

Влияние экологической разнокачественности семян на результаты эколого-физиологического эксперимента

Н. А. Шелоухова

Агрофизический научно-исследовательский институт

Россия, 195220 г. Санкт-Петербург, Гражданский проспект, 14.

Email: batygin@mail.ru

Существуют биологически обусловленные случайные события пре-диссеминации, ведущие к рискам в семеноводстве (сем. Poaceae, Brassicaceae, и Fabaceae). Экспериментально подтверждено, что эффект превегетации может в значительной степени повлиять на фенотип особи. Влияние условий формирования материнского фенотипа на фенотип потомственных растений, на качество семян – сортоспецифично.

Ключевые слова: экофизиология растений, избыточное удобрение, климатические факторы, эффект превегетации, экологические последствия.

Генетические исследования, селекционные достижения и семеноводство являются звеньями одной цепи, если говорить об управлении продукционным процессом сельскохозяйственных растений: от теории к практике. Общепринятые методики эколого-генетических экспериментов не позволяют избежать последствий на урожай происхождения семян, которое может быть принято за адаптивность [1]. Такое последствие существует для количественных признаков, проявление которых зависит от среды, и для которых нет взаимно однозначного соответствия между фенотипом и генотипом. Под ним понимают сохранение в течение жизни одного поколения, возможно, в ряду нескольких поколений, свойств, приобретенных за предыдущий период существования. Это явление может опираться на то, что количественные характеристики материнского растения определяют количественные характеристики следующего поколения за счет зависимости формирования зародышей от условий, сопровождающих формирование и развитие семян на материнском растении.

В целом противоречивость данных в некоторых эколого-физиологических экспериментах и невозможность обобщения таких результатов объясняется и тем, что исследования проводились с неодинаковыми методическими подходами, в различных почвенно-климатических условиях, в разное время и с разным набором сортов и культур. Существуют биологически обусловленные случайные события пре-диссеминации, ведущие к повышенным рискам [2]. Учет условий и времени хранения семян также важен. Нами показано, что семена озимой пшеницы 2-х сортов (из 4-х), хранящиеся в лабораторных условиях 2 года, формировали растения с меньшей биомассой, чем семена, хранившиеся в течение года [3]. Дальнейшее развитие дисциплин количествен-

ной биологии уже сложно представить без многозадачных многомерных исследований, включающих как изменение биометрических показателей в онтогенезе, так и последовательное изменение влияния факторов среды. Математическое моделирование биологических процессов позволяет на сегодняшний день проводить такие многомерные исследования [4].

Задачей исследования было проследить влияние предшествующих условий развития на последующую реализацию онтогенетической программы в градиентах условий среды в онтогенезе и обобщить данные из литературных источников. Действительно ли факторы предшествующей среды могут дать пятипроцентную ошибку, свидетельствующую лишь о точности опыта, которой можно пренебречь? Если нельзя пренебречь ошибкой от последствия предшествующей среды, какие именно параметры среды необходимо учитывать в эколого-генетическом эксперименте?

Собственные эксперименты проведены на растениях семейства Poaceae (Мятликовые), трибы Пшеницевые (Triticeae), к которой относятся в том числе роды *Triticum* и *Hordeum*. Работа выполнялась в соответствии с заданием на научно-исследовательскую работу ФГБНУ АФИ (Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Агрофизический научно-исследовательский институт") в Гатчинском районе Ленинградской области, на опытном поле КГСХА (Курская государственная сельскохозяйственная академия им. И. И. Иванова) в Курской области и в регулируемой агроэкосистеме (теплице, камере искусственного климата). Опыты по исследованию материнского фенотипического эффекта включали двухгодичные наблюдения за морфогенезом растений. Элементарный опыт по выявлению эффектов последствия двухгодичный: первый год эксперимента – год превегетации – формирование семян; второй год эксперимента – год вегетации – собственно онтогенез. В первый год опыта оценивали действие факторов среды, второй год – обычно одинаковые условия роста растений [5]. В двух соседних поколениях оценивали биометрические показатели роста растений, биохимические признаки, признаки продуктивности. Определяли направление эффекта экологического последствия (позитивное, негативное). Факторы превегетации подразделяли на группы: место репродукции (температура, влажность почвы, фотосинтетически активная радиация), условия корневого питания (N, NPK, органические удобрения), другие химические воздействия (обработка стимулятором роста, раствором гуминовых веществ и т.п.) и инфекционные заболевания. Любой из названных факторов может стать ведущим в зависимости от условий эксперимента. К этим условиям непременно относятся разнообразие генотипов, использованных в опыте, и среда вегетации. Следует отметить также, что не все генотипы фенотипически, биохимически и гормонально, восприимчивы к «чужой» материнской среде.

А ргіогу, семена собирали в стадии полной спелости, отсутствовало травмирование семян при обмолоте, опытные семена не имели поражения насекомыми-вредителями

или инфекцией (визуально), отсутствовали генетические примеси. Семена разных генотипов, испытываемые одновременно, хранились после уборки в одинаковых условиях, на протяжении одинакового времени. В эксперименты по исследованию экологического последствия брали только физиологически полноценные, выполненные семена, преимущественно одного размера.

Для обработки результатов использовали как обычный пакет статистических программ, так и программы, специально созданные [6].

За счет только условий превегетации [7] у некоторых генетических форм (у растений определенных генотипов) может произойти изменение в программе старения метамерных органов растения во время вегетации, изменение содержания пигментов, протеинов в растущих органах, количества побегов кущения, снижение/увеличение продуктивности и итоговой урожайности. То есть, в большей степени, модификации растений материнского поколения могут быть связаны с качеством ювенильного периода развития потомков с особенностями ростовых процессов (Табл. 1).

Семена некоторых видов характеризуются исключительным постоянством признаков. В то же время форма, размеры, масса семян у одного и того же вида могут варьировать [8]. Неоднородность семян и плодов является предметом исследования в ботанике, карпологии, семеноведении, селекции, фитопатологии. Известно около 30 видов растений, для которых обнаружена гетерокарпия [3]. Эффект последствия может быть отмечен для гетерокарпных видов из семейств Fabaceae, Brassicaceae. Несмотря на то, что степень гетерокарпии может быть обусловлена, в том числе, и физиологическим состоянием материнского растения, материнский фенотипический эффект (или эффект превегетации) и гетерокарпия – совершенно различные понятия. Поскольку эффект превегетации предполагает формирование разнокачественных семян и плодов под воздействием среды превегетации также у видов, для которых гетерокарпия не характерна, вероятно, для каждого типа плодов при гетерокарпии – обнаруживаются свои закономерности явления превегетации. Экологическая разнокачественность семян возникает в результате взаимодействия растений и семян с экологической средой. Экологическая разнокачественность не является наследственной, однако в формировании биологических свойств семян играет важную роль. Эффект превегетации, в отличие от экологической разнокачественности – более узкое понятие, характеризующее влияние условий развития семенных растений на рост и развитие потомства. Экологические последствия – это эффект воздействия факторов среды на биологическую систему, который может быть обнаружен как изменение равновесного состояния в последующих циклах развития системы по прошествии определенного отрезка времени (минут, часов, дней, лет, – в зависимости от уровня системы и силы воздействия) в сравнении с равновесным состоянием системы, которая в своей предыстории не подвергалась такому воздействию.

Таблица 1. Количественные признаки, подверженные эффекту превегетации

| № | Группа признаков | № | Признак | Единицы | Семейство |
|------|---------------------------------------|----|-------------------------------------|--------------------|-------------------------|
| I | Интенсивность начального роста | 1 | Жизнеспособность | % | Poaceae |
| | | 2 | Всхожесть | % | Plantaginaceae, Poaceae |
| | | 3 | Энергия прорастания | % | Poaceae |
| | | 4 | Скорость прорастания | Дн. | Poaceae |
| | | 5 | Дружность прорастания | % | Poaceae |
| | | 6 | Степень биологической полноценности | % | Poaceae |
| II | Сила роста | 7 | Число ростков | % | Plantaginaceae, Poaceae |
| | | 8 | Масса 100 ростков | г. | Plantaginaceae, Poaceae |
| | | 9 | Длина ростков | см | Plantaginaceae, Poaceae |
| III | Динамика онтогенеза | 10 | Показатель динамики развития | Этап органо-генеза | Poaceae |
| | | 11 | Период «всходы-цветение» | дн | Solanaceae |
| | | 12 | Период «всходы-созревание» | дн | Poaceae, Solanaceae |
| IV | Характеристика вегетативного развития | 13 | Число побегов кущения | Шт. | Poaceae |
| | | 14 | Биомасса растения | г | Plantaginaceae, Poaceae |
| | | 15 | Биомасса листа | г | Plantaginaceae |
| | | 16 | Высота растения | см | Poaceae |
| | | 17 | Длина черешка листа | мм | Fabaceae |
| | | 18 | Длина междоузлия | мм | Fabaceae |
| V | Интенсивность фотосинтеза | 19 | Хлорофилл «а» | - | Brassicaceae, Poaceae |
| | | 20 | Хлорофилл «в» | - | Brassicaceae |
| | | 21 | Фотосинтетическая эффективность | - | Brassicaceae |
| | | 22 | The PSII excitation pressure (1-qP) | - | Brassicaceae |
| | | 23 | Площадь листовой поверхности | см ² | Plantaginaceae |
| | | 24 | Длина листа | мм | Poaceae |
| VI | Содержание протеина | 25 | Протеин в зерне | мг/г | Poaceae |
| | | 26 | Белок в корнях | мг/г | Poaceae |
| VII | Продуктивность | 27 | Число продуктивных побегов | шт | Poaceae |
| | | 28 | Общая биомасса | г | Plantaginaceae |
| | | 29 | Отношение корни/побеги | - | Plantaginaceae |
| | | 30 | Число цветков в колосе | шт | Poaceae |
| | | 31 | Число колосков в колосе | Шт. | Poaceae |
| | | 32 | Биомасса колоса | г | Plantaginaceae |
| | | 33 | Число зерновок в колосе | Шт. | Poaceae |
| | | 34 | Средняя масса семени | мг | Plantaginaceae |
| | | 35 | Масса 1000 семян (плодов) | г | Poaceae |
| | | 36 | Урожай плодов | г/раст. | Solanaceae |
| | | 37 | Масса зерна с растения | г/раст | Poaceae |
| VIII | Противостояние среде | 39 | Жароустойчивость | - | Poaceae |
| | | 40 | Морозоустойчивость | - | Brassicaceae |

В популяционной биологии принято при вычислении приспособленности генотипа принимать в расчет только тех потомков, которые достигли той стадии жизненного цикла, на которой рассматривалось родительское поколение [9]. Один из способов исследования приспособленности к среде и адаптации культурных растений – рассматривать продуктивность растений и жизнеспособность семян в экспериментах, включающих 2 поколения (или более), то есть продуктивность родительских особей, так же как и их потомков [10]. В широком смысле исследования приспособительных реакций растений при пересеве их из одной (родной) среды в другую (чужую) имеет определенную селекционную, генетическую и эволюционную ценность. Изучение популяционного стресса в «чужой» среде под действием мутационного груза и определение селективного профиля чужой среды позволяет описать процессы в искусственно созданных популяциях (сортах) окультуренных видов растений и имеет значение в исследовании динамики популяций и экосистем, популяционного стресса, развитии теории эволюции, отбора, изменчивости признаков.

Для уменьшения помех от экологического последствия в экофизиологическом эксперименте требуется также определенное сочетание условий вегетации. Условия вегетации могут быть определены как оптимальные. Существуют определенные закономерности во влиянии среды материнского поколения на фенотип отдельных растений из потомственной популяции, то есть, в целом на количественные параметры популяции, реализацию генетической нормы реакции. Общим является для видов и список признаков (табл. 1), подверженных эффекту превегетации, которые можно сгруппировать следующим образом: динамика онтогенеза, интенсивность ростовых процессов, в том числе фотосинтетических, количественные показатели продуктивности, резистентность к температуре, онтогенетическая адаптивность.

Таким образом, помехи в экологофизиологическом эксперименте можно ожидать от наличия лимитирующего фактора во время превегетации относительно контроля (в том числе, пессимальные значения, то есть нижняя и верхняя границы значений); часто наличия лимитирующего фактора во время вегетации (чаще минимум, т.е. нижняя граница значений), а также от присутствия восприимчивости организма к «чужой» материнской среде. В наших экспериментах показано, что только за счет контроля над факторами среды во время формирования семенного посева можно достичь изменения (уменьшения/увеличения) значений количественных признаков в среднем в 1.5–1.7 раза. А при отсутствии такого контроля иметь увеличение относительной ошибки выборочной средней до 16–30%. Что является существенным в исследованиях количественных признаков растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Интеграция» (№А-0144)

Литература

1. Yang X., McMaster G. S., Yu Q. Spatial patterns of relationship between wheat yield and yield components in China // *International Journal of Plant Production*. 2018. Vol.12. Is.1. Pp. 61–71.
2. Long R. L., Gorecki M. J., Renton M., Scott J. K., Colville L., Goggin D. E., Commander L. E., Westcott D. A., Cherry H., Finch-Savage W. E. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2015. Vol.90. No1. Pp. 31–59.
3. Лыкова Н. А. Эффект превегетации: экологические последствия. СПб: Наука, 2009. С.311.
4. Стефанова М. В., Шелоухова Н. А. Пространственная имитационная динамическая модель морфогенеза метамерного побега // *Агроэкосистемы в естественных и регулируемых условиях: от теоретической модели к практике прецизионного управления*. СПб: ФГБНУ АФИ, 2016. С.276–279.
5. Шелоухова Н. А. Изменение количественных признаков растений под влиянием экофизиологического последствия // *Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий*. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2015. С.586.
6. Шелоухова Н. А., Стефанова М. В. Анализ динамики роста злаков в экологическом тестировании // *Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем*. г.Ростов-на-Дону: ЮФУ, 2015. С.538–543
7. Лыкова Н. А. Адаптивность злаков (Poaceae) в связи с условиями превегетации и вегетации // *Сельскохозяйственная биология*. 2008. №1. С.48–54.
8. Архипов М. В., Прияткин Н. С., Гусакова Л. П., Шелоухова Н. А., Тюкалов Ю. А. Агрофизический подход при реализации задач адаптивного семеноводства в свете природоохранного земледелия // *Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего*. СПб: АФИ, 2017. С.826–830
9. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // *Экология*. 2001. №1. С. 3–7.
10. Alonso M. P., Abbate P. E., Mirabella N. E., Aramburu Merlos F., Panelo J. S., Pontaroli A. C. Analysis of sink/source relations in bread wheat recombinant inbred lines and commercial cultivars under a high yield potential environment // *European Journal of Agronomy*. 2018. vol. 93 p. 82–87

Статья рекомендована к печати Лаб. Биофизики растений ФГБНУ АФИ
(докт. биол. наук, Е. В. Канаш)

Influence of an ecological a variety of seeds on results of an ecophysiological experiment

N. A. Sheloukhova

Agrophysical Reseach Institute

14 Gragdanskiy prospekt, 195220 St. Petersburg, Russia.

Email: batygin@mail.ru

There are biologically caused casual events of a pre-dissemination leading to risks in seed farming (this. Poaceae, Brassicaceae, and Fabaceae). It is experimentally confirmed that the effect of a prevegetation can affect a phenotype of an individual substantially. Influence of conditions of formation of a maternal phenotype on a phenotype of hereditary plants, on quality of seeds – sortospetsifichno.

Keywords: agroecology, plant nutrition, environment, prevegetation period, ecological after-effects, improved seed production.