

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИИ

УДК 633.13:631.52

ПРИЧИНЫ ПОЛЕГАНИЯ ОВСА И МЕТОДЫ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ
(ОБЗОР)

В. Н. СОЛДАТОВ, И. Г. ЛОСКУТОВ

На основании данных работ отечественных и зарубежных исследователей рассмотрены внешние признаки полегания овса, связанные с почвенно-климатическими условиями, а также анатомо-морфологические изменения растений, обуславливающие степень их полегания.

Проблема полегания овса занимает особое место и привлекает к себе значительное внимание в силу отличительных особенностей габитуса самого растения и большой парусности метелки. Еще в 50-е годы американскими и канадскими исследователями были рассмотрены причины и следствия этого явления, разработан ряд методов его изучения и агротехнические, химические и другие приемы его предотвращения, созданы новые продуктивные адаптивные и устойчивые к полеганию сорта, обладающие прочной и короткой соломиной.

Pinthus называет полегание посевов «болезнью изобилия», так как при получении высоких урожаев вред от него бывает такой же, как от эфитотии или от сильного повреждения насекомыми (1). Потери урожая овса и его качество зависят от степени полегания и от стадии развития растений, на которой оно происходит (2, 3). Так, показано, что искусственно вызванный наклон растений овса на 45° приводит к снижению урожая почти в два раза меньшему, чем полегание с наклоном 90° . Снижение урожая зерна вследствие искусственно вызванного полегания на 90° в период выметывания составляет 36—37% (при этом масса 1000 зерен уменьшается на 15%), а спустя 15—20 сут после выметывания — 17—23% (при этом уменьшается главным образом общая масса зерна).

Причиной полегания овса, как и других культур, является неблагоприятное воздействие условий окружающей среды — метеорологических и почвенных — на различные морфологические структуры растения. Следовательно, существуют показатели наиболее и наименее подверженные этому влиянию. Наиболее подверженными воздействию факторов окружающей среды являются структура нижних междоузлий соломины, общая высота растения и его масса; менее подвержено такому влиянию развитие как зародышевых, так и узловых корней (1).

Главные факторы, вызывающие полегание, — погодные условия, а именно температура воздуха и количество осадков. Температурный режим оказывает существенное влияние на полегание овса через изменение многих параметров нижних междоузлий стебля, а также через степень развития узловых корней (4). Эти изменения обусловлены уменьшением количества сухого вещества в растении, а также снижением общего содержания углеводов, целлюлозы и лигнина в стебле (5, 6).

Хорошая влагообеспеченность почвы может способствовать полеганию посевов овса из-за удлинения соломины; избыток влаги в верхнем слое почвы ослабляет закрепление даже хорошо развитой корневой системы. В то же время сухость верхнего слоя почвы сдерживает развитие узловых корней, также создавая предпосылки для полегания растений (7—10).

Световой режим оказывает влияние на полегание посевов овса при наличии действия других благоприятных факторов, так как при более полном развитии растений создаются условия к их затенению (11). Последнее ведет к изменению динамики содержания ассимилирующих пигментов, а также морфологии и анатомии стебля, в частности, к снижению прочности нижних междоузлий (12).

Интенсивность света контролирует баланс между продольным и поперечным развитием сосудистых тканей, что играет решающую роль в удлинении междоузлий и уменьшении толщины стенок соломины овса (13). К такому же результату может привести и затененность вследствие загущения посева, на что, в свою очередь, оказывает влияние повышенная доза азота в почве (14, 15).

Режим питания также может способствовать полеганию овса, хотя сведения по этому вопросу носят противоречивый характер (16). Очевидно, при повышенном уровне питания увеличивается соотношение между массой стебля и массой корня, что и приводит к полеганию растений (17).

Реакция различных сортов на воздействие внешних факторов неоднородна, что зависит от стадии развития растений и от морфологии данного сорта (17—20). В конечном счете именно морфоструктурные изменения растения и обуславливают степень его полегания. Стеблевое полегание овса в большей степени связано со строением нижних междоузлий, а также всего стебля в целом, включая метелку (21). Сортные различия по устойчивости к полеганию в значительной степени положительно коррелируют с диаметром и толщиной стенок нижних междоузлий, главным образом второго (22, 23). Установлена средняя положительная корреляция ($r=0,7$) между этими признаками и сгибанием или ломкостью соломины (15, 24, 25).

Прочность соломины овса изучали различными методами. Полученные коэффициенты корреляции между прочностью соломины и устойчивостью растения к полеганию варьируют от 0,4 до 0,8 (26—30). Установлено, что устойчивые к полеганию сорта овса характеризуются более высокой прочностью соломины на излом, чем неустойчивые, хотя внутри каждой группы наблюдаются довольно широкие колебания (25, 31, 32). Прочность соломины на излом, как и другие признаки, связанные с полеганием, варьирует в зависимости от стадии развития растений (33, 34).

Устойчивость овса к полеганию тесно коррелирует с массой отрезков соломины, которая отражает как количественные, так и качественные свойства всего растения (22). Соотношение длины и диаметра стебля также может служить одним из показателей устойчивости сорта как к стеблевому, так и к прикорневому полеганию (35, 36). Рассматриваемое явление обуславливается и углом наклона нижних междоузлий относительно стебля (37), а также взаимозависимостью между корнями и отдельными частями стебля (38).

Установлено, что диаметр нижних междоузлий стебля овса тесно коррелирует с числом узловых корней (39), поэтому устойчивость к полеганию можно объяснить отчасти лучшим развитием узловых корней.

Многие исследователи указывают на взаимосвязь между устойчивостью овса к полеганию и хорошо развитой корневой системой в верхнем почвенном горизонте, а также другими показателями развития корней (23, 29). Одним из них является объем корневой системы (23). Определение сухой массы корней также используется в исследованиях подобного рода, но это сопряжено с большими экспериментальными ошибками (16). Значительные положительные корреляции ($r=0,4\div 0,9$) обнаружены между устойчивостью к полеганию и числом узловых корней в расчете на растение и на побег (23, 28, 34, 40), диаметром, а также глубиной проникновения узловых корней (23). Рядом исследователей выявлена тесная корреляция между силой сцепления растений овса с почвой и их устойчивостью к полеганию (34, 40, 41). В других работах такая связь не найдена. Эти противоречивые результаты отчасти можно объяснить

эффектами взаимодействия между сортами овса и условиями, в которых производились исследования, в частности влажностью почвы.

Плотность и форма метелки также могут оказывать влияние на полегание растений овса через площадь метелки, на которую воздействует сила ветра (42). Patterson с соавт. обнаружили, что у овса более высокая плотность метелки связана с более высокой устойчивостью стебля к сгибанию и таким образом к полеганию всего растения (43). Некоторые исследователи считают одним из маркерных признаков устойчивости к полеганию положение верхнего флаг-листа. Угол между метелкой и соломиной также обуславливает устойчивость к полеганию (25).

Исследование причин полегания овса анатомическими методами показало, что устойчивость определяется числом проводящих пучков и толщиной склеренхимы стебля (22, 41, 44). Welton обнаружил, что устойчивые к полеганию растения (автор вызывал искусственное полегание) характеризуются хорошо развитой паренхимной тканью и высокой степенью одревеснения стенок экзодермы (5).

Установлено, что устойчивые к полеганию сорта овса отличаются от неустойчивых большей выполненностью стебля, мощным развитием механической ткани, более толстыми оболочками клеток склеренхимы и сильным одревеснением тонкостенной паренхимы (36). Анатомическое исследование контрастных по высоте сортов овса показало, что короткостебельные сорта, устойчивые к полеганию, имеют хорошо развитую экзодерму с толкостенными клетками; высокорослые устойчивые сорта занимают промежуточное положение по этому признаку между короткостебельными и высокорослыми неустойчивыми к полеганию сортами (34). При изучении среднерослых сортов и их короткостебельных мутантов, устойчивых к полеганию, было установлено, что у линии OT207, несущей ген *Dw-6*, укорочение подколосного междоузлия происходит в основном за счет уменьшения числа клеток паренхимы стебля, а не за счет уменьшения их продольного размера, как это имеет место у мутантной линии SJ 8447, несущей ген *Dw-7* (45).

Существуют различные прямые и косвенные методы определения устойчивости растений овса к полеганию. Среди прямых методов основные — полевая визуальная оценка сортов на полегание, а также определение степени развития стеблей и корней.

Следует отметить, однако, что изучение явления полегания в естественных условиях осложняется тем, что его проявление не всегда имеет нужную направленность. В связи с этим существует ряд методов, провоцирующих полегание растений. Так, Harrington и др. индуцировали полегание, подвергая опытные делянки воздействию сильного контролируемого ветра (40). В другом случае полегание провоцировали наклоном растений при помощи сетки, которую устанавливали на высоте 30—60 см над поверхностью почвы и передвигали в горизонтальном направлении (2, 24). Преимуществом этого метода является возможность вызывать полегание различной степени на разных стадиях развития растений и сохранять их в прямом положении на контрольных делянках. Недостатком этого метода является некоторое повреждение растений, которого трудно избежать. Welton применял для изучения различных факторов полегания затенение опытных делянок (5).

Как известно, различают два вида полегания — стеблевое и прикорневое, которые могут повторяться за время вегетации. Таким образом, оценка этого явления должна проводиться несколько раз. В противном случае (при единичной оценке в период уборки урожая) возможна переоценка роли позднего полегания, причиной которого является мощность сухой соломины, и недооценка роли полегания до колошения вследствие того, что растения уже восстановились от него. Murphy с соавт. выявили тесную корреляционную зависимость ($r=0,89$) у овса между процентом искривленности стеблей, которые восстанавливались от раннего полегания, и преобладанием полегания в период полной спелости (26). Вместе с тем восстановление от раннего полегания может иногда способствовать

повышению устойчивости к более позднему полеганию. Поэтому оценка полегания должна быть основана в большей степени на положении нижнего междоузлия, чем на положении верхней части соломины и метелки. Данный вывод основан на предположении, что если внешние факторы, способствующие полеганию, действуют на более поздней стадии развития растений, то происходит невосстанавливаемое полегание одинаковой силы (1).

Признание того факта, что устойчивость к полеганию нельзя объяснить каким-то одним признаком растения привело к объединению корреляций, которые были установлены между устойчивостью к полеганию и различными признаками растения, в индексы полегания. Некоторые из этих индексов тесно коррелируют с устойчивостью к полеганию в поле как основной оценкой этого явления и поэтому могут быть использованы в качестве его селекционных критериев. Так, соотношение длины и диаметра соломины нижних междоузлий у растений овса довольно тесно коррелирует с их устойчивостью к полеганию (22). Индексом полегания является и отношение массы подземной части растения овса к массе его надземной части (23).

Hamilton, используя дифференциально-функциональный анализ, разработал индекс, в котором объединены диаметр соломины (мм), оценка корней по шкале (1—10) и высота растений (дюйм) (39). С помощью этого индекса он легко отличал устойчивые к полеганию сорта от неустойчивых.

Наиболее широко используемым критерием оценки устойчивости к полеганию является фактор *cLg*, который был разработан Grafius и Brown (30). Этот метод, названный Stuthman «Графиусовой геометрией» (46), привел к значительному успеху в селекции на устойчивость к полеганию. В данном случае устойчивость к полеганию определяется как отношение дополнительного скручивания (обусловленного массой стебля, листьев и метелки) к способности стебля противостоять скручиванию, которое происходит в результате действия ветра и дождя.

Несмотря на тесную корреляцию *cLg* с устойчивостью к полеганию, Murphy, Frey и др. считают, что этот показатель уступает методу испытания на излом (26, 27, 29). Jellum показал, что оценки *cLg* у овса изменяются в зависимости от фазы развития растений: в течение 15 сут после цветения уменьшались, а затем выравнивались (33). Установлено, что на корреляцию между *cLg* и устойчивостью к полеганию овса влияют различия в площади (парусности) метелки (42). Поэтому данный индекс следует использовать главным образом для оценки устойчивости к полеганию внутри группы растений с одинаковыми по площади метелками.

Следует отметить, что ни один из разработанных методов оценки устойчивости овса к полеганию не является совершенным, так как ни один из них не может учесть всех факторов, влияющих на растение в целом. Поэтому лучшие результаты получают при комплексной оценке сортов различными методами. При использовании лабораторных методов для предварительной оценки этого явления необходимо постоянно сверять результаты биометрических, химических и анатомических исследований с наблюдениями, проводимыми в полевых условиях. В ходе селекционной работы, особенно на ее последних этапах, оценку устойчивости к полеганию, помимо комплексного изучения морфологических параметров всего растения, необходимо проводить в поле в самых различных метеорологических и почвенных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Pintus M. J. Lodging in wheat, barley and oats: the phenomenon its causes and preventive measures. *Adv. Agronomy*, 1973, 25: 209—263.
2. Pendleton J. W. The effect of lodging on spring oat yield and test weight. *Agron. J.*, 1954, 46, 6: 265—267.
3. Norden A. J., Frey K. J. Heritability estimates, time of development, and asso-

- ciation of characters with lodging resistance in oats. Proc. Iowa Acad. Sci., 1958, 65: 190—196.
4. Лоскутов И. Г. Связь устойчивости овса к полеганию с метеорологическими условиями. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1989, 129: 95—99.
 5. Welton F. A. Lodging in oats and wheat. Bot. Gazette, 1928, 85, 21: 121—151.
 6. Петипов Н. С. Современное состояние научно-исследовательских работ по полеганию зерновых культур и основные перспективные направления. В сб.: Устойчивость растений против полегания. Тез. докл. Минск, 1965: 3—13.
 7. Сказкин Ф. Д. К морфологии корневых систем при недостатке воды в почве в различные периоды развития овса. Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 1939, 25: 117—131.
 8. Frey K. J. Oats root and foliage growth of at several levels fertility and moisture. Agron. J., 1969, 61, 2: 461—468.
 9. Shuurman J. J., de Boer J. J. H. The developmental pattern of roots and shoots of oats under favourable conditions. Netherland J. Agres. Sci., 1970, 18, 3: 168—181.
 10. Богачков В. И., Матюшкова Н. Г., Мирошниченко А. И. и др. Селекция интенсивных устойчивых к полеганию, засухе и болезням сортов овса в Западной Сибири. В сб.: Селекция и семеноводство зерновых культур. Новосибирск, 1980: 66—72.
 11. Frey K. J., Wiggans S. C. Tillering studies in oats. I. Tillering characteristics of oat varieties. Agron. J., 1957, 49, 1: 48—50.
 12. Годнев Т. Н., Терентьева М. В. Влияние светового режима на урожай зерна и устойчивость стеблей овса против полегания. Сб. науч. тр. АН БССР, 1952, 3: 3—17.
 13. Mulder E. G. Plant Soil, 1954, 5: 246—306.
 14. Welton F. A., Morris V. H. Lodging in oats and wheat. Ohio, Agr. Exp. Sta. Bul., 1931, 471.
 15. Moore H. I. The problem at lodging. J. Min. Agr., 1949, 46: 314—316.
 16. Troughton A. The roots of temperate cereals (wheat, barley, oats and rye). Commonwealth bureau of pastures and field crops. Mineographed Publ., 1962, 2.
 17. Frey K. J. The relation between enviromental and genetic variances for heading dates and plant height in oats. Agron. J., 1959, 51, 9: 545—546.
 18. Калинин С. Л. Определение устойчивости к полеганию зерновых культур, используя морфологический метод. Тез. докл. М., 1979: 38—39.
 19. Блинова Е. Е. Влияние метеоусловий, густоты стеблестоя и продолжительности фаз развития на урожайность ячменя и овса в условиях юго-запада Нечерноземной зоны. В кн.: Интенсивное земледелие и программирование урожая. Йошкар-Ола, 1984: 130—132.
 20. Zezowski S., Bassam N. A. An analysis of relationship between the lodging grage and some morphological characters at early stages of plant development. Gen. Polon., 1985, 26, 2.
 21. Nittler L. W., Kenny T. J. Oat varietal differences in length of lower internodes. Crop. Sci., 1970, 10: 248—250.
 22. Hamilton D. G. Certain oat culm characters and their relationship to lodging. Sci. Agr., 1941, 21: 646—676.
 23. Sechler D. T. Mo. Root development and lodging resistance in oats. Agr. Exp. Sta., 1961, 769: 38.
 24. Norden A. J., Frey K. J. Factors associated with lodging resistance in oats. Agr P., 1959, 5, 6: 335—338.
 25. Hancock N. I., Smith E. L. Tenn., Agr. Exp. Sta., 1963.
 26. Murphy H. C., Petr F., Frey K. J. Lodging resistance studies in oats. I. Comparing methods of testing and sources for straw strength. Agron. J., 1958, 50, 10: 609—611.
 27. Frey K. J., Murphy H. C., Petr F. e.a. Lodging resistance studies in oats. III. Optimum number of plots and samples for cLr and snap scores. Agron. J., 1960, 52, 5: 289—291.
 28. Multamaki K. Finn. State Agr. Res. Bd., 1962, Publ. 195.
 29. Hess D. C., Shands H. L. Lodging response of certain selections of oats, Avena sativa L., and their hybrid Progenies. Crop. Sci., 1966, 6: 574—577.
 30. Grafius J. E., Brown H. M. Lodging resistance in oats. Agron. J., 1954, 46, 9: 414—418.
 31. Davis L., Stanton T. Studies on the breaking strength of oat varieties at Aberdeen, Idaho. J. Amer. Soc. Agr., 1932, 24, 4: 290—300.
 32. Grafius J. E., Brown H. M., Kiesling R. L. Stem-braek in senescence in oats. Agron. J., 1955, 47, 9: 413—414.
 33. Jellum M. D. A study of certon culm characteristics in relation to lodging of ten oat varieties. Crop. Sci., 1962, 2: 263—267.
 34. Солдатов В. Н., Лоскутов И. Г. Изучение полегания овса прямыми и косвенными методами в условиях северо-запада РСФСР. Бюл. ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1987, 169: 75—77.
 35. Кириллов Ю. И. Методы оценки устойчивости сортов против полегания. Сел. и сем., 1959, 4.
 36. Родионова Н. А. Некоторые морфолого-анатомические особенности различ-

- ных по устойчивости к полеганию образцов овса. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1964, 36, 1: 185—194.
37. Кривогорницын Б. И., Дубровская А. Г., Парфенова В. А. и др. К селекции зерновых культур на устойчивость к полеганию. Сел. и сем., 1984, 8: 17—19.
 38. Nittler L. W. Oat varietal differences in root development at lower leaf nodes. Crop. Sci., 1971, 11, 3: 464—466.
 39. Hamilton D. G. Culm, crown and root development in oats as related to lodging. Sci. Agr., 1951, 31: 286—315.
 40. Harrington J. B., Waywell C. G. Testing resistance to shattering and lodging in cereals. Sci. Agr., 1950, 30: 51—60.
 41. Caffrey M., Carroll P. T. Lodging in oats. J. Dep. Agr., 1938, 35, 1: 25—38.
 42. Grafius J. E. Observations on the lodging resistance formula. Agron. J., 1958, 50, 5: 263—265.
 43. Patterson F. L., Bhamonchant P., Schafer J. F. e. a. Inheritance of panicle type and straw strength of Milford Onta. Crop. Sci., 1964, 4: 70—72.
 44. Garber R. J., Olson P. J. A study of the relationship of some morphological characters to lodging in cereals. J. Amer. Soc. Agron., 1919, 11: 173—186.
 45. Kolb F. L., Marshal H. G. Peduncle elongation in dwarf and normal height oat. Crop. Sci., 1984, 24, 4: 699—703.
 46. Stuthman D. Development of breeding methods for oats. Proc. 2th International oat conference. Aberystuyth, 1985.

*Всероссийский НИИ растениеводства
им. Н. И. Вавилова, С.-Петербург*

*Поступила в редакцию
21 декабря 1990 года*

CAUSES AND METHODS OF STUDY OF OAT LODGING

V. N. Soldatov, I. G. Loskutov

Summary

External symptoms of oat lodging related to the soil-climatic conditions and anatomy-morphological plant alterations, conditioning the lodging level, are being considered on the basis of data from home and foreign investigations.