

W 9
ISSN 0202-3628
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ РАСТЕНИЕВОДСТВА
ИМЕНИ Н. И. ВАВИЛОВА (ВИР)

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ
И ФАКТОРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

(СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ ПО ПРИКЛАДНОЙ
БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 149)



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1993

СТРУКТУРА АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА СОРТОВ РИСА ЭКСТЕНСИВНОГО И ИНТЕНСИВНОГО ТИПОВ В УСЛОВИЯХ ПРИМОРЬЯ

Советский Дальний Восток представляет собой самый северный район возделывания риса — *Oryza sativa*. Выращивание этой культуры в Приморье имеет продолжительную историю, но началом научной селекции риса можно считать создание Дальневосточной рисовой опытной станции в 1930 г., задачей которой было создание сортов для данного региона. Первоначально работы вели на сортах из сопредельных областей — Кореи, Японии, Китая, а позднее были привлечены также инорайонные сорта из Средней Азии, Казахстана и Западной Европы [2]. В настоящее время в Приморье возделывают в основном только четыре сорта: Новосельский (районирован в 1939 г.), Дальневосточный (получен в 60-е годы), Приморец и Далирис II (сорта интенсивного типа, выведены в 80-е годы). Медленная сорто-смена обусловлена трудностью селекционного процесса этой культуры в условиях Дальнего Востока.

Для рисосеяния Приморья нужны сорта, способные давать высокие урожаи в условиях относительно прохладного и короткого вегетационного периода, поэтому наряду с отбором на продуктивность важное значение приобретают экологические свойства образцов. Это требует учета географического происхождения исходного селекционного материала, а также объективной оценки нормы экологической реакции растений. В последние годы для комплексной оценки сортов сельскохозяйственных культур используется метод «мезоструктуры фотосинтетического аппарата» [6], который дает полезную информацию о продукционных возможностях и экологических свойствах растений. Задачей данной работы было сравнительное исследование некоторых характеристик структуры ассимиляционного аппарата сортов риса экстенсивного и интенсивного типов в связи с их продуктивностью и происхождением.

Исследования выполнены на опытной базе Приморского филиала ВНИИ риса в с. Новосельское Спасского района Приморского края в 1987—1989 гг. В работе было использовано 8 сортов и 4 перспективных гибрида, которые относятся к группе скороспелых и ультраскороспелых. Старые приморские сорта, созданные в период с 30-х по 70-е годы, имеют признаки экстенсивного морфотипа — высокорослые, с удлиненными, планофильно отклоненными листьями, полегают на высоких агрофонах. Новые сорта и перспективные гибриды характеризуются короткостебельностью, имеют крупную метелку, укороченные эректовидно ориентированные листья, не полегают на высоких агрофонах.

По географическому происхождению изученные образцы могут быть разделены на три группы. В I группу включены гибриды и сорт

Таблица 1. Структура ассимиляционного аппарата в лесостепной зоне Приморья
 Table 1. Some indices of productivity and assimilative apparatus structure of the intensive and extensive cultivars of the diverse origin in Primorye conditions

№ по каталогу ВИР	Сорт, гибриды	Группа	Урожай, зерно, г	Масса цветков, г	К-во. %	Биологический урожай, г/м²	Количество хлороф. зерно, мг/см²	Толщина листа, мм	Количество хлороф. зерно, мг/см²	Количество хлороф. зерно в клетках шт.	Объем кистей, мм³	Площадь флага, см²			
Новые сорта интенсивного типа															
8138	Приморец	I	571	2,3	54	1058	3,67	94	83,4	277	1311	15			
874	Ит 874		598	2,2	55	1096	4,33	119	99,3	239	1172	19			
3586	Ит 3586		528	2,2	50	1061	4,46	112	104,4	234	1100	18			
884	Ит 884		563	2,3	46	1226	3,97	116	101,9	258	1242	21			
1528	Ит 1528		538	2,6	51	1063	3,60	104	84,8	237	1200	15			
Старые сорта экстенсивного типа															
Среднее			559±12	2,4±0,2	51	1100±31	4,01±0,26	109±2	96,7±5,4	259±0,9	1166±53	17±3			
II															
525	Дальневосточный		II	492	1,9	45	1096	3,99	103	92,6	232	1101	24		
1723	Слуцкий			429	1,8	45	919	3,44	110	78,9	218	1100	16		
3945	Алакульский			424	1,6	44	963	3,88	106	88,0	228	1211	17		
Среднее				467	2,0	43	1098	3,56	114	83,9	224	1267	21		
III															
Среднее				453±16	1,9±0,2	44	1027±40	3,72±0,29	108±2	85,9±2,9	226±0,8	1200±34	19±2		
3813	Новосельский			III	497	1,9	45	1114	3,76	112	76,6	201	1025	18	
3694	Кендзо				427	1,7	41	1035	3,91	113	73,6	38,6	1056	15	
5252	Столичный				462	1,4	46	1014	3,88	114	75,3	39,7	884	17	
Среднее					467±20	1,7±0,3	44	1053±30	3,85±0,30	113±0,5	76,1±1,1	19,5±0,7	988±52	17±2	
IV															
Среднее по экстенсивным сортам					456±12	1,8±0,1	41	1038±25	3,78±0,15	111±2	81,3±2,7	21,2±0,8	1109±51	18±2	

Приморец. Определить их происхождение представляет определенную сложность, поскольку они получены в результате многочисленных скрещиваний итальянских, краснодарских, японских и других сортов. Общим для них является использование в скрещивании западно-европейских короткостебельных форм.

Во II группу объединены казахский сорт Алакульский, районированный в Приморье в 1960 г., а также сорта селекции Дальневосточной рисовой опытной станции — Дальневосточный, Приморский 10, Спутник, полученные с использованием узбекских и казахских сортов. Третья группа включает сорта приморского происхождения — старый корейский сорт Кендзо и полученные на его основе Новосельский и Стодневный. Данные по происхождению сортов, созданных до 1970 г., даны по монографии И. Е. Криволапова [2]; по новым сортам представили информацию селекционеры Приморского филиала ВНИИ риса.

Эксперимент проводили в условиях мелкоделяночного полевого опыта. Способ посадки — рядковый (5 рядков по 120 см, междурядья 15 см, защитная полоса 10 см). Густота посева была приближена к производственной и составляла 330 растений на 1 м². Повторность проведения опыта — трехкратная.

Исследования структуры фотосинтетического аппарата проводили в фазе цветения на флаговых листьях главного побега. Площадь листьев определяли весовым методом, среднее — из 30 штук. Толщину листа определяли на поперечных срезах под световым микроскопом, используя объект-микрометр. В табл. 1 представлены данные по ширине мезофилльной ткани, располагающейся между жилками. Анализ показателей мезоструктуры выполнен по методике А. Т. Мокроногова и Р. А. Борзенковой [6] с необходимым количеством повторностей.

При исследовании показателей продуктивности и структуры ассимиляционного аппарата приморских сортов риса были обнаружены существенные различия между сортами интенсивного и экстенсивного типов, группами сортов и гибридов, полученных с участием генотипов разного географического происхождения.

Изученные нами признаки характеризуют образцы на разных уровнях организации: ценотическом (биологический и хозяйственный урожай), организменном (масса метелки, уборочный индекс, площадь флагового листа), тканевом (показатели мезоструктуры листа). Для практических целей важно представлять, какие уровни обуславливают различия сортов по интенсивности и отвечают за величину урожая зерна.

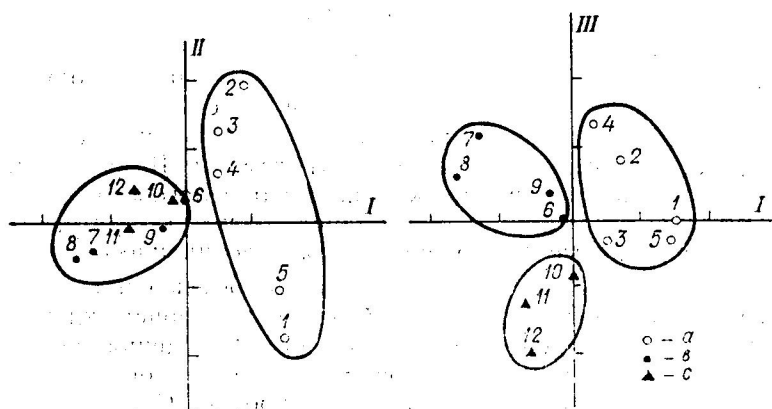
Сорта интенсивного типа (Приморец и перспективные гибриды) имели максимальный урожай зерна — от 538 до 598 г/м², что значительно превосходит этот показатель у старых сортов (424—427 г/м²). Анализ наших данных показывает, что рост урожая зерна сортов интенсивного типа не обусловлен повышением общей биологической продуктивности, а связан с изменением морфотипа растения — уменьшением высоты стеблей, укрупнением метелки, что обусловило повышение $K_{хоз}$. Высокая корреляция $K_{хоз}$ с урожаем и его важная роль в росте продуктивности как риса, так и других злаков, например пшеницы, неоднократно обсуждались в литературе [3, 7, 10, 13, 14].

Помимо особенностей ценотического и организменного уровня, нами были обнаружены различия между сортами экстенсивного и интенсивного типов на тканевом уровне (см. табл. 1); основные особенности были связаны с количеством хлоропластов в единице площади

листьев. Этот показатель был значительно выше у новых сортов, особенно в сравнении с образцами приморского происхождения. Аналогичные результаты были получены на пшенице и ячмене [4, 8].

Данный признак имеет важное значение в фотосинтетической деятельности растений. Плотность пластид в растительной ткани определяет суммарную внутреннюю поверхность, через которую происходит диффузия CO_2 . Этот показатель, как правило, обнаруживает высокую корреляцию со скоростью фотосинтеза [5, 9]. Количество клеток хлоренхимы в единице площади листа у сортов интенсивного типа также достоверно выше (см. табл. 1). Учитывая, что объем клетки у них значительно выше по сравнению с приморскими сортами старого типа и близок к этому же показателю у сортов азиатского происхождения, можно сделать вывод об увеличении общей поверхности клеток мезофилла в расчете на площадь. Данный признак, который обозначается как ИМК (индекс мембран клеток), или $A_{\text{мез}}/A$, обычно прямо коррелирует с мезофилльной проводимостью для CO_2 [11, 12].

Таким образом, сорта риса интенсивного типа обладают не только более совершенной структурой листового полога, но и более развитой внутренней ассимиляционной поверхностью. В условиях достаточного водоснабжения и теплообеспечения данный признак должен обеспечить более высокую скорость фотосинтеза единицы площади листовой поверхности. Для структуры листа риса характерно более высокое количество клеток мезофилла в единице площади по сравнению с пшеницей [4] и ячменем [9], но, как и у других злаков [5], отмечена сильная положительная корреляция между объемом клеток и количеством в них пластид.



Анализ сортов риса разного происхождения и морфотипа по методу главных компонент на основании данных продуктивности и структуры ассимиляционного аппарата.

I, II, III — главные компоненты; а — интенсивные сорта, б — экстенсивные сорта, полученные с использованием среднеазиатских сортов, с — экстенсивные сорта приморского происхождения; нумерация сортов по табл. 1.

Rice cultivar analyses of the diverse origin and morphotype according to the principle components method on the base of the crop data and assimilative apparatus structure.

I, II, III — principle components; a — intensive varieties, b — extensive varieties are selected with using Middle Asian varieties. c — extensive varieties of Primorye origin; varieties number is from table 1.

Использование метода главных компонент позволяет более отчетливо наблюдать обнаруженные различия сортов (см. рисунок). Вся совокупность изученных сортов четко подразделяется на две группы — старых и новых — в поле двух первых факторов. Анализ показывает,

Таблица 2. Факторные нагрузки показателей урожая и мезоструктуры фотосинтетического аппарата сортов риса по главным компонентам

Table 2. Factoral loads of indices of productivity and mesostructure of the photosynthetic apparatus of rice varieties according to the main components

Показатель	Факторные нагрузки по главным компонентам		
	I	II	III
Урожай зерна, г/м ²	0,949	0,0	0,0
Масса метелки, г	0,923	0,0	0,0
Уборочный индекс ($K_{\text{хоз}}$)	0,844	0,0	0,0
Биологический урожай, г/м ²	0,544	0,0	0,0
Количество клеток, млн/см ²	0,0	0,907	0,0
Толщина листа, мкм	0,0	0,813	0,0
Количество хлоропластов, млн/см ²	0,0	0,800	0,510
Количество хлоропластов в клетке, шт.	0,378	0,0	0,861
Объем клетки, мкм ³	0,0	-0,456	0,739
Площадь флагового листа, см ²	0,471	0,0	0,546

что основными дискриминирующими признаками, в этом случае являются урожай зерна, масса метелки, уборочный индекс, т. е. отмеченные нами ранее признаки (табл. 2). По-видимому, характеристики, имеющие высокие факторные нагрузки по первой главной компоненте, в наибольшей степени ответственны за повышение продуктивности сортов. Следует отметить, что среди сортов интенсивного типа наблюдается значительное рассеивание точек в поле второй главной компоненты, что характеризует неоднородность группы. Широкий диапазон варьирования таких признаков, как площадь флагового листа, количество клеток и хлоропластов в единице площади листа, толщина листа, открывает новые возможности для селекционного процесса.

Старые сорта экстенсивного типа также объективно разделяются на две группы в соответствии с особенностями происхождения. Культивары приморского и среднеазиатского происхождения не отличаются по признакам ценотического и организменного уровня, но обладают особенностями строения на тканевом уровне. Сорта приморского происхождения имели большую толщину листа и меньший размер клеток, а также более низкое количество хлоропластов в клетке и единице площади. Полученные результаты согласуются с наблюдениями, сделанными японскими исследователями [13]. Сравнивая японские и индийские сорта, они обнаружили, что первые имели большую толщину листа, более плотную упаковку клеток мезофилла. Японские авторы предполагают, что эти признаки позволяют поддерживать высокую ассимиляционную активность листа в условиях более низких температур и способствуют продвижению этой культуры на север.

В целом анализ по методу главных компонент показывает строгую иерархичность значимости признаков разных уровней организации растений. Основные отличия между сортами интенсивного и экстенсивного типов проявляются на ценотическом и отчасти на организ-

менном и тканевом уровнях (I компонента), а отдельные группы в пределах новых и старых культиваров выделяются практически только на тканевом уровне (II и III компоненты). По-видимому, наблюдаемая иерархия в значимости различных уровней организации может играть важную роль в поиске признаков, ответственных за рост продуктивности и адаптивные способности сортов.

Таким образом, проведенные исследования позволили определить некоторые особенности этой культуры в целом, а также отдельных сортов разной селекционной продвинутости. По сравнению с суходольными злаками (пшеница, ямень) рис относится к мелкоклеточным культурам с высокой плотностью клеток и пластид в единице площади листовой поверхности. Эти признаки обеспечивают сильное развитие внутренней ассимилирующей поверхности, что в конечном итоге способствует снижению мезофилльного сопротивления диффузии CO_2 , повышению фотосинтеза и продуктивности. Сравнение сортов старого и нового типов позволило определить основные изменения растений в ходе селекции на продуктивность. Эти различия связаны в первую очередь с изменением общего габитуса растений и ориентации листьев, но в то же время с одновременным изменением показателей мезоструктуры фотосинтетического аппарата по пути развития CO_2 -воспринимающей поверхности. Обнаруженные структурные особенности сортов интенсивного и экстенсивного типа, а также значительное варьирование признаков мезоструктуры листа у перспективных гибридов интенсивного типа открывают новые возможности для повышения эффективности селекционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Киселева И. С., Гладиллина Е. Н. Мезоструктура листа и активность фотосинтетического аппарата ячменя//Фотосинтез и продукционный процесс. Свердловск, 1988.
2. Криволапов И. Е. Рис на Дальнем Востоке. Владивосток, 1971.
3. Кумаков В. А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции// Физиология фотосинтеза. М., 1982.
4. Кумаков В. А., Березина О. В., Архипова Л. Н. Структурные и функциональные особенности фотосинтетического аппарата сортов яровой пшеницы в связи с их продуктивностью//Фотосинтез и продукционный процесс. Свердловск, 1988.
5. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата/Под ред. А. Т. Мокроносова. Свердловск, 1978.
6. Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов//Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1978. Т. 61, вып. 3.
7. Ничипорович А. А. Теория фотосинтетической продуктивности растений// Физиология растений. 1977. Т. 3.
8. Ходоренко А. А., Петренко Л. В. Морфоструктурные особенности хлоропластов растений ячменя различной продуктивности//Вестник Белорусск. гос. университета. 1987. 11.
9. Araus J. Z., Tapia Z., Calafell R., Sezzet M. D. Relationships between photosynthetic capacity and leaf structure in several shade plants//Amer. J. Bot. 1986. V. 73, N 12.
10. Evans L. T., Dunstone R. L. Some physiological aspects of evolution in wheat//Austr. J. Biol. Sci. 1970. V. 23, N 4.
11. Nobel P. S. Internal leaf area and cellular CO_2 resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species//Plant Physiol. 1977. V. 40, N 1. 123-144
12. Nobel P. S., Zaragoza G. J., Smith W. K. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranus parviflorus* Henckel//Plant Physiol. 1978. V. 55, N 4.

O. L. BURUNDUKOVA, V. I. PYANKOV, Yu. N. ZHURAVLEV,
I. P. KHOLUPENKO, V. M. GORBACH

**THE STRUCTURE OF ASSIMILATION APPARATUS OF THE INTENSIVE
AND EXTENSIVE TYPES OF THE RICE VARIETIES IN FAR EAST**

Summary

Plant productivity and mesostructure of the upper leaves of twelve rice cultivars were studied in the south of Primorye. The definite differences between the cultivars of the intensive and extensive types were found out according to cultivar production indexes and mesostructure of the cultivars of the diverse geographic origin as well. The cultivar group differed in morphotype and geographic origin were isolated by the principle components method.