imposed water deficits / Silva, J.M., Arrabaça, M.C. // *Physiologia Plantarum*. 2004. – Vol. 121. – Pp. 409–420. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2004.00328.x
641. Simkin, A.J. Multigene manipulation of photosynthetic carbon assimilation increases CO₂ fixation and biomass yield in tobacco / AJ Simkin, L McAusland, LR Headland, T Lawson, CA. Raines // *Journal of Experimental Botany*. – 2015. – Vol. 66, Is. 13. – Pp. 4075–4090. DOI: 10.1093/jxb/erv204.
642. Simpson, R.J. Nitrogen redistribution during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.): IV. development of a quantitative model of the translocation of nitrogen to the grain / R.J. Simpson, H. Lambers, M.J. Dalling // *Plant Physiology*. – 1983. – Vol. 71. Pp. 7–14. DOI: 10.1104/pp.71.1.7
643. Singh, S.K. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) under drought / S.K.

- Singh, K.R. Reddy // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2011. – Vol. 105. – Pp. 40–50. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2011.07.001
644. Skillman, J.B. Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark / J.B. Skillman // *Journal of Experimental Botany*. – 2008. – Vol. 59. – Pp. 1647–1661. DOI: 10.1093/jxb/ern029
645. Smith, D.M. Growth and function of the sugarcane root system / D.M. Smith, N.G. Inman-Bamber, P.J. Thorburn // *Field Crops Research*. – 2005. – Vol. 92. – Pp. 169–183. DOI:10.1016/J.FCR.2005.01.017
646. Smith, H. Light quality, photoperception, and plant strategy / H. Smith // *Annual Review of Plant Physiology*. – 1982. – Vol. 33. – Pp. 481–518. DOI: 10.1146/annurev.pp.33.060182.00240533, 481–518.
647. Smith, H. Phytochromes and light signal perception by plants –an emerging synthesis / H. Smith // *Nature*. – 2000. – Vol. 407. – Pp. 585–591. DOI: 10.1038/35036500
648. Smýkal P. Phylogeny, phylogeography and genetic diversity of the *Pisum* genus / P. Smýkal, G. Kenicer, A. Flavell, J. Corander, O. Kosterin, R. Redden, N. Ellis // *Plant Genetic Resources*. – 2011. – Vol. 9(1). – Pp. 4–18. DOI: 10.1017/S147926211000033X
649. Snoad, B.A. The effects of heterozygosity at the *af*, *st* and *tl* loci in peas / B.A. Snoad, L.M. Monti, L. Frusciante // *Theoretic and applied Genetic*. – 1985. – Vol. 71, Is. 1. – Pp. 39–43.
650. Song, Q. Optimal crop canopy architecture to maximise canopy photosynthetic CO₂ uptake under elevated CO₂ – a theoretical study using a mechanistic model of canopy photosynthesis / Q. Song, G. Zhang, X.-G. Zhu // *Functional Plant Biology*. – 2013. – Vol. 40. – Pp. 108–124. DOI: 10.1071/FP12056
651. Souza, R.P. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery / R.P. Souza, E.C. Machado, J.A. Silva et al. // *Environ. Exp. Bot.* – 2004. – Vol. 51. – Pp. 45–56. DOI: 10.1016/S0098-8472(03)00059-5

652. Specht, J.E. Soybean yield potential – a genetic and physiological perspective / J.E. Specht, D.J. Hume, S.V. Kumudini // *Crop Science*. – 1999. – Vol. 39, Is. 6. – Pp. 1560–1570. DOI:10.2135/cropsci1999.3961560x
653. Spitters, C.J.T. Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis. Part II. Calculation of canopy photosynthesis / C.J.T. Spitters // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 1986. – Vol. 38. – Pp. 231–242. DOI: 10.1016/0168-1923(86)90061-4
654. Spreitzer, R.J. Rubisco: structure, regulatory interactions, and possibilities for a better enzyme / R.J. Spreitzer, M.E. Salvucci // *Annual Review of Plant Biology*. – 2002. – Vol. 53. – Pp. 449–475. Doi: 10.1146/annurev.arplant.53.100301.135233
655. Stitt, M. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology / M Stitt, D. Schulze // *Plant, Cell and Environment*. – 1994. – Vol.17, Is.5. – Pp. 465–487.
656. Stitt, M. Interactions between sucrose synthesis and CO₂ fixation. IV. Temperature-dependent adjustment of the relation between sucrose synthesis and CO₂ fixation / M. Stitt, H.J. Grosse // *Plant Physiology*. – 1988. – Vol. 133. – Pp. 392-400.
657. Stitt, M. A plant for all seasons: alterations in photosynthetic carbon metabolism during cold acclimation in *Arabidopsis* / M. Stitt, V. Hurry // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2002. – Vol. 5. – Pp. 199–206. DOI: 10.1016/s1369-5266(02)00258-3
658. Strand, Å. Altering flux through the sucrose biosynthesis pathway in transgenic *Arabidopsis thaliana* modifies photosynthetic acclimation at low temperatures and the development of freezing tolerance / Å. Strand, C.H. Foyer, P. Gustafsson, P. Gardeström, V. Hurry // *Plant Cell Environment*. – 2003. – Vol. 26. – Pp. 523–535.
659. Strand, Å. Acclimation of *Arabidopsis* leaves developing at low temperatures. Increasing cytoplasmic volume accompanies increased activities of enzymes in the Calvin cycle and in the sucrose-biosynthesis pathway / Å. Strand, V. Hurry, S. Henkes, N. Huner, P. Gustafsson, P. Gardeström, M. Stitt // *Plant Physiology*. – 1999. – Vol. 119. – Pp. 1387–1397.
660. Streb, P. Divergent strategies of photoprotection in high-mountain plants / P. Streb, W. Shang, J. Feierabend, R. Bligny // *Planta*. – 1998. – Vol. 207. – Pp. 313–324.

661. Subbarao, G.V. Strategies for improving drought resistance in grain legumes / G.V. Subbarao, C. Johansen, A.E. Slinkard, R.C. Nageswara Rao, N.P. Saxena, Y.S. Chauhan, R.J. Lawn // *Critical Reviews in Plant Sciences*. – 1995. – Vol. 14(6). – Pp. 469–523. DOI: 10.1080/07352689509701933.
662. Sun, Z.W. Salt response of photosynthetic electron transport system in wheat cultivars with contrasting tolerance / Sun Z.W., L.K. Ren, J.W. Fan, Li Q., K.J. Wang, M.M. Guo, Wang L., Li J., G.X. Zhang, Z.Y. Yang, Chen F., Li X. // *Plant, Soil and Environment*. – 2016. – Vol. 62. – P. 515–521. DOI: 10.17221/529/2016-PSE.
663. Syme, J.R. Growth and yield of irrigated wheat varieties at several rates of nitrogen fertilizer / J.R. Syme // *Australian journal of experimental agriculture and animal husbandry*. – 1967. – Vol. 7. – Pp. 337–341.
664. Tafesse, E.G. Canopy architecture and leaf type as traits of heat resistance in pea / E.G. Tafesse, Th.D. Warkentin, R.A. Bueckert // *Field Crops Research*. – 2019. – Vol. 241. – 107561. DOI: 10.1016/j.fcr.2019.107561
665. Takano, Y. Curvilinear regressions of the leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Oryza* species / Y Takano, S Tsunoda // *Japanese Journal of Breeding*. – 1971. – Vol. 32. – Pp. 69–76.
666. Takei, K. Multiple routes communicating nitrogen availability from roots to shoots: A signal transduction pathway mediated by cytokinin / K. Takei, T. Takahashi, T. Sugiyama et al. // *Journal of Experimental Botany*. – 2002. – Vol. 53, Is. 370. – Pp. 971–977. DOI: 10.1093/jexbot/53.370.971.
667. Taub, D.R. Growth in elevated CO₂ protects photosynthesis against high-temperature damage / D.R. Taub, J.R. Seemann, J.S. Coleman // *Plant Cell Environment*. – 2000. – 23. Pp. 649–656. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00574.x
668. Terashima, I. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis / I. Terashima, K. Hikosaka // *Plant, Cell and Environment*. – 1995. – Vol. 18. – Pp. 1111–1128. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1995.tb00623.x
669. Terashima, I. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion / I. Terashima, Y.T. Hanba, Y.

- Tazoe et al. // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – Vol. 57, Is. 2. – Pp. 343–354. DOI: 10.1093/jxb/erj014
670. Terashima, I. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis / I. Terashima, Y.T.Hanba, D. Tholen et al. // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 155. – Pp. 108–116. DOI 10.1104/pp.110.165472
671. Terashima, I. Palisade tissue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts in spinach: biochemical and ultrastructural differences / I. Terashima, Y. Inoue // *Plant Cell Physiology*. – 1983. – Vol. 26. – Pp. 63–75.
672. Terashima, I. Intra-leaf and intracellular gradients in chloroplast ultrastructure of dorsiventral leaves illuminated from the adaxial or abaxial side during their development / I. Terashima, S. Sakaguchi, N. Hara // *Plant Cell Physiology*. – 1986. – Vol. 27. – Pp. 1023–1031.
673. Tezara, W. Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower / W. Tezara, V. Mitchell, S.P. Driscoll, D.W. Lawlor // *Journal of Experimental Botany*. – 2002. – Vol. 53. – Pp. 1781–1791. DOI: 10.1093/jxb/erf021
674. Tezara, W. Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray / W. Tezara, D. Martínez, E. Rengifo, A. Herrera // *Annals of Botany*. – 2003. – Vol. 92, Is. 6. – Pp. 757–765.
675. Thaler, P. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture / P. Thaler, L. Pages // *Plant and Soil*. – 1998. – Vol. 201. – Pp. 307–320. Doi: 10.1023/A:1004380021699
676. Tian, Y. Genetic mapping of a QTL controlling leaf width and grain number in rice / Y Tian, H Zhang, P Xu, X Chen, Y Liao, B Han, et al. // *Euphytica*. – 2015. – Vol. 202(1). – P. 1–11.
677. Tichá, I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7. Stomata density and sizes / I. Tichá // *Photosynthetica*. – 1982. – Vol. 16, Is. 3. – Pp. 375–471.
678. Tombesi, S. Relationship among night temperature, carbohydrate translocation and inhibition of grapevine leaf photosynthesis // S. Tombesi, I. Cincera, T. Frioni, V.

- Ughini, M. Gatti, A. Palliotti, S. Poni // *Environmental and Experimental Botany*. – Vol. 157. – 2019. – Pp. 293–298. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2018.10.023.
679. Thompson, L. Weather variability, climatic change and grain production / L. Thompson // *Crop Science*. – 1975. – Vol. 41. – Pp. 535–541.
680. Tsuchida-Mayama, T. Role of the phytochrome and cryptochromesignaling pathways in hypocotyl phototropism / T. Tsuchida-Mayama, T. Sakai, A. Hanada, Y. Uehara, T. Asami, S. Yamaguchi // *Plant Journal*. – 2010. – Vol. 62. – Pp. 653–662. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2010.04180.x
681. Uehlein, N. Function of Nicotianatabacumaquaporins as chloroplast gas poreschallenges the concept of membrane CO₂ permeability / N. Uehlein, B. Otto, D.T. Hanson, M. Fischer, N. McDowell, R. Kaldenhoff // *The Plant Cell*. – 2008. – Vol. 20. – Pp. 648–657. DOI: 10.1105/tpc.107.054023
682. Ugarte, C.C. Low red/far-red ratios delay spike and stem growth in wheat / C.C. Ugarte, S.A. Trupkin, H. Ghiglione, G. Slafer, J.J. Casal // *Journal of Experimental Botany*. – 2010. – Vol. 61, Is. 11. – Pp. 3151–3162. DOI: 10.1093/jxb/erq140
683. Untiedt, R. Effects of fungicide and insecticidemixtures on apple tree canopy photosynthesis, dark respirationand carbon economy / R. Untiedt, M.M. Blanke *Crop Protection*. – 2004. – Vol. 23. – Pp. 1001–1006. DOI: 10.1016/j.cropro.2004.02.012.
684. Urban, O. Ecophysiological controls over the net ecosystem exchange of mountain spruce stand. Comparison of the response in direct vs. diffuse solar radiation. / O Urban, D Janous, M Acosta, et al. // *Global Change Biology*. – 2007. – Vol. 13. – Pp. 157–168. DOI:10.1111/j.1365-2486.2006.01265.x
685. Urban, O. Impact of clear and cloudy sky conditionson the vertical distribution of photosynthetic CO₂ uptake within aspruce canopy / Urban O, Klem K, Acosta A, et al. // *Functional Ecology*. – 2012. – Vol. 16. Pp. 46–55. DOI: 10.2307/41428787
686. Valladares, F. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences / F. Valladares, Ü. Niinemets // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2008. – Vol. 39. – Pp. 237–257. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506

687. Valladares, F. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest / F. Valladares, S.J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima, R.W. Pearcy // *Ecology*. – 2000. – Vol. 81(7). – Pp. 1925–1936. DOI: 10.2307/177282
688. Vandenbussche, F. Reaching out of the shade / F. Vandenbussche, R. Pierik, F.F. Millenaar et al. // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2005. – Vol. 8. – Pp. 462–468. DOI: 10.1016/j.pbi.2005.07.007
689. Verhoeven, A.S. Close relationship between the state of the xanthophyll cycle pigments and photosystem II efficiency during recovery from winter stress / A.S. Verhoeven, W.W. III Adams, B. Demmig-Adams // *Physiologia Plantarum*. – 1996. – Vol. 96. – Pp. 567–576. DOI: 10.1034/j.1399-3054.1996.960404.x.
690. Voldeng, H.D. Physiological changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada / H.D. Voldeng, M.J. Morrison, E.R. Cober // *Agronomy Journal*. – 1999. – Vol. 91. – Pp. 685–689. DOI: 10.2134/agronj1999.914685x
691. von Caemmerer, S. Steady-state models of photosynthesis / S. von Caemmerer // *Plant, Cell and Environment*. – 2013. – Vol. 36. – Pp. 1617–1630. DOI: 10.1111/pce.12098
692. von Caemmerer, S. Biochemical models of leaf photosynthesis / S. von Caemmerer. – Collingwood: CSIRO Publishing, 2000. – 165 p.
693. Walter, A. Dynamics of leaf and root growth – endogenous control versus environmental impact / A. Walter, U. Schurr // *Annals of Botany*. – 2005. – Vol. 95, Is. 6. – P. 891–900. DOI: 10.1093/aob/mci103.
694. Walter, A. Expansion dynamics, metabolite composition and substance transfer of the primary root growth zone of *Zea mays* L. grown in different external nutrient availabilities / A. Walter, R. Feil, U. Schurr // *Plant, Cell and Environment*. – 2003. – Vol. 26. – Pp. 1451–1466. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2003.01068.x
695. Walter, A. Spatio-temporal dynamics of expansion growth in roots: automatic quantification of diurnal course and temperature response by digital image sequence processing / A. Walter, H. Spies, S. Terjung, R. Küsters, N. Kirchgeßner, U. Schurr //

- Journal of Experimental Botany. – 2002. – Vol. 53, Is. 369. – Pp. 689–698. DOI: 10.1093/jexbot/53.369.689
696. Wand, S.J.E. Responses of wild C₄ and C₃ grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions / S.J.E. Wand, G.F. Midgley, M.H. Jones, P.S. Curtis // *Global Change Biology*. – 1999. – Vol. 5. – Pp. 723–741. DOI: 10.1046/j.1365-2486.1999.00265.x
697. Wang, B. Effect of N fertilizers on root growth and endogenous hormones in strawberry / B. Wang, T. Lai, Q.W. Huang et al. // *Pedosphere*. – 2009. – Vol. 19. – Pp. 86–95. DOI: 10.1016/S1002-0160(08)60087-9
698. Wang, D. Cool C₄ photosynthesis: pyruvate Pi dikinase expression and activity corresponds to the exceptional cold tolerance of carbon assimilation in *Miscanthus × giganteus* / D. Wang, A.R. Jr. Portis, S.P. Moose, S.P. Long // *Plant Physiology*. – 2008. – Vol. 148. – Pp. 557–567.
699. Wang, L. Regulatory mechanisms underlying C₄ photosynthesis / L. Wang, R.B. Peterson, T.P. Brutnell // *New Phytologist*. – 2011. – Vol. 190. – Pp. 9–20.
700. Wang S.W. Comparative study on photoinhibition between two wheat genotypes / S.W. Wang, C.C. Xu, K.Z. Bai et al. // *Acta Botanica Sinica*. – 2000. – Vol. 42(12). – P. 1300–1303.
701. Wang, Y.P. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy. I: model description and comparison with a multi-layered model / Y.P. Wang, R. Leuning // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 1998. – Vol. 91. – Pp. 89–111.
702. Wang, Y.Q. Study on the relation between leaf area, photosynthetic rate and yield of wheat / Y.Q. Wang, X.H. Yang, B. Li et al. // *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*. – 2008. – Vol. 23. – Pp. 10–15. [In Chinese]
703. Wang D. Effects of elevated CO₂ on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C₃, C₄, and CAM species / D. Wang, S.A. Heckathorn, D. Barua, et al. // *American Journal of Botany*. – 2008. – Vol. 95. – Pp. 165–176. DOI: 10.3732/ajb.95.2.165

704. Watanabe, T. Photosynthesis and translocation of assimilates in rice plants following phloem feeding by the planthopper *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae) / T. Watanabe, H. Kitagawa, // *Journal of Economic Entomology*. – 2000. – Vol. 93, No. 4. – Pp. 1192–1198. DOI: 10.1603/0022-0493-93.4.1192
705. Waters, S.P. Nitrogen redistribution during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.): I. Peptidehydrolase activity and protein breakdown in the flag leaf, glumes and stem / S.P. Waters, M.B. Peoples, R.J. Simpson, M.J. Dalling // *Planta*. – 1980. – Vol. 148, Is. 5. – Pp. 422–428.
706. Watson, D.J. Physiological causes of differences in grain yield between varieties of barley / D.J. Watson, G.N. Thorne // *Annals of Botany*. – 1958. – Vol. 22. – Pp. 321–351.
707. Way, D.A. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology / D.A. Way, R.W. Pearcy // *Tree Physiology*. – 2012. – Vol. 32, Is. 9. – Pp. 1066–1081. DOI: 10.1093/treephys/tps064
708. Wechsung, F. Photosynthesis and conductance of spring wheat ears: field response to free-air CO₂ enrichment and limitations in water and nitrogen supply / F. Wechsung, Garcia, R.L., Wall, G.W., Kartschall, T., Kimball, B., Michaelis, P., Pinter, P.J., Jr., Wechsung, G., Grossman-Clarke, S., Lamorte, R.L., Adamsen, F.J., Leavitt, S.W., Thompson, T.L., Matthias, A.D., Brooks, T.J. // *Plant Cell Environment*. – 2000. – Vol. 23. – Pp. 917–929. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2000.00603.x
709. Werner, C. Effects of photoinhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model / C. Werner, R.J. Ryel, O. Correia, W. Beyschlag // *Plant Cell Environment*. – 2001. – Vol. 24, Is. 1. – Pp. 27–40. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2001.00651.x
710. Whippo, C.W. Second positive phototropism results from coordinated co-action of the phototropins and cryptochromes / C.W. Whippo, R.P. Hangarter // *Plant Physiology*. – 2003. – Vol. 132. – Pp. 1499–1507. DOI: 10.1104/pp.102.018481.
711. Whitney, S.M. Construction of a tobacco master line to improve Rubisco engineering in chloroplasts / S.M. Whitney, R.E. Sharwood // *Journal of Experimental Botany*. – 2008. – Vol. 59. – Pp. 1909–1921. DOI: 10.1093/jxb/erm311

712. Whitney, S.M. Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO₂-sequestering enzyme, Rubisco / S.M. Whitney, R.L. Houtz, H. Alonso // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 155. – Pp. 27–35. DOI: 10.1104/pp.110.164814.
713. Wilcox, J.R. Sixty years of improvement in publicly developed elite soybean lines / J.R. Wilcox // *Crop Science*. – 2001. – Vol. 41. – Pp. 1711–1716.
714. Wingler, A. The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes / A. Wingler, W.P. Quick, R.A. Bungard, et al. // *Plant Cell Environment*. – 1999. – Vol. 22. – Pp. 361–373.
715. Wong, S. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity / S. Wong, I. Cowan, G. Farquhar // *Nature*. – 1979. – Vol. 282. – Pp. 424–426. DOI: 10.1038/282424a0
716. Wong, S.C. Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of CO₂ during ontogeny / S.C. Wong, I.R. Cowan, G.D. Farquhar // *Plant Physiology*. – 1985. – Vol. 78. – Pp. 821–825.
717. Wright, I.J. The worldwide leaf economics spectrum / I.J. Wright, P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, et al. // *Nature*. – 2004. – Vol. 428. – Pp. 821–827. DOI: 10.1038/nature02403
718. Wurbs, A.A. Einfluss der Temperatur und Wasserversorgung auf die Trockenmasseverteilung bei Winterweizen unter Feldbedingungen / A.A. Wurbs // *Archiv Acker- und Pflanzenbau und Bodenkunde*. – 1986. – Vol. 30, No 2. – Pp. 81–89.
719. Xu, H. Canopy photosynthesis capacity and the contribution from different organs in high-yielding winter wheat / H. Xu, J. Zhao // *Acta Agronomica Sinica*. – 1995. – Vol. 21 (2). – Pp. 204–209.
720. Yamori, W. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation / W. Yamori, K. Hikosaka, D.A. Way // *Photosynthesis Research*. – 2014. – Vol. 119. – Pp. 101–117. DOI: 10.1007/s11120-013-9874-6

721. Yamori, W. Rubisco activase is a key regulator of non-steady-state photosynthesis at any leaf temperature and, to a lesser extent, of steady-state photosynthesis at high temperature / W. Yamori, C. Masumoto, H. Fukayama, A. Makino // *The Plant Journal*. – 2012. – Vol. 71. – Pp. 871–880. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2012.05041.x
722. Yang, X.H. Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions / X.H. Yang, X.Y. Chen, Q.Y. Ge et al. // *Plant Science*. – 2006. – Vol. 171, Is. 3. – Pp. 389–397. DOI: 10.1016/j.plantsci.2006.04.010
723. Yang, X.H. Evolution of root characters of soybean varieties of different ages. / X.H. Yang, Z.P. Wu, G.D. Zhang // *Scientia Agricultura Sinica*. – 2001. – Vol. 34. – Pp. 292–295. [In Chinese]
724. Yao, L. Nodule number fresh weight and volume of soybean cultivars over the years in Jilin province / L. Yao, K.Z. Xu, Z.A. Zhang et al. // *Chinese journal of oil crop sciences*. – 2009. – Vol. 31. – Pp. 196–201.
725. Yin, Y. Photosystem II photochemistry, photoinhibition, and the xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves / Y. Yin, S.M. Li, W.Q. Liao et al. // *Journal of Plant Physiology*. – 2010. – Vol. 167, Is. 12. – P. 959–966. DOI: 10.1016/j.jplph.2009.12.021
726. Zhang, H. Regulation of Arabidopsis root development by nitrate availability / H. Zhang, B.G. Forde // *Journal of Experimental Botany*. – 2000. – Vol. 51, Is. 342. – P. 51–59. DOI: 10.1093/jexbot/51.342.51
727. Zhang, R. Pm67, a new powdery mildew resistance gene transferred from *Dasypyrum villosum* chromosome 1 V to common wheat (*Triticum aestivum* L.) / R. Zhang, Ch. Xiong, H. Mu, R. Yao, X. Meng, L. Kong, L. Xing, J. Wu, Y. Feng, A. Cao // *The Crop Journal*. – 2020. – Vol. 9(4). DOI: 10.1016/j.cj.2020.09.012
728. Zhang, S.Q. The research advance of water use efficiency in plants / S.Q. Zhang, L. Shan // *Agricultural Research Arid Areas*. – 2002. – Vol. 20. – P. 1–5.
729. Zhang, Y. Genetic improvement of root growth contributes to efficient phosphorus acquisition in maize (*Zea mays* L.) / Y. Zhang, F. Chen, X. Chen et al. // *Journal of Integrative Agriculture*. – 2013. – Vol. 12(6). – Pp. 1098–1111. DOI: 10.1016/S2095-3119(13)60489-X.

730. Zhu, C.-W. Elevated CO₂ concentration enhances the role of the ear to the flag leaf in determining grain yield of wheat / C.-W. Zhu, J.-G. Zhu, G. Liu, Q. Zeng, Z.-B. Xie, J. Pang, Z.-Z. Feng, H.-Y. Tang, L. Wang // *Photosynthetica*. – 2008. – Vol. 46 (2). – Pp. 318–320. DOI: 10.1007/s11099-008-0059-z
731. Zhu, X.G. Optimizing the distribution of resources between enzymes of carbon metabolism can dramatically increase photosynthetic rate: a numerical simulation using an evolutionary algorithm / X.G. Zhu, E. de Sturler, S.P. Long // *Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 145. – Pp. 513–526. DOI: 10.1104/pp.107.103713
732. Zhu, X.G. Improving photosynthetic efficiency for greater yield / X.G. Zhu, S.P. Long, D.R. Ort // *Annual Review of Plant Biology*. – 2010. – Vol. 61. – Pp. 235–261. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042809-112206
733. Zhu, X.G. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? / X.G. Zhu, S.P. Long, D.R. Ort // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2008. – Vol. 19, Is. 2. – Pp. 153–159. DOI: 10.1016/j.copbio.2008.02.004.
734. Zhu, X.G. The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies: a theoretical analysis / X.G. Zhu, D.R. Ort, J. Whitmarsh, S.P. Long // *Journal of Experimental Botany*. – 2004a. – Vol. 55, Is. 400. – P. 1167–1175. DOI: 10.1093/jxb/erh141
735. Zhu, X.G. Would transformation of C₃ crop plants with foreign Rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis / X.G. Zhu, A.R. Jr. Portis, S.P. Long // *Plant, Cell and Environment*. – 2004b. – Vol. 27. – P. 155–165. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2004.01142.x

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А
Погодные условия в годы проведения исследования

Год	Месяц				
	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август
Температура воздуха, °С					
2010 г.	-	17,2	21,0	25,4	24,0
2011 г.	6,9	15,6	19,4	21,5	18,3
2012 г.	-	16,8	17,7	21,3	18,8
2013 г.	-	18,0	19,8	18,8	19,0
2014 г.	8,0	16,9	16,3	20,9	19,8
2015 г.	6,7	15,1	18,4	19,2	18,7
2016 г.	9,1	14,3	18,1	20,9	19,9
2017 г.	7,7	12,6	15,8	18,1	19,9
2018 г.	8,3	17,0	18,0	20,4	19,8
2019 г.	8,7	16,2	20,7	17,3	17,2
2020 г.	6,3	11,1	20,0	18,7	-
Средняя многолетняя	6,2	13,8	16,8	18,0	17,0
Осадки, мм					
2010 г.	8,0	43,8	31,9	19,8	25,3
2011 г.	25,4	47,9	64,5	123,7	126,8
2012 г.	-	15,9	93,6	59,5	70,5
2013 г.	-	64,3	68,5	49,5	33,2
2014 г.	56,3	15,9	93,6	59,5	70,5
2015 г.	41,6	64,7	38,3	68,5	8,2
2016 г.	74,6	63,2	68,4	127,6	105,9
2017 г.	8,7	54,0	59,8	142,4	87,2
2018 г.	32,0	32,0	17,0	109,0	16,0
2019 г.	23,5	105,9	37,6	85,9	37,8
2020 г.	18,0	74,6	74,2	120,9	-
Средняя многолетняя	42,0	51,0	73,0	81,0	63,0

Приложение Б

Характеристика основного опытного материала

Б 1 – Характеристика основного опытного материала озимой пшеницы

Название сорта	Год районирования	Оригинатор сорта	Регион допуска
Московская 39	1999	ФГБНУ Московский НИИСХ «Немчиновка» ФГБНУ Рязанский НИИСХ ФГБНУ Владимирский НИИСХ ООО «Агрокомплекс – Н»	2, 3, 4, 5, 7, 9, 12
Память Федина	1993	ФГБНУ Московский НИИСХ «Немчиновка»	3
Московская 56	2008	ФГБНУ Московский НИИСХ «Немчиновка» ООО «Агрофирма Ямашевская»	3, 4, 5
Немчиновская 57	2009	ФГБНУ Московский НИИСХ «Немчиновка»	3
Немчиновская 17	2013	ФГБНУ Московский НИИСХ «Немчиновка»	3
Московская 40	2011	ФГБНУ Московский НИИСХ «Немчиновка»	3, 5
Жемчужина Поволжья	2007	ФГБНУ НИИСХ Юго-Востока	4, 7, 8, 9
Саратовская 17	2009	ФГБНУ НИИСХ Юго-Востока	7, 8
Губернатор Дона	2008	ФГБНУ ДЗ НИИСХ	5, 6, 7, 8, 9
Донэра	2015	ФГБНУ ДЗ НИИСХ	5, 6, 7, 8
Октава 15	-	ФГБНУ ДЗ НИИСХ	
Аскет	2011	ФГБНУ ВНИИЗК зерноград	6, 8
Донской сюрприз	2003	ФГБНУ ВНИИЗК зерноград	5, 6, 8
Белгородская 16	2009	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ	5
Майская юбилейная	2014	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ	5
Казачья	-	ФГБНУ Белгородский НИИСХ	
Ариадна	2008	ФГБНУ Белгородский НИИСХ	5
Поволжская 86	1999	ФГБНУ Поволжский НИИСХ	7, 9
Лютесценс 3608	-	ФГБНУ Поволжский НИИСХ	
Богатка	-	Беларусь	
Финезия	-	Беларусь	
Крастал	2009	ФГБНУ Воронежский НИИСХ ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	5
Черноземка 115	2011	ФГБНУ Воронежский НИИСХ ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	5, 7
Багира	2013	ФГБНУ Ставропольский НИИСХ	6
Анисимовка	-	ФГБНУ Ставропольский НИИСХ	
Джангаль	2008	ФГБНУ Ершовская ОСОЗ НИИСХ Юго-Востока	8
Глафира	-	ФГБНУ Рязанский НИИСХ	
Ангелина	2006	ФГБНУ Рязанский НИИСХ	3
Антонина	2016	ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	6, 8
Бригада	2012	ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	6, 8
Курень	2012	ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	6
Морозко	2015	ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	6
Табор	2013	ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	6
Трио	2013	ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	6
Юка	2012	ФГБНУ Краснодарский НИИСХ	6

Приложение Б

Б 2 – Характеристика основного опытного материала яровой пшеницы

Название сорта	Год районирования	Оригинатор сорта	Регион допуска
Агата	2014	ФГБНУ Рязанский НИИСХ	3
Злата	2009	ФГБНУ Московский НИИСХ (Немчиновка) ФГБНУ Владимирский НИИСХ	1,2,3,4,7
Эстер	2004	ФГБНУ Московский НИИСХ (Немчиновка)	2,4,7
Любава	2012	ФГБНУ Московский НИИСХ (Немчиновка)	3
Йолдыз	2015	ФГБНУ Татарский НИИСХ	4,5,7
Ладья	<i>Передан в государственное сортоиспытание</i>		
Золотая	<i>Передан в государственное сортоиспытание</i>		
Вольнодонская	2003	ФГБНУ ДЗНИИСХ	6,8
Донская элегия	2009	ФГБНУ ДЗНИИСХ	5,6,7,8,9
Донэла М	<i>Передан в государственное сортоиспытание</i>		
Саур	2017	ФГБНУ ДЗНИИСХ	4
Хайкар	<i>Передан в государственное сортоиспытание</i>		
Ульяновская 101	2012	ФГБНУ Ульяновский НИИСХ	7,9
Прохоровка	1996	ФГБНУ Ершовская ОСОЗ НИИСХ Юго-Востока ЗАО «Павловская машинно- технологическая станция» ФГБНУ Курганский НИИСХ	5,6,7,8
Воронежская 20	<i>Передан в государственное сортоиспытание</i>		
Черноземоуральская	<i>Передан в государственное сортоиспытание</i>		
Добрыня	2002	ФГБНУ НИИСХ Юго-Востока	8
Аннушка	2007	ФГБНУ НИИСХ Юго-Востока	8
Дарья	2006	Липецкая сортоиспытательная станция ФГБНУ ВНИИЗБК	2,3,5
Марина	2009	ФГБНУ Самарский НИИСХ	7,9

Приложение Б

Б 3 – Характеристика опытного материала сои

Сорта	Год р-ния	Оригинатор сорта	Регион допуска
Белгородская 48	1992	ФГОУ ВПО Белгородская Государственная С.-Х. Академия, Белгородская обл.	5
Воронежская 31	2005	ФГОУ ВПО ВГАУ им. К.Д.Глинки, г. Воронеж	5
Ланцетная	2005	ВНИИЗБК, г. Орел.	3, 5
Свапа	2008	ВНИИЗБК, г. Орел.	5
Магева	1991	ГУ РЯЗАНСКИЙ НИПТИ АПК, Рязанская обл.	3, 4, 5, 7, 9
Окская	1995	ГУ РЯЗАНСКИЙ НИПТИ АПК, Рязанская обл.	3, 4, 5, 7
Ясельда	2004	ООО «СОЯ-СЕВЕР КО», г. Минск.	2, 3, 5
Припять	2007	ООО «СОЯ-СЕВЕР КО», г. Минск.	3, 5

Б 4 – Характеристика основного опытного материала сои

Название сорта	Год районирования	Оригинатор сорта	Регион допуска
Зуша	2015	ФГБНУ ВНИИЗБК, Шатиловская СХОС	5
Славяночка	2017	ФГБНУ ДЗНИИСХ, ООО «Казачка»	5, 7
Казачка	2014	ФГБНУ ДЗНИИСХ, ООО «Казачка»	5
Виктория	2017	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ	5
Белгородская 7	2011	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ	5
Белгородская 8	2013	ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ	5
Самер 4	2017	ФГБНУ Самарский НИИСХ, ФГБНУ Ершовская ОСОЗ НИИСХ Юго-Востока	7
Самер 5	2017	ФГБНУ Самарский НИИСХ, ФГБНУ Ершовская ОСОЗ НИИСХ Юго-Востока	7

Приложение Б

Б 5 – Характеристика основного опытного материала сои

Название сорта	Год районирования	Оригинатор сорта	Регион допуска
Самер 2	2008	ФГБНУ Самарский НИИСХ, ФГБНУ Ершовская ОСОЗ НИИСХ Юго-Востока	7
Георгия	2017	ФГБНУ Рязанский НИИСХ	4, 5
Мезенка	2016	ФГБНУ ВНИИЗБК	5, 10
Ланцетная	2005	ФГБНУ ВНИИЗБК, ФГБОУ ВО Белгородский ГАУ	3, 5
Осмось	2018	ФГБНУ ВНИИЗБК	5
Красивая Меча	2011	ФГБНУ ВНИИЗБК	5

Б 6 – Характеристика основного опытного материала гороха посевного

Название сорта	Год районирования	Оригинатор сорта	Регион допуска
Фараон	2008	ФГБНУ ВНИИЗБК	3, 5, 6, 7, 8
Гамбит	2016	ООО «Семенной стандарт»	5
Спартак	2009	ФГБНУ ВНИИЗБК	3,4,5,6,7,12
Темп	2010	ФГБНУ ВНИИЗБК	3, 5
Кадет	2014	ФГБНУ «Федеральный Ростовский аграрный научный центр», ООО «Казачка»	5, 6, 7
Оптимус	2015	ФГБНУ ВНИИЗБК	2

Приложение Б

Б 7 – Характеристика основного опытного материала гороха посевного

Название сорта	Год районирования	Оригинатор сорта	Регион допуска
Местные сортопопуляции (Орловские)			
К-1691 (пелюшка)	Местная	Коллекция ВИР	5
Старые сорта (селекции 1930-1990 гг.)			
Капитал	1930	Швеция	3,5
Норд	1991	ФГБНУ ВНИИЗБК	3,5,6,8
Современные сорта и генотипы (селекции 1990-2010 гг.)			
Фараон	2008	ФГБНУ ВНИИЗБК	3,5,6,7,8,9
Темп	2010	ФГБНУ ВНИИЗБК	3,5
Спартак	2009	ФГБНУ ВНИИЗБК	3,4,5,6,7,9
Алла (пелюшка)	2001	ФГБНУ ВНИИЗБК	3,8,10
Рас 657/7	-	ФГБНУ ВНИИЗБК	-
Лу 153-06	-	ФГБНУ ВНИИЗБК	-

Приложение В

Показатели фотосинтетической деятельности у сортов яровой пшеницы

В 1 – Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) у сортов яровой пшеницы по фазам роста, 2017 г.

Сорт	Фазы роста						Среднее за вегетацию
	Кущение	Трубкование (выход в трубку)	Колошение	Молочная спелость	Молочно-восковая спелость	Конец молочно-восковой спелости	
Йолдыз	16,64	21,07	16,89	15,36	13,68	10,42	15,68
Добрыня	15,75	21,67	16,83	15,70	11,28	6,57	14,63
Хайкар	12,63	20,89	16,13	16,35	11,35	9,31	14,44
Злата	13,33	21,87	15,17	12,77	12,11	8,60	13,98
Золотая	12,14	22,49	15,49	12,45	12,40	8,73	13,95
Донэла М	13,74	22,13	17,17	12,79	11,55	6,01	13,90
Саур	9,30	19,30	16,30	13,52	14,13	10,44	13,83
Любава	14,15	17,96	18,49	12,20	10,56	9,24	13,77
Дарья	13,81	20,22	15,82	11,68	12,19	8,39	13,69
Черно-земоуральская	12,73	20,83	16,52	14,51	13,06	4,36	13,67
Эстер	11,16	22,33	15,31	14,88	11,86	5,97	13,59
Агата	15,62	21,64	17,87	11,19	8,08	6,54	13,49
Ульяновская 101	9,56	19,91	17,02	14,11	12,36	6,77	13,29
Воронежская 20	12,99	17,33	16,25	12,80	12,03	8,25	13,28
Донская элегия	10,20	20,22	15,55	10,82	15,16	7,18	13,19
Прохоровка	12,48	18,60	17,77	12,38	8,22	6,73	12,70
Аннушка	12,40	18,82	16,28	12,07	9,54	5,80	12,49
Вольнодонская	8,58	22,80	15,09	11,12	13,04	3,66	12,38
Ладья	13,46	16,19	16,12	11,26	10,33	6,78	12,36
Марина	11,09	17,33	16,13	9,65	10,13	9,58	12,32
Среднее по сортам	12,59	20,18	16,41	12,88	11,65	7,47	13,53
НСР ₀₅	1,43	1,78	1,54	1,64	1,36	1,03	-

Приложение В

В 2 – Интенсивность фотосинтеза (мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) листьев
у сортов яровой пшеницы в разные годы исследования, фаза молочной спелости

Сорта	Годы исследования					Среднее
	2016	2017	2018	2019	2020	
Агата	7,02	11,19	-	-	-	9,11
Злата	4,70	12,77	11,32	13,98	12,47	11,05
Эстер	4,21	14,88	-	-	-	9,55
Любава	3,42	12,20	-	-	-	7,81
Вольнодонская	8,26	11,12	13,13	14,97	-	11,87
Донская элегия	5,38	10,82	11,11	15,31	-	10,66
Донэла М	8,25	12,79	21,42	11,49	-	13,49
Ульяновская 101	9,17	14,11	-	-	-	11,64
Воронежская 20	8,80	12,80	9,55	17,15	13,50	12,36
Черноземоуральская	8,28	14,51	-	-	-	11,40
Тулайковская надежда	7,61	-	16,68	12,50	-	12,26
Арсея	-	-	11,17	15,62	13,75	13,51
Ульяновская 105	-	-	10,74	-	15,24	12,99
Хугорянка	-	-	13,21	12,42	-	12,82
Триада	-	-	9,99	10,68	13,09	11,25
Лиза	-	-	11,83	8,73	12,06	10,87
Среднее	6,83	12,72	12,83	13,79	13,61	11,45
НСР ₀₅	0,97	1,14	1,21	1,17	1,05	-

Приложение Г
Показатели фотосинтетической деятельности у сортов озимой пшеницы

Г 1 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ)
у сортов озимой пшеницы по фазам роста, 2017 г.

Сорт	Фазы роста ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с					
	Кущение	Трубкавание (выход в трубку)	Коло- шение	Цвете- ние	Молочная спелость (налив)	Молочно- восковая спелость
Московская 39	21,23	19,66	15,20	15,20	18,71	16,41
Память Федина	18,59	18,11	17,39	18,71	15,73	17,14
Московская 56	20,66	-	17,86	13,72	13,04	12,07
Немчиновская 57	18,76	-	16,45	18,06	12,86	11,84
Немчиновская 17	18,58	14,58	14,72	20,15	14,66	15,79
Московская 40	18,69	15,81	15,33	16,27	11,74	13,12
Жемчужина Поволжья	18,66	19,15	11,19	13,14	10,95	11,57
Саратовская 17	20,02	21,11	17,02	13,53	10,51	8,99
Губернатор Дона	20,99	17,56	16,84	12,95	12,22	12,42
Донэра	13,19	18,21	19,48	13,39	12,14	11,13
Октава 15	11,18	18,48	17,23	17,96	10,42	14,89
Аскет	9,69	13,59	15,72	16,19	12,74	10,11
Донской сюрприз	5,59	15,56	15,65	19,14	10,97	11,49
Белгородская 16	9,61	17,70	15,31	14,36	11,45	10,50
Майская юбилейная	8,64	16,37	16,93	15,28	10,32	10,43
Казачья	11,27	19,84	16,83	15,79	12,21	11,40
Ариадна	11,39	18,79	15,38	16,63	13,27	9,75
Поволжская 86	13,98	16,19	19,66	18,20	19,22	11,87
Лютесценс 3608	14,62	17,92	19,61	20,83	20,66	15,71

Приложение Г
Г 1 (продолжение)– Интенсивность фотосинтеза (ИФ)
у сортов озимой пшеницы по фазам роста, 2017 г.

Сорт	Фазы роста и развития ИФ, мкмоль СО ₂ /м ² с					
	Кущение	Трубкование (выход в трубку)	Колошение	Цветение	Молочная спелость (налив)	Молочно- восковая спелость
Богатка	11,68	18,48	18,51	19,12	18,23	16,12
Финезия	11,23	15,46	19,83	17,87	18,74	14,22
Крастал	13,86	17,29	17,07	18,77	18,78	15,12
Черноземка 115	9,47	19,81	20,05	18,36	19,52	14,98
Багира	6,91	16,47	16,45	18,06	18,40	13,17
Анисимовка	6,78	15,91	18,23	15,81	14,80	9,70
Джангаль	10,31	18,89	16,43	20,95	21,32	14,30
Глафира	10,79	16,78	15,04	20,35	16,83	8,61
Ангелина	8,46	16,81	17,00	16,20	17,79	11,31
Антонина	10,21	18,01	25,11	16,83	18,36	11,96
Бригада	12,85	17,14	15,44	22,46	21,51	16,64
Курень	6,62	16,76	18,92	16,64	18,77	11,30
Морозко	10,09	15,51	15,42	18,04	19,37	14,40
Табор	11,82	16,19	16,61	17,55	17,93	11,93
Трио	13,54	16,83	16,90	19,95	25,63	16,02
Юка	12,63	15,38	19,45	16,86	17,60	18,01
Среднее	12,93	16,5	17,15	17,24	15,93	12,98
НСР ₀₅	1,04	1,32	1,37	1,39	1,24	1,03

Приложение Г

Г 2 – Интервал варьирования (ИВ) интенсивности фотосинтеза (ИФ, $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$)
 листьев у сортообразцов озимой пшеницы различных селекционных учреждений России,
 фаза плодообразования

Группа	Кол-во образцов	2015 год		2016 год		2017 год	
		ИФ	ИВ	ИФ	ИВ	ИФ	ИВ
Московский НИИСХ	9	13,52	8,49-18,41	8,25	7,41-10,30	14,45	11,74-18,71
Белгородский НИИСХ	2	-	-	8,05	8,05	12,74	12,21-13,27
Белгородский ГАУ	2	-	-	-	-	10,89	10,32-11,45
Воронежский НИИСХ	2	-	-	6,67	6,67	19,15	18,78-19,52
Краснодарский НИИСХ	7	9,47	5,91-12,70	6,65	3,99-8,49	20,14	17,60-21,51
ФГБНУ Юго-востока	2	-	-	-	-	10,73	10,51-10,95
ФГБНУ ДЗНИИСХ	3	-	-	-	-	11,59	10,42-12,22
ФГБНУ ВНИИЗК Зерноград	2	-	-	-	-	11,86	10,97-12,74
Поволжский НИИСХ	2	-	-	-	-	19,94	19,22-20,66
Самарский НИИСХ	1	2,36	2,36	7,45	7,45	-	-
Ставропольский НИИСХ	2	-	-	-	-	16,60	14,80-18,40
Ершовская опытная станция	1	-	-	-	-	21,32	21,32
Рязанский НИИСХ	2	-	-	-	-	17,31	16,83-17,79
ВНИИЗК	1	-	-	-	-	18,36	18,36
Беларусь	2	-	-	-	-	18,46	18,23-18,74

Приложение Г

Г 3 – Интенсивность фотосинтеза листьев (ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) в зависимости от интенсивности освещения у сортов озимой пшеницы, 2017 г.

Сорт	Интенсивность освещения, $\mu\text{моль (квантов)}/\text{м}^2\text{с}$					
	300	700	1000	1500	1700	2000
Московская 40	8,05	13,34	15,99	17,02	17,16	17,06
Немчиновская 57	7,47	12,49	14,08	14,79	15,87	15,04
Немчиновская 17	9,51	16,92	18,64	20,63	20,24	22,10
Ариадна	8,61	12,72	15,29	18,16	19,43	19,56
Белгородская 16	7,90	12,18	14,07	14,55	14,75	16,97
Губернатор Дона	8,04	14,16	18,91	17,17	17,85	19,23
Среднее	8,26	13,64	16,16	17,05	17,55	18,33
НСР ₀₅	0,57	1,09	1,45	1,36	1,58	1,65

Приложение Г

Г 4 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ), интенсивность транспирации (ИТ), устьичная проводимость (УП) и температура листа ($^{\circ}\text{C}$) у сортов озимой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, 2017 г.

Вариант/ сорт	ИФ, $\mu\text{моль}$ $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$	ИТ, ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$	Температура листа, ($^{\circ}\text{C}$)	УП, $\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$	
				УП по H_2O	УП по CO_2
Родительские формы					
Московская 40	15,29	5,02	25,5	0,50	0,32
Немчиновка 17	13,81	5,22	25,2	0,56	0,36
Немчиновка 57	11,22	4,40	25,5	0,42	0,27
Устивица	8,39	4,95	25,2	0,60	0,38
Ариадна	11,27	5,04	25,4	0,54	0,35
Черноземка 88	10,41	4,66	25,5	0,49	0,31
Коханка	10,37	5,70	25,3	0,73	0,47
Свиданок Михайлов.	10,19	4,93	25,3	0,55	0,35
Конкурсное сортоиспытание					
Д-9	7,78	4,14	25,4	0,41	0,26
Майская юбилей.	10,18	4,83	25,4	0,48	0,31
Д-15	9,37	4,50	25,3	0,47	0,30
Д-19	9,55	5,07	25,4	0,52	0,33
Альтера (st)	12,30	6,09	25,3	0,70	0,45
8/14	7,75	4,03	25,3	0,39	0,25

Приложение Г

Г 4 (продолжение) – Интенсивность фотосинтеза (ИФ), интенсивность транспирации (ИТ), устьичная проводимость (УП) и температура листа ($^{\circ}\text{C}$) у сортов озимой пшеницы в фазу молочно-восковой спелости, 2017 г.

Вариант/ сорт	ИФ, μмоль CO ₂ /м ² с	ИТ, ммоль H ₂ O/м ² с	Температура листа, ($^{\circ}\text{C}$)	УП, моль /м ² с	
				УП по H ₂ O	УП по CO ₂
Плюша	9,22	5,18	25,4	0,56	0,36
№10-КСИ 8	14,20	7,21	25,1	1,00	0,64
№11-КСИ 14	7,81	4,06	25,3	0,41	0,26
№12-КСИ 16	8,86	4,47	25,3	0,45	0,29
№14 КСИ 17	7,71	3,69	25,3	0,37	0,24
№15 КСИ 19	9,39	4,31	25,3	0,44	0,28
№16 КСИ 20	7,70	4,13	25,3	0,40	0,26
№17 КСИ 22	7,15	4,31	25,3	0,42	0,27
№18 КСИ 24	9,78	5,99	25,2	0,74	0,47
№20 ПСИ 28	7,98	4,90	25,3	0,53	0,34
№21 ПСИ 30	6,78	3,76	25,2	0,37	0,24
№22 ПСИ 37	10,44	6,57	25,3	0,80	0,51
№23 ПСИ 45	9,15	3,86	25,2	0,35	0,22
№24 КП 55	10,50	5,52	25,3	0,58	0,37
Среднее	9,81	4,88	25,3	0,53	0,34

Приложение Г
Г 5 – Интенсивность транспирации (ИТ, ммоль Н₂О/м²с) у сортов озимой пшеницы по фазам роста, 2017 г.

Сорт	Фазы роста					
	Кущение	Трубкавание (выход в трубку)	Колошение	Цветение	Молочная спелость (налив)	Молочно- восковая спелость
Московская 39	11,70	7,40	2,51	5,90	14,36	6,17
Память Федина	11,20	6,21	2,67	6,19	13,30	6,15
Московская 56	12,18	7,14	3,54	5,91	11,46	6,10
Немчиновская 57	13,35	6,97	3,12	7,59	12,76	5,75
Немчиновская 17	11,55	5,82	3,62	8,01	14,85	7,40
Московская 40	12,26	7,87	3,68	6,65	12,10	5,41
Жемчужина Поволжья	12,14	7,75	4,21	4,32	11,90	5,63
Саратовская 17	13,95	10,25	6,58	4,70	12,34	4,66
Губернатор Дона	17,15	10,38	7,49	4,86	12,81	6,26
Донэра	14,03	10,64	7,45	4,51	12,97	5,61
Октава 15	12,89	10,72	7,11	5,29	13,25	6,99
Аскет	12,39	8,11	7,59	4,10	11,09	6,45
Донской сюрприз	11,35	9,71	7,48	5,95	12,42	9,75
Белгородская 16	13,81	9,95	7,40	5,07	11,03	7,37
Майская юбилейная	17,06	10,41	9,16	6,91	12,91	8,42
Казачья	15,58	14,29	8,64	7,70	15,21	6,18
Ариадна	15,19	12,76	8,34	8,60	16,98	5,28
Поволжская 86	14,60	10,34	9,89	9,18	19,52	6,11

Приложение Г

Г 5 (продолжение) – Интенсивность транспирации (ИТ, ммоль Н₂О/м²с) у сортов озимой пшеницы по фазам роста, 2017 г.

Сорт	Фазы роста					
	Куще- ние	Трубкование (выход в трубку)	Коло- шение	Цвете- ние	Молочная спелость (налив)	Молочно- восковая спелость
Лютесценс 3608	15,05	11,38	7,28	8,30	22,39	7,36
Богатка	15,06	10,73	6,04	7,67	18,38	7,14
Финезия	15,55	11,80	5,94	7,65	17,52	6,60
Крystal	12,87	12,43	7,87	8,83	20,55	7,74
Черноземка 115	12,35	12,91	7,50	8,43	19,03	7,79
Багира	11,14	12,13	8,39	7,29	19,70	6,79
Анисимовка	13,99	13,43	5,91	7,22	13,95	5,29
Джангаль	16,06	19,13	7,03	10,00	20,27	7,88
Глафира	14,26	18,38	6,61	9,67	15,98	4,79
Ангелина	14,47	10,42	6,95	7,92	16,42	6,58
Антонина	16,89	11,33	7,61	7,66	14,22	5,53
Бригада	15,05	10,10	7,51	8,44	19,43	8,14
Курень	14,46	11,48	9,00	6,38	16,56	5,68
Морозко	18,06	9,27	8,48	7,98	20,04	7,25
Табор	15,91	11,74	8,30	7,43	15,83	5,89
Трио	14,15	11,77	8,14	8,12	23,40	7,88
Юка	13,07	10,56	6,99	8,13	17,34	8,07
Среднее	14,02	10,73	6,74	7,1	15,78	6,33
НСР ₀₅	1,16	0,88	0,53	0,56	1,26	0,56

Приложение Г

Г 6 – Оценка различных сортов пшеницы озимой на повышенное содержание в зерне белка и клейковины по эффективности использования воды в фазу налива

Сорт	Урожайность, т/га	ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с	ИТ, ммоль H ₂ O/м ² с	ЭИВ, (CO ₂ / H ₂ O)	Белок, %	Клейковина, %
Московская 39	4,4	19,48	4,65	4,19	14,5	24,1
Московская 40	4,8	17,36	5,09	3,41	15,1	24,8
Московская 56	5,2	15,41	4,99	3,09	13,3	20,7
Немчиновская 17	4,6	17,97	5,88	3,06	14,6	23,8
Октава 15	4,3	14,43	5,87	2,46	13,1	20,2
Аскет	4,2	16,41	7,44	2,20	14,2	23,8
Немчиновская 57	4,7	15,50	6,45	2,40	13,0	19,5
Юка	3,8	16,45	6,84	2,40	13,1	19,5
Поволжская Нива	4,6	15,89	7,67	2,07	13,8	22,8
Ангелина	3,9	13,33	5,74	2,32	13,5	21,7
Донэра	4,4	14,75	6,39	2,31	13,1	15,5
Морозко	4,8	17,55	7,88	2,23	13,5	20,8
Бирюза	4,4	16,46	7,43	2,22	13,0	20,4
Черноземка 130	4,6	15,25	7,97	1,91	12,9	20,0
Ариадна	5,1	12,38	6,59	1,88	12,5	18,6
Среднее	-	-	-	2,54		
Корреляционная связь (r) с ЭИВ	0,15	-	-	-	0,60*	0,41*

Примечание: * существенно при $P \leq 0,05$.

Приложение Д

Показатели фотосинтетической деятельности у сортов гороха посевного

Д 1 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$) у различных сортов гороха посевного по фазам развития, 2018 г.

Сорт		Фазы роста и развития				В среднем за вегетацию
		9-10 наст листьев	Цветение	Плоский боб	Зеленая спелость	
Фараон	П	11,50	11,02	14,64	9,54	11,68
Гамбит	П	14,94	19,65	21,38	12,50	17,12
Спартак	П	14,43	24,79	16,81	12,66	17,17
	Л	11,48	9,07	17,26	8,12	11,48
Темп	П	17,65	20,72	13,08	10,46	15,48
	Л	9,32	17,21	12,55	12,61	12,92
Кадет	П	11,26	10,99	16,81	10,12	12,30
	Л	9,86	10,61	13,21	11,0	11,17
Шеврон	П	15,26	14,56	12,98	10,02	13,21
Рас 657/7	П	12,62	8,57	15,24	11,80	12,06
	Л	9,91	5,79	21,41	12,53	12,41
Инст. тип	П	11,94	13,90	11,94	5,49	10,82
	Л	6,41	12,17	14,50	7,17	10,06
Оптимус	П	14,90	10,45	12,64	12,12	12,53
Среднее	П	13,83	14,96	15,06	10,52	13,59
	Л	9,40	10,97	15,79	10,29	11,61

Примечание: Л – лист, П - прилистник

Приложение Д

Д 2 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ), устьичная проводимость молекул воды (УП) и интенсивность транспирации (ИТ) прилистников у различных сортов гороха посевного в фазу плоского боба, 2019 г.

Сорт	ИФ, мкмоль CO ₂ /м ² с	ИТ, ммоль H ₂ O/м ² с	УП, моль H ₂ O/м ² с
Немчиновский 50	9,91	3,18	0,16
Шеврон	10,03	3,47	0,19
Кадет	7,66	3,68	0,23
Чишминский 229	8,49	3,91	0,34
Ягуар	9,49	4,27	0,33
Спартак	9,61	4,42	0,27
Таловец 70	11,06	4,72	0,23
Флагман 12	9,50	4,95	1,01
Фрегат	9,11	5,24	0,52
Среднее	9,43	4,20	0,36
НСР ₀₅	1,02	0,51	0,09

Приложение Д

Д 3 – Оценка сортов гороха посевного по темновым и световым реакциям фотосинтеза прилистников в фазу плоского боба, 2019 г.

Сорт	ИФ, μмоль СО ₂ /м ² с	ИТ, ммоль Н ₂ О/м ² с	УП, моль Н ₂ О/м ² с	ЭИВ, μмоль СО ₂ / ммоль Н ₂ О	КВФХ, отн. ед.	ФХТФХ, отн. ед.	НФХТФХ, отн. ед.	ЭТЦ, отн. ед.
Немчиновский 50	9,91	3,18	0,16	3,12	0,248	0,806	0,100	104,1
Шеврон	10,03	3,47	0,19	2,89	0,249	0,795	0,162	104,3
Кадет	7,66	3,68	0,23	2,08	0,263	0,983	0,469	110,3
Чишминский 229	8,49	3,91	0,34	2,17	0,242	0,931	0,271	101,4
Ягуар	9,49	4,27	0,33	2,22	0,266	0,942	0,303	111,5
Спартак	9,61	4,42	0,27	2,17	0,226	0,738	0,043	94,8
Таловец 70	11,06	4,72	0,23	2,34	0,258	0,873	0,224	108,4
Флагман 12	9,50	4,95	1,01	1,92	0,187	0,531	0,880	78,5
Фрегат	9,11	5,24	0,52	1,74	0,194	0,674	0,142	81,3
Среднее	9,43	4,20	0,36	2,30	0,237	0,808	0,214	99,4
НСР ₀₅	0,87	0,65	0,11	0,31	0,032	0,078	0,043	9,73

Примечание: температура воздуха: 22,8 °С; интенсивность естественного освещения: 1324,5 μmol/m²s

Приложение Д

Д 4 – Световые и темновые реакции фотосинтеза прилистников у сортов гороха посевного при 70 % (К-контроль) и 30 % (О-опыт) влажности почвы от ПВ в фазу зеленой спелости, вегетационный опыт 2018 г.

Вариант	Фазы роста и развития									
	ИФ, $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$		ИТ, $\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$		КВФХ, отн. ед.		ФХТФХ, отн. ед.		ЭТЦ, отн. ед.	
	К	О	К	О	К	О	К	О	К	О
К-1691	12,19	7,21	7,23	5,17	0,127	0,108	1,399	1,225	53,37	41,25
Темп	8,37	4,15	6,84	4,25	0,194	0,173	3,685	1,752	81,36	72,59
Фараон	3,09	2,65	7,69	3,93	0,137	0,124	3,504	3,445	57,40	52,00
Рас 657/7	3,02	1,01	5,66	4,76	0,080	0,070	0,714	4,808	41,37	29,50
Среднее	6,67	3,76	6,86	4,53	0,135	0,119	2,326	2,808	58,38	48,84
НСР ₀₅	0,98	0,43	0,67	0,54	0,056	0,045	0,189	0,194	6,43	5,65

Примечание: интенсивность естественного освещения: $842,0 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, температура воздуха: $27,1 \text{ }^\circ\text{C}$

Приложение Е
Показатели фотосинтетической деятельности у сортов сои

Е 1 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) листьев у коллекционных образцов сои в условиях 2015 г.

№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение (страна, регион, город)	ИФ, $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$	ИТ, $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$	Тем-ра листа, °С
Россия					
10655	ПЭП 18	Ленинград	3,86	4	24,42
11035	М-12	Москва	2,5	4,33	25,15
11041	М-37	Москва	3,13	3,39	25,77
11040	М-70	Москва	2,73	3,59	25,69
9960	Светлая	Рязань	2,01	4,32	26,44
9959	Окская	Рязань	3,17	3,53	25,15
11037	М-21	Москва	2,27	4,22	25,66
11042	М-134	Москва	3,66	3,74	25,45
9659	Магева	Рязань	1,77	2,46	26,03
11115	Малета	Рязань	2,92	4,11	25,16
11043	М-140	Москва	3,33	3,6	25,52
11147	Чера 1	Чувашская обл.	3,3	4,08	24,11
10708	Дина	Омская обл.	3,18	3,65	24,81
11004	Свапа	Орел	2,22	3,88	24,63
	Белгородская	Белгород	2,68	5	24,98
10382	Лада	Краснодарский край	2,84	4,57	25,66
10388	Соер 13-91	Саратовская обл.	2,8	3,84	25,4
10875	Соер 120-88	Саратовская обл.	2,73	4,38	25,34
9951	УСХИ-6	Ульяновская обл.	2	4,28	25,24
10716	Ланцетная	Орел	2,79	4,25	24,71
6116	Северная	Амурская обл.	3,04	4,12	25,21
7010	Восток	Амурская обл.	2,6	3,03	24,37
		Среднее	2,72	3,81	
Белорусия					
10847	Снежок	Минская обл.	3,11	4,63	25,14
10973	Березина	Минская обл.	1,72	3,96	25,5
9984	Ольса	Минская обл.	2,36	3,91	26,37
10971	Северная звезда	Минская обл.	2,42	3,29	25,59
		Среднее	2,33	3,91	

Приложение Е

Е 1 (продолжение) – Интенсивность фотосинтеза (ИФ) и транспирации (ИТ) листьев у коллекционных образцов сои в условиях 2015 года.

№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение (страна, регион, город)	ИФ, $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$	ИТ, $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$	Тем-ра листа, °С
Украина					
6909	Красноградская 1	Харьковская обл.	2,61	3,6	25,52
6916	Черновицкая	Черновицкая обл.	2,92	3,44	25,33
7082	Красноградская	Харьковская обл.	2,99	4,31	25,58
11201	Прикарпатська 81	Ивано-Франковская обл.	2,7	3,65	24,58
10895	680-11	Одесская обл.	2,11	3,21	25,75
11301	Алиса	Киевская обл.	1,64	2,79	27,47
		Среднее	2,42	3,4	
Канада					
6817	073-5		2,49	2,66	25,81
9494	Maple Presto (Evans)		2,47	3,22	24,63
9496	L 4/3		2,42	3,69	24,86
10539	KG-20	King Agro	3,24	4,11	25,13
10978	Alta		3,33	4,01	25,85
11077	OAC Vision		2,74	4,25	25,35
11221	Gaillard		1,44	2,77	26,65
		Среднее	2,51	3,43	
США					
624006	Envy		3,28	4,42	24,9
11078	Daksoy		2,91	4,03	24,51
9510	MON-18		1,98	3,37	25,18
9512	MON-21		2,52	3,82	25,2
		Среднее	2,62	3,6	
Швеция, Бельгия, Великобритания					
5582	840-2-7	Швеция	1,58	3,43	25,73
5583	840-5-3	Швеция	2,11	3,54	25,94
5830	1040-4-2	Швеция	1,6	3,73	25,34
8141	Halosoy	Бельгия	0,74	2,1	28,52
8144	1197-8-17-12	Швеция	1,86	2,7	27,88
9628	7485	Швеция	2,62	4,16	25,65
11278	1342	Швеция	2,05	2,87	27,28
		Среднее	1,7	3,21	

Приложение Е
Е 1 (продолжение) – Интенсивность фотосинтеза(ИФ) и транспирации (ИТ) листьев у коллекционных образцов сои в условиях 2015 года.

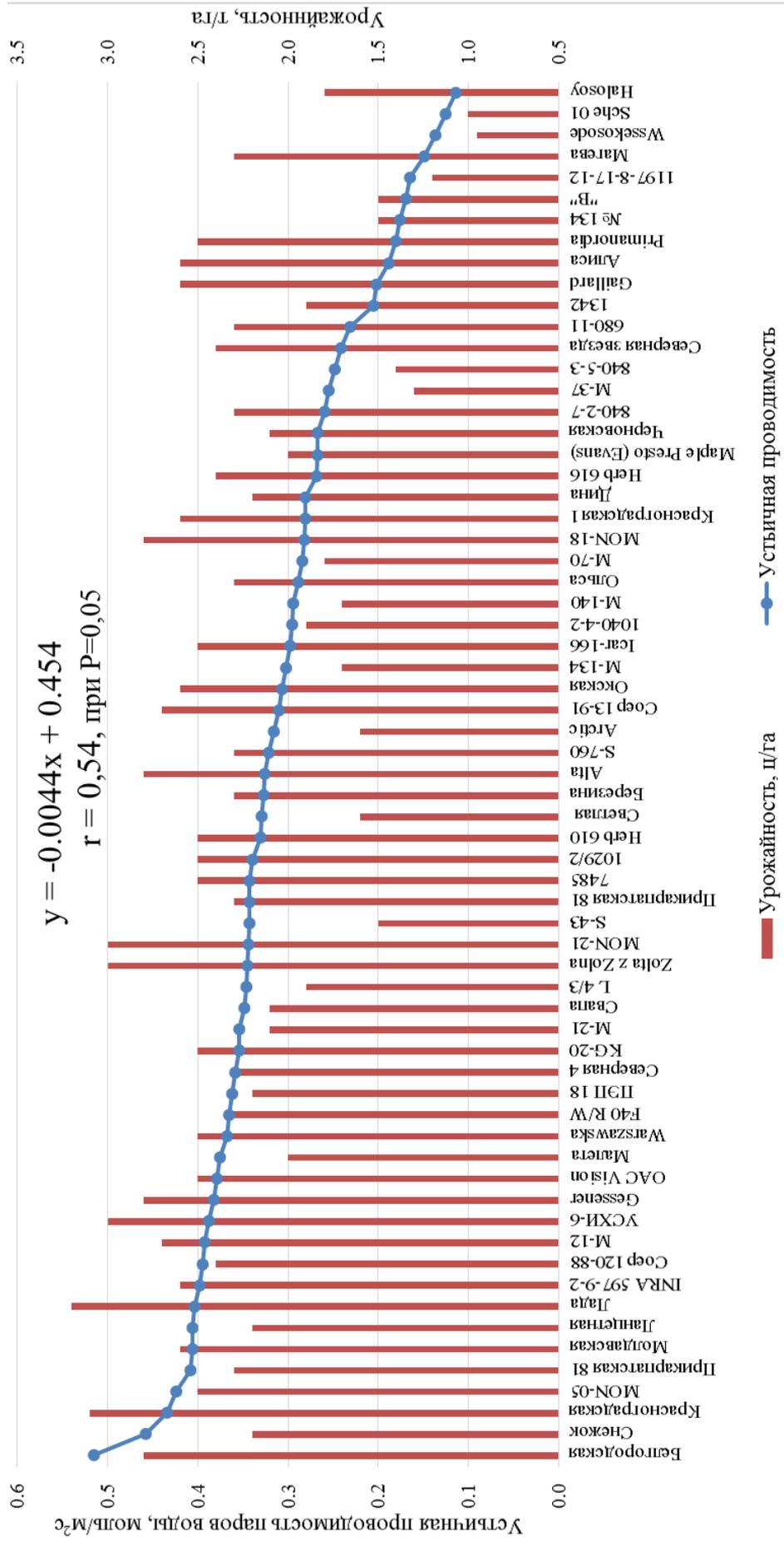
№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение (страна, регион, город)	ИФ, $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$	ИТ, $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$	Тем-ра листа, °С
Польша					
10989	1029/2		2,34	4,17	25,99
9442	Primanordia		1,41	2,59	26,67
9074	ИНАР		1,62	2,77	26,98
7410	«В»		1,22	2,78	28,39
6456	Arctic		3,55	3,92	25,46
5672	Warszawska		4,16	4,06	24,68
5759	ZoltazZalna		4	3,77	24,36
		Среднее	2,63	3,42	
Германия, Франция					
6778	Mutante: Stamm 54/145 M4158/74	Германия	2,31	3,65	25,63
6780	Mutante: Stamm 54/145 M4349/74	Германия	2,82	4,01	25,75
6781	Mutante: Stamm 54/145 M4509/73	Германия	2,32	3,78	25,69
6787	Mutante: Stamm 54/145 M4855/74	Германия	3,07	4,05	25,53
6789	711/74	Германия			
9468	(№ 134)	Германия	0,68	2,62	26,82
6887	S-43	Франция	2,68	4,02	25,41
10128	F40 R/W	Франция	2,22	4,48	26,17
10852	INRA 597-9-2	Франция	2,76	4,4	25,36
		Среднее	2,62	3,81	
Румыния, Чехословакия, Словакия, Югославия, Молдова					
6118	Gessener	Югославия	3,08	4,28	25,26
4880	Молдавская	Молдова	1,34	4,76	26,07
5230	Herb 610	Румыния	2,33	4,47	26,66
6890	1262	Чехословакия			
6898	S-760	Чехословакия	2,81	3,93	25,46
7195	Icar-166	Югославия	2,8	3,23	24,3
7196	NM 4961	Чехословакия	2,02	3,04	28,01
9229	Sche 01	Чехословакия	0,98	2,03	26,89
5236	Herb 616	Румыния	2,47	3,78	26,6
11046	HM 648(Rita)	Словакия	3,31	4,52	25,37
		Среднее	2,31	3,2	
Япония					
624009	Wssekosode		1,27	2,19	26,53

Приложение Е

Е 2 – Интенсивность фотосинтеза (ИФ, мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$), интенсивность транспирации (ИТ, ммоль $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$) и эффективность использования воды (ЭИВ, мкмоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$) у различных сортов сои по фазам роста, 2018 г. (ФНЦ ЗБК)

Сорт	Фазы роста						В среднем за вегетацию		
	Цветение			Плоский боб					
	ИФ	ИТ	ЭИВ	ИФ	ИТ	ЭИВ	ИФ	ИТ	ЭИВ
Осмонь	10,77	2,25	4,79	7,99	11,35	0,70	9,38	6,8	1,38
Ланцетная	10,34	2,46	4,20	12,28	2,41	5,10	11,31	2,44	4,64
Мезенка	12,15	2,78	4,37	7,78	1,88	4,14	9,97	2,33	4,28
Свапа	8,71	2,19	3,98	8,71	2,43	3,58	8,71	2,31	3,77
Зуша	10,69	2,48	4,31	9,80	10,79	0,91	10,25	6,64	1,54
Красивая Меча	7,97	2,00	3,99	9,06	8,84	1,02	8,52	5,42	1,57
Л 82	10,81	2,48	4,36	11,58	12,68	0,91	11,2	7,58	1,48
ПЭП-18	12,59	2,97	4,24	10,25	7,47	1,37	11,42	5,22	2,19
М-140	13,58	3,44	3,95	9,88	8,50	1,16	11,73	5,97	1,96
Мон-21	15,03	3,68	4,08	11,23	9,20	1,22	13,13	6,44	2,04
Isar-166	10,93	2,87	3,81	12,39	9,59	1,29	11,66	6,23	1,87
Среднее	11,23	2,69	4,19	10,09	7,74	1,95	10,66	5,22	2,43

Приложение Е



Е 3 – Генотипический интервал варьирования устьичной проводимости паров воды и связь ее с урожайностью сортообразцов сои, фаза плодообразования

Приложение Ж
Интенсивность фотосинтеза листьев разных ярусов
у сортов сельскохозяйственных культур

Сорт	Ярусы растения			среднее
	нижний	средний	верхний	
Озимая пшеница				
Московская 40	4,74	9,47	13,83	9,34
Немчиновская 17	5,09	9,12	14,61	9,61
Немчиновская 57	3,39	7,23	13,55	8,06
Ариадна	5,41	10,67	13,94	10,01
Леонида	2,76	7,20	11,86	7,27
Губернатор Дона	3,72	6,84	14,13	8,23
Среднее	4,18	8,42	13,65	8,75
Яровая пшеница				
Злата	5,20	8,34	14,82	9,45
Лиза	4,96	8,53	13,18	8,89
Ульяновская 105	6,01	10,92	16,76	11,23
Воронежская 20	4,54	9,31	13,15	9,00
Арсея	5,77	10,56	14,23	10,18
Среднее	5,30	9,53	14,43	9,75
Горох посевной				
Фараон	6,31	11,16	11,22	9,56
Спартак	4,56	13,49	15,87	11,31
Темп	2,53	9,28	10,24	7,35
Алла	2,13	6,25	-	4,19
Приазовский	4,67	3,88	4,67	4,41
Среднее	4,04	8,81	10,50	7,78
Соя				
Ланцетная	10,70	9,05	3,32	7,69
Свапа	11,03	5,11	3,81	6,65
Магева	12,40	7,68	5,53	8,54
Окская	12,10	12,99	2,97	9,35
Белгородская-48	8,13	2,10	0,36	3,53
Воронежская-31	11,28	6,59	6,37	8,08
Ясельда	9,47	5,06	1,63	5,39
Припять	13,75	11,63	3,18	9,52
Среднее	11,11	7,53	3,4	7,45

Приложение 3
Копии патентов

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2626586

**Способ оценки селекционного материала гороха посевного
на интенсивность фотосинтеза листьев**

Патентообладатель: *Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
"Орловский государственный аграрный университет" (RU)*

Авторы: *Амелин Александр Васильевич (RU), Чекалин Евгений
Иванович (RU), Кондыкова Наталия Николаевна (RU)*

Заявка № 2016104162

Приоритет изобретения 09 февраля 2016 г.

Дата государственной регистрации в

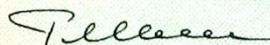
Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 28 июля 2017 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 09 февраля 2036 г.

Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

 Г.П. Ивлиев



Приложения 3

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2685151

**Способ оценки и отбора высокоурожайных генотипов сои
по устьичной проводимости паров воды**

Патентообладатель: *Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
"Орловский государственный аграрный университет имени
Н.В. Парахина" (RU)*

Авторы: *Амелин Александр Васильевич (RU), Чекалин Евгений
Иванович (RU), Сальникова Наталия Борисовна (RU)*

Заявка № 2017143264

Приоритет изобретения 11 декабря 2017 г.

Дата государственной регистрации в

Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 16 апреля 2019 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 11 декабря 2037 г.

Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев



Приложения 3

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2694197

Способ отбора светолюбивых генотипов яровой пшеницы

Патентообладатель: *Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина" (RU)*

Авторы: *Амелин Александр Васильевич (RU), Чекалин Евгений Иванович (RU), Заикин Валерий Васильевич (RU), Городов Василий Тимофеевич (RU), Кулишова Ирина Владимировна (RU)*

Заявка № 2018128808

Приоритет изобретения 06 августа 2018 г.

Дата государственной регистрации в

Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 09 июля 2019 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 06 августа 2038 г.



Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев

Приложения 3

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2720426

Способ отбора генотипов пшеницы озимой с повышенным содержанием в зерне белка и клейковины по эффективности использования воды

Патентообладатель: *Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина" (RU)*

Авторы: *Амелин Александр Васильевич (RU), Чекалин Евгений Иванович (RU), Заикин Валерий Васильевич (RU), Городов Василий Тимофеевич (RU), Кулишова Ирина Владимировна (RU), Икусов Роман Александрович (RU)*

Заявка № 2019127731

Приоритет изобретения 02 сентября 2019 г.

Дата государственной регистрации в

Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 29 апреля 2020 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 02 сентября 2039 г.



Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2740216

**Способ отбора генотипов гречихи и сои, отзывчивых на
повышенное содержание углекислого газа в воздухе**

Патентообладатель: *Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
"Орловский государственный аграрный университет имени
Н.В. Парахина" (RU)*

Авторы: *Амелин Александр Васильевич (RU), Фесенко Алексей
Николаевич (RU), Чекалин Евгений Иванович (RU), Заикин
Валерий Васильевич (RU)*

Заявка № 2020122565

Приоритет изобретения 02 июля 2020 г.

Дата государственной регистрации в

Государственном реестре изобретений

Российской Федерации 12 января 2021 г.

Срок действия исключительного права

на изобретение истекает 02 июля 2040 г.

Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев



Приложение И
Копии авторских свидетельств

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

**АВТОРСКОЕ
СВИДЕТЕЛЬСТВО**

№ 61033

Горох посевной

ОПТИМУС

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 19.03.2015

ПО ЗАЯВКЕ № 8757054 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 30.11.2012

Патентообладатель(и)

ФГБНУ 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР'

Автор(ы) :

ЧЕКАЛИН ЕВГЕНИЙ ИВАНОВИЧ

АМЕЛИН А.В., БЕЗУГЛЫЙ И.Н., БОБКОВ С.В., БОРЗЕНКОВА Г.А., ГОЛОПЯТОВ М.Т.,
ГУРИНОВИЧ С.О., КОНДЫКОВ И.В., КОНДЫКОВА Н.Н., КОРНИЕНКО Н.Н.,
КУЗНЕЦОВА Л.Н., УВАРОВА О.В., ЧЕКМАРОВ Д.С.

*Зарегистрировано в Государственном реестре
охраняемых селекционных достижений*

Председатель



В.С. Волощенко

Приложения И

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 61032

Соя

МЕЗЕНКА

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 11.08.2016

ПО ЗАЯВКЕ № 8757058 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 30.11.2012

Патентообладатель(и)

ФГБНУ 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР'

Автор(ы) :

ЧЕКАЛИН ЕВГЕНИЙ ИВАНОВИЧ

АКУЛОВ А.С., БОРЗЕНКОВА Г.А., ВАСИЛЬЧИКОВ А.Г., ГРИШЕЧКИН В.В., ЗАЙЦЕВ В.Н.,
ЗАЙЦЕВА А.И., КОНДЫКОВ И.В., РОДИОНОВА Т.Н.

*Зарегистрировано в Государственном реестре
охраняемых селекционных достижений*

Председатель**В.С. Волощенко**

Приложения И

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 68891

Гречиха

ДАША

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 17.04.2018

ПО ЗАЯВКЕ № 8457824 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 30.11.2015

Патентообладатель(и)

ФГБНУ 'ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР'
ФГБОУ ВО ОРЛОВСКИЙ ГАУ

Автор(ы) : **ЧЕКАЛИН ЕВГЕНИЙ ИВАНОВИЧ**

АМЕЛИН А.В., БИРЮКОВА О.В., БУЗУЕВА В.И., ЗАЙКИН В.В., ИГНАТОВА И.В.,
ПАРАХИН Н.В., ПОПРЯДУХИНА С.А., ФЕСЕНКО А.Н., ФЕСЕНКО И.Н., ФЕСЕНКО Н.Н.,
ШИПУЛИН О.А.

*Зарегистрировано в Государственном реестре
охраняемых селекционных достижений*

Врио председателя



Д.И. Паспеков

Приложение К

Копии актов внедрения результатов исследования

АКТ О ВНЕДРЕНИИ

«10» 05 2022 г.

Выдан сотрудникам ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» ФГБОУ ВО Орловского государственного аграрного университета имени Н.В. Парахина Амелину А.В., Чекалину Е.И., Заикину В.В. в том, что разработанный научными сотрудниками Центра «Способ отбора генотипов гречихи и сои, отзывчивых на повышенное содержание углекислого газа в воздухе» (патент РФ № 2740216) в настоящее время используется в селекционных лабораториях ФГБНУ ФНЦ зернобобовых и крупяных культур при создании исходного материала и новых сортов и при экологическом сортоиспытании.

Зам. директора ФГБНУ ФНЦ ЗБК
по селекционной работе,
к.с.-х.н.



Сидоренко В.С.

Приложения К

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»

302502, Орловская обл., Орловский р-н,
пос. Стрелецкий, ул. Молодёжная, д.10, к. 1

Тел.(486-2) 403-224
Факс (486-2) 403-130
e-mail: office@vniizbk.orel.ru

АКТ О ВНЕДРЕНИИ

Выдан ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» ФГБОУ ВО Орловского государственного аграрного университета имени Н.В. Парахина в том, что в 2017 году в полевом селекционном севообороте ФГБНУ ВНИИЗБК на горохе и гречихе были апробированы следующие разработки: «Способ оценки селекционного материала гороха посевного на интенсивность фотосинтеза листьев» и «Способ оценки генотипов гречихи по интенсивности транспирации», которые позволяют выявить видовые и генотипические особенности фотосинтетической системы растений с целью выделения перспективного исходного материала. Полученные научные разработки в настоящее время внедряются в лабораториях селекции крупяных и зернобобовых культур при создании новых сортов гороха и гречихи.

И.о. директора по
научной работе, к.с.х.н.



В.С. Сидоренко

Приложения К



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ШАТИЛОВСКАЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ ОПЫТНАЯ СТАНЦИЯ ФГБНУ
ВНИИЗБК

303623, Орловская область,
Новодеревеньковский район, поселок
Шатилово.

Тел. +7(486782)5335
Факс (486-2) 403-130
e-mail: gnucxoc@yandex.ru

АКТ О ВНЕДРЕНИИ

Выдан ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» ФГБОУ ВО Орловского государственного аграрного университета имени Н.В. Парахина в том, что в 2017 году в полевом селекционном севообороте на горохе и гречихе были апробированы следующие разработки: «Способ оценки селекционного материала гороха посевного на интенсивность фотосинтеза листьев» и «Способ оценки генотипов гречихи по интенсивности транспирации», которые позволяют выявить видовые и генотипические особенности фотосинтетической системы растений с целью выделения перспективного исходного материала. Полученные научные разработки в настоящее время внедряются в селекционную практику Шатиловской СХОС при оценке генофондов гороха и гречихи.

Директор Шатиловской СХОС,
к.с.-х.н.



 В.И. Мазалов

Приложения К

АКТ О ВНЕДРЕНИИ

Выдан ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» ФГБОУ ВО Орловского государственного аграрного университета имени Н.В. Парахина в том, что разработанный научными сотрудниками Центра «Способ оценки и отбора высокоурожайных генотипов сои по устьичной проводимости паров воды» (патента РФ № 2685151 от 16.04.2019 Бюл. № 11) и адаптированный для плодовых и ягодных культур в настоящее время используется в селекционных лабораториях ФГБНУ ВНИИ селекции плодовых культур при создании исходного материала и новых сортов.

Акт выдан для отчёта о НИР, проведённой ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» Орловского ГАУ.

Директор ФГБНУ ВНИИСПК, доктор
сельскохозяйственных наук, профессор
главный научный сотрудник



Князев С.Д.

Приложения К

АКТ О ВНЕДРЕНИИ«15» 12 2021 г.

Выдан ЦКП «Генетические ресурсы растений и их использование» ФГБОУ ВО Орловского государственного аграрного университета имени Н.В. Парахина в том, что разработанный научными сотрудниками Центра «Способ оценки и отбора высокоурожайных генотипов сои по устьичной проводимости паров воды» (патента РФ № 2685151) в настоящее время используется в селекционных лабораториях ФГБНУ ФНЦ зернобобовых и крупяных культур при создании исходного материала и новых сортов и при экологическом сортоиспытании.

Зам. директора ФГБНУ ФНЦ ЗБК
по селекционной работе,
к.с.-х.н.



Сидоренко В.С.



Приложения К

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО
ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
(МИНОБРНАУКИ РОССИИ)



федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования

«ОРЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ Н.В. ПАРАХИНА»
(ФГБОУ ВО Орловский ГАУ)

ул. Генерала Родина, 69, г. Орел,
Орловская область, 302019

тел. (4862) 76-15-17, 76-41-01, 76-34-64

факс: 76-41-01

E-mail: rector@orelsau.ru; office1@orelsau.ru

ОКПО 05013607 ОГРН 1025700824698

ИНН/КПП 5753000457/575301001

01-3185 № *29.08.2024*

На № _____ от _____

АКТ О ВНЕДРЕНИИ

Выдан доценту кафедры земледелия, селекции и растениеводства ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет имени Н.В. Парахина» кандидату сельскохозяйственных наук Чекалину Евгению Ивановичу в том, что научные выводы и рекомендации селекции и производству, сделанные им по результатам проведенных исследований в рамках выполнения диссертационной работы на тему «Научно-методическое обоснование селекции зерновых и зернобобовых культур на повышение активности и эффективности фотосинтеза», в настоящее время используются в учебном процессе при подготовке магистров по направлению 35.04.04 Агротехнология, профиль – «Научно-методические основы селекции и семеноводства» и при подготовке аспирантов по специальности 4.1.2 - Селекция, семеноводство и биотехнология растений в ФГБОУ ВО «Орловский ГАУ».

Проректор по учебной и методической работе
ФГБОУ ВО «Орловский ГАУ», д.т.н., профессор

О.В. Евдокимова

