

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМ. П.А. СТОЛЫПИНА»

На правах рукописи

КАДЕРМАС

ИРИНА ГЕННАДЬЕВНА

ФОРМИРОВАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО И
СИМБИОТИЧЕСКОГО АППАРАТОВ РАСТЕНИЙ И ИХ ВКЛАД
В ПОВЫШЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ АГРОЦЕНОЗОВ
ГОРОХА ПОСЕВНОГО (*Pisum sativum* L.)

03.02.08 – экология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор с. – х. наук, профессор
Н. А. Поползухина

ОМСК 2014

Введение.....	4
1. ФОРМИРОВАНИЕ ЭФФЕКТИВНОГО БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНО-ГО СИМБИОЗА И ЕГО РОЛЬ В СОЗДАНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИ УСТОЙЧИВЫХ АГРОЦЕНОЗОВ (НА ПРИМЕРЕ <i>Pisum sativum L.</i>)....	9
1.1 Симбиотическая азотфиксация бобовых культур и условия для ее эффективной реализации.....	11
1.2 Зернобобовые культуры как регуляторы экологического равновесия экосистем.....	25
1.3 Роль макросимбионта (бобовых культур) в бобово-ризобиальном симбиозе: генетические, селекционные и экологические аспекты.....	30
1.4 Взаимосвязь процессов фотосинтеза и клубенькообразования у гороха посевного.....	33
2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	36
2.1 Почвенно-климатическая характеристика зоны южной лесостепи Западной Сибири.....	36
2.2 Условия проведения опытов.....	39
2.3 Объект исследований.....	42
2.4 Методика исследований.....	44
2.5 Агрохимическая характеристика почв.....	47
3. РОСТ, РАЗВИТИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПОВЕРХНОСТИ И СИМБИОТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ В АГРОЦЕНОЗЕ ГОРОХА ПОСЕВНОГО.....	49
3.1 Всхожесть семян и выживаемость растений.....	49
3.2 Продолжительность вегетационного и межфазных периодов.....	52
3.3 Фотосинтетическая деятельность агроценоза гороха посевного.....	55
3.4 Клубенькообразующая способность растений в агроценозе гороха посевного.....	70
4. ФОРМИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ АГРОЦЕНОЗА ГОРО-	

ХА ПОСЕВНОГО.....	81
5. ФОРМИРОВАНИЕ КАЧЕСТВА ЗЕРНА В АГРОЦЕНОЗЕ ГОРО-	
ХА ПОСЕВНОГО.....	90
6. ВКЛАД ПРОЦЕССОВ ФОТОСИНТЕЗА И СИМБИОТИЧЕС-	
КОЙ АЗОТФИКСАЦИИ В ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЕРНА	
ГОРОХА ПОСЕВНОГО.....	95
ОБЩИЕ ВЫВОДЫ.....	99
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	103
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	104
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	126

ВВЕДЕНИЕ

Производство высококачественной сельскохозяйственной продукции является одной из важнейших задач отрасли растениеводства. Не менее важным обстоятельством выступает необходимость сохранения почвенного плодородия, поддержания экологической чистоты сельскохозяйственного производства, ресурсосбережение. Чтобы полностью использовать потенциал естественного плодородия почв и растений необходимо внедрение адаптивных форм растениеводства, при которых за счет использования воспроизводимых ресурсов биологических сообществ (растительно-микробных систем) растения обеспечивались основными элементами питания, были защищены от фитопатогенов, устойчивы к стрессам. Одним из таких сообществ выступает взаимодействие зернобобовых культур с клубеньковыми бактериями, которые не вступают в антагонстические отношения между собой и дополняют друг друга (Проворов, Куликова, 1998)

Анализ научных публикаций за последние годы свидетельствует о том, что интерес к биологической азотфиксации значительно возрос (Волобуева, 2011; Парахин и др., 2007; Dixon, Wheeler, 1986). Это связано с определяющей ролью данного процесса в азотном балансе биосферы, а также с возможностью сокращения объемов применения промышленных удобрений при выращивании полевых культур.

В сельском хозяйстве регионов различных климатических зон широко используются бобовые растения. Одним из наиболее важных представителей данного семейства во всем мире является горох (*Pisum sativum* L.), который выращивают в различных почвенно-климатических зонах на больших посевных площадях (Чекалин, 2003). Это обусловлено большим содержанием белка в зерне, которое может достигать 35 %.

Известно, что эффективность работы азотфиксаторов в полевых условиях зависит от целого ряда факторов, основными из которых являются генотип

растения, видовой состав и активность клубеньковых бактерий, свойства почвы, водный и температурный режим, уровень агротехники. В последнее время ученые отмечают зависимость работы симбиотической системы от ассимиляционного аппарата растений (Наумкина, 2007; Пигарева, 1999; Хамоков, 2002).

В этой связи представляет определенный теоретический и практический интерес изучение процессов фотосинтеза и симбиотической азотфиксации и их вклад в формирование продуктивности агроценозов гороха посевного в агроэкологических условиях южной лесостепи Западной Сибири.

Цель исследования – Изучить динамику формирования ассимиляционной поверхности растений и клубенькообразования и определить их вклад в формирование продуктивности агроценозов гороха посевного в контрастных агроэкологических условиях южной лесостепи Западной Сибири.

Задачи исследований:

1. Определить запасы продуктивной влаги, основные элементы питания в почве перед посевом и во время уборки урожая; содержание общего азота в вегетативной массе растений.

2. Изучить влияние генотипа и гидротермических условий на лабораторную и полевую всхожесть семян, а также выживаемость растений гороха.

3. Изучить продолжительность вегетационного и межфазных периодов у различных генотипов гороха в изменяющихся агроэкологических условиях.

4. По фазам развития растений изучить:

- динамику накопления биомассы (надземной и корневой);
- динамику формирования листовой поверхности;
- динамику формирования симбиотического аппарата;

5. Определить взаимосвязь признаков клубенькообразования,

фотосинтеза и продуктивности и их зависимость от генотипа и агроэкологических условий.

б. Выявить перспективные генотипы гороха посевного для дальнейшего использования в симбиотической селекции.

Научная новизна результатов исследований. Впервые в условиях южной лесостепи Западной Сибири дана оценка симбиотической эффективности и фотосинтетической активности генотипов гороха посевного. Изучена динамика образования клубеньков и ассимиляционного аппарата в различные фазы развития растений. Выявлена взаимосвязь процессов клубенькообразования, фотосинтеза, формирования продуктивности и качества зерна у гороха, а также влияние на эти процессы генотипических особенностей и агроэкологических условий. Выявлены генотипы с высокими значениями изучаемых показателей.

Практическая значимость работы и реализация результатов исследований. Проведённые исследования дополняют представление об использовании бобово-ризобияльного симбиоза в восстановлении экологического равновесия агроэкосистем. В процессе изучения выделена перспективная линия гороха, характеризующаяся высокой эффективностью симбиотической азотфиксации, фотосинтетической активностью, стабильно высокой продуктивностью, обеспечивающая высокий выход белка с гектара, адаптивная к агроэкологическим условиям южной лесостепи Западной Сибири. В 2013 году Линия 37/03 под названием Сорт гороха Омский 18 передана на Государственное сортоиспытание Российской Федерации.

Результаты работы используются в учебном процессе в основных образовательных программах при подготовке студентов по специальностям и направлениям подготовки «Агроэкология», «Экология и природопользование», «Техносферная безопасность».

Личный вклад автора состоит в самостоятельном сборе и обработке фактического материала, его анализе, проведении лабораторных и полевых

исследований, формулировке научных положений и выводов, подготовке научных публикаций, написании и оформлении текста диссертации.

Обоснованность выводов и достоверность результатов обеспечены значительным объемом фактического материала, полученным в результате многолетних полевых и лабораторных экспериментов с применением классических и современных методов исследований, подтверждением результатов статистической обработкой, публикациями автора.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Рост, развитие, динамика формирования ассимиляционного и симбиотического аппаратов, продуктивности генотипов в агроценозе гороха посевного в контрастных агроэкологических условиях.
2. Взаимосвязь процессов фотосинтеза и клубенькообразования и их вклад в повышение продуктивности и качества зерна гороха посевного.
3. Перспективные генотипы гороха для дальнейшего использования в симбиотической селекции.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на международной научной конференции «Молодежь третьего тысячелетия», на IX региональной научно-практической конференции молодых ученых вузов СФО «Инновации молодых ученых аграрных вузов – агропромышленному комплексу Сибирского региона», научно-практической конференции «Экологическая безопасность живых систем», на научных конференциях профессорско-преподавательского состава и аспирантов ОмГАУ (2010–2012 гг.); на заседании кафедры экологии, природопользования и биологии ФГБОУ ВПО ОмГАУ им. П.А.Столыпина (июнь 2014г.), а также приняла участие во II этапе Всероссийского конкурса на лучшую научную работу среди студентов, аспирантов и молодых ученых, высших учебных заведений Минсельхоза России, была награждена дипломом второй степени в номинации «Биологические науки».

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 8 научных работ, общим объёмом 2 печатных листа, в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ, и в 1 монографии.

Объём и структура диссертации. Диссертация изложена на 141 странице печатного текста с 11 приложениями, иллюстрирована 22 таблицами и 7 рисунками; состоит из введения, 6 глав, выводов, практических рекомендаций. Библиографический список включает 198 источника, в том числе 58 зарубежных публикаций.

ФОРМИРОВАНИЕ ЭФФЕКТИВНОГО БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНОГО СИМБИОЗА И ЕГО РОЛЬ В СОЗДАНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИ УСТОЙЧИВЫХ АГРОЦЕНОЗОВ

(НА ПРИМЕРЕ *Pisum sativum L.*)

Интенсивные агротехнологии, обеспечив «зеленую революцию» середины XX века, привели к непредвиденным последствиям – глобальному загрязнению биосферы, неблагоприятным изменениям климата, утрате биоразнообразия, снижению стабильности экосистем и в конечном итоге к снижению качества жизни народонаселения Земли (Reganold et al., 1990; Vance, 2001). В эпоху дефицита природных ресурсов, возрастающей антропогенной нагрузки на окружающую среду и разрушения стабильности экосистем, в условиях интенсивного земледелия, ориентированного на получение высоких урожаев, остро стоит вопрос о качестве и безопасности получаемой растениеводческой продукции.

Среди агрохимических загрязнителей продукции растениеводства особое место занимают нитраты. Избыток этих соединений приводит к ряду нежелательных экологических последствий, влияющих на здоровье человека и животных. Проблема с нитратами является следствием нарушения природного цикла азота на одной или нескольких его стадиях почва – удобрение – вода – растение – человек (животное).

Основным негативным последствием вмешательства человека в биогеохимический цикл азота является нерациональное применение азотных удобрений, сопровождающееся избыточным накоплением нитратов и нитритов в продукции растениеводства.

По заявлению Минсельхоза РФ, использование удобрений, в том числе азотных, значительно увеличилось в период с 1960 по 2000 гг. Сегодня в мире ежегодно потребляется свыше 80 млн. т азотных удобрений (Парахин, 2012). Однако и количество сельскохозяйственной продукции, загрязненной

нитратами и нитритами, также возросло. Так, среди регионов самая загрязненная продукция выявлена в Москве и Московской области, Краснодарском крае и Республике Адыгея, Нижегородской области и Республике Марий-Эл и Ростовской области. В 79,3% из прошедшей проверку растениеводческой продукции выявлено превышение максимально допустимых уровней на территории Москвы и Московской области. (Эколого-гигиеническая оценка ..., 2011; Потребителю – только качественную продукцию, 2009).

Среди городов Западно-Сибирского региона с наиболее загрязненными продуктами отмечен Новосибирск, Кемеровская область. По данным РИА «Омск-Инфо» при тестировании самых популярных овощей и фруктов на содержание нитратов в Омске выявлено, что во всех протестированных овощах содержание нитратов в норме. Исключение составляют томаты, где содержание нитратов на 25 мг/кг выше значений ПДК. Во всех образцах репчатого лука превышение ПДК нитратов составляет в среднем в 1,5 раза. Особо следует отметить, что во всех образцах, произведенных на территории Омской области, превышение ПДК не обнаружено (Ложникова О. В, 2013).

До сих пор традиционное земледелие продолжает стабильно развиваться благодаря сильной зависимости от химикатов, но сокращение естественного плодородия почвы при традиционной системе земледелия невозможно компенсировать за счет внесения удобрений. Массовое использование удобрений началось после Второй мировой войны. Особенно широкое распространение получили недорогие азотные удобрения на основе синтетического аммиака, ставшие неотъемлемым атрибутом современных технологий растениеводства (Нормак, 2009; Звягинцев и др., 2005). Подобное земледелие с большим внесением удобрений, в особенности аммонийного азота, вызывающего серьезные проблемы окисления, огромным количеством монокальция фосфата, подавляющего биологию почвы, – приведет в

дальнейшем к довольно хрупкой рентабельности и экологическому риску (Коветто, 2009).

Производство и применение азотных удобрений, кроме несущих за собой экологических проблем, сопровождается рядом проблем экономических: большие затраты на транспортировку и производство. Так, например, при технической фиксации молекулярного азота необходимы очень высокие температуры – 400-500 °С, и давление в несколько десятков мегапаскалей (Парахин и др., 2007; Legumes symbiotic nitrogen fixation..., 1998; Симбиогенетика и селекция макросимбионта..., 2010; Ladha, Reddy; Gutschick, 1978).

Поэтому необходимость реформы в растениеводстве и земледелии очевидна, так как почвы, обрабатываемые традиционным способом, становятся всё более зависимыми от химических удобрений, что в результате может привести к отрицательному соотношению затраты-преимущества.

1.1. Симбиотическая азотфиксация бобовых культур и условия для ее эффективной реализации

Все вышеперечисленные данные говорят о необходимости уделить большое внимание развитию экологически устойчивых сельскохозяйственных систем, в которых продуктивность растений и животных обеспечивается использованием их биологических возможностей, при минимальном применении экологически опасных агрохимикатов.

Одной из таких биологических возможностей является взаимодействие растений с микроорганизмами, которые играют огромную роль в жизни растительных организмов: одни микробы улучшают их развитие, выполняя широкий круг адаптивно значимых функций (питание, защиту от патогенов и вредителей, регуляция развития, адаптацию к различным стрессам), тогда как другие снижают выживаемость растения-хозяина или даже приводят к его

гибели (Полиморфизм форм гороха..., 2000; Bhatia et al., 2001; Celik et al.). В 1879 г. для характеристики таких взаимодействий Антон Де Бари предложил понятие «симбиоз», который определил как длительное сосуществование неродственных организмов, в ходе которого осуществляется широкий спектр взаимовыгодных (мутуалистических) и паразитарных (антагонистических) взаимодействий (Douglas, 1994). Позднее это понятие было сужено и долгое время использовалось для обозначения мутуалистических отношений (Wilkinson, 2001). Согласно более современному определению, симбиоз – это ассоциация между особями таксономически различных организмов, при которой партнеры на большей части своих жизненных циклов находятся в тесном контакте и используют факторы среды одного организма или друг друга (Маргелис, 1983; Степановских, 2001; Жук, 2005).

Формирование симбиоза – результат сопряженной эволюции взаимодействующих организмов. Коэволюция рассматривается как процесс обоюдной адаптации, происходящей в результате взаимодействия их популяций. Такая адаптация отличается от индивидуальных адаптаций, которые происходят за счет физиологических или поведенческих реакций свободноживущего организма. (Поздняков, 2013; Проворов, 2001). Адаптация организмов к существованию в условиях симбиоза связана со значительными изменениями обмена веществ, следствием которой является интеграция биохимических путей партнеров (Проворов, Долгих, 2006).

В процессе эволюции возникли различные формы симбиоза, которые являются одной из основ существования как видов, так и отдельных животных, закономерная необходимость, взаимная польза в борьбе за жизнь. Симбиоз, полезный для обоих партнеров, называется мутуализмом; симбиоз безвредный для обоих партнеров, получил наименование комменсализма; в ассоциациях с вредными последствиями для компонентов симбиоза речь идет о паразитизме и патогенности (Жосан, 2005; Сидорова и др., 2010).

Наиболее важным для фундаментальных и прикладных исследований является бобово-ризобиальный симбиоз. В 1835 г. крупнейший французский ученый, основоположник научного метода исследований в агрономии и физиологии растений Жан-Батист Бусенго установил, что бобовые культуры способны усваивать азот воздуха. Однако только через полвека, в 1886 г., ученый Г. Гельригель, продолжая опыты Жана-Батиста Бусенго, выяснил, что усвоение азота воздуха у этих культур протекает только в симбиозе с клубеньковыми бактериями (Вавилов, Посыпанов, 1983; Молекулярные механизмы..., 1983).

Значимость данного симбиоза определяется тем, что большинство высших растений не может обеспечить полностью свое полноценное питание, испытывая дисбаланс основных его элементов. Так, например, растения получают избыток углерода, однако испытывают дефицит других макроэлементов, в первую очередь азота, но при взаимодействии с клубеньковыми бактериями, растения снабжают их продуктами фотосинтеза, а сами при этом получают азот. Кроме того, клубеньковые бактерии относятся к биологическим стимуляторам, так как кроме способности фиксировать молекулярный азот и синтезировать аминокислоты, обладают возможностью синтезировать витамины группы В и другие биологически активные вещества (Волобуева, 2011).

В настоящее время проблема фиксации молекулярного азота атмосферы занимает одно из ведущих мест в современной биологии. Важность данного вопроса обусловлена не только определяющей ролью этого процесса в азотном балансе биосферы, но и тем, что именно микробное связывание молекулярного азота является единственным путем снабжения растений азотом, не ведущим к нарушению экологической среды, следовательно, с помощью данного процесса возможно сокращение объемов применения минерального азота при одновременном снижении энергетических затрат на производство продукции растениеводства (Озякова,

2009). В крупных индустриальных странах Европы при построении азотного баланса почвы предусматривается возврат в почву до 30% и более выносимого с урожаем азота за счет азотфиксации. В развивающихся странах удельный вес биологического азота в создании эффективного плодородия почвы еще более возрастает (Новое в изучении..., 1971; Preininger, Gyarjan, 2001). Что особенно актуально в условиях современного сельского хозяйства, когда особое внимание заслуживают приемы биологизации земледелия, позволяющие экономно и рационально использовать минеральное и органическое удобрение и повышать плодородие почвы на основе разработки рациональных систем земледелия. Широкое использование биологического азота в земледелии обеспечивает снижение энергозатрат, экономию материальных ресурсов, уменьшает загрязнение окружающей среды. (Мишустин, 1979; Мишустин, Черепков, 1983; Трещачева, 1980; Roy et al., 2002). Таким образом, симбиотическая азотфиксация является наиболее важным фактором развития систем экологически сбалансированного сельского хозяйства (Троян, 2010).

Рассматривая природу микросимбионта, хотелось бы отметить, что все азотфиксирующие симбиотические и свободноживущие микроорганизмы объединены под названием diaзотрофы. В настоящее время описано 2 рода археобактерий, 38 родов бактерий и 29 родов цианобактерий, обладающих азотфиксирующей активностью (Кретович, 1994).

Наиболее исследованы бактерии рода *Rhizobium*, живущие в симбиозе с бобовыми растениями, азотфиксаторы родов *Azotobacter*, *Clostridium*, *Beijerinckia*, некоторые актиномицеты (*Frankia*) и цианобактерии (Dixon, 1986). Все эти разнообразные микроорганизмы характеризуются общим свойством: они имеют одну и ту же ферментную систему – нитрогеназу, которая катализирует процесс азотфиксации (Старченков, 1987; Умаров, 1986).

Отдельные культуры *Rhizobium* характеризуются избирательностью (специфичностью) по отношению к растению-хозяину. Имеются несколько классификаций клубеньковых бактерий, основанные на их способности заражать бобовые растения, но общепринятой является классификация Л.М. Доросинского (1965). В основу ее положена перекрестная заражаемость и ряд морфолого-культуральных свойств клубеньковых бактерий. Род *Rhizobium* делится на 11 видов, каждый вид способен инфицировать одну или несколько бобовых культур: *Rh. leguminosarum* - инфицирует горох, вику, кормовые бобы, чину, чечевицу; *Rh. phaseoli* - фасоль; *Rh. japonicum* – сою; *Rh. trifolii* – клевер; *Rh. meliloti* – люцерну, донник, тригонеллу; *Rh. simplex* – эспарцет; *Rh. lotus* – лядвенец; *Rh. lupini* – люпин; *Rh. cicer* – нут; *Rh. vigna* – вигну, маш, арахис; *Rh. robini* – акацию (Емцев, Мишустин, 2005; Кретович, 1987; Доросинский, 1965).

Исследованием инфекционного процесса растения клубеньковыми бактериями занимались многие ученые, и к настоящему времени накоплен значительный материал по данному вопросу (Goodchild, Bergersen, 1966; Mosse, 1964; Higashi, 1966). Бобово-ризобиальный симбиоз устанавливается при прорастании семян бобовых растений. При их развитии корни выделяют органические питательные вещества, которые стимулируют размножение ризосферных микроорганизмов, в том числе и клубеньковых бактерий. При инфицировании бактерией корневой системы макросимбионта принято рассматривать несколько стадий. Первая – приближение микробной клетки к растению в ответ на узнавание химических продуктов, выделяемых из корней растения. В клетках корневых волосков бобовых синтезируются особые вещества – хемоаттрактанты для бактерий. К таким соединениям в частности относятся флавоноиды и изофлавоноиды. Этот процесс называется хемотаксисом. Вторая стадия – контактное взаимодействие микро- и макросимбионта. В этот период происходит лектин-углеводное узнавание растения микроорганизмом, лектин корневых волосков растений –

углеводузнающий белок. Он узнает углевод поверхности бактерий и прочно связывается с ними.

Проникновение сопровождается инвагинацией мембраны корневого волоска, образуется трубка, выстланная целлюлозой, вырабатываемой клетками растения-хозяина. В этой трубке, называемой инфекционной нитью, находятся интенсивно размножающиеся бактерии. Инфекционная нить проникает в кору корня и формируется со скоростью 100-200 мкм. В результате разрастания тканей, вызванного клубеньковыми бактериями при участии ростовых веществ, происходит образование клубеньков. В молодых клубеньках большинство бактерий представляет собой палочковидные клетки, однако в дальнейшем они приобретают неправильную форму и называются бактериоидами, которые располагаются по отдельности или группами. Именно на стадии бактериоидов происходит фиксация молекулярного азота. В сформированном клубеньке бактериоиды не растут, и вся энергия идет на азотфиксацию (Лысак, 2007; Звягинцев и др., 2005; Сидорова и др., 2010; Кретович, 1987).

На взаимоотношения между бобовыми растениями и азотфиксаторами в полевых условиях влияет генотип растения, видовой состав, численность и активность азотфиксирующих организмов, свойства почвы, ее водный температурный режим, а также уровень агротехники (Юхимчук, Бурлачук, 1971). Таким образом, образование и функционирование бобово-ризобиальных систем – процесс многоэтапный, сложный и подверженный действию различных экзо- и эндогенным факторов (Назарюк и др. 2004; Воробьев, 1998; Streeter, 2003).

Способность к симбиотической азотфиксации определяется у клубеньковых бактерий 3 свойствами: специфичностью, вирулентностью и активностью. Лабораторные и полевые наблюдения, а также сельскохозяйственная практика показали, что эти свойства *Rhizobium* подвержены значительным изменениям: активные штаммы превращаются в

неактивные, также вирулентные становятся слабо вирулентными, наблюдаются изменения специфичности (Новое в изучении биологической фиксации азота, 1971).

Специфичный вирулентный штамм ризобий и их активность являются первыми условиями активного симбиоза. Бактеризация только активными штаммами не обеспечит хорошую азотфиксацию, если вирулентность данного штамма недостаточна. Однако, вирулентность клубеньковых бактерий, собственно, понятие собирательное. Под ней подразумевается не только способность клубеньковых бактерий проникать в корни, но и приживаться, и размножаться в них, а также вызывать образование клубеньков у растения-хозяина. (Шеманова, Олейников, 1971).

Активность (эффективность) клубеньковых бактерий определяет их способность ассимилировать молекулярный азот в бобово-ризобиальном симбиозе. В почве могут быть штаммы эффективные и неэффективные, а также переходные между ними. Заражение бобовых растений эффективными штаммами клубеньковых бактерий способствует активной фиксации атмосферного азота. При заражении неэффективными штаммами клубеньки образуются, но фиксации азота не происходит. Эффективность ризобий подвержена факторам внешней среды. Особенно легко происходит потеря эффективности микросимбионтов при длительном их культивировании в неблагоприятных почвенных условиях. Добиться превращения неэффективных рас в эффективные крайне сложно (Громов, Павленко 1989).

Клубеньки, образованные активными и неактивными расами *Rhizobium*, различаются по ряду признаков. Прежде всего, это разное расположение клубеньков по корневой системе. Активные расы ризобий образуют многочисленные клубеньки на главном корне, а на боковых их бывает мало. Также клубеньки, образованные активными культурами, достаточно крупные и окрашены в розовый цвет. Данную окраску им придает пигмент под названием леггемоглобин. Его обнаруживают уже на

второй день после появления клубенька, а фиксацию азота – на четвертый. Данный пигмент является одним из важнейших продуктов симбиоза, и может составлять до 40 % общего количества растворимых белков у клубеньков. В синтезе леггемоглобина участвуют оба симбионта – растение и бактерии.

Леггемоглобин не участвует непосредственно в фиксации азота, поскольку бактериоды могут фиксировать азот и без него.

Клубеньки, возникшие при инфекции неактивными расами *Rhizobium*, обеднены леггемоглобином и имеют зеленоватый цвет.

Следующим фактором для активного симбиоза является рН почвы. Влиянию рН на жизнедеятельность и активность клубеньковых бактерий было посвящено большое количество работ (Викулина, Крылова, 1966; Holding, King, 1963; Virtanen, Miettinen, 1963; White, Robson, 1989; Breeze et al., 1987). Амплитуда рН для разных видов и штаммов клубеньковых бактерий несколько различна, однако отличный симбиотический аппарат у большинства бобовых культур развивается на слабокислых и нейтральных почвах (рН 6,5-7). В этих условиях формируется много красных клубеньков с большим содержанием леггемоглобина. При величине рН 3,5 погибают бактерии всех штаммов *Rhizobium*, при рН 4,5-5 и 8 рост их задерживается (Вавилов, Посыпанов, 1983; Лапинская, 2005). Имеются данные о росте и развитии клубеньковых бактерий на кислых почвах после внесения кальция или извести, так, например, на корнях люцерны при рН 5,5 наблюдалось слабое клубенькообразование, однако после внесения извести численность клубеньковых бактерий и их эффективность значительно повысились (Pelavechia et al., 2003; Staley, 1993; Watkin et al., 2000; Моисеенко, Зайцева, 2009). По некоторым данным для гороха оптимальной реакцией среды является от 6 до 7,5, при которой культура способна усваивать максимальное количество азота воздуха и обеспечивать наибольшую продуктивность (Растениеводство, 2006).

Третий по важности фактор, определяющий величину и активность симбиотического аппарата – влажность почвы. Отрицательное воздействие водного дефицита на развитие клубеньковых бактерий отмечают многие ученые (Головин, Зотикова, 2010; Космынина, 2009; Хамоков, 2002; Азаров и др., 2008; Tuzimura, Watanabe, 1960).

Усвоение азота воздуха при низкой влажности почвы прекращается из-за нехватки энергетических материалов – углеводов, которые расходуются на рост новых корешков. У гороха при недостатке влаги величина и активность симбиотического аппарата резко снижается. Лучше всего растения вегетируют и дают наибольшие урожаи при влажности почвы 100 % наименьшей влагоемкости (НВ) до влажности разрыва капилляров – около 70 % НВ. При влажности почвы немного ниже влажности разрыва капилляров (около 60 % НВ) растения внешне не проявляют признаков водной недостаточности, но продукты фотосинтеза в большей мере направляются на корневую систему для роста мелких корешков, «ищущих» воду. В результате уменьшается интенсивность накопления надземной массы и сокращается поступление углеводов в клубеньки – единственный источник энергии для азотфиксации. Для образования клубеньков и активной азотфиксации наиболее важна оптимальная влажность почвы весной и в первой половине лета (Вавилов, Посыпанов, 1983; Streeter, 2003; Kanayama, Yamamoto, 1990).

Клубеньковые бактерии являются аэробами, поэтому степень аэрации почвы играет немало важную роль. При снижении доступа кислорода в корневой системе уменьшается содержание леггемоглобина в клубеньках и снижается количество азотсодержащих соединений среди продуктов экзосмоса. Также степень аэрации отражается на распределении клубеньков в разных горизонтах почвах, соответственно, чем глубже слой, тем меньше количество клубеньков. Имеются данные, что недостаток кислорода меняет антигенные свойства клубеньковых бактерий (Tuzimura, Watanabe, 1965), а также дыхательную активность (Bond, 1950). При слабой аэрации даже

эффективные расы *Rhizobium* слабо размножаются и образуют мелкие клубеньки.

Особую роль для развития бобово-ризобияльного симбиоза играет температурный фактор (Мишустин, Шильникова, 1968). У каждого вида бобовых культур свой температурный режим, следовательно, и у разных штаммов клубеньковых бактерий свои температурные оптимумы для развития и фиксации азота. Однако, оптимальные температуры для развития бобовых растений, образования клубеньков и азотоусвоения не совпадают. Различны и температуры, способствующие образованию клубеньков на первичных и вторичных корнях (Там же).

Оптимальной температурой в зоне умеренного климата считается 24-26 °С, так по данным Pate (1961), максимальное азотоусвоение у вики и люцерны наблюдается при температуре около 24 °С, в том же температурном диапазоне в клубеньках большинства бобовых лучше всего образуется леггемоглобин (Dart, 1965). Энергия процесса азотоусвоения резко снижается при понижении и повышении температуры. По данным М. М. Гуковой понижение температуры ниже оптимума менее подавляет азотфиксацию, чем равнозначное повышение температуры (Гукова, 1945). Образование клубеньков в природных условиях может наблюдаться при температурах, несколько более высоких, чем 0 °С, в опытах Г. В. Лопатиной, Н. М. Лазаревой клубеньковые бактерии энергично размножаются при температуре выше +4 °С, но более активно микробиологические процессы в почве протекают при температуре выше 10 – 20 °С (Доросинский, 1965, С. 19; Williams, Lynch, 1954). В условиях пониженных температур наблюдается значительное торможение начала работы клубеньковых бактерий.

Согласно исследованиям Т. И. Пигаревой, при температуре 22 °С азотфиксирующая активность растений гороха выявлялась уже через 2 суток после появления клубеньков, а при 9 °С – только через 12 дней (Пигарева, 1999). При температуре ниже +4 °С и выше + 37 °С рост бактерий

прекращается (Рябцева, 2009). Но температурный оптимум развития бобовых растений не является постоянным, он может смещаться в зависимости от формы имеющегося азота. На молекулярном азоте растения лучше растут при более низкой температуре, чем на связанном (Гукова, 1962).

Говоря о влиянии почвенных факторов на развитие бобово-ризобиального симбиоза, нельзя не отметить огромное значение почвенной структуры. В структурной почве всегда много некапиллярных промежутков. Влага выпадающих дождей легко впитывается подобной почвой и рассасывается по капиллярам. В такой почве всегда благоприятное соотношение воды и воздуха. Также в структурированной почве легче распространяется корневая система растений (Мишустин, 1968, С. 240).

Значительное влияние на образование клубеньков и их биохимическую активность по-разному оказывают удобрения. Внесение азота на тех или почвах различно влияет на клубенькообразующую способность. Так в условиях песчаных дерново-подзолистых почв небольшие и средние дозы азота (15, 30 и 45 кг/га) повышают ферментативную активность клубеньков и благоприятствуют их образованию.

Совершенно иная картина наблюдается при выращивании бобовых растений на черноземной почве, богатой подвижным азотом. В этих условиях, при внесении минерального азота ферментативная активность клубеньковой ткани заметно снижается, а вес клубеньков уменьшается. Азот, особенно в нитратной форме, оказывает отрицательное влияние на образование клубеньков и азотфиксацию, за исключением устойчивых к нитратам суперклубеньковых форм (Новое в изучении биологической фиксации азота, 1971, С. 99; Глянко, Митанова, 2008; Глянко и др., 2009; Сидорова, Шумный, 1999; Verchenko, 1984).

По мнению ряда ученых, для начального периода развития бобовые растения нуждаются в наличии небольших количеств азота в почве, поскольку имеющихся запасов в семени не хватает для развития растений до

стадии образования клубеньков, когда оно сможет питаться фиксируемым бактериями азотом. Следует отметить, что «стартовая доза» азота несколько различается у разных видов растений. Установлено, что инокуляция семян гороха производственными штаммами клубеньковых бактерий наиболее эффективна в вариантах опыта с внесением небольших стартовых доз азота – 30 кг/га, однако дальнейшее повышение доз азота, вплоть до 180 кг/га оказалось неэффективно (Глянько и др., 2009; Лапинская, 2006; Фадеева и др., 2001).

Внесение фосфорных удобрений способствует увеличению азотфиксирующей способности бобовых культур. (Кашукоев и др., 2011; Fujita et al., 1995; Monamed et al., 2003). Так, в Мексике выявлена положительная корреляция ($r = +0,85$) между внесением фосфорных удобрений и азотфиксацией люцерны. При оптимальной дозе фосфорных удобрений значительно возросла нитрогеназная активность клубеньковых бактерий (Crews, 1993). При низком содержании фосфора в почве бактерии в корень растения проникают, но клубеньки при этом не образуются. Следует отметить, что разные культуры бобовых растений, как и, отдельные культуры клубеньковых бактерий одного и того же вида растения нуждаются в разных количествах фосфора, также клубеньки более требовательны к оптимальному количеству фосфору, чем растение-хозяин (Скипкин и др., 2004; Кирпичников и др., 2012). Для нормальной инокуляции нужен определенный уровень фосфорных удобрений не только в среде, но и в корневой системе растения (Kamata, 1962). Серьезный дефицит фосфора заметно нарушает и рост растения-хозяина и клубеньковых бактерий. Данный элемент имеет конкретную роль в инфицировании, росте и функционировании клубеньковых бактерий, а также участвует в процессах роста растения (Israel, 1987). Фосфор усиливает положительное влияние молибдена на процесс азотоусвоения. Внесение молибдена без обеспечения фосфорного питания растений может даже снизить число клубеньков (Mulder, 1954).

Кроме фосфорных удобрений немаловажную роль играют калийные, особенно фосфорно-калийные удобрения. При использовании данных удобрений продолжительность азотонакопления бобовыми растениями существенно возрастает (Азаров и др., 2008; Палайтите, 2003; Лапинская, Мотузене, 2007; Masfield, 1965).

Специфическую роль играет кальций и не может быть заменен другими элементами. Недостаток кальция отрицательно сказывается на физиологических свойствах и размножении клубеньковых бактерий (Vincent, Waters, 1954; Vanathetal, 1966). На средах, содержащих достаточное количество кальция, удается длительное время сохранить культуры клубеньковых бактерий в активном состоянии (Halbinger, 1965). Потребность в кальции может быть компенсирована у *Rhizobium* стронцием, но не магнием и не барием. Вместе с тем кальций требуется клубеньковым бактериям в крайне малых количествах.

Одним из путей повышения эффективности симбиотической азотфиксации является внесение органических удобрений, например таких как, солома или свежий навоз. Подобные вещества быстро разлагаются в почве, существенно улучшают углеводное питание растений и улучшают структуру почвы (Мишустин, Ерофеев, 1965; Веденяпина, Муковникова, 1992).

Работами ряда авторов была показана положительная роль отдельных микроэлементов в процессе биологической фиксации азота микроорганизмами и клубеньковыми бактериями, и установлена необходимость кобальта, молибдена и железа в этих процессах у бобовых растений. Кобальт стимулировал усвоение азота атмосферы у клубеньков сои, люцерны, красного клевера, люпина. Внесение кобальта в почву заметно повышает урожай бобовых растений, а дефицит данного элемента приводит к нарушению деятельности ряда ферментов (Reisenauer, 1960; Hertogh et al., 1964). Положительное влияние молибдена на урожай бобовых культур

связывают с его действием на симбиотическую фиксацию молекулярного азота клубеньковыми бактериями. Молибден в сочетании с медью повышает содержание свободной глутаминовой кислоты в клубеньках кормовых бобов, а в клубеньках люпина – содержание аспарагина. Так же отмечено, что обработка семян молибденовокислым аммонием способствовала формированию большего количества клубеньков на корнях растений, которые в фазу цветения на 15-20% превышали естественное содержание их в почве (Васильченко, 2010). В отсутствие меди подавляется синтез леггемоглобина и аминокислот, нарушаются функции углеводного обмена бобовых растений (Parle, 1958; Пейве и др., 1965). При недостатке меди обычно образуются мелкие, разбросанные по корневой системе клубеньки (Yates, Hallsworth, 1963; Стульнева, 1965). Ванадий оказывает влияние на азотфиксацию, а также дополнительно усиливает действие молибдена.

Бор играет важную роль в синтезе углеводов и необходим для установления нормального симбиоза между клубеньковыми бактериями и растением. При недостатке бора в клубеньках не образуются сосудистые пучки и вследствие этого нарушается нормальное развитие бактериальной ткани. Слабо идет процесс азотфиксации. При дефиците этого элемента резко снижается порог pH, при котором формируются клубеньки (Анспок, 1978; Пейве, 1965; Александров, Мартовицкая, 1965).

Некоторыми авторами выявлено наличие прямой зависимости интенсивности азотфиксации гороха от веса, объема, цвета и расположения клубеньков, и обратная от их количества (Кипрова, Мунина, 1969). Эприсон Мэги и Бэррисон установили, что фиксация азота зависит от размера клубеньков – она более интенсивна в крупных клубеньках, что эффективность клубеньков связана с объемом инфекционных тканей, длительностью их функционирования и наличием в этой ткани леггемоглобина (Мунина, 1969). По данным П. П. Вавилова, Г. С. Посыпанова клубеньковые бактерии, обладающие наиболее высокой азотфиксирующей активностью, образуют

обычно крупные клубеньки, расположенные на главном корне и около него. Бактерии, образующие мелкие клубеньки, рассредоточенные по корневой системе, как правило, фиксирует мало азота или совсем не фиксирует его, паразитируя на растении. Иногда они даже снижают урожай.

1.2. Зернобобовые культуры как регуляторы экологического равновесия агроэкосистем

Актуальность исследований бобово-ризобиального симбиоза определяется важностью макросимбионтов как сельскохозяйственных культур, содержащих большое количество растительного белка, при этом они способны произрастать в различных агроклиматических зонах (Жуков и др., 2008). Как отметил Б. Х. Жеруков, белковая продуктивность культур, способных к симбиотической азотфиксации при благоприятных условиях симбиоза, во много раз превосходит белковую продуктивность культур, не обладающих таким свойством (Жеруков, 2010).

Белок – важнейший компонент пищи человека. Недостаток его вызывает физиологические, функциональные расстройства организма. Поэтому уровень благосостояния народа в стране определяется количеством белка, потребляемого на душу населения в сутки. Организм животных не может синтезировать белок из неорганических веществ, а создает его из растительного белка. В связи с этим проблема растительного белка в мировом масштабе превратилась в одну из наиболее острых проблем человечества (Вавилов, Посыпанов, 1983; Кретович, 1987).

Зернобобовые культуры являются одним из основных источников полноценного растительного белка. Для миллионов людей в мире, и особенно в Азии, важнейшим источником белка и жира являются зернобобовые культуры. Как высокобелковые продовольственные культуры на современном этапе, большую роль играют соя, горох, фасоль, нут,

чечевица (Васякин, 2002). Кроме того, семена зернобобовых в зависимости от вида содержат также 1-23 % жиров, 3-60 % крахмала, целлюлозу, гемицеллюлозу, лигнин, Fe, R, Ca, P, Mg, небольшие количества Cu, Mn, Mo, Se, Zn, витамины группы B, токоферол (витамин E), аскорбиновую кислоту и другие биологически активные вещества (Горох..., 2001). Поэтому в последние десятилетия внимание к зернобобовым значительно возросло в странах Евросоюза, Канаде, Австралии и др.: многократно увеличилось производство, действуют крупные селекционные программы и научно-исследовательские проекты, в культуру вводят новые виды (Вишнякова, 2008).

В США и Европе наиболее активно бобовые культуры выращивали в качестве предшественников других культур в 40-х годах 20 столетия. Но затем возделывание бобовых сократилось в связи с дешевизной азотных удобрений, созданием высокоурожайных сортов зерновых, а также другими экономическими и социальными причинами (Минеев, 1988). В настоящее время в развивающихся странах Азии, Африки и Латинской Америки более 50 % посевов проводится с участием растений, способных к симбиотической азотфиксации. Таким образом, в мировом земледелии зернобобовые культуры занимают более 110 млн. га, из них на большей части площадей размещается соя, затем горох, фасоль и нут (Парахин, Петрова, 2009; Васякин, 2002).

СССР до середины 80-х годов XX века был лидером по производству гороха (5,434 млн. га — более половины соответствующих мировых площадей при значительной доле зернобобового клина Российской Федерации). В результате деструктивных процессов в сельском хозяйстве в настоящее время зернобобовые в России занимают около 1,7 млн. га (не более 1 % мировых площадей) при том, что рентабельной считают необходимость введения зернобобовых культур в севообороты на площади более 100 млн. га, а для возделывания — не менее чем на 10-12 млн. га,

однако, следует отметить, что посевы других зернобобовых культур, по сравнению с горохом, крайне незначительны (Задорин, 2000; Васякин, 2002).

Зернобобовые культуры, в том числе и горох, кроме способности к симбиотической азотфиксации и кормовых достоинств, играют большую средообразующую роль. Так возделывание бобовых, способствует оптимизации микробиологической обстановки в почве, улучшению целого ряда ее физико-химических свойств, в результате чего существенно повышается почвенное плодородие (Беседин, Соколова, 2010; Шелепина, Щурова, 2010; Vance, 2001). Выращивание зернобобовых культур благодаря воздействию корневой системы обеспечивает увеличение агрономически ценных структурных агрегатов, их водопрочности, а строение пахотного слоя соответствовало оптимальному соотношению объемов капиллярной и некапиллярной пористости (Морозов, 2010).

Возделывание зернобобовых заметно повышает биологическую активность почвы под посевами дальнейших культур в севообороте. Н. В. Парахин с соавторами установили, что даже в условиях жесточайшей засухи, без применения минеральных удобрений по бобовым предшественникам удалось сформировать урожай озимой пшеницы на 15% выше, чем по другим предшественникам (Парахини др., 2011).

Эффективность бобовых растений как удобрения связана с оздоровлением почвы (подавление патогенов и сорняков), аллелопатическими эффектами и повышением водоудерживающей способности почвы (Проворов, Тихонович, 2003). Так по результатам исследований многих авторов установлено, что зернобобовые растения в течение периода вегетации выделяют через корневые системы в почву значительное количество органического вещества, в состав корневых выделений входят органические кислоты, аминокислоты, углеводы. Выявлено, что корневые выделения повышают ассоциативную

азотфиксацию, таким образом, благоприятно влияя на весь почвообразовательный процесс (Овсянников, 1998; Sahmitz, 2002).

Некоторые авторы указывают, что сельскохозяйственные культуры, выращенные за счет питания биологическим, а не техническим азотом, обладают большей резистентностью к воздействию вредителей и возбудителям болезней (Жученко, 1994; Райс, 1986). Таким образом, возделывание зернобобовых растений, обладающих высокой симбиотической активностью, способствует не только накоплению в почве большого количества биологического азота и органической массы, но и повышению хозяйственной и биологической эффективности зерновых культур, возделываемых после них, что обеспечивает поддержание экологического равновесия в агроэкосистемах за счет механизмов и структур саморегуляции (Парахин, Петрова, 2009).

По утверждению А. Д. Задорина (2001), растительные остатки зернобобовых культур благодаря оптимальному соотношению углерода и азота легко минерализуются и усиливают общую микробиологическую и ферментативную активность почвы. Причем растительные остатки гороха активно разлагаются в период от уборки культуры до посева озимых (Задорин, 2001).

Горох является наиболее распространенной культурой среди зерновых бобовых и характеризуется большим разнообразием способов использования. Данную культуру возделывают практически во всех земледельческих регионах мира. Наибольшие посевные площади были зафиксированы в 2006 г. – 6,413 млн. га (по материалам Базы данных FAOSTAT), максимальное производство зерна – 11,7 млн. т – в 2004 г. На сегодняшний день лидерами по производству гороха являются Канада, Россия, Китай, Индия. Много гороха возделывается в США, Австралии, на Украине, во Франции.

По данным Росстата, в 2009 г. площадь посевов гороха в Российской Федерации составила 846 тыс. га, валовый сбор – 1349 тыс. т (Кондыков и

др., 2010). По урожаю зерна горох почти не уступает яровой пшенице, а по выходу белка с гектара превышает все зерновые в 2...3 раза. Кроме того, горох имеет значение как кормовое растение, высокими кормовыми достоинствами обладают и зеленая масса, и сено, и травяная мука гороха. В гороховой соломе содержится до 34 % безазотистых экстрактивных веществ и 6...8 % белка, причем его перевариваемость в 2...3 раза выше белка соломы хлебных злаков, содержит незаменимые аминокислоты и является хорошим источником лезина (Васякин, 2002; Листопадов и др., 1976; Graham, Vance, 2003; Food and agriculture organization of the United Nations (FAO), 2008; Зотиков и др., 2003; Шелепина, Щуров, 2010). Однако, пищевые и кормовые не единственные достоинства, свойственные данной культуре. Горох, как и все зернобобовые культуры, играет важную агротехническую роль – обладает способностью усваивать азот из воздуха с помощью клубеньковых азотфиксирующих бактерий, поселяющихся на его корнях.

По данным ряда авторов (Вавилов, Посыпанов, 1983; Васякин, 2002; Вишнякова, 2008; Вербицкий и др., 2006), в зависимости от сорта и урожайности после уборки гороха в почве остается до 50-70 кг/га азота, что равноценно внесению 10 т/га навоза, либо 1,5 ц аммиачной селитры, также корневые и послеуборочные остатки довольно богаты азотом, легко и быстро разлагаются в почве, стимулируют биологическую активность почвенной микрофлоры (Воронова, Мамытов, 1981; Захарченко, Шилина, 1968; Муха, Оксененко, 2001; Озякова, 2009). Благодаря данным особенностям, горох является ценной культурой в пропашном севообороте. Его влияние на урожай в севообороте не ограничивается первой культурой, последствие оказывается и на последующие (Кипрова, Мунина, 1969; Шелепина, Щурова; Задорин и др., 2003; Нечаев, Гнетиева, 2004; Парахин и др., 2011; Назарова, Лисеенко, 2008).

В качестве предшественника горох способствует повышению эффективности использования органических удобрений последующими

культурами, особенно техническими и зерновыми (Задорин и др., 2003). Если урожайности пшеницы озимой по кукурузе на силос принять за 100 %, то после гороха, по данным Донского ЗНИИСХ НПО «Дон» (1964-1967), она составляла 104, 6 % (Листопадов и др., 1976).

Потенциал фиксации молекулярного азота при выращивании бобовых культур очень высок. Однако в большинстве случаев за вегетационный период зерновые бобовые культуры могут фиксировать азот из воздуха до 70 кг/га, а бобовые травы – 120 кг/га (Nutmann, 1976; Вавилов, Посыпанов, 1983; Симаров, Аронштам, 1987; Мишустин, Шильникова, 1968). Это объясняется тем, что азотонакопление подвержено воздействию условий роста растений, биологических особенностей сортообразцов и эффективность бобово-ризобиального симбиоза той или иной культуры также различна (Мишустин, Шильникова, 1968; Симбиотическая азотфиксация..., 1992; Мишустин, 1962).

1.3. Роль макросимбионта (бобовых культур) в бобово-ризобиальном симбиозе: генетические, селекционные и экологические аспекты

Генетический контроль бобово-ризобиального симбиоза со стороны макросимбионта сложен и разнообразен. Литературные данные свидетельствуют о том, что у растений пока идентифицировано очень мало генов, контролирующих бобово-ризобиальный симбиоз. Однако достоверно установлено, что гены макросимбионта определяют способность к образованию клубеньков, их число, внутриклеточную организацию, активность азотфиксации, определяемую по активности фермента нитрогеназы; продолжительность периода активной азотфиксации; способность формировать азотустойчивый симбиоз; количество корневой биомассы, в том числе бактериальной (Сидорова, 2010). Нодуляция у

бобовых растений контролируется сигналом к образованию клубеньков и ответным механизмом со стороны растения, который подавляет появление клубеньков в молодых частях корневой системы, как только сформируется критическое количество клубеньков. Это явление известно как саморегулирующий или «feedback» контроль, который впервые изучен у сои (Gresshoff, 1993), а в дальнейшем подтверждено в опытах с горохом.

Также выявлено, что кроме основных генов детерминирующих симбиоз, у растений много генов, влияющих на количественную сторону процесса азотфиксации. К таким, например, относятся гены, контролирующие фотосинтез, длину вегетационного периода, реакцию растений на фотопериод и минеральный азот и многие другие (Verma, 1982).

Важной задачей в исследованиях по генетике симбиотической азотфиксации является выделение доноров для селекции на улучшение у бобовых симбиотических свойств. Активно ведется изучение взаимосвязи симбиотической азотфиксации с генетически измененным метаболизмом бобового растения, что позволяет создать формы, максимально использующие симбиотический потенциал макро- и микросимбионта (Аль-Мосава, 2000).

Среди сельскохозяйственно-ценных бобовых наиболее изученным генетически является горох посевной (*Pisum sativum* L.). Известно более сорока симбиотических генов гороха, по которым получено более ста независимых мутантов (Выявление симбиотических генов гороха (Борисов и др., 1994).

Благодаря исследованиям ученых ИЦиГ СО РАН получены и генетически изучены симбиотические мутанты гороха, которые позволяют контролировать такие важные звенья азотфиксации как количество корневых клубеньков, их размеры, активность и продолжительность азотфиксации за период вегетации. Комбинации доминантных и рецессивных аллелей разных симбиотических генов дают возможность получать формы, не уступающие

промышленным сортам по продуктивности, но значительно превосходящие их по накоплению в почве большого количества корневой биомассы с высоким содержанием в ней азота. Это открывает перспективы новых генетико-селекционных технологий обеспечения растений азотом через симбиотический комплекс. (Там же).

Роль макросимбионта в бобово-ризобальном симбиозе не ограничивается только генетическим контролем. Выявлено, что на начальных стадиях взаимодействия бобовых растений и клубеньковых бактерий, корни бобовых выделяют в ризосферу специфические фенольные соединения, в частности, флавоноиды, которые вызывают хемотаксис и экспрессию генов нодуляции у ризобий. Данные Новиковой Т. И. свидетельствуют о влиянии экзогенных фенольных соединений в регуляции онтогенеза корневых клубеньков и на их функционирование как органов азотфиксации (Новикова, 2004).

Исследованиями Павловой З. Б. на примере гороха установлено, что при образовании бобово-ризобального симбиоза фитогормоны макросимбионта участвуют в контроле меристем клубеньков (Павлова, 1999).

Благодаря бобово-ризобальному симбиозу макросимбионт приобретает повышенную устойчивость к различным стрессам и фитопатогенам, улучшение минерального питания растений, рост урожайности и качества продукции растениеводства (Адиньяев и др., 2007.; Пухаев и др., 2004).

Особо важную роль при функционировании бобово-ризобального симбиоза растение-хозяин выполняет при обеспечении клубенька энергией и субстратами используемые в ассимиляции азота, для чего используются продукты фотосинтеза макросимбионта (Коць, 1994).

1.4. Взаимосвязь процессов фотосинтеза и клубенькообразования у гороха посевного

Существование организмов в условиях симбиоза связано со значительными изменениями обмена веществ, результатом которых является интеграция биохимических путей симбионтов. В связи с этим важную роль в развитии и функционировании бобово-ризобияльного симбиоза играет процесс фотосинтеза. Фотосинтез как источник ассимилянтов обеспечивает энергией процесс фиксации атмосферного азота микросимбионтом; в свою очередь деятельность клубеньковых бактерий влияет на интенсивность фотосинтеза через азотный статус (Слесаревичус и др., 2001; Кретович, Романов, 1985; Тихонович и др., 2005).

Фотосинтез – основной процесс питания растений. Благодаря данному процессу происходит и запасание солнечной энергии, и синтез пластических веществ, из которых формируется масса растений.

Классическими исследованиями А. А. Ничипоровича (1982) установлено, что эффективность фотосинтеза в значительной степени зависит от интенсивности поглощения падающей на растения энергии солнечной радиации. Для этого посеvy должны иметь оптимальную структуру, обеспечивающую максимальный газообмен возможность хорошо поглощать солнечную энергию и использовать ее на фотосинтез с наиболее высоким коэффициентом полезного действия (Ничипорович, 1982; Помохова и др., 2009).

Эффективная симбиотическая азотфиксация имеет высокую энергетическую стоимость. Для восстановления молекулярного азота необходимы энергия макроэнергетической связи АТФ и специальные восстановители, обеспечивающие постоянный приток электронов.

По данным опытов *in vitro*, для восстановления 1 моля азота до аммония необходимо 12–15 моль АТФ. На каждый миллиграмм фиксированного азота растения расходуют 10,3 мг углеводов. При активной азотфиксации около 30 % углеводов, синтезированных растениями в процессе фотосинтеза, затрачивается клубеньками на связывание азота воздуха, следовательно, все приемы, улучшающие рост и развитие бобовых растений, повышающие фотосинтетическую деятельность посевов, будут способствовать увеличению количества азота, усвоенного ими из воздуха (Брей, 1986; Вавилов, Посыпанов, 1983). Также установлено, что масса клубеньков возрастает пропорционально увеличению площади листьев и скорости накопления растениями продуктов фотосинтеза (Посыпанов и др., 1986; Williams, Phillips, 1980). Так, например, по данным некоторых исследований величина суточной интенсивности фотосинтеза в течение вегетации тесно коррелирует с динамикой массы клубеньков (Lawrie, Wheeler, 1973). Максимум интенсивности фотосинтеза у некоторых зернобобовых культур совпадает с максимумом массы клубеньков, что подчеркивает тесную взаимосвязь этих двух физиологических процессов. По результатам исследований В. С. Бжеумыхова, процессы симбиотической азотфиксации и ассимиляции солнечной энергии взаимообусловлены. При увеличении симбиотического аппарата и биологической азотфиксации повышалась площадь листьев и фотосинтетический потенциал некоторых зернобобовых культур (Бжеумыхов, 2008).

Имеются данные о сравнительном азотном автотрофном и симбиотрофном питании растений (Посыпанов, 1985). Казалось бы, что при автотрофном типе азотного питания урожайность бобовых культур должна быть выше, чем при симбиотрофном. Растения, питающиеся минеральными формами азота, экономят энергию АТФ и должны дать большой урожай. Но, урожаи чаще всего, одинаковы или близки по величине. Этот факт позволяет

предположить, что напряженность физиологических процессов у растений, использующих минеральный и фиксированный азот, различна.

При детальном изучении выяснилось, что у растений с клубеньками интенсивность фотосинтеза и темнового дыхания значительно выше, чем у растений без клубеньков. Также при переходе с автотрофного на симбиотрофное питание азотом, в листьях растений значительно (в 2 раза) увеличивается содержание сахаров, и ускоряются темпы нарастания биомассы (Пигарева, 1999; Посыпанов, 1985).

Наглядное представление характера взаимодействия симбиотической азотфиксации и фотосинтетической активности, а также влияния данных процессов урожайность гороха могут показать корреляционные плеяды. Понятие о корреляционных плеядах, т.е. выделение сильно связанных групп признаков, сформулировал П. В. Терентьев (1959). Графическая интерпретация корреляционных плеяд позволяет проследить структуру, направленность и силу зависимости между признаками.

Установленные постоянно проявляющиеся эмпирические корреляции между признаками и/или свойствами растений создают базу для прогноза, упрощают отбор, ускоряют и удешевляют селекционный процесс. Только они, по утверждению Н. И. Вавилова (1965), могут дать в руки исследователя более или менее надежные индикаторы желаемых признаков и свойств. Поэтому ученые по-прежнему уделяют много внимания корреляциям между признаками и свойствами растений.

Выше перечисленные данные свидетельствуют о том, что симбиотическая азотфиксация воздуха идет не в ущерб урожаю, а за счет интенсификации фотосинтеза, более полного использования падающей солнечной энергии. Азот воздуха, симбиотически фиксированный бобовыми культурами, является поистине даровым азотом, а сам симбиоз дополнительно аккумулирует энергию солнца (Посыпанов, 1985).

Поэтому изучение взаимосвязи процессов азотфиксации и фотосинтеза имеет важное значение как для получения высоких устойчивых урожаев, так и для обогащения почвы экологически чистым биологическим азотом.

2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Получение высоких урожаев сельскохозяйственных культур основывается на знании и применении важного биологического закона: единства организма и условий произрастания. Знание потребностей растения и умение в наибольшей мере удовлетворять их дает возможность повышать урожайность сельскохозяйственных культур.

В условиях все повышающейся культуры аграрного производства, основанной на использовании достижений науки и передового опыта, урожайность сельскохозяйственных культур в значительной степени зависит не от отдельного приема, а целого их комплекса, среди которых нет второстепенных. На растения влияют не только факторы жизни, но и условия среды, при которых проявляется их действие. Эффективность же отдельных приемов зависит от конкретных почвенно-климатических, хозяйственных и других условий (Никитенко, 1982).

2.1 Почвенно-климатическая характеристика зоны южной лесостепи Западной Сибири

Климатические условия Западной Сибири характеризуются суровой продолжительной зимой, непродолжительным, но жарким летом, короткими переходными сезонами весной и осенью, часто повторяющимися засухами в начале лета.

Короткий безморозный период – неблагоприятная черта климата территории.

Почвы Сибири отличаются от почв европейской части страны значительно (на 35 – 45%) низким плодородием, что связано с суровостью климата, наличием многолетней и сезонной мерзлоты и другими факторами.

Почвенный покров лесостепной зоны неоднороден и подразделяется на три части: северную, центральную и южную. На долю южной лесостепи приходится 18,7% общей площади Омской области, где размещается 50% всех посевов. Рельеф южной лесостепи представляет слабоволнистую равнину. Залесенность незначительная (8 – 10%) и представлена редко разбросанными береговыми колками. Природная растительность – ковыльно-разнотравная (Агроклиматические ресурсы..., 1971).

Почвенный покров пахотных земель зоны представлен в основном черноземами обыкновенными и выщелоченными, лугово-черноземными почвами в комплексе с солонцами, солончаками и солодями. Преобладающие почвы – черноземы (67%). Мощность гумусового горизонта обыкновенных черноземов 40-45 см, выщелоченных – 45-65 см, содержание гумуса в пахотном горизонте соответственно 5,7 – 8,6% и 7 – 9%. Большая часть лугово-черноземных почв (89%) введена в пашню. Пахотные почвы южной лесостепи в основном среднегумусовые (6 – 8,5%), на юге – малогумусовые (до 4 – 6%). Состав почвенного поглощающего комплекса благоприятный: основная доля приходится на кальций – 80 – 85%, магний – 12 – 20%. Валовым азотом эти почвы обеспечены (0,33 – 0,44%), минеральным – недостаточно. Валового фосфора мало – 0,11 – 0,23%. Существенным признаком этих почв является увлажненность нижней части профиля и проявление признаков оглеения в породе. Грунтовые воды залегают на глубине 2 - 4 м и влияют на почвообразование и водный режим возделываемых культур (Мищенко, 1991).

Южная лесостепь – зона высокого (70 - 80%) сельскохозяйственного освоения, велико антропогенное воздействие, среднее распространение имеют дефляция и локальные смывы почв – 12,3% (Там же).

Климат южной лесостепи типично континентальный, формируется под влиянием холодных арктических масс воздуха с севера и в меньшей степени – сухих из Казахстана. Тепловые ресурсы зоны удовлетворительные,

увлажнение недостаточное. Наблюдаются резкие колебания температуры в течение года, месяца и даже суток. Средняя температура января, самого холодного месяца, изменяется от $-13,3$ до $-50,0^{\circ}\text{C}$ при средней $-19,4^{\circ}\text{C}$. Температура самого теплого месяца, июня равна $+19,0 - +19,5^{\circ}\text{C}$. Сумма положительных среднесуточных температур выше 10°C составляет $2100-2200^{\circ}\text{C}$. Переход среднесуточной температуры воздуха через $+10^{\circ}\text{C}$ происходит весной в середине мая, осенью – в середине сентября (Агроклиматический справочник по Омской области, 1959).

Продолжительность вегетационного периода составляет в среднем 165 – 170 суток, но его часто сокращают поздние весенние и ранние осенние заморозки.

По степени влагообеспеченности зона южной лесостепи Западной Сибири относится к районам неустойчивого увлажнения. Среднегодовая сумма осадков составляет 330 – 380 мм. Из них 200 – 220 мм выпадает за вегетационный период, с максимумом в июле. Относительная влажность воздуха составляет за летний период 65%. Наименьшая влажность воздуха приходится на май, а наибольшая - на август. Высота снежного покрова колеблется в пределах 20-25 см, поэтому в отдельные годы почва может промерзнуть на глубину 240 – 290 см.

Южная лесостепь ежегодно испытывает дефицит влаги, в среднем за май – август влажность почвы равна влажности разрыва капиллярных связей. Запас продуктивной влаги в слое 0-100 см к началу вегетации в среднем для зоны составляет 120 – 150 мм. Значения гидротермического коэффициента (ГТК) за вегетационный период равен 0,95 – 1,05, в отдельные годы снижается до 0,5. На территории наблюдаются засухи и суховеи. Засухи повторяются три раза в 10 лет, а суховеи явление ежегодное.

Особенность климата южной лесостепи Западной Сибири – обилие солнечного света, обусловленное малой облачностью и длинным летним днем (Там же).

2.2 Условия проведения опытов

Исследования проводились на полях лаборатории селекции зернобобовых культур ГНУ СибНИИСХ в 2010 – 2012 гг. Почва опытного участка представлена лугово-черноземной почвой с пахотным горизонтом 25 – 30 см, содержанием гумуса 6,3 – 6,5 %, суммой поглощенных оснований 26 – 48 мг экв./100 г, $pH_{\text{кол}}$ – 6,5 – 6,7 (по данным лаборатории агрохимии ГНУ СибНИИСХ).

По данным Гидрометцентра ГУ «Омский ЦГМС-Р» метеорологические условия в годы проведения исследований были достаточно контрастными, что существенно повлияло на рост и развитие растений гороха.

В целом май 2010 г. был достаточно типичным и теплым для южной лесостепи Омской области. Средняя температура воздуха составила 11,4 °С, что на 0,1 °С больше среднего многолетнего значения. В первой и второй декадах мая отмечен недостаток выпавших осадков, что сказалось на задержке появления всходов растений гороха.

Июнь отмечен как засушливый месяц. Средняя температура первой декады месяца составляла 18,5 °С, что на 3,1 °С выше нормы. Среднесуточная температура второй декады июня нормы на 2 °С. В среднем в данном месяце температура воздуха составляла 18,6 °С. Осадков выпало 43,3 мм, 80% от нормы, большая их часть прилась на вторую и третью декады июня.

Июль 2010 г. был менее жарким, однако более засушливым. Среднемесячная температура воздуха составляла 17,8 °С, то есть ниже многолетней на 2 °С. Недобор осадков составил 65%, наименьшее количество (6 мм) выпало в третьей декаде, на 20 мм ниже средней многолетней нормы.

Период уборки растений гороха проходит в августе. Данный месяц характеризуется как жаркий и засушливый. В первой и третьей декаде средняя температура воздуха составляла 20,2 и 18,9 °С, выше нормы на 3 и 2,5 °С соответственно.

Максимальный недобор осадков отмечен в первой декаде августа. Количество осадков составляло 0,4 мм, 1,8% от среднего многолетнего количества. В сумме за 31 день месяца выпало 21,8 мм дождей, ниже нормы на 59%.

Май 2011 г. был теплым и засушливым. Среднемесячная температура составила 11,9 °С, на 0,6 °С выше нормы. В первой декаде осадки полностью отсутствовали. Небольшие дожди прошли во второй и третьей декадах, в результате сумма осадков за месяц не превысила 22,6 мм, 34% от средней многолетней нормы.

Засуха продолжалась и в июне, наиболее жаркой отмечена первая декада 19,2 °С, на 3,8 °С выше многолетнего значения.

Температура воздуха второй и третьей декад незначительно выше нормы и составила 18,7 и 20,1 °С соответственно. В среднем за месяц воздух прогрелся до 19,3 °С, на 1,6 °С больше многолетней отметки. Большая часть дождей прошла в первой декаде июня (17,3 мм), однако во второй декаде выпало скудное количество осадков 9,1 мм, 46% от нормы. Засуха усилилась в третьей декаде, где количество осадков составило 41% от многолетней нормы. В среднем за месяц недобор осадков составил 17,8 мм.

В июле характер погоды изменился на прохладную и дождливую. В первой и второй декадах температурный фон ниже на 2,8 и 2,5 °С соответственно. В последней декаде месяца температуры воздуха соответствовала многолетней отметке 18,9 °С. Среднемесячная температура воздуха составила 17,9 °С, ниже обычной на 1,9 °С. Осадки проходили ливневого характера, месячное количество составило 82,6 мм, 141% от нормы, большинство которых 55,2 мм выпало во второй декаде.

Погодные условия августа довольно нестабильны. Температура воздуха первой декады прогрелась до 15,3 °С, ниже на 1,7 °С среднего многолетнего значения. В данный период прошли обильные дожди, 126% от нормы. Однако во второй декаде осадки полностью отсутствовали, температура воздуха составляла 18,8 °С, выше нормы на 1,9 °С. В третьей десятидневке преобладает прохладная и дождливая погода. Температурный фон ниже многолетнего значения на 2,3 °С и составляет 12,1 °С. На протяжении месяца осадков выпало 63,8 мм, 119% от нормы, большая часть которых 57%, выпало в виде дождей в третьей декаде августа.

В мае 2012 г. преобладала теплая погода с осадками. Среднемесячная температура составляла 12,3 °С, на 1 °С превышает среднюю многолетнюю отметку. Первая декада более прохладная и дождливая. Температура воздуха 6,6 °С, ниже нормы на 3,1 °С. В данный период выпала большая часть месячного количества осадков (71,5%) – 27,4 мм. Вторая и третья декады теплые и не дождливые.

Июнь характеризуется как теплый с равномерным распределением осадков по декадам. В первой декаде средняя температура воздуха составила 20,3 °С, на 4,9 °С теплее обычной. Во второй декаде температурный фон 19,8 °С, превышает норму на 1,4 °С. В третьей декаде средняя температура 21,4 °С, превысила многолетнюю на 2,1 °С. Месячная сумма осадков составила 48,0 мм, 88% от нормы. Июль в 2012 г. был жарким с недобором осадков. Среднемесячная температура составила 22,8 °С, что на 3 °С превышает многолетнюю норму. Особенно жаркими отмечены вторая и третья декады, температура воздуха превышала многолетние значения на 5,7 и 3,9 °С соответственно. В июле прошло мало дождей, сумма за месяц составила 7,6 мм, 13% от нормы.

Август отмечен теплым и неравномерно дождливым. Средняя месячная температура составила 15,3 °С, на 0,8 °С ниже нормы. В первой декаде выпало 27,6 мм осадков, что превышает показатели нормы в данный период

на 25%. Во второй десятидневке осадков не отмечено. В третьей декаде дожди возобновились, в результате месячная сумма составила 63,8 мм, 118% от нормы.

Таким образом, погодные условия в годы исследований были очень контрастными как по тепло-, так и по влагообеспеченности, что в последствии оказало большое влияние на развитие растений гороха, а также на формирование симбиотического аппарата.

2.3 Объект исследований

В качестве объекта исследований использовали 5 сортообразцов гороха посевного. Сорта гороха, включенные в Государственный реестр селекционных достижений РФ и рекомендованные к использованию в 10-ом Западно-Сибирском регионе: Омский 9, Омский 7. Благовест, Демос; а также перспективную линию гороха из конкурсного сортоиспытания Л 37/03, созданная в ГНУ СибНИИСХ.

Исследования проводились на опытных полях лаборатории селекции зернобобовых культур ГНУ СибНИИСХ в течение 2010 – 2012 года.

Опыты закладывались на делянках площадью 10 м² в четырехкратной повторности. Предшественник мягкая яровая пшеница. Норма высева – 1,2 млн. всхожих зерен на га.

Отбор образцов производился по основным фазам развития растений: полные всходы, бутонизация, цветение, плодообразование.

Сортообразцы гороха посевного:

Омский 9

Создан индивидуальным отбором из гибридной комбинации Усач × Тим. Разновидность контекстум – экадукум.

Высота растений – 75 – 150 см. Стебель обычно с вьющейся верхушкой. Лист полубезлисточкового типа с нормальными прилистниками

(усатый лист). Число междоузлий до первого соцветия – 12 – 13. Среднее число семян в бобе – 3 – 4, максимальное 5 шт. Масса 1000 семян 180 – 210 г. Сорт среднеспелый, созревает за 70 – 80 дней. Содержание белка в зерне 23 – 25%. В условиях нормального или избыточного увлажнения отличается продолжительным цветением. Пригоден для получения хорошего продовольственного зерна и для посева на зеленый корм в травосмесях.

Включен в Государственный реестр селекционных достижений РФ в 1999 г.

Омский 7

Выведен индивидуальным отбором из гибридной комбинации Капитал × Смоленский 812.

Разновидность *vulgatum*. Высота растений – 80 – 200 см. Число междоузлий до первого соцветия – 13 – 14. Растения хорошо облиственные, тип листа – обычный. Среднее число семян в бобе – 5 – 6. Масса 1000 семян 140 – 180 г. Семена осыпаются. Сорт среднеспелый, период вегетации 74 – 92 дня, относительно устойчив к полеганию. Сорт универсального использования. Включен в Государственный реестр селекционных достижений РФ в 1981 г.

Сорта с усатым типом листа и неосыпающимися семенами:

Благовест

Сорт зернофуражного направления, получен многократным индивидуальным отбором из гибридной комбинации [(ДТМ × Белковая гроздь) × (Усач × Тим)]. Разновидность – дет-нуллифолиолетум.

Высота растения – 85 – 130 см. Форма растений фасциированная. Число междоузлий до первого соцветия – 13 – 15. Лист полубезлисточкового типа с нормальными прилистниками (усатый лист). Среднее число семян в бобе – 5-6, максимальное – 8 шт. Масса 1000 семян 237 – 305 г. Сорт среднеспелый, созревает за 70 – 80 дней. Содержание белка в зерне 22 – 25% в зависимости от условий выращивания. Имеет высокую устойчивость к

полеганию, пригоден для получения качественного продовольственного зерна.

Включен в Государственный реестр селекционных достижений РФ в 2008 г.

Демос

Селекция [(Зеленозерный × Труженик) × Senfinell]. Разновидность дет-нуллифолиолятум.

Высота растения – 40 – 60 см. Стебель полукарликовый, число междоузлий до первого соцветия 15 – 16 шт. Лист полубезлисточкового типа с нормальными прилистниками.

Количество цветков на цветоносе – 4 – 5. Среднее число семян в бобе – 5 – 6, максимальное 9 шт. Масса 1000 семян 174 – 198 г. Сорт с детерминантным типом роста, верхушечным расположением бобов и усатым типом листа. Сорт среднеспелый, созревает за 64 – 76 дней, Формирует урожай зерна в пределах 2,0 – 2,5 т/га с содержанием белка в семенах от 25 до 27%.

Сорт включен в Государственный Реестр селекционных достижений РФ в 2003 г.

Л 37/03

Получен многократным индивидуальным отбором.

Высота растения – 60 – 110 см. Число междоузлий до первого соцветия – 13 – 14. Лист полубезлисточкового типа с нормальными прилистниками. Среднее число семян в бобе – 4 шт. Масса 1000 семян 249 – 257 г. Лист – полубезлисточкового типа с нормальными прилистниками. Сорт среднеспелый, созревает за 71 – 80 дней. Содержание белка в семенах 22,0 – 24,4%.

2.4 Методика исследований

Опыты закладывались на делянках площадью 10 кв.м. в четырехкратной повторности. Предшественник мягкая яровая пшеница.

Норма высева – 1,2 млн. всхожих зерен на га. Посев проводили сеялкой ССФК – 7,0, уборку - комбайном «Хеге 125» в фазу полной спелости. Агротехника – общепринятая для зоны южной лесостепи Западной Сибири.

В опытах проводились следующие наблюдения и учеты:

1. Содержание нитратного азота в почве – дисульфифеноловым методом по Грандваль-Ляжу.

2. Подвижного фосфора и обменного калий по методу Чирикова;

3. Запасы продуктивной влаги в почве – весовым методом в слое 0 – 100 см послойно через 20 см.

4. Фенологические наблюдения проводились в период вегетации растений в соответствии с методикой Госкомиссии по сортоиспытанию с/х культур (1985).

5. Учет полевой всхожести и выживаемости растений согласно Методики полевых опытов с кормовыми культурами ВНИИ кормов им В.Р. Вильямса (1971).

6. Динамика развития растений и накопления надземной массы по фазам развития, изменение листовой поверхности – по А.А. Ничипоровичу. Основные анализируемые признаки биомассы: высота растений; масса листьев, прилистников, стеблей, генеративных органов.

7. Содержание общего азота в вегетативной массе растений - по Кьельдалю.

8. Интенсивность фотосинтеза по следующим показателям: фотосинтетический потенциал (ФП, м²/га·сут.), характеризующий продолжительность функционирования листьев, определяется по формуле:

$$\text{ФП} = S_c \cdot T, \text{ где}$$

S_c – средняя за период площадь листьев, м²/га

T – продолжительность периода, сут.;

чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ, г/м²·сут.), характеризует интенсивность фотосинтеза посева и представляет собой количество сухой

массы растений в граммах, которое синтезирует 1 м² листовой поверхности за сутки, определяется по формуле:

$$\text{ЧПФ} = \frac{(B_2 - B_1)}{\text{ФП}}, \text{ где}$$

$(B_2 - B_1)$ – сухая масса растения в конце и вначале отчетного периода, г;

ФП – фотосинтетический потенциал, м²/га·сут.;

индекс листовой поверхности (ИЛП, м²/м²), это отношение суммарной поверхности всех листьев к площади почвы, занимаемой данными растениями:

$$\text{ИЛП} = S_1 / P, \text{ где}$$

S_1 – общая площадь листьев, м²,

P – площадь посева, м²;

уборочный индекс ($K_{\text{хоз}}$, %), который отображает физиологическую способность растений к мобилизации и использованию органами хозяйственного назначения всех фотосинтетических продуктов и минеральных веществ, накопленных растениями в период вегетативного роста и образованных во время формирования и налива семян, определяется по формуле:

$$K_{\text{хоз}} = \frac{m_{\text{семян}}}{m_{\text{члз. растения}}} \times 100 \%$$

по методике А.А. Ничипоровича (1969).

9. Учет количества, массы азотфиксирующих клубеньков и расчет показателей: общий симбиотический потенциал (ОСП, кг·сут./га), активный симбиотический потенциал (АСП, кг·сут./га) – по методике Г.С. Посыпанова (1983),

ОСП = масса клуб-в·ед.·продолжительность периода;

АСП = масса клуб-в_{жив.}·ед. · S·продолжительность периода.

10. Изучение элементов структуры урожая – согласно методике Государственной комиссии по сортоиспытанию с/х культур (1971).

Определяются следующие показатели: число продуктивных стеблей, длина стебля, число узлов до первого боба, число фертильных узлов на растении, число бобов на растении, количество семян на растении, масса семян растения.

11. Учет урожайности зерна – сплошным обмолотом делянок с приведением к базисной влажности (15 %) и 100 % чистоте.

12. Агрометеорологические наблюдения – по данным Омской метеостанции.

Статическую обработку экспериментальных данных проводили по методике Б.А. Доспехова (1985) на персональном компьютере по специально разработанным программам.

2.5 Агрохимическая характеристика почв

Исследования проводились на полях лаборатории селекции зернобобовых культур СибНИИСХ. Почва опытного участка представлена лугово-черноземной почвой с пахотным горизонтом $A_{пах}=25$ см, содержание гумуса 6,4%, сумма поглощенных оснований 31 мг экв/100г, $pH_{сол}=6,7$.

Морфологическое строение лугово-черноземной почвы:

Вскипает от соляной кислоты с глубины 42см.

$\frac{A_{пах}}{0-25см}$

Влажный, черный, тяжелосуглинистый, комковато-глыбистый, уплотненный, пронизан корнями. переход в АВ постепенный по цвету, резкий по линии вспашки

$\frac{AB}{25-42см}$

Свежий, тёмно-серый, тяжелосуглинистый, комковато-зернистый, уплотненный, тонкопористый.

Много корней. Переход заметный по окраске и структуре.

$\frac{B_{1к}}{42-56см}$

Бурый, неоднородный, с частыми гумусовыми потеками, тяжелосуглинистый, комковато-зернистый, редкие корни. Переход заметный по окончанию гумусовых потеков.

$\frac{B_{2к}}{56-72см}$

Светло-бурый, неоднородный, с тонкими редкими гумусовыми потеками, тяжелосуглинистый, тонкопористый, бесструктурный, плотный, окончания корней растений. Переход постепенный по цвету и структуре.

$\frac{C_k}{72-205см}$

Желто-бурый, книзу светлее, тяжелосуглинистый, карбонатный, бесструктурный, уплотненный.
Желто-бурый, книзу светлее, тяжелосуглинистый, карбонатный, бесструктурный, уплотненный
(Мищенко, 1991).

3. РОСТ, РАЗВИТИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПОВЕРХНОСТИ И СИМБИОТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ В АГРОЦЕНОЗЕ ГОРОХА ПОСЕВНОГО

3.1. Всхожесть семян и выживаемость растений гороха

В процессе эволюции у растений возникло уникальное свойство формировать семена, которые несут наследственную основу нового организма. Именно семенному материалу принадлежит ведущее место в системе агротехнических мероприятий по повышению и стабилизации урожайности сельскохозяйственных культур, посредством которого реализуются потенциальные возможности сорта. Биологические особенности прорастания, роста и развития семян растений могут дать оценку репродуктивного потенциала видов, произрастающих в тех или иных условиях (Лещенко и др., 1985; Ремесло, 1978).

Лабораторная всхожесть показывает процент проросших семян и является определяющим показателем полевой всхожести (таблица 1). По результатам трех лет видно, что показатели лабораторной всхожести всех сортообразцов гороха посевного варьируют в пределах 92,3 – 99,0%. Максимальная лабораторная всхожесть 100% отмечена у сортообразцов Омский 9, Демос, линия Л 37/03 в 2011 г., а также Омский 7, Демос в 2012 г.. Минимальное значение лабораторной всхожести выявлено у сорта Омский 7 в 2010 г. и составляет 78,0%.

Полевая всхожесть всегда ниже лабораторной и зависит от многих причин, прежде всего от качества семян, агротехнических условий и экологических факторов, а также от поражения семян и проростков вредителями и болезнями (Растениеводство, 1986).

В среднем за 2010 – 2012 гг. по изучаемым сортообразцам полевая всхожесть была довольно высокой на уровне 73,9...89,7% (таблица 1).

Таблица 1 – Всхожесть семян и выживаемость растений гороха, %

Показатель	Год	Сортообразец					НСР ₀₅
		Омский 9	Омский 7	Благовест	Демос	Л 37/03	
Лабораторная всхожесть	2010	98,0	78,0	94,0	95,0	99,0	4,4
	2011	100,0	99,0	98,7	100	100	4,3
	2012	99,0	100,0	98,0	100,0	94,0	3,9
	Среднее	99,0	92,3	96,9	98,3	97,7	
Полевая всхожесть	2010	91,8	100	86,1	84,5	86,1	4,7
	2011	89,0	96,7	64,0	79,3	84,3	5,6
	2012	62,3	72,3	71,7	89,3	84,0	4,8
	Среднее	81,0	89,7	73,9	84,4	84,8	
Выживаемость	2010	92,1	91,2	96,1	94,1	96,1	3,8
	2011	77,5	78,6	81,8	95,8	79,1	4,6
	2012	93,6	88,5	92,1	92,5	97,3	4,4
	Среднее	87,7	86,1	90,0	94,1	87,5	

В среднем за 2010 – 2012 гг. по изучаемым сортообразцам полевая всхожесть была довольно высокой на уровне 73,9...89,7%. По приведенным данным видно, что у большинства сортообразцов показатели полевой всхожести снижаются к 2012 г, вероятно, это связано с низким запасом продуктивной влаги в пахотном слое почвы перед посевом зернобобовых культур – 21,6 мм, а также небольшим количеством выпавших осадков во второй и третьей декаде мая, всего 10,9 мм. Наивысшие значения данного показателя отмечены у сорта Омский 7 в 2010 и 2011 гг. – 100% и 96,7% соответственно. Наименьшая полевая всхожесть наблюдалась у сортов Омский 9 (62,3%) и Благовест (64%). Следует отметить линию Л 37/03,

которая имела довольно стабильные значения полевой всхожести по годам и в среднем она составила 84,8%, что превышает показатели стандарта Омский 9 на 4,8% (таблица 1).

Если показатель полевой всхожести растений определяет устойчивость сортообразцов к экологическим условиям среды, то выживаемость показывает степень толерантности растений в тех или иных условиях, и является важнейшим показателем, напрямую влияющим на величину будущего урожая.

Полученные данные позволяют заключить, что изучаемые сортообразцы способны к уборочной спелости иметь достаточно высокую сохранность на уровне 86,1...94,1%, что вполне достаточно для формирования полноценного урожая. Наиболее высокая выживаемость растений гороха отмечена в 2010 г., ее значения по сортам варьировали в пределах 91,2-96,1%. Низкие значения выживаемости растений гороха зафиксированы в 2011 г., это связано, прежде всего с поражаемостью растений болезнями, а также неблагоприятными погодными условиями, в виде большого количества осадков во второй декаде июля 55,2 мм, что в три раза выше среднего многолетнего значения. Таким образом совокупность этих факторов повлекла за собой гибель значительного количества растений.

По результатам проведенных исследований выявлено, что сортообразцы с высокой полевой всхожестью имели низкую выживаемость и наоборот. Так сорт Омский 7 в 2010 г. с полевой всхожестью 100 % (наивысшая среди всех сортообразцов), имел самую низкую выживаемость – 91,2 %. Также сорт Омский 9 с полевой всхожестью в 2012 г. 62,3 %, имеет самую высокую выживаемость – 93,6 %. По результатам трехлетних испытаний сорт Омский 7 характеризуется высокой полевой всхожестью семян и самой низкой выживаемостью растений. Следует отметить сорт Демос, у которого незначительно варьировали показатели выживаемости по годам (92,5–95,8 %).

Как уже отмечалось показатели полевой всхожести и выживаемости подвержены влиянию абиотических факторов, так в нашем опыте выявлена очень сильная корреляционная связь между показателями полевой всхожести и содержанием продуктивной влаги в почве – $r = +0,99$. Также установлено сильное воздействие содержание подвижных элементов питания в пахотном слое почвы таких как $N-NO_3$ – $r = -0,99$, P_2O_5 – $r = +0,95$. Отмечена существенная зависимость полевой всхожести от количества выпавших осадков в межфазный период посев – полные всходы ($r = +0,99$). На выживаемость растений оказывало существенное отрицательное влияние количество осадков, выпавших за вегетационный период, $r = -0,98$.

Таким образом по результатам трех лет выявлено, что все изучаемы сортаобразцы имеют высокую лабораторную всхожесть 92,3 – 99,0%. Показатели полевой всхожести также имеют высокие значения и варьируют в пределах 73,9...89,7%. Анализ экспериментальных данных показал, что полевая всхожесть и выживаемость подвержены влиянию абиотических факторов, таких как: запас продуктивной влаги и подвижных элементов питания в почве, а также количество выпавших осадков как в межфазные периоды, так и за период вегетации в целом. Среди сортаобразцов следует отметить линию Л 37/03, которая имела довольно стабильные значения полевой всхожести по годам.

3.2. Продолжительность вегетационного и межфазных периодов

Длина вегетационного периода должна обеспечить не только высокую зерновую продуктивность сортаобразцов и своевременную уборку урожая, но и ежегодное получение семенного материала с высокими посевными и урожайными свойствами. Продолжительность вегетационного периода и отдельных межфазных периодов у гороха в значительной мере зависит от условий среды. Горох – культура малотребовательная к теплу. По

результатам исследований Н. И. Васякина, проводившего опыты в южной лесостепи Западной Сибири, следует, что при достаточной влагообеспеченности в период от посева до всходов гороху требуется сумма активных температур от 141 до 166 °С. В годы с низким запасом продуктивной влаги в почве появление всходов задерживается даже при высоких среднесуточных температурах. В нашем опыте влияние температур не столь однозначно. Так в 2012 г. период от посева до появления всходов длился 11 дней, при сумме активных температур 148,6 °С, т.к. за прошедший период сумма выпавших осадков составила всего 3,9 мм. Самый короткий период от посева до всходов 9 дней отмечен в 2011 г., при сумме активных температур 95,8 °С и количестве осадков 14,5 мм, что близко к показаниям средних многолетних значений (таблица 2).

Таблица 2 – Продолжительность вегетационного и межфазных периодов сортообразцов гороха в зависимости от гидротермических условий (среднее по сортам)

Показатель	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Полные всходы – полное цветение			
Продолжительность периода, суток	33	34	31
Сумма эффективных температур, °С	579,6	645,7	637,8
Средняя температура воздуха, °С	15,8	18,0	21,3
Сумма осадков, мм	42,7	41	46,4
Полное цветение – полное созревание			
Продолжительность периода, суток	35	46	29
Сумма эффективных температур, °С	649,3	819,3	665,5
Средняя температура воздуха, °С	19,1	19,5	21,0
Сумма осадков, мм	21,8	110,2	14,8
Полное всходы – полное созревание			
Продолжительность периода, суток	68	80	60
Сумма эффективных температур, °С	1228,9	1465,0	1303,3
Средняя температура воздуха, °С	17,5	18,8	21,2
Сумма осадков, мм	64,5	151,2	61,2

По результатам трех лет выявлены незначительные генотипические различия в длительности основных межфазных периодов. Разница по продолжительности фазы полные всходы – полное цветение составила от 2 до 4 суток. Самая короткая анализируемая фаза отмечена у сорта Омский 7 в 2012 г. (30 суток), самая продолжительная – в 2011 г. у линии Л 37/03 (36 суток). Разница продолжительности периода полное цветение – полное созревание по сортам варьировала в пределах 7-8 суток. Самая короткая данная фаза 25 суток отмечена у сорта Демос в 2012 г., самая продолжительная – 50 суток наблюдалась у сорта Омский 7 в 2011 г.

Контрастные метеорологические условия исследований повлияли на продолжительность периода вегетации. Так, в среднем по всем сортам самый короткий период вегетации отмечен в 2012 г, за счет скудного количества выпавших осадков и жаркой погоды во второй половине вегетации. Длительность периода цветение – полное созревание в 2012 г. напрямую зависела от суммы активных температур и количества осадков, коэффициент корреляции составил +0,99 и +0,94 соответственно.

Самый продолжительный вегетационный период отмечен в 2011 г. (80 суток), за счет удлинения периодов полные всходы – полное цветение (34 суток) и полное цветение – полное созревание (46 суток). Данные увеличения напрямую зависели от суммы активных температур ($r = +0,98$). В этом году также отмечена разница в 11 суток между основными межфазными периодами полные всходы – полное цветение, полное цветение – полное созревание, тогда как в остальные годы исследований эта разница была незначительной.

Исследования трех лет выявили незначительные генотипические различия в длительности основных межфазных периодов, однако контрастные метеорологические условия повлияли на продолжительность периода вегетации в целом за счет сокращения или удлинения межфазных

периодов. В целом продолжительность межфазных периодов напрямую зависела от суммы активных температур и количества выпавших осадков.

3.3. Фотосинтетическая деятельность агроценоза гороха посевного

В умеренном климате, к которому относится большая часть России, на первое место выходит такой ограничивающий фактор, как недостаток тепла, поэтому очень важно, чтобы растения сельскохозяйственных культур максимально поглощали приходящуюся на них энергию солнечного света. Это возможно при условии, когда у растений формируется оптимальный по размерам и длительности работы фотосинтетический аппарат, а также обеспечивается наилучшая по интенсивности и по качеству его работа в разных фазах роста и развития растений. Ход и уровень выполнения этих условий зависит от генетической природы, экологической среды, а также от уровня обеспеченности растений ее условиями, таких как: свет, температура, влажность, снабжение растений углекислым газом и т.д.

Важное значение имеют физиолого-биохимические особенности отдельных генотипов и агроценозов, а также их взаимодействия со средой. Данное взаимодействие «генотип-среда», обусловленное условиями выращивания, влечет за собой изменчивость ряда признаков (Андрианова, 2000; Табаленкова, Головки, 2010). В контрастных условиях проведения исследований в период вегетации растений были изучены некоторые биометрические показатели развития растений гороха (приложение В).

В период всходов максимальный рост по всем показателям растений отмечен в 2012 г. В среднем по опыту высота растений в эту фазу составляет 19,90 см, масса всего растения (без корня) – 3,49 г, количество узлов – 7 шт., масса зеленых листьев с прилистниками – 2,22 г. Высокие значения биометрических показателей 2012 г. связаны с содержанием продуктивной

влаги в почве перед посевом гороха, слой 0-20 см характеризуется как умеренно-влажный, а также более высоким содержанием нитратного азота в почве, в слое 0-20 см, он составляет 15,8 мг/кг. Данные условия в совокупности с теплыми второй и третьей декадами мая положительно повлияли на формирование растений в период всходов. Среди сортообразцов выделен стандарт Омский 9 по таким показателям как длина стебля – 22,17 см и количество узлов – 7,27 шт. Высокую массу растений в фазу всходов 2012 года сформировал сорт Благовест.

При анализе биометрических показателей растений гороха в фазу бутонизации выявлено, что в первый год изучения выделен сорт Омский 9 по всем показателям (таблица 3).

Таблица 3 – Характеристика агроценоза гороха по биометрическим показателям, в среднем за 2010 – 2012 гг.

Сортообразец	Фаза онтогенеза	Высота растения, см	Масса всего растения (без коня), г	Кол-во узлов, шт.	Масса зеленых листьев (усиков) с прилистниками, г	Масса репродуктивных органов (бутонов, лопаток), г
Омский 9	бутонизация	65,57	12,92	14,36	7,26	0,47
	цветение	76,33	16,07	16,42	8,69	1,35
Омский 7	бутонизация	57,79	12,23	12,83	6,98	0,36
	цветение	79,96	14,60	13,90	6,72	1,27
Благовест	бутонизация	54,17	13,70	12,68	8,49	0,58
	цветение	68,22	19,51	15,00	10,91	2,08
Демос	бутонизация	35,77	12,04	14,72	7,46	0,47
	цветение	41,02	16,04	16,65	9,68	1,13
Л 37/03	бутонизация	53,90	12,45	13,23	7,89	0,39
	цветение	70,73	19,77	16,16	11,57	1,85

В 2011 г. максимальную массу растений формирует сорт Благовест – 14,03 г, большую часть из которой составляет масса фотосинтезирующего аппарата (зеленые листья с прилистниками) – 8,41 г. По количеству узлов, а также массе продуктивных органов отмечена линия Л 37/03.

По данным 2012 г. у сорта Демос в фазу бутонизации при сравнительно низкой высоте растений – 38,2 см формируются растения с максимальной массой, количеством узлов, массой зеленых листьев с прилистниками и репродуктивных органов.

В период цветения в среднем по сортам высокие биометрические показатели выявлены в 2010 г. Среди сортообразцов отмечен сорт Благовест, который ниже стандартного сорта на 8,69 см, но растения больше по массе за счет фотосинтезирующего аппарата и репродуктивных органов. В этот период у сорта Демос сформировалось максимальное количество узлов по опыту, однако масса репродуктивных органов отмечена как самая низкая.

В фазу цветения 2011 г. следует выделить сортообразец линия Л 37/03 по таким показателям как масса растения (без корня) – 21,43 г и количество продуктивных узлов – 16,20 шт. Также линия Л 37/03 выделена по данным 2012 г. по показателям масса растения (без корня), масса зеленых листьев с прилистниками, а также масса репродуктивных органов.

При анализе биометрических показателей растений гороха в фазу плодообразования выявлены значительные сортовые различия. По результатам трех лет у сорта Омский 9 формируется максимальная масса растений с большим количеством узлов.

Контрастные условия проведения исследований повлияли на рост и развитие растений. Так в 2010 г. максимальная масса репродуктивных органов в фазу плодообразования отмечена у сорта Омский 9 – 9,53 г., Омский 7 характеризуется высоким ростом растений – 98,53 см, что на 13,13 см выше стандарта. У сорта Демос при высоте растений 48,07 см имеет максимальную массу растений (29,42 г), количество узлов (17,73 шт.), а также массу зеленых листьев с прилистниками (13,09 г).

По совокупности признаков 2011 г. отмечен сорт Благовест. В 2012 г. выделена линия Л 37/03 по массе растений (без корня), с максимальной массой фотосинтезирующего аппарата (зеленых листьев с прилистниками).

Таким образом, за годы исследований выявлены значительные генотипические различия по биометрическим показателям. Абиотические факторы 2010 г оказались наиболее благоприятными для формирования растений, о чем свидетельствуют изучаемые показатели. В среднем по результатам трех лет, в фазы бутонизации и цветения – пик формирования и работы ассимиляционного и симбиотического аппаратов, по совокупности биометрических показателей следует выделить сортообразцы Демос и линию Л 37/03 (таблица 3).

Одной из важнейших физиологических характеристик сорта (морфотипа) является площадь листьев, которые в системе ассимиляционного аппарата вносят основной вклад в формирование конечного урожая. Площадь листьев – это весьма мобильный показатель фотосинтетической деятельности растений, который в значительной степени изменяется под воздействием условий влагообеспеченности, минерального питания и агротехнических приемов возделывания (Современные проблемы..., 1973).

По результатам трехлетних исследований (2010–2012 гг.) установлено, что увеличение площади листьев происходит постепенно, максимальная величина этого показателя в среднем за годы изучения отмечается в фазу цветения (таблица 4).

Таблица 4 – Динамика формирования площади листьев растений гороха (в среднем по сортообразцам), см²/растение

Фаза развития растений	2010 г.	2011 г.	2012 г.	Среднее
Всходы	58,60	13,83	48,98	40,47
Бутонизация	191,11	198,77	139,32	176,40
Цветение	216,28	282,63	143,68	214,20
Плодообразование	242,14	244,34	130,33	205,61

Данная закономерность была характерна для условий 2011 и 2012 гг. В 2010 г. процесс формирования листовой поверхности происходил вплоть до фазы плодообразования. В фазу плодообразования в силу старения листьев и отмирания их нижнего яруса, площадь листовой поверхности уменьшается. В среднем по опыту максимальная площадь листьев у гороха отмечалась в 2011 г., минимальная – в 2012 г.

Одним из направлений селекции гороха стало в последнее время создание безлисточковых форм. У таких сортов вместо листьев формируются усики, а процессы ассимиляции обеспечиваются за счет крупных прилистников. По результатам исследований выявлено, что безлисточковые формы незначительно уступают по площади листьев листочковому сорту Омский 7, площадь листьев которого 270,55 см² на одно растение (рисунок 1).

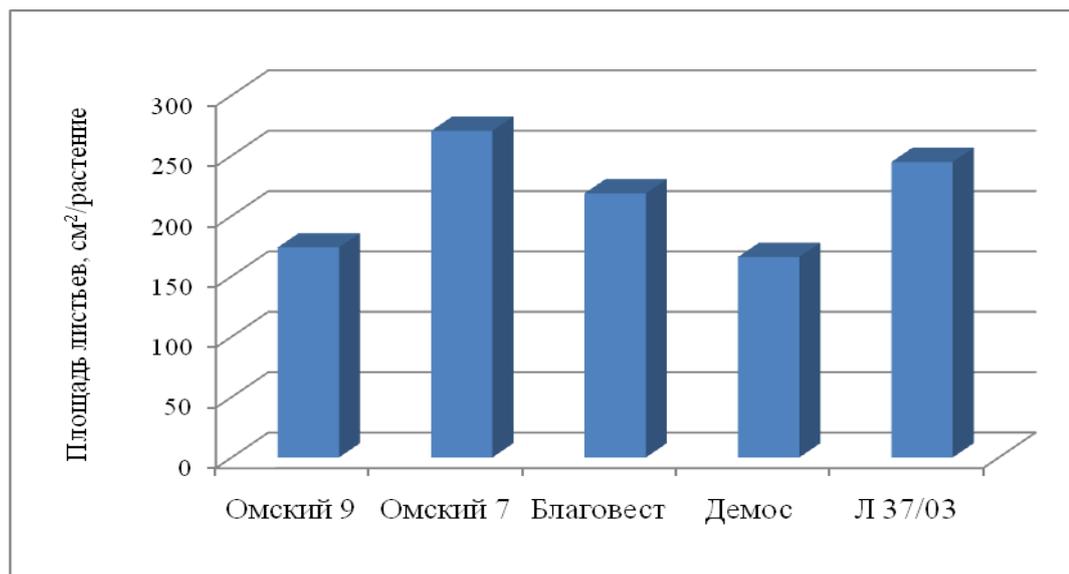


Рисунок 1. Площадь листьев растений гороха в фазу цветения, в среднем за 2010–2011 гг., см²/растение

Среди сортообразцов с усатым типом листа максимальная площадь листьев отмечена у линии Л 37/03 (244,77 см²/растение), а минимальное значение этого показателя – у сорта Демос – 166,04 см²/растение.

По данным дисперсионного анализа выявлено, что на формирование площади листьев в течение периода вегетации значительно влияние оказали

условия года (В) – 70,9%, влияние сортовых особенностей (А) было слабее и составило 25,4%. Сочетание факторов (АВ) оказало минимальное влияние на формирование площади листовой поверхности – 3,6%.

Не менее важным показателем эффективности фотосинтезирующей системы растений является индекс листовой поверхности (ИЛП), который отражает отношение суммарной поверхности всех листьев к площади почвы, занимаемой данными растениями.

Максимальный ИЛП у зернобобовых культур может варьировать в широких пределах (3–8) (таблица 5). Считается, что посев как оптическая фотосинтезирующая система наиболее производительно функционирует, когда ИЛП не превышает 4–5. При более высоких показателях ИЛП нижние и даже средние листья сильно затеняются, снижается фотосинтез, нарушаются согласованность и оптимальный режим поступления ассимилятов в хозяйственно-ценные органы. В нашем опыте показатели ИЛП не превышают критических показателей (таблица 5), постепенно увеличивается от фазы всходов до фазы цветения. К фазе плодообразования ИЛП снижается. В то же время в условиях 2010 г. увеличение индекса листовой поверхности наблюдалось вплоть до фазы плодообразования.

По данным Н. И. Васякина (2002) зернобобовые культуры на недостаток влаги в период интенсивного роста реагируют торможением ростовых процессов. Так в 2012 г. наблюдалось неравномерное распределение осадков, когда в период цветения и плодообразования количество выпавших осадков составило 7,6 мм, что в 7 раз ниже нормы. При таких условиях ИЛП ниже 2-ух, в результате интенсивность фотосинтеза и формирующаяся урожайность семян резко падают (таблица 5).

Таблица 5 – Динамика ИЛП по фазам морфогенеза растений гороха
по годам, м²/м²

Фаза морфогенеза	2010 г.	2011 г.	2012 г.	В среднем за 2010–2012 гг.
Бутонизация	1,94	1,64	1,16	1,58
Цветение	2,18	2,34	1,19	1,90
Плодообразование	2,46	1,99	1,07	1,84
Среднее	2,19	1,99	1,14	1,77
За вегетационный период	6,58	5,97	3,42	–

В период плодообразования ИЛП начинает постепенно снижаться из-за отмирания нижних листьев, а во время налива семян отмирание листьев усиливается и к концу этого периода они полностью желтеют

В целом за весь вегетационный период показатель ИЛП составил: в 2010 г. – 6,58; в 2011 г. – 5,97 и в 2012 г. – 3,42 м²/м².

Анализ данных показывает, что среди сортообразцов с максимальным ИЛП в фазу цветения следует выделить листочковый сорт Омский 7 с ИЛП 2,59 м²/м², а также сортообразцы с усатым типом листа линию Л 37/03 (ИЛП 2,20 м²/м²) и Благовест (ИЛП 1,80 м²/м²) (приложение Г).

С величиной площади листьев и продолжительностью их работы тесно связан фотосинтетический потенциал растений (ФП). Фотосинтетический потенциал является обобщающим показателем, определяющим степень благоприятности систем удобрений, норм высева, ухода за посевами, водного режима почвы и т.д. для роста и развития сельскохозяйственных культур. Изменение величины фотосинтетического потенциала в течение всего вегетационного периода и по его межфазным периодам в процессе

онтогенеза непосредственно связано с морфобиологическими особенностями растений и условиями вегетации.

На начальном этапе развития растений, соответствующем периоду всходы, значения ФП невелики и составляют 10% от общего за вегетацию, затем происходит активное нарастание листовой поверхности, и значения достигают максимума в фазу бутонизации, составляя уже 41% от общего ФП за вегетацию (таблица 6, приложение Д). Во второй половине вегетационного периода, вместе с отмиранием нижнего яруса листьев, происходит уменьшение значений ФП. В целом по сортам наибольший ФП отмечен у листочкового сорта Омский 7, это связано с большей площадью сформированных листьев в силу его морфотипа. 40% ФП от общего за вегетацию приходится у данного сорта на фазу бутонизации, как у всех исследуемых сортов.

Таблица 6 – Фотосинтетический потенциал гороха по фазам развития (в среднем за 2010–2012 гг.), тыс. м²/га

Сортообразец	Фаза развития растений				За вегетационный период
	Всходы	Бутонизация	Цветение	Плодообразование	
Омский 9	48,38	172,28	87,68	119,54	473,01
Омский 7	62,94	293,20	174,63	211,92	742,11
Благовест	51,91	194,94	119,21	105,58	471,63
Демос	53,36	192,83	106,36	136,53	489,41
Л 37/03	56,69	215,25	149,40	149,41	570,78
НСР ₀₅	9,7	15,8	10,9	16,4	13,2

Среди сортообразцов с усатым типом листа следует отметить линию Л 37/03, у которой значение изучаемого показателя за вегетационный период составило 570,78 тыс. м²/га, причем доля этого показателя в фазу

бутонизации составила 38%, а в фазы цветение и плодообразование по 31% соответственно, что говорит о стабильной работе ассимилирующей поверхности и продолжительной сохранности листьев.

Наряду с фотосинтетическим потенциалом в практике исследований широко используется показатель – чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ), который характеризует эффективность работы листовой поверхности и дает обобщенное и хорошо сопоставимое представление об удельной производительности листового аппарата.

Результаты исследований показали, что в среднем по годам ЧПФ по изучавшимся сортаобразцам в целом за вегетационный период составила 38,7 г/м²×сут., причем по основным фазам развития величина этого показателя распределялась в соотношении 34,4% : 35,4% : 30,2% (рисунок 2, приложение Д).

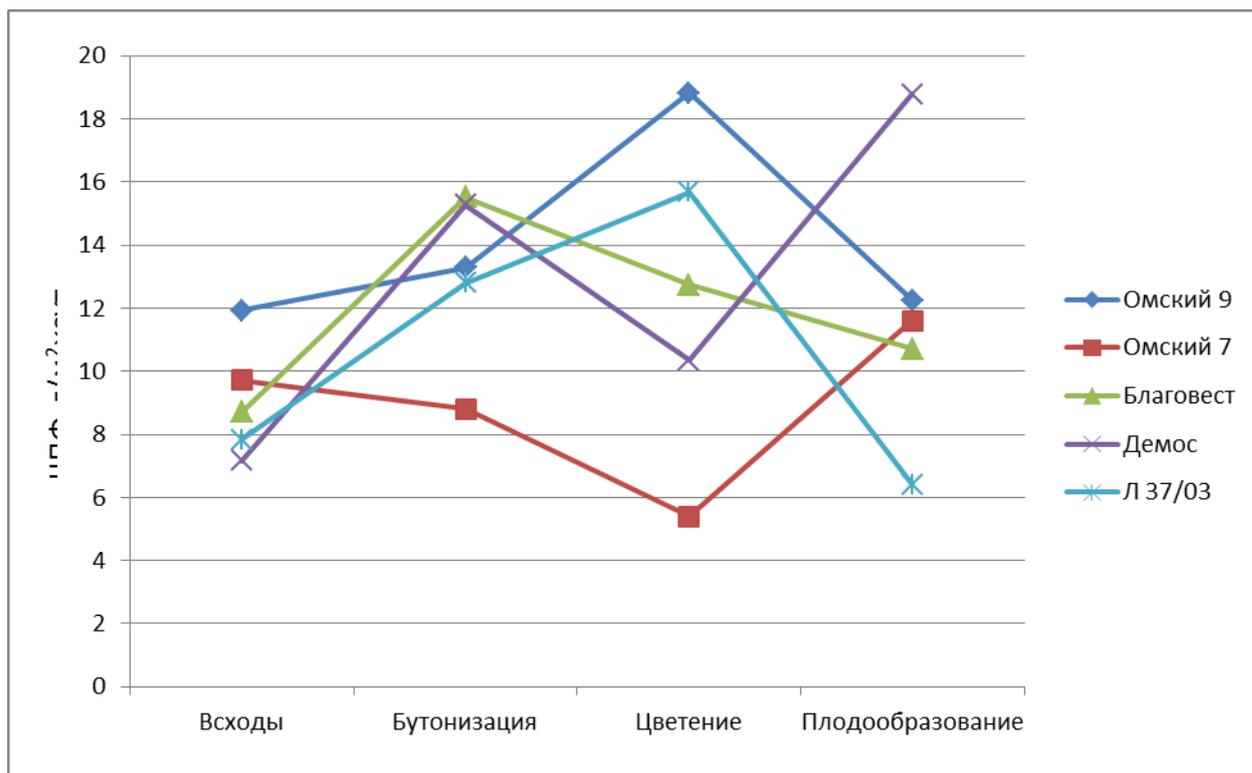


Рисунок 2. Чистая продуктивность фотосинтеза сортобразцов гороха по фазам развития, 2010 – 2012 гг., г/м²×сут.

Наибольшая величина ЧПФ была отмечена в 2012 г. – $50,10 \text{ г/м}^2 \times \text{сут.}$, в условиях 2010, 2011 гг. значение его примерно одинаково – $32,65$ и $33,34 \text{ г/м}^2 \times \text{сут.}$ соответственно. Следует отметить, что эффективность работы фотосинтетического аппарата по фазам развития у изучаемых сортообразцов различна (рисунок 2).

Сортообразцы Омский 9 и Л 37/03 характеризовались наибольшим значением ЧПФ в фазу цветения, а у сортов Благовест и Демос максимум ЧПФ отмечен в фазу бутонизации.

У сортов Омский 7 и Демос пик ЧПФ отмечен в фазу плодообразования, $11,61$ и $18,79 \text{ г/м}^2 \times \text{сут.}$ соответственно, что обусловлено интенсивным накоплением пластических веществ в образующихся семенах. Также у данных сортообразцов отмечен спад ЧПФ в фазу цветения ($5,39$ и $10,35 \text{ г/м}^2 \times \text{сут.}$ соответственно), это связано с кратковременным прекращением процессов роста, ухудшающим отток пластических веществ, приводящим к депрессии процесса фотосинтеза.

По результатам 3-х летнего изучения наибольшей величиной ЧПФ в целом за вегетационный период характеризовались сорта Омский 9 – $44,99$, Демос – $39,57$ и Благовест – $38,88 \text{ г/м}^2 \times \text{сут.}$

По данным ряда авторов процессы симбиотической азотфиксации и ассимиляции солнечной энергии взаимообусловлены (Бжеумыхов, 2008; Наумкина, 2007).

В наших исследованиях были определены коэффициенты корреляции между показателями клубенькообразующей способности и фотосинтезирующей деятельности растений гороха. В 2010 г. была выявлена прямая средняя связь ($r = +0,61$) между показателями АСП и ЧПФ и обратная средняя связь между количеством клубеньков и ФП ($r = -0,73$) в фазу всходов, что свидетельствует о зависимости формирования симбиотического аппарата от прироста биологической массы растений в период начала интенсивного роста. В период активного роста ассимиляционной

поверхности растений гороха в фазу бутонизации – цветения, отмечена прямая связь средней силы между количеством клубеньков и площадью листьев. В этот период макросимбионт контролирует нарастание клубеньков, активность симбиотического аппарата напрямую зависит от работы ассимиляционной поверхности. К фазе плодообразования площадь листьев постепенно снижается, падает поглощение солнечной энергии и как следствие, уменьшается поступление ассимилянтов в корни растений. Это подтверждается сильной прямой связью в эту фазу между массой клубеньков и площадью листьев ($r = +0,83$).

Второй год исследований характеризуется самым продолжительным периодом вегетации сортообразцов гороха и самыми низкими показателями клубенькообразующей способности. В результате выявлено множество очень сильных прямых связей между показателями нодуляции и эффективности работы ассимиляционной поверхности, в среднем связи достигают значений 0,94. В фазу бутонизации наблюдается прямая зависимость ($r = +0,85$) между количеством клубеньков и продолжительностью работы фотосинтетического аппарата (ФП). Однако, из-за неравномерного распределения осадков в 2011 г., в период бутонизации – цветения процесс клубенькообразования резко замедляется и почти затухает к фазе плодообразования, в результате отмечены обратная сильная связь ($r = -0,83$) между количеством клубеньков и ФП, а также обратная умеренная связь между массой клубеньков и ЧПФ.

Следует отметить, что гидротермические условия 2011 г., а именно количество выпавших осадков в период всходы–цветение оказало сильное влияние на количество образовавшихся клубеньков, а также на период их активности ($r = +0,82$). Площадь ассимилирующей поверхности также зависела от количества выпавших осадков ($r = +0,61$), однако более сильное влияние на значения данного показателя оказала сумма эффективных температур данного периода ($r = +0,81$).

Гидротермические условия 2012 г. способствовали сокращению вегетационного периода сортообразцов гороха в среднем до 60 дней. Однако благодаря оптимальным условиям первой половины вегетации (сумме эффективных температур, количеству выпавших осадков в пределах нормы) сформировался эффективный фотосинтетический и симбиотический аппараты, о чем свидетельствуют положительные коэффициенты корреляции между этими показателями в период бутонизации – цветение.

Таким образом, процесс формирования фотосинтетического аппарата растений гороха в значительной мере обусловлен генотипом сортообразцов и гидротермическими условиями выращивания. Выявлена существенная взаимообусловленность процессов клубенькообразования и функционирования фотосинтетического аппарата, а также их зависимость от условий произрастания гороха.

Среди показателей для сравнительной оценки особенностей формирования семенной продуктивности у сортов выделяют уборочный индекс ($K_{хоз}$). Уборочный индекс отражает физиологическую способность растений к мобилизации и использованию органами хозяйственного назначения всех фотосинтетических продуктов и минеральных веществ, как накопленных растениями в период вегетативного роста, так и образованных во время формирования и налива семян.

Как утверждают некоторые ученые, в последние полвека селекция зернового гороха шла по пути увеличения эффективности использования ассимилянтов и элементов питания, аккумулируемых растением за вегетацию, на формирование и налив зерна, то есть увеличения уборочного индекса. Анализ структуры урожая стародавних и современных сортов гороха показал, что уборочный индекс у этой культуры возрос в среднем в 1,6 раза. Очевидно, что биологический максимум уборочного индекса у растений гороха еще выше этих значений, и в ближайшие годы его

увеличение будет наиболее реальным резервом повышения продуктивности вновь создаваемых сортов.

Анализ экспериментальных данных показал, что показатель $K_{\text{хоз}}$ подвержен влиянию агроэкологических факторов, также имеются значительные сортовые различия. В среднем наибольший $K_{\text{хоз}}$ у сортообразцов гороха был отмечен в 2010 г. и составляет 36,88 %. Среди сортов с высокими значениями $K_{\text{хоз}}$ следует отметить Омский 7 и Демос, 46,00 и 43,04 % соответственно. Каждый из выделенных сортов имеет свои особенности морфологической структуры растений и темпов роста отдельных органов и растения в целом в течение органогенеза. Минимальный $K_{\text{хоз}}$ по данным 2010 г. выделен у сорта Омский 9, он составляет 27,12 %, при максимальной вегетативной массе растений, данный сорт имеет низкую урожайность (приложение Е).

Наименьшие значения $K_{\text{хоз}}$ по опыту выявлены в 2012 г. – 21,79 %. Гидрометеорологические условия периода формирования семян 2012 г. отрицательно повлияли на семенную продуктивность сортообразцов гороха. Растения использовали ассимилянты преимущественно вегетативной частью, особенно в период налива зерна, в результате при достаточно высокой вегетативной массе растений, в среднем по опыту 9,44 т/га, имели низкую урожайность – 1,89 т/га.

В целом, по результатам трех лет $K_{\text{хоз}}$ составляет 30,35 %, в отдельные годы максимальный $K_{\text{хоз}}$ отмечен у сорта Омский 7 – 46 %, линии Л 37/03 – 35,54 % и сорта Демос – 34,11 %, в 2010, 2011 и 2012 гг. соответственно. Минимальный уборочный индекс за период исследований выявлен у сорта Омский 9 и составляет 28,53 % (рисунок 3).

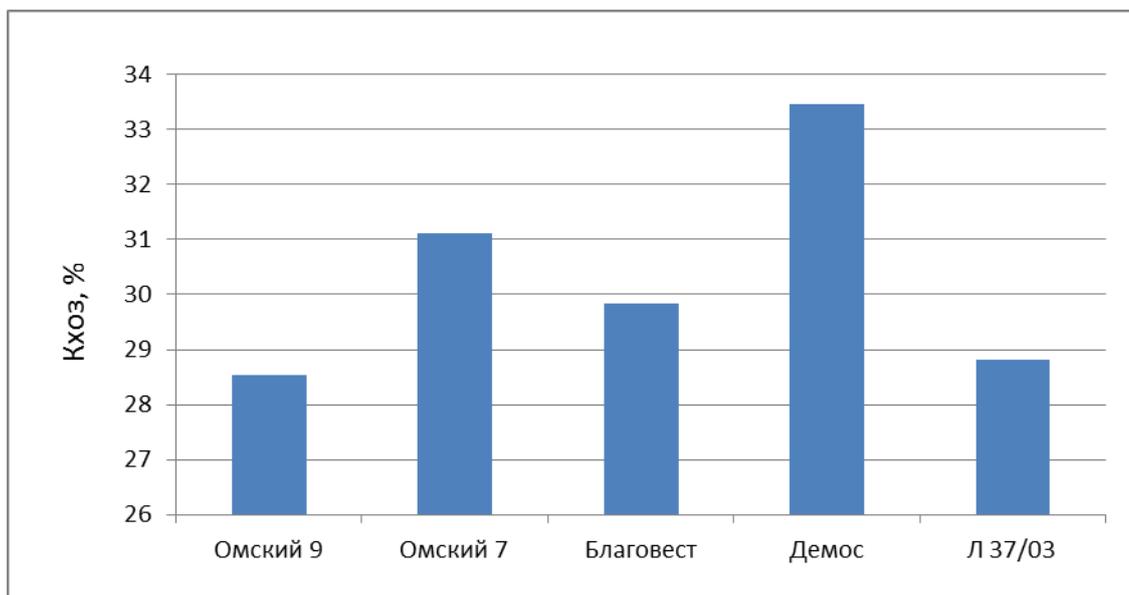


Рисунок 3 – Коэффициент хозяйственной деятельности сортообразцов гороха, в среднем 2010 – 2012 гг., в %

Выявлена доля влияния факторов на показатели уборочного индекса. Установлено, что высокое влияние оказали условия года (В) – 75,2%, доля влияния фактора сорт (А) было незначительным – 6%. Следует отметить воздействие сочетание факторов (АВ), которое составляет 18,9%.

Азотный обмен в растении имеет общие характерные особенности: накопление общего азота происходит до определенного возраста растений, также молодые растения гороха более богаты элементами питания, в частности, общим азотом, но при переходе к репродуктивной фазе роста в листьях происходит резкое снижение процентного содержания общего азота.

В наших опытах в среднем по годам исследований колебания содержания азота в зеленой массе от метеорологических условий выражена слабо ($r=0,39$). Наибольшее содержание азота в зеленой массе растений всех сортообразцов гороха отмечено в фазу всходов и бутонизации. Количество азота в данные фазы варьировало в пределах 3,73 – 4,57; 2,72 – 2,90% соответственно (приложение Ж, таблица 7). Затем содержание азота постепенно снижалось. Это связано с пиком нарастания площади листовой поверхности сортообразцов гороха, а также высокой симбиотической

азотфиксацией в эту фазу. Максимальное содержание азота в фазу бутонизации выявлено у сортов Омский 7 и Демос (2,90%). По данным трех лет наибольшее количество азота в фазу бутонизации отмечено в 2010 г., показатели всех сортообразцов выше средних значений и варьируют в пределах 2,85 – 3,1%.

Таблица 7 – Содержание азота в зеленой массе растений гороха

(в среднем 2010 – 2012 гг.), в процентах

Сортообразец	Фаза онтогенеза		
	бутонизации	цветения	плодообразования
Омский 9	2,80	2,23	1,93
Омский 7	2,90	2,13	1,87
Благовест	2,75	2,13	1,77
Демос	2,90	2,13	2,07
Л 37/03	2,72	2,40	2,05
НСР ₀₅	0,32	0,33	0,23

В фазу плодообразование количество азота снижается, в следствие снижения уровня азотфиксации, а также уменьшения ассимиляционной поверхности, за счет отмирания нижних ярусов листьев. В среднем по опыту значение показателя варьирует в пределах 1,77 – 2,07%.

Следует отметить, что содержание азота в зеленой массе таких сортообразцов как линия Л 37/03 и Демос, по сравнению с остальными сортами падает постепенно к фазе плодообразования, что обусловлено большей сохранностью листьев, следовательно, и длительной работой ассимиляционной поверхности, а также продолжительным эффективным функционированием симбиотического аппарата (таблица 7).

Таким образом, анализ экспериментальных данных показал, что по эффективности использования ассимилянтов и элементов питания,

аккумулируемых растением за вегетацию, также по количеству азота в зеленой массе растений следует отметить следующие сортообразцы: Омский 7, Демос и линию Л 37/03.

3.4 Клубенькообразующая способность растений в агроценозе гороха посевного

Оценка биологического и хозяйственного потенциала зернобобовых культур показывает, что для выполнения свойственной им роли факторов биологизации и экологизации интенсификационных процессов необходимо активнее вовлекать эти культуры в адаптивную селекцию, развивая направления, способствующие полной реализации их потенциала. Одним из ведущих таких направлений является симбиотическое (Жученко, 2004).

По результатам многочисленных исследований отечественных и зарубежных авторов выявлено, что не только отдельные виды бобовых растений различаются по продуктивности симбиотической азотфиксации, но и сорта одного вида неодинаковы как по характеру образования клубеньков на корнях, так и по активности азотфиксации (Макашева и др., 1985; Сидорова и др., 1990).

Как известно, успешный симбиоз клубеньковых бактерий и бобовых растений зависит от многих факторов. Одним из таких факторов является влажность почвы, а именно запасы продуктивной влаги в почве перед посевом зернобобовых культур. По результатам весенних обследований опытного поля выявлено, что за период 2010 – 2012 гг. наибольший запас продуктивной влаги перед посевом гороха посевного в пахотном слое (0–20 см) отмечен в 2012 г. (таблица 8), что по шкале увлажнения почвы (по Ильину А.М.) соответствует градации умеренно-влажная почва. В 2010 – 2011 гг. пахотный слой почвы характеризуется как недостаточно влажный,

наименьшие запасы продуктивной влаги выявлены в 2010 г. и составляют 11,3 мм.

Таблица 8 – Запасы продуктивной влаги в почве перед посевом зернобобовых культур, мм

Слой почвы, см	Продуктивная влага		
	2010 г.	2011 г.	2012 г.
0-20	11,3	15,2	21,6
0-100	125,3	104,4	112,4

Метровый слой почвы на протяжении всего отчетного периода имеет характеристику как умеренно-влажный.

Не менее важным фактором на стадии формирования бобово-ризобиального симбиоза является содержание подвижных элементов питания в почве (таблица 9). Содержание нитратного азота на опытном участке весной в 40-сантиметровом слое почвы, в соответствии с градацией А.Е. Кочергина, в среднем по годам исследований была низкой – 9,8 мг/кг почвы (таблица 9).

Обеспеченность пахотного слоя почвы перед посевом подвижным фосфором в 2011 г. была повышенная, в 2010, 2012 гг. – высокая. Содержание обменного калия в почве было высоким, максимальное количество выявлено в 2012 г. – 37,5 мг/100 г почвы. Данные факторы оказали существенное влияние на формирование симбиотического аппарата растений гороха по годам, а также по фазам развития растений.

Для определения воздействия факторов на стадии формирования бобово-ризобиального симбиоза, были определены коэффициенты корреляции между количеством и массой клубеньков в фазу всходов растений горох и содержанием продуктивной влаги и подвижных элементов питания. Выявлена очень сильная связь между количеством клубеньков и

содержанием в почве K_2O ($r= +0,96$), также на количество клубеньков большое влияние оказывает содержание азота в метром слое почвы ($r= +0,95$).

Таблица 9 – Содержание подвижных элементов питания в почве

перед посевом гороха посевного

Слой почвы, см	Год	N-NO ₃ , мг/кг	P ₂ O ₅ , мг/кг	K ₂ O, мг/кг
0 - 20	2010	5,2	184	325
	2011	9,8	127	200
	2012	15,8	113	375
	Среднее	10,3	141	300
0 - 40	2010	5,9	-	-
	2011	8,4		
	2012	15,2		
	Среднее	9,8		
0 - 100	2010	8,5	-	-
	2011	4,7		
	2012	10,2		
	Среднее	7,8		

На массу клубеньков сильное влияние оказывают содержание продуктивной влаги ($r= +0,93$), азота ($r= +0,90$), калия ($r= +0,72$) в пахотном слое почвы.

При изучении способности к формированию азотфиксирующих клубеньков у представителей, изучаемых нами сортообразцов, выявлено, что на корнях всех образцов формируется достаточное количество клубеньков розового цвета, что свидетельствует о высокой активности клубеньковых бактерий. В процессе онтогенеза растений масса клубеньков постепенно нарастала. Так формирование клубеньков начинается в фазу 2-4 настоящих листьев, в период фаз бутонизации – цветения количество розовых клубеньков достигает пика, в дальнейшем в фазу плодообразования

наступает затухание процесса симбиотической азотфиксации и последующее его прекращение (приложение Д).

При оценке эффективности симбиоза исследователи обычно используют одноразовые показатели двух признаков – число клубеньков и их масса – определяемых в пик образования клубеньков – фазу цветения. Но для более детального изучения процесса клубенькообразования, необходимо изучить данные признаки в динамике онтогенеза макросимбионта. Это позволит установить продолжительность периода активной азотфиксации и выявить различия по симбиотическим признакам у изучаемых сортообразцов.

По результатам многих исследований (Артемьев, Еремин, 2009; Наумкина, 2007) пик образования клубеньков приходится на фазу цветения, однако в нашем опыте наивысшие показатели клубенькообразования у большинства сортов отмечены в фазу бутонизации (таблица 10).

Таблица 10 – Динамика формирования симбиотического аппарата в различные фазы развития растений гороха (в среднем за 2010 – 2012 гг.)

Сортообразец	Количество клубеньков, шт./растение			Масса клубеньков, г/растение		
	Бутони- зация	Цвете- ние	Плодообра- зование	Бутони- зация	Цвете- ние	Плодообра- зование
Омский 9	23,57	20,43	9,64	0,11	0,10	0,02
Омский 7	34,26	15,03	21,13	0,25	0,11	0,09
Благовест	32,91	14,06	19,91	0,31	0,13	0,05
Демос	25,26	17,96	15,69	0,21	0,21	0,08
Л 37/03	25,28	18,97	24,72	0,23	0,28	0,06
НСР ₀₅	1,5	2,4	3,8	0,05	0,02	0,01

Исключение составляет линия Л 37/03, у которой пик формирования приходится на фазу цветения, когда на растении формируются крупные

клубеньки. Это связано с более продолжительными межфазными периодами первой половины вегетации и как следствие более поздним нарастанием вегетативной масс.

Также можно выделить сорт Демос, у которого по результатам неблагоприятного 2011 г. максимальное количество крупных клубеньков отмечено в фазу цветения и процесс нарастания симбиотического аппарата продолжился до фазы плодообразования, тогда как у остальных сортообразцов клубенькообразование значительно снизилось уже к фазе цветения.

По результатам трех лет выявлено, что в среднем по опыту формируется 28,26 шт. клубеньков на растении с массой 0,22 г (таблица 11).

Таблица 11 – Оценка клубенькообразующей способности сортообразцов гороха в фазу бутонизации, 2010 – 2012 гг.

Показатель		Омский 9	Омский 7	Благовест	Демос	Л 37/03	Среднее
2010 г.	к.к.*	26,53	40,73	38,27	23,17	21,30	30,00
	м.к.**	0,16	0,36	0,40	0,24	0,41	0,31
2011 г.	к.к.	16,47	18,40	21,87	25,26	18,93	18,53
	м.к.	0,02	0,02	0,14	0,18	0,08	0,09
2012 г.	к.к.	27,72	43,65	38,58	40,37	44,67	39,00
	м.к.	0,15	0,37	0,38	0,39	0,40	0,34
Среднее по опыту	к.к.	23,57	34,26	32,91	25,26	25,28	28,26
	м.к.	0,11	0,25	0,31	0,21	0,23	0,22

* – количество клубеньков, шт.

** – масса клубеньков, мг

Однако, анализируя показатели «количество клубеньков» и «масса клубеньков» исследуемых сортообразцов, можно сделать вывод, что имеются значительные сортовые различия по формированию симбиотического аппарата, а также на бобово-ризобильный симбиоз различных генотипов гороха в полевых условиях существенное влияние оказывают почвенно-климатические условия, складывающиеся в процессе роста и развития растений. Так в 2012 году в среднем по образцам формируется самое высокое

количество достаточно крупных клубеньков. В этом году перед посевом зернобобовых культур выпало значительное количество осадков, пахотный слой почвы 0-20 см характеризовался как умеренно-влажный, что повлияло на лучшую заражаемость макросимбионтов.

В среднем по опыту в данный период на корнях растений гороха образуется 39 штук клубеньков с массой 0,34 г. Среди сортообразцов по данным 2012 г. следует выделить линию Л 37/03, у которой пик нарастания клубеньков приходится на фазу бутонизации и составляет 44,67 шт. на растении с массой 0,40 г. Самое низкое количество клубеньков отмечено в 2011 г. (18,53 шт.), это связано, прежде всего, с неравномерным распределением осадков на протяжении периода вегетации, коэффициент корреляции влияния данного фактора составляет +0,82, когда в период всходы – цветение выпало скудное количество осадков, а в период цветение – плодоношение количество выпавших осадков превысило норму в 2 раза. В результате клубеньков формировалось мало с небольшой массой, а к фазе цветения на корнях чаще встречались зеленые – неактивные клубеньки. Самые высокие показатели нодуляции по результатам неблагоприятного 2011 г. отмечены у сортообразцов Благовест – 21,87 шт. на растении с массой 0,14 г, а также линии Л 37/03 и Сорта Омский 7– 18,93 шт. и 18,40 шт. соответственно.

В результате проведенных исследований выявлены сортообразцы с максимальным количеством сформировавшихся клубеньков, такие как Омский 7 (34,26 шт., 0,25 г) и Благовест (32,91 шт., 0,31 г.). Также следует выделить линию Л 37/03 и сорт Демос, на корнях которых формируется в пределах 25 шт. клубеньков с достаточно высокой массой 0,21 – 0,23 г.

Важной характеристикой эффективности работы симбиотического аппарата является крупность клубеньков. Большое количество мелких клубеньков, как правило, не является эффективным и чаще всего они просто паразитируют на растении.

По данным рисунок 4 видно, что наиболее крупные клубеньки формируются у таких сортообразцов как Благовест, Демос и линия Л 37/03. По данным трех лет средняя масса клубеньков в фазу бутонизации составляет 7,37 мг. В первый год исследования отмечена максимальная средняя масса клубеньков – 9,0 мг. У сортообразцов Благовест, Демос и линия Л 37/03 показатель крупности по данным 2010 г. был выше среднего и составлял 10 мг (рисунок 4).

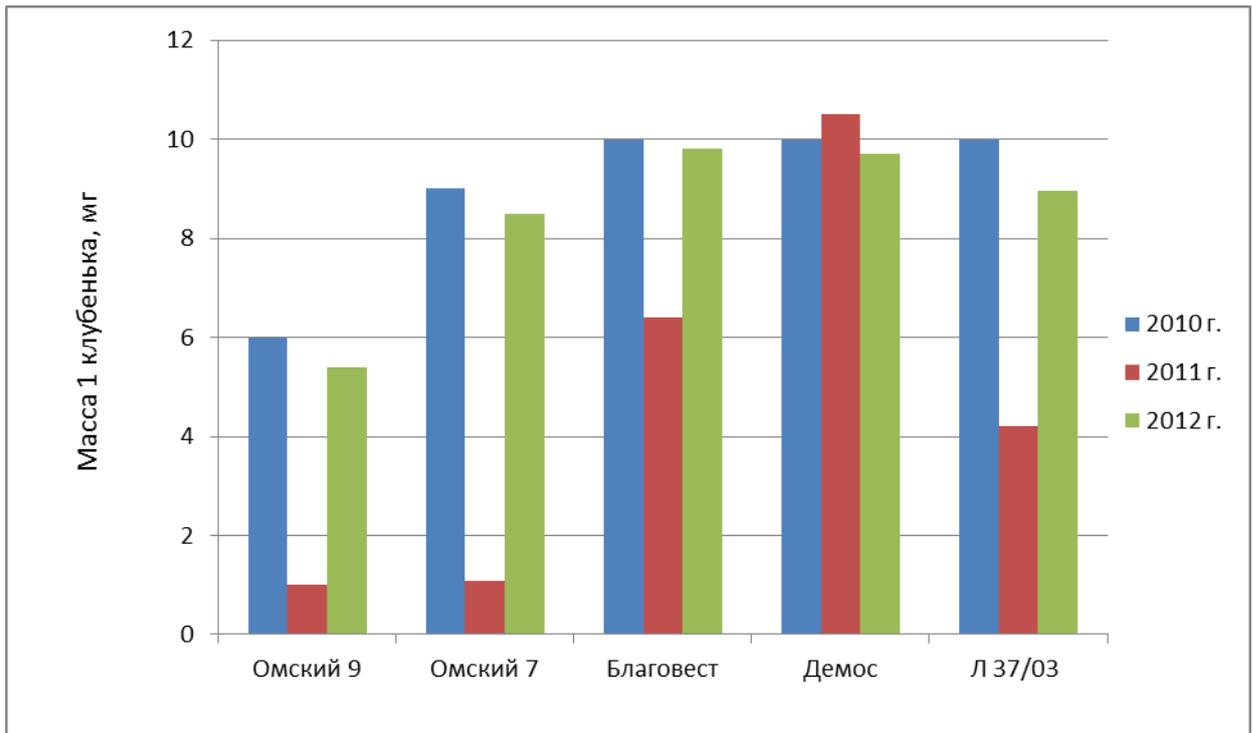


Рисунок 4. Масса 1 клубенька у сортообразцов гороха за 2010–2012 гг., мг

Минимальная масса клубеньков выявлена в 2011 г. – 4,64 мг. В этот период у сорта Демос масса клубеньков превышала средние показатели в 2 раза и составляла 10,5 мг. Третий год исследований значительно лучше 2011 г. по показателю крупности клубеньков – 8,47 мг, у сортообразцов Благовест, Демос и линия Л 37/03 масса клубеньков выше среднего и составляет 9,8, 9,7, 8,95 мг соответственно.

Представление об активности симбиоза в онтогенезе может дать симбиотический потенциал – площадь, ограниченная кривой массы

клубеньков во времени. Активный симбиотический потенциал (АСП) учитывает массу клубеньков и продолжительность их функционирования. Активный симбиотический потенциал за вегетацию определяется по сумме показателей активного симбиотического потенциала за отдельные периоды. Активный симбиотический потенциал отражает влияние отдельных факторов среды на активность симбиоза, поскольку они показывают большее влияние на массу клубеньков с леггемоглобином, чем на общую массу клубеньков.

В результате проведенных исследований выявлены значительные различия по показателям АСП за период вегетации. В среднем по опыту значение данного показателя составляет 5903,20 кг·сут./га (таблица 12).

Таблица 12 – Активный симбиотический потенциал в различные фазы онтогенеза растений гороха (в среднем по сортам), кг·сут./га

Год	Всходы	Бутонизация	Цветение	Плодообразование	За вегетацию
2010	1969,73	3954,11	1611,57	590,37	8125,78
2011	1461,32	595,49	445,76	104,17	2606,74
2012	1771,59	3541,51	619,78	747,19	6977,07
Среднее	1734,21	2697,04	991,37	480,58	5903,20

Так как АСП отражает продолжительность функционирования активных клубеньков, то наивысший АСП определен в 2010 г. – 8125,78 кг·сут./га, наименьший в 2011 г. – 2606,74 кг·сут./га. Максимальные значения АСП отмечены в фазу бутонизации с последующим уменьшением показателей в последующие фазы. Однако следует отметить 2012 г., когда симбиотический аппарат большинства сортообразцов гороха активно функционирует весь период всходы – плодообразование.

Существенные сортовые различия клубенькообразующей способности, а также некоторая разница на продолжительности межфазных периодов отразились на показателях АСП (таблица 13).

Таблица 13 – Активный симбиотический потенциал
в фазу бутонизации, кг·сут./га

Год	Показатель	Омский 9	Омский 7	Благовест	Демос	Л 37/03
2010 г.	АСП	2577,41	5121,79	5559,68	3890,69	3256,38
	%*	63,15	125,50	136,23	95,33	79,79
2011 г.	АСП	267,35	312,73	1407,22	1452,84	985,58
	%	30,20	35,33	158,98	164,14	111,35
2012 г.	АСП	1421,00	2803,20	3912,48	5346,88	4224,00
	%	40,12	79,15	110,48	150,98	119,27

*-% от среднего по опыту

По данным 2010 г. за счет формирования мелких клубеньков наименьший АСП отмечен у сорта Омский 9 – 2577,41 кг·сут./га, что составляет 63,15 % от средних значений опыта. Максимальные значения АСП выявлены у сортов Благовест – 5559,68 кг·сут./га (в 2010 г.) и Демос – 5346,88 (2012 г.) за счет более продолжительного периода бутонизации, а также крупности сформировавшихся активных клубеньков.

Анализируя показатели АСП по сортам за весь период вегетации каждого года исследований видно, что наиболее стабильные показатели АСП в независимости от условий года отмечены у сорта Демос, АСП данного сорта был максимальным по результатам 2011 и 2012 гг. (рисунок 5).

Наименьший АСП выявлен в 2011 г. у сорта Омский 9 – 1029,7 кг·сут./га. У сортов Омский 7 и Благовест по результатам трех лет получены неоднозначные значения АСП, что говорит о чувствительности сортов к контрастным гидрометеорологическим условиям среды.

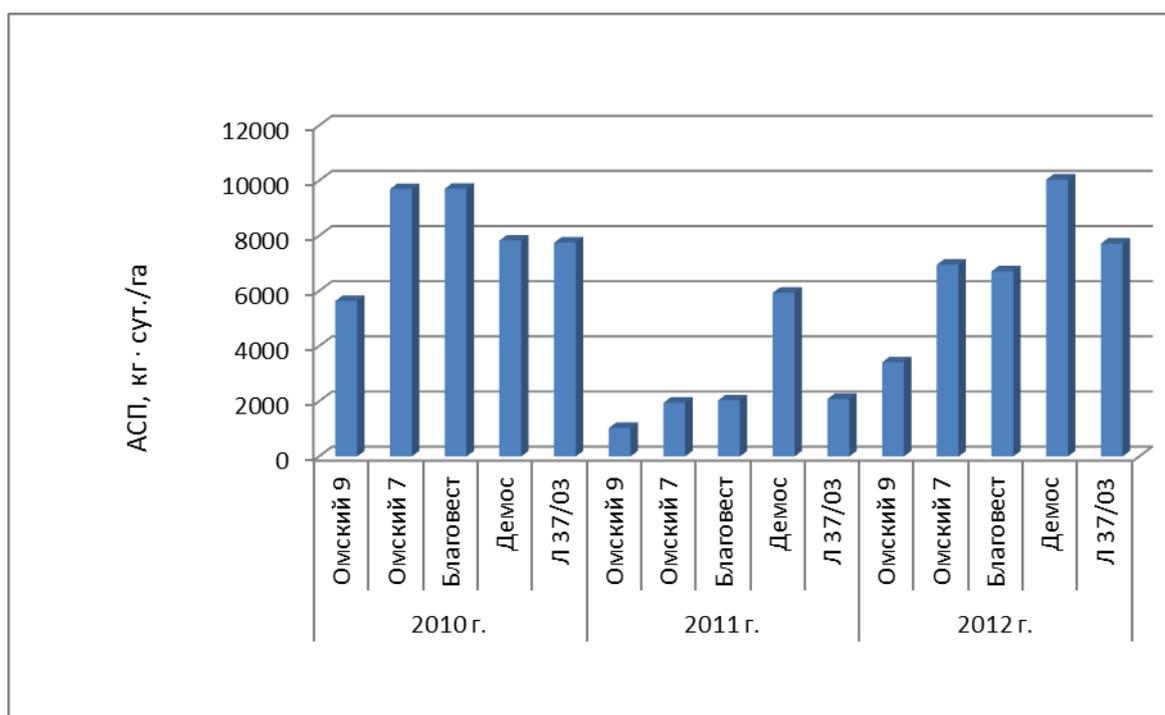


Рисунок 5 – Активный симбиотический потенциал за вегетационный период, кг·сут./га

Данные двухфакторного дисперсионного анализа показывают, что наибольшее влияние на формирование симбиотического аппарата оказали условия года (B) (таблица 14).

Таблица 14 – Доля влияние факторов на формирование симбиотического аппарата, %

Фактор	Количество клубеньков	Масса клубеньков
Сорт (A)	6,6**	14,6*
Год (B)	89,6*	81,5*
Сочетание (AB)	3,8	3,9*

* - достоверно при $P \leq 0,05$

** - достоверно при $P \leq 0,01$

Наибольшее влияние данного фактора отмечено на формирование количества клубеньков – 89,6%.

Воздействие сортовых особенностей было слабее. Наибольшее влияние генотипических особенностей отмечено на формирование массы клубеньков – 14,6%. Доля действия сочетания факторов (AB) была незначительной.

4. ФОРМИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ АГРОЦЕНОЗА ГОРОХА ПОСЕВНОГО

Комплексным проявлением эффективности симбиотической азотфиксации фотосинтеза бобовых культур является продуктивность растений. По данным трех лет средняя урожайность по опыту составила 2,30 т/га и по результатам каждого года исследований урожайность значительно падала (таблица 15).

Таблица 15 – Урожайность зерна сортообразцов гороха по годам, т/га

Сортооб- разец	2010 г.		2011 г.		2012 г.		Среднее	
	т/га	± к ст-ту						
Омский 9	3,01	–	2,20	–	1,73	–	2,31	–
Омский 7	3,69	+ 0,68	2,56	+ 0,36	1,63	– 0,10	2,63	+ 0,32
Благовест	3,16	+ 0,15	2,18	– 0,02	1,84	+ 0,11	2,39	+ 0,08
Демос	2,63	– 0,38	1,44	– 0,76	1,85	+ 0,12	1,97	– 0,34
Л 37/03	3,34	+ 0,33	2,39	+ 0,19	2,39	+ 0,66	2,71	+ 0,40
Среднее	3,17		2,15		1,89		2,30	
НСР ₀₅	0,30		0,33		0,33			

Так, средняя урожайность сортообразцов в 2010 г. составила 3,17 т/га, в 2011 г. – 2,15 т/га, а к 2012 г. урожайность падает до 1,89 т/га. Данная тенденция падения урожайности это результат контрастных, в отдельные годы, крайне неблагоприятных метеорологических условий.

Метеорологическая обстановка 2012 г., а именно жаркая погода с недобором осадков в период бутонизации – плодообразования, в значительной мере ограничила уровень урожайности сортообразцов. Так, максимальная урожайность по результатам 2012 г. выявлена у линии Л 37/03, прибавка урожайности к стандартному сорту Омский 9 составила 0,66 т/га,

однако такая же урожайность у данной линии выявлена в предыдущий год исследований. Минимальная урожайность в 2012 г. отмечена у листочкового сорта Омский 7 и составляет 1,63 т/га, что ниже стандарта на 0,10 т/га, однако в первый и второй год исследований урожайность этого сорта была выше стандарта Омский 9. Превышение составило соответственно – 0,68 т/га (2010 г.) и 0,36 т/га (2011 г.), данные показатели урожайности были максимальными среди всех изучаемых сортообразцов (таблица 15).

Наиболее высокий уровень урожайности у всех изучавшихся сортообразцов отмечался в наиболее благоприятном по метеорологическим условиям 2010 г., который составил в среднем по сортам 3,17 т/га, превысив на 1,02 и 1,28 т/га показатели 2011 и 2012 гг. (таблица 15).

Максимальная прибавка урожая по данным 2010 г. отмечена у листочкового сорта Омский 7 и составляет 0,68 т/га. Среди сортообразцов усатого морфотипа следует отметить линию Л 37/03, прибавка урожайности к стандартному сорту Омский 9 составила 0,33 т/га.

Специфика условий гидротермического обеспечения выявила сильное отрицательное влияние на уровень урожайности зерна изучаемых сортообразцов гороха среднесуточной температуры в фазу полные цветение – полное созревание. Также на урожайность среднее влияние оказала продолжительность данного периода (таблица 16).

Сильная прямая связь выявлена между продолжительностью фазы полные всходы – полное созревание и урожайностью, коэффициент корреляции составляет +0,88. Очень сильное влияние на урожайность сортообразцов гороха оказали выпавшие осадки в период полные всходы – полное цветение ($r = +0,92$), однако влияние осадков на урожайность в последующие фазы не выявлено.

Сильная прямая связь выявлена между продолжительностью фазы полные всходы – полное созревание и урожайностью, коэффициент

корреляции составляет +0,88. Очень сильное влияние на урожайность сортообразцов гороха оказали выпавшие осадки в период полные всходы – полное цветение ($r=0,92$), однако влияние осадков на урожайность в последующие фазы не выявлено.

Таблица 16– Коэффициенты корреляции между урожайностью зерна и продолжительностью межфазных периодов, гидротермическими условиями у сортообразцов гороха (в среднем за 2010 – 2012 гг.)

Показатель	Коэффициент корреляции
Продолжительность межфазного периода:	
полные всходы – полное цветение	-0,55
полное цветение – полное созревание	+0,68
полные всходы – полное созревание	+0,88
Среднесуточная температура воздуха:	
полные всходы – полное цветение	-0,68
полное цветение – полное созревание	-0,91
полные всходы – полное созревание	-0,86
Сумма осадков:	
полные всходы – полное цветение	+0,92
полное цветение – полное созревание	-0,07
полные всходы – полное созревание	-0,07

Урожайность складывается из элементов структуры урожая, которые в свою очередь формируются благодаря генотипу и морфотипусортообразцов (Приложение Ж, таблица 17).

По мнению физиологов и селекционеров, оптимальная длина стебля современных сортов должна составлять в пределах 60–90 см (Амелин, 1990). В нашем опыте средняя длина стебля у сортообразцов гороха составляет 71,5 см. Наибольшая длина стебля у всех сортообразцов гороха отмечалась в 2012 году. Для нормального развития растений гороха значение имеют оптимальное распределение показателей тепло- и влагообеспеченности по фазам развития растений. За годы исследований оптимальным сочетанием данных показателей характеризовался 2012 г.

Таблица 17 – Элементы структуры урожая растений гороха

(в среднем за 2010-2012 гг.)

Сортообразец	Длина стебля, см	Масса растения (без корня), г	На одно растение				
			число продуктивных узлов, шт.	число бобов, шт.	число семян, шт.	масса семян, г	масса 1000 семян, г
Омский 9	84,69	10,29	3,40	5,76	25,71	4,73	188
Омский 7	84,33	10,17	5,19	10,40	35,97	4,69	129
Благовест	69,31	9,69	2,31	4,22	16,55	4,20	260
Демос	45,02	6,01	2,02	3,76	16,24	3,12	194
Л 37/03	70,70	9,99	2,64	4,42	20,87	4,80	230

Физиологи подчеркивают высокую значимость показателя массы растения (биомассы), уровень которого определяет величину реутилизации продуктов ассимиляции в репродуктивные органы растений. Экспериментальные данные показывают, что наибольшую массу растения формирует стандартный сорт Омский 9, в среднем она составляет 10,29 г, максимальное значение данного показателя у стандартного сорта выявлено в 2011 г. – 10,42 г. Минимальная масса стебля выявлена у сорта Демос, в среднем она достигла 6,01 г, что на 3,22 г ниже средних значений. Максимальная масса растений у большинства сортообразцов выявлена в 2012 г., среди них сорт Омский 7 (15,30 г) и линия Л 37/03 (14,20 г).

За годы исследований максимальное количество продуктивных узлов сформировано у листочкового сорта Омский 7, а также стандартного сорта Омский 9, имевшие соответственно 4,27, 4,41, 6,9; 3,40, 2,40, 4,40 шт. При этом сорт Омский 7 достаточно мелкие семена, масса 1000 семян – 130 г.

Признак «число бобов» функционально связан с продуктивностью гороха. Максимальное число бобов выявлено у сорта Омский 7, в среднем составляет – 10,40 шт., наибольшее количество сформировано в 2012 г. среди сортообразцов с усатым типом листа, по данному признаком следует выделить Омский 9 и линию Л 37/03, 5,76, 4,42 шт. соответственно.

Масса 1000 семян – один из важных компонентов продуктивности и не имеет ограничений в ГОСТе. При анализе значений данного признака, было выявлено его существенное варьирование, как по годам, так и по сортам: 147 – 250 г в 2010 г., 107 – 260 г – 2011 г., 136 – 218 г – 2012 г. В первый год изучения наиболее крупными семенами характеризуются сорт Благовест (250 г) и линия Л 37/03 (238 г). В 2011 г. значения данного признака у этой же группы сортообразцов превосходили другие сорта, масса 1000 семян составила 260 – 220 г.

По данным 2010 – 2012 гг. урожайность листочкового сорта Омский 7 формируется за счет количества продуктивных узлов, а также числа бобов сформированных на этих узлах, однако масса 1000 семян самая низкая среди всех изучаемых сортообразцов и составляет 129,24 г (таблица 17).

По результатам трех лет наиболее крупные семена отмечены у сортообразцов Благовест и линии Л 37/03, 259,70 и 229,86 г соответственно. Наиболее благоприятный год для формирования растений отмечен 2010 г., в этот период формируются наиболее продуктивные растения с крупными семенами. Во второй год исследований показатели структуры значительно ниже, в результате неблагоприятных гидротермических условий. В этот период наибольшая крупность семян отмечена также у сортообразцов Благовест и линии Л 37/03, 259,62 и 226,48 г соответственно.

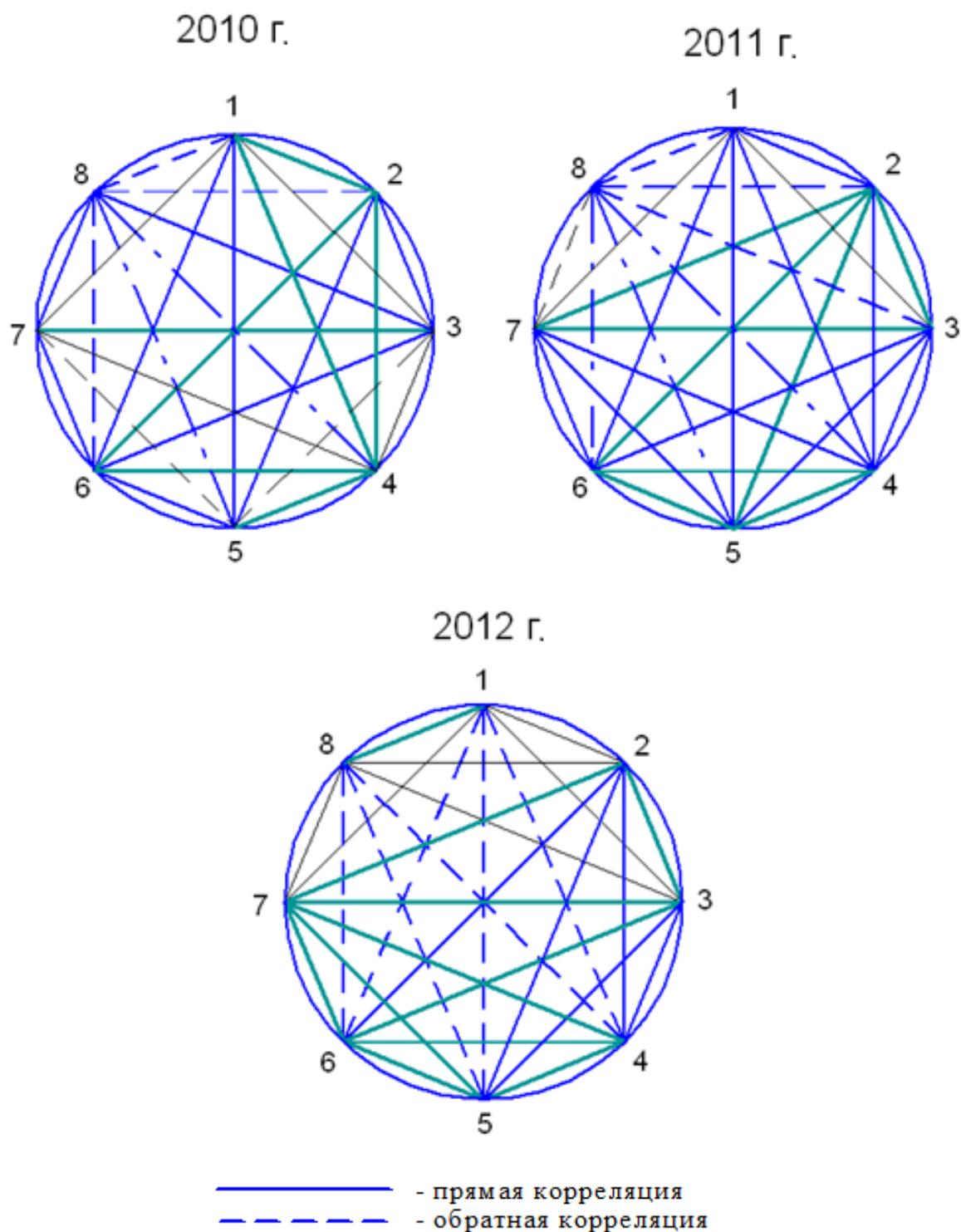
Выявлена высокая положительная корреляция между урожайностью и массой 1000 семян $r=+0,76$

Масса семян с одного растения (продуктивность) в среднем за 2010 – 2012 гг. у разных сортообразцов составляла 3,12– 4,73 г. Максимальная семенная продуктивность – 7,64 г отмечена в 2012 г., в период самого непродолжительного вегетационного периода у сорта Омский 7, минимальная в 2011 г. у сорта Благовест 2,7 г.

Более наглядное представление о характере влияния элементов структуры урожая на продуктивность растений дают корреляционные плеяды. Метод вычисления корреляционных связей позволяет установить прямые и косвенные эффекты влияния признаков на формирование урожая. Достоверность корреляционных связей была установлена для 0,01% уровня значимости. При значении коэффициента корреляции до 0,30 связь между признаками считали слабой, при $r=0,30\dots 0,70$ - средней, при $r>0,70$ - сильной.

Степень связей между урожайностью и элементами ее структуры определялась гидротермическими условиями проведения исследований, а также генотипическими особенностями (рисунок 6).

Урожайность 2010 г. определялась количеством бобов ($r= +0,46$) и семян на растении ($r= +0,55$). Количество бобов зависело от длины стебля ($r= +0,67$), а также количества продуктивных узлов ($r= +0,75$). Наиболее устойчивые связи прослеживаются между продуктивностью и длиной стебля ($r= +0,77$) и количеством продуктивных узлов ($r= 0,76$). Также сильные связи отмечены между количеством продуктивных узлов и длиной стебля ($r= +0,87$), числом семян ($r= +0,88$). Масса растений определялась массой семян ($r= +0,99$), а число семян на растении зависело от количества продуктивных узлов ($r= +0,87$).



1 – урожайность зерна, 2 - длина стебля, 3 – число узлов, 4 – число продуктивных узлов, 5 – число бобов, 6 – число семян, 7 – масса семян, 8 – масса 1000 семян

Рисунок 6 – Корреляционные плеяды, характеризующие характер связей между урожайностью и элементами ее структуры

Характер связей между изучаемыми элементами отличался от первого года исследований. Урожайность растений складывалась из таких элементов как длина стебля ($r = +0,63$), число продуктивных узлов ($r = +0,47$), число бобов ($r = +0,46$), а также число семян на растении ($r = 0,55$). Связи между продуктивностью и данными показателями средней силы. Масса растения, как и в первый год исследований, определялась в основном массой семян, связь между данными элементами очень сильная ($r = +0,99$), а также длиной стебля ($r = +0,89$). Количество продуктивных узлов коррелировало с длиной стебля ($r = +0,68$) и обратно сильно влияет на массу 1000 семян ($r = -0,91$). Число бобов зависит от количества продуктивных узлов ($r = +0,97$), а также длины стебля ($r = +0,73$). Число семян определяется в первую очередь количеством продуктивных узлов ($r = +0,96$) и количеством бобов на растении ($+0,95$). Несколько слабее прослеживается влияние длины стебля ($r = +0,82$), также данный элемент влияет и на массу семян ($r = +0,86$).

Продуктивность растений в 2012 г. складывается в основном из крупности семян, связь между урожайностью и массой 1000 семян $r = +0,75$. Масса растений, как и в предыдущие годы, определяется длиной стебля ($r = +0,85$) и массой семян ($r = +0,99$). Количество продуктивных узлов определяет число бобов ($r = +0,98$), количество семян ($r = +0,99$) и массу семян ($r = +0,75$), в свою очередь масса семян определяется их количеством ($r = +0,83$).

Таким образом было выявлено, что наибольшую урожайность формирует сорт Омский 7, за счет таких элементов структуры как число продуктивных узлов, число бобов и число семян на одном растении, однако семена формируются мелкие, масса 1000 семян составляет 129 г и является наименьшей среди всех сортов. Высокая урожайность выявлена у сорта Благовест и линии Л 37/03, 2,39, 2,71 т/га соответственно. У данных сортообразцов формируется достаточное количество крупных семян.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показывают, что наибольшее воздействие урожайность сортообразцов гороха оказывают условия года (B) – 86,8% (таблица 18).

Таблица 18 - Доля влияния факторов на формирование урожайности сортообразцов гороха, %

Фактор	Урожайность сортообразцов гороха
Сорт (A)	9,8
Условия года (B)	86,8
Сочетание факторов (AB)	3,4

Доля влияния сорта (A) на формирование урожайности составляет 9,8%. Взаимодействие двух изучаемых факторов (AB) на урожай было незначительным.

5. ФОРМИРОВАНИЕ КАЧЕСТВА ЗЕРНА В АГРОЦЕНОЗЕ ГОРОХА ПОСЕВНОГО

Решающими показателями ценности сорта являются не только урожайность, но и его качество.

Горох является ценной продовольственной и кормовой культурой, поэтому одной из важных задач селекции является увеличение количества и качества белка в семенах и зеленой массе. На содержание белка в зерне существенное влияние оказывают погодные условия. Установлено, что в условиях неблагоприятного влагообеспечения нарушается поглощение и усвоение азота. В тканях листьев повышается содержание нитратного, аминного и амидного азота; снижается способность растений синтезировать белок (Водяник, Водяник, 1984).

Анализ экспериментальных данных показывает, что содержание белка в зерне гороха по годам изменялось и составило в среднем за 3 года 22,28% (таблица 19).

Выявление сортов с высоким и стабильным содержанием белка, особенно в районах с неустойчивым гидротермическим обеспечением, является непростой задачей (Омельянюк и др., 2006).

Технологический анализ зерна изучаемых сортообразцов гороха выявил сортовую специфику в проявлении белковости по годам.

Наиболее благоприятными для процесса клубенькообразования и накопления белка в зерне гороха были условия 2010 г. Несмотря на высокий уровень урожайности, средний по сортам процент белка был наивысший за годы исследований – 23,94%. Наибольший потенциал (25,5% белка) проявил сорт Демос, показав максимальную прибавку к стандартному образцу +2,40%.

В среднем за 3 года сравнительно высокий процент белка в зерне в пределах от 22,02 до 23,55% имели сортообразцы: Омский 9, Л 37/03, Демос.

Следует выделить сорт Демос, сформировавший максимальный прибавки по данным 2010, 2012 гг.

Таблица 19 – Содержание белка в зерне гороха

Сорто-образец	2010 г.		2011 г.		2012 г.		В среднем	
	%	± к ст-ту	%	± к ст-ту	%	± к ст-ту	%	± к ст-ту
Омский 9, стандарт	23,10	-	21,31	-	21,62	-	22,02	-
Омский 7	23,10	0	20,44	-0,87	21,45	-0,20	21,66	-0,36
Благовест	23,60	+0,50	19,50	-1,81	22,17	+0,52	21,76	-0,26
Демос	25,50	+2,40	21,32	+0,01	23,83	+2,18	23,55	+1,53
Л 37/03	24,40	+1,30	20,88	-0,43	21,98	+0,33	22,42	+0,40
Среднее по сортам	23,94		20,69		22,22		22,28	
НСР ₀₅	1,4		1,5		1,8			

Самое низкое содержание белка отмечено у сортов Омский 7 и Благовест – 21,66% и 21,76%, соответственно.

В результате проведенных исследований выявлено, что показатели структуры урожая имеют отрицательную корреляционную связь с содержанием белка в зерне сортообразцов гороха. При этом в 2010 г. установлена положительная средняя связь с массой 1000 семян ($r=+0,42$) (таблица 20).

Обнаружено также, что белковость зерна имеет отрицательные связи с показателями структуры урожая разной силы в разные годы. Так по 2012 г. выявлена сильная обратная связь между содержанием белка в зерне с такими

признаками как продуктивность, длина стебля, число семян, масса семян. Однако в предыдущие года обратная связь данных признаков была ниже.

Таблица 20 – Влияние показателей структуры урожая на белковость зерна гороха

Показатель	Коэффициент корреляции		
	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Урожайность зерна	-0,66	-0,39	-0,91
Длина стебля	-0,91	-0,44	-0,91
Число бобов	-0,71	-0,25	-0,67
Число семян	-0,64	-0,12	-0,88
Масса семян	-0,32	-0,48	-0,88
Масса 1000 семян	+0,42	-0,33	+0,08

По результатам Г.Н. Малахова (Малахов, 1969) содержание белка в зерне определяется климатическими условиями года. Установлена положительная корреляция между содержанием белка в семенах и продолжительностью вегетационного периода (Schubert, Rieger, 1991).

Результатами наших исследований выявлены связи между продолжительностью межфазных периодов и содержанием белка в зерне. Увеличение продолжительности периодов полное цветение – полное созревание, полные всходы – полное созревание способствовало уменьшению содержания белка (таблица 21).

Отмечена положительная тенденция влияния среднесуточной температуры воздуха продолжительности периодов полные всходы – полное цветение (от $r=+0,45$ до $r=+0,53$), а также полные всходы – полное созревание (от $r=+0,32$ до $r=+0,72$). Содержание белка в зерне в средней степени зависело от суммы выпавших осадков 2010 г. как в период полное цветение – полное созревание, так и в период полные всходы – полное созревание, $r=+0,53$. В последующие годы исследований влияние осадков ослабевает.

Таблица 21 – Коэффициенты корреляции между содержанием белка в зерне гороха и продолжительностью межфазных периодов, гидротермическими условиями

Показатель	Коэффициент корреляции		
	2010 г.	2011 г.	2012 г.
Продолжительность межфазного периода:			
полные всходы – полное цветение	+0,08	+0,41	+0,48
полное цветение – полное созревание	-0,57	+0,38	-0,23
полные всходы – полное созревание	-0,36	+0,54	-0,01
Среднесуточная температура воздуха:			
полные всходы – полное цветение	+0,53	+0,48	+0,45
полное цветение – полное созревание	+0,21	+0,19	+0,53
полные всходы – полное созревание	+0,32	+0,42	+0,72
Сумма осадков:			
полные всходы – полное цветение	-0,49	+0,47	+0,39
полное цветение – полное созревание	+0,53	+0,07	-0,38
полные всходы – полное созревание	+0,53	+0,11	-0,38

Таким образом, оптимальные показатели режима гидротермического обеспечения в период полные всходы – полное цветение, его продолжительность способствует большему накоплению белка в зерне.

Сбор белка с гектара является характеристикой любого сорта. В среднем за три года сбор белка с урожаем зерна сортообразцов гороха составляет 577 кг/га.

Исследования показали, что самый высокий сбор белка у изучаемых сортообразцов гороха отмечен в 2010 г., этот показатель составил 865 кг/га, что больше в 2 раза в сравнении с 2011 – 2012 гг. (таблица 22).

Самые высокие показатели по сбору белка отмечены у селекционной линии Л 37/03 (+140 т/га), также у данной линии выявлен максимальный показатель сбора белка с гектара на протяжении трех лет среди всех изучаемых сортообразцов – 1015 кг/га.

Таблица 22 – Сбор белка с гектара урожаем зерна гороха

Сортообразец	2010 г.		2011 г.		2012 г.		В среднем	
	кг/га	± к ст-ту	кг/га	± к ст-ту	кг/га	± к ст-ту	кг/га	± к ст-ту
Омский 9, стандарт	813	-	469	-	375	-	552	-
Омский 7	820	+7	523	+54	350	-25	564	+12
Благовест	746	-67	425	-44	409	+34	527	+25
Демос	933	+120	307	-162	441	+66	560	+8
Л 37/03	1015	+202	499	+30	525	+150	692	+140
Среднее по сортам	865		445		420		577	
НСР ₀₅	35,3		30,2		39,6			

Нестабильные показатели сбора белка отмечены у сорта Демос, так в 2010 г. он составил 933 т/га, что превышает показатель стандартного сорта на 120 кг/га и уступает лишь селекционной линии Л 37/03. Однако в 2011 г. сбор белка у данного сорта падает почти в три раза – 307 кг/га, что ниже стандартного сорта на 162 кг/га. Но в 2012 г. в среднем сорт показывает высокие значения сбора белка и уступает только линии Л 37/03 – 441 кг/га, выше стандарта на 66 кг/га.

Низкий сбор белка отмечен у сорта Благовест, по данным 2010-2011 гг. он уступал стандартному сорту на 67 и 44 т/га соответственно.

6. ВКЛАД ПРОЦЕССОВ ФОТОСИНТЕЗА И СИМБИОТИЧЕСКОЙ АЗОТФИКСАЦИИ В ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЕРНА ГОРОХА ПОСЕВНОГО

По данным ряда авторов процессы симбиотической азотфиксации и ассимиляции солнечной энергии взаимообусловлены (Бжеумыхов, 2008; Наумкина, 2007).

Анализируя показатели клубенькообразующей способности и фотосинтезирующей деятельности растений гороха, а также вклад данных процессов в урожайность, были определены коэффициенты корреляции между данными показателями. Для графической интерпретации числовых значений использовали метод корреляционных плеяд, который позволяет проследить структуру, направленность и силу зависимости между признаками.

В 2010 г. была выявлена прямая средняя связь ($r = 0,61$) между показателями АСП и ЧПФ и обратная средняя связь между количеством клубеньков и ФП ($r = -0,73$) в фазу всходов, что свидетельствует о зависимости формирования симбиотического аппарата от прироста биологической массы растений – в период начала интенсивного роста (Приложение И). В период активного роста ассимиляционной поверхности растений гороха в фазу бутонизации – цветения, определена прямая средняя связь между количеством клубеньков и площадью листьев. В этот период макросимбионт контролирует нарастание клубеньков, активность симбиотического аппарата напрямую зависит от работы ассимиляционной поверхности. К фазе плодообразования площадь листьев постепенно снижается, падает поглощение солнечной энергии и как следствие, уменьшается поступление ассимилянтов в корни растений. Это подтверждается сильной прямой связью в эту фазу между массой клубеньков и площадью листьев ($r = 0,83$).

2011 г. характеризуется самым продолжительным периодом вегетации сортообразцов гороха и самыми низкими показателями клубенькообразующей способности. В результате выявлено множество очень сильных прямых связей между показателями нодуляции и эффективности работы ассимиляционной поверхности, в среднем связи достигают значений 0,94. В фазу бутонизации наблюдается прямая сильная связь ($r = 0,85$) между количеством клубеньков и продолжительностью работы фотосинтетического аппарата (ФП). Однако, из-за неравномерного распределения осадков в 2011 году, в период засухи бутонизации – цветения процесс клубенькообразования падает и почти затухает к фазе плодообразования, в результате отмечены обратная сильная связь ($r = -0,83$) между количеством клубеньков и ФП, а также обратная умеренная связь между массой клубеньков и ЧПФ. Следует отметить, что в гидротермические условия 2011 г., а именно количество выпавших осадков в период всходы – цветение оказало сильное влияние на количество образовавшихся клубеньков, а также на период их активности ($r = +0,82$). Площадь ассимилирующей поверхности также зависела от количества выпавших осадков ($r = +0,61$), однако более сильное влияние на значения данного показателя оказала сумма эффективных температур данного периода ($r = +0,81$).

Гидротермические условия 2012 г. послужили сокращению вегетационного периода сортообразцов гороха в среднем до 60 дней. Однако благодаря оптимальным условиям (сумме эффективных температур, количеству выпавших осадков в пределах нормы) сформировался фотосинтетический аппарат и клубеньки в первой половине вегетации, о чем свидетельствуют положительные коэффициенты корреляции между этими показателями в период бутонизации – цветение.

За период исследований были определены взаимосвязи фотосинтетических показателей, клубенькообразующей способности у урожайности. Характер связей по годам был различным (рисунок 7).

Так в 2010 г. на формирование урожайности существенное влияние оказали площадь сформированных листьев гороха ($r = +0,97$), а также фотосинтетический потенциал ($r = +0,84$), однако с каждым годом данные связи ослабевали и в 2012 г. показатели данных связей составили $+0,39$ и $0,22$ соответственно.

В 2012 г. установлена средняя связь между урожайностью и массой клубеньков ($r = +0,53$), в предыдущие годы исследований характер связей между этими показателями не однозначный: в 2010 г. связь слабая $+0,32$, а в 2011 г. она обратная очень сильная $-0,90$.

За период вегетации 2010 г. определена средняя связь между площадью листьев и количеством клубеньков ($r = +0,53$), а также АСП ($r = +0,42$).

Характер связей между показателями клубенькообразования, фотосинтетической активностью и урожайностью был более слабым и в основном связи были обратными.

В 2012 г. отмечены более сильные связи между фотосинтетическими показателями клубенькообразующей способностью. Так определена очень сильная связь между количеством клубеньков и ФП ($r = +0,96$), сильные связи выявлены между площадью листьев и количеством клубеньков ($r = +0,77$), ЧПФ и количеством клубеньков ($r = +0,72$), а также их массой $+0,77$. Между массой клубеньков и ФП отмечена также сильная связь $+0,81$.

Таким образом, можно сделать вывод, что процессы клубенькообразования и фотосинтеза взаимообусловлены, а также оказывают существенное влияние на формирование продуктивности сортообразцов гороха.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Установлено, что лабораторная всхожесть семян гороха варьировала в зависимости от генотипа и гидротермических условий в период налива и созревания зерна. Полевая всхожесть семян находилась в прямой зависимости ($r = +0,99$) от запасов продуктивной влаги, а также запасов N - NO_3 и P_2O_5 ($r = +0,95$; $+0,99$) в почве перед посевом. Достоверное отрицательное влияние на толерантность растений гороха оказывает количество выпавших осадков в период вегетации. Самые низкие значения показателя выживаемость растений отмечались в 2011 году, когда количество осадков в июле в три раза превысило среднемноголетнее значение.

2. Выявлено, что продолжительность вегетационного и межфазных периодов у гороха в большей степени определяется действием абиотических факторов: суммой активных температур ($r = +0,99$) и количеством выпавших осадков ($r = +0,94$). Самый продолжительный вегетационный период у гороха отмечен в условиях 2011 года (80 суток), за счет удлинения периодов полные всходы – полное цветение (34 суток) и полное цветение – полное созревание (46 суток).

3. Установлено, что от фазы бутонизации до фазы цветения у гороха происходит постепенное нарастание ряда биометрических показателей: высота и масса растений, количество узлов, масса зеленых листьев с прилистниками и репродуктивных органов, величина которых определяется как генотипом, так и действием абиотических факторов. Наиболее благоприятными для формирования надземной части растений были условия 2010 года. По величине биометрических показателей за годы исследований выделились сортообразцы Демос и Л 37/03.

4. Выявлено, что величина фотосинтетического аппарата растений гороха в значительной мере определяется морфобиологическими особенностями отдельных генотипов и гидротермическими условиями выращивания. Формирование ассимиляционной поверхности происходит вплоть до фазы цветения, в благоприятные годы – до фазы плодообразования, о чем свидетельствуют показатели площадь листьев, индекс листовой поверхности, фотосинтетический потенциал и $K_{\text{хоз}}$. Наиболее мощный фотосинтетический аппарат у растений гороха сформировался в условиях 2010 года, наибольшей его величиной и эффективностью характеризовались сортообразцы Демос, Л 37/03, Омский 7.

5. Выявлено, что максимальное содержание азота в надземной массе растений гороха накапливается в фазу бутонизации, к фазе плодообразования происходит его постепенное уменьшение. Наибольшим содержанием азота в зеленой массе характеризовались сортообразцы Демос, Л 37/03, Омский 7, которые отличались большей сохранностью листовой поверхности и продолжительностью их функционирования. Наиболее благоприятными для накопления азота были условия 2010 года.

6. Установлено, что эффективность симбиотической азотфиксации определяется деятельностью макросимбионта, т.е. клубенькообразующей способностью растений гороха, которая в значительной степени определяется запасами продуктивной влаги в почве перед посевом ($r = +0,93$), содержанием в пахотном слое $N-NO_3$ и K_2O ($r = +0,72 - +0,90$). Динамика клубенькообразования определяется основными этапами морфогенеза: начало образования клубеньков фиксируется в фазу образования 2-х листьев, пик отмечается в фазы бутонизации и цветения, затухание процесса происходит к фазе плодообразования. В то же время отмечено, что при благоприятном влагообеспечении образование клубеньков может происходить и в фазу плодообразования. Приуроченность максимума клубенькообразования к той или иной фазе развития растений определяется

генотипическими особенностями и действием абиотических факторов. Выявлена взаимообусловленность процессов фотосинтеза и клубенькообразования в агроценозе гороха посевного.

7. Установлены значительные сортовые различия по формированию симбиотического аппарата. Наибольшим количеством, массой и крупностью активно функционирующих клубеньков характеризовались сортообразцы Благовест, Демос и линия Л 37/03. Активный симбиотический потенциал определялся генотипом сорта, а также агроэкологическими условиями выращивания. Наибольшей величиной этого показателя характеризовался сорт Демос.

8. Продуктивность агроценозов гороха в значительной мере определяется агроэкологическими условиями и особенностями роста и развития растений. Высокодостоверная положительная связь установлена между урожайностью зерна и среднесуточной температурой воздуха в период полное цветение – полное созревание, а также продолжительностью этого периода; высокозначимая зависимость установлена между урожайностью зерна и суммой осадков в период от всходов до полного цветения. Максимальная урожайность зерна 3,17 т/га была отмечена в 2010 году. Наибольшие прибавки урожайности были характерны для сортообразцов Омский 7, Демос, Л 37/03. Последний из сортов отличался наибольшей стабильностью этого показателя по годам, что указывает на его высокую адаптивность. Наиболее значимыми в формировании продуктивности были такие элементы структуры, как число семян в бобе и масса семян с растения.

9. Высоко достоверная положительная связь установлена между продуктивностью растений и фотосинтетическими показателями ($r = +0,97$ с площадью листьев; $r = +0,84$ с ФП; $r = +0,52$ с ЧПФ), а также с признаками

клубенькообразования ($r = +0,54$; $+0,96$ – с количеством клубеньков; $r = +0,54$ – с массой клубеньков).

10. Накопление белка в зерне определяется агроэкологическими условиями и генотипом растений. Максимальное содержание белка отмечено в условиях 2010 года. Затягивание вегетационного периода в целом и межфазного периода полное цветение – полное созревание способствуют снижению этого показателя. Высокобелковое зерно формировали сортообразцы Омский 9, Демос, Л 37/03. Максимальный сбор белка с га – 865 кг/га был получен в условиях 2010 года. Наибольший выход белка с га обеспечили Л 37/03 и Демос. Выявлена отрицательная зависимость между урожайностью зерна и содержанием в нем белка.

11. Установлена взаимосвязь процессов фотосинтетической активности клубенькообразующей способности, на что указывают корреляционные связи различной силы между данными процессами (АСП и ЧПФ $r = +0,61$; масса клубеньков и площадь листьев $r = +0,83$). Множество достоверных связей выявлено в неблагоприятном 2011 году, в среднем они достигают 0,94.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

В процессе изучения выявлены сортообразцы, которые имеют высокую фотосинтетическую активность, клубенькообразующую способность, формируют высокую продуктивность. Данные сортообразцы могут быть использованы в сельскохозяйственном производстве, а также селекционерами для дальнейшего скрещивания.

Сорт Омский 18 (Л 37/03), характеризующийся высокой эффективностью симбиотической азотфиксации, фотосинтетической активностью, стабильно высокой продуктивностью, обеспечивающий высокий выход белка с гектара, адаптивный к агроэкологическим условиям южной лесостепи Западной Сибири, переданный на государственное сортоиспытание в 2013 году, рекомендовать для дальнейшего размножения и внедрения в сельскохозяйственное производство Сибири.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Агроклиматические ресурсы Омской области: справочник / под ред. Е. Ф. Черкашина. – Л.: Гидрометеиздат, 1971. – С. 188-189.
2. Агроклиматический справочник по Омской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1959. – 228 с.
3. Адиньяев Э.Д. Влияние биопрепаратов на симбиотическую систему и продуктивность зернобобовых культур / Э. Д. Адиньяев, З. А. Гасинова, М. Т. Карсанова // Вестник МАНЭБ. – 2007. – Т. 12. – С. 101-104
4. Азаров Б. Ф. Вклад симбиотического азота бобовых в плодородие почв центрального черноземья / Б.Ф. Азаров [и др.] // Достижения науки и техники в АПК. – 2008. – № 9. – С. 9-11.
5. Александров В. Обработка семян гороха бактериальными микроудобрениями В. Александров, М. Мартовицкая // Зернобобовые культуры. – 1965. – № 4. – С. 15–16
6. Аль-Мосава Н. П. Симбиотические свойства низкокрахмальных мутантов гороха *Pisum Sativum* L.: автореф. дис. канд биол. наук: 03.00.12 / Н. П. Аль-Мосава. – Москва, 2000. – 21 с.
7. Андрианова Ю. Е. Хлорофилл и продуктивность растений / Ю. Е. Андрианова, И. А. Тарчевский. – М.: Наука, 2000. – 135 с.
8. Анспок П. И. Микроудобрения / П. И. Анспок. –Л.: Колос, 1978. – 272 с.
9. Беденко В. П. Фотосинтетические показатели в селекции высокопродуктивных форм и сортов пшеницы / В. П. Беденко, О. И. Сидоренко, Р. А. Уразалиев // Проблемы теории и прикладной генетики в Казахстане : материалы республ. конф. Алма-Ата, 18-22 нояб. 1990. – Алма-Ата, 1990. – С. 12-17.

- 10.Беседин Н. В. Значение зернобобовых культур на примере сои в современных системах земледелия / Н. В. Беседин, И. А. Соколова // Вестн. Алт. гос. ун-та. – 2010. – № 8. – С. 16-19.
- 11.Бжеумыхов В. С. Научное обоснование повышения эффективности возделывания люцерны на основе интенсификации и рационального использования симбиотической азотфиксации : автореф. дис.... канд. с.-х. наук : 06.01.09 / Владимир Сафарбиевич Бжеумыхов. – Орел, 2008. – 40 с.
- 12.Борисов А. Ю. Выявление симбиотических генов гороха (*Pisum sativum* L.) с использованием экспериментального мутагенеза / А. Ю. Борисов [и др.] // Генетика. – 1994. – V. 30. – № 11. – С. 1484–1494
- 13.Брей С. М. Азотный обмен в растениях / С. М. Брей. – М.: Агропромиздат, 1986. – 199 с.
- 14.Вавилов Н. И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных / Н. И. Вавилов // Генетика. – 1965. – № 1. – С. 20-40.
- 15.Вавилов П. П. Бобовые культуры и проблема растительного белка / П. П. Вавилов, Г. С. Посыпанов. – М.: Россельхозиздат, 1983. – 256 с.
- 16.Васильченко С. А. Симбиотическая активность и фотосинтетическая деятельность посева сои при применении микроудобрений / С. А. Васильченко // Аграр. вестн. Урала. – 2010. – № 9-10. – С. 11-13.
- 17.Васякин Н. И. Зернобобовые культуры в Западной Сибири / Н. И. Васякин. – Омск : [б.и.], 2002. – 234 с.
- 18.Веденяпина Н. С. Пути повышения симбиотической азотфиксации и продуктивности люцерны в условиях Нижнего Поволжья / Н. С. Веденяпина, Е. К. Муковникова // Микроорганизмы в сельском хозяйстве: тез. докл. IV Всесоюз. науч. конф. Пущино, 20-24 янв. 1992. - Пущино: [б. и.], 1992. – С. 65–67.
- 19.Веселкова Н. Р. Сопряженная изменчивость морфометрических параметров *Dactylis glomerata* L. в условиях Удмуртской республики /

- Н. Р. Веселкова, С. А. Красноперова // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2009. – № 5. – С 18-20.
20. Вербицкий Н. М. Горох – высокобелковая культура / Н. М. Вербицкий [и др.] // Вестн. Рос. Акад. с.-х. наук. – 2006. – № 3. – С. 11-13.
21. Викулина Л. А. Естественная инокуляция гороха клубеньковыми бактериями и его урожай в условиях Удмуртской АССР / Л. А. Викулина, Л. Н. Крылова // Использование микроорганизмов для повышения урожая сельскохозяйственных культур. – М.: Колос, 1966. – С. 125–130.
22. Вишнякова М. А. Генофонд зернобобовых культур и адаптивная селекция как факторы биологизации и экологизации растениеводства / М. А. Вишнякова // С.-х. биология. – 2008. – № 3. – С. 3-23.
23. Влияние азотсодержащих соединений на рост клубеньковых бактерий в культуре и их взаимодействие с корнями проростков гороха / А. К. Глянько [и др.] // С.-х. биология. – 2009. – №1 – С. 83-88.
24. Влияние минерального азота на бобово-ризобиальный симбиоз / А. К. Глянько [и др.] // Известия Рос. Акад. наук. – 2009. – № 3. – С. 302-312
25. Водяник А.С. О метаболизме азота в надземных органах гороха при неблагоприятных условиях увлажнения / А. С. Водяник, Т. М. Водяник // Сельскохозяйственная биология. – 1984. – № 10. – С. 12-15.
26. Волобуева О. Г. Влияние корневища на бобово-ризобиальный симбиоз растений фасоли / О. Г. Волобуева // Ученые записки Орловского государственного ун-та. – 2011. – №3. – С. 124-129.
27. Воробьев В. А. Симбиотическая азотфиксация и температура / В. А. Воробьев. – Новосибирск: Наука, 1998. – 156 с.
28. Воронова Р. П. Роль многолетних трав в расширенном воспроизводстве почвенного плодородия / Р. П. Воронова, А. А. Мамытов // Актуальные проблемы почвенной науки в Киргизии. – Фрунзе, 1981. – С. 157-176.

- 29.Глянько А. К. Физиологические механизмы отрицательного влияния высоких доз минерального азота на бобово-ризобиальный симбиоз / А. К. Глянько, Н. Б. Митанова // Вестн. Харьковского аграр. ун-та. – 2008. – 2(14). – С. 26-41.
- 30.Головин Е. В. Влияние инокуляции на продукционный процесс сортов сои при различной влагообеспеченности / Е. В. Головин, В. И. Зотикова // Земледелие. – 2010. – № 8. – С. 41-43.
- 31.Горох, бобы, фасоль / С. В. Бульнцев [и др.]. – С-Пб. : [б. и.], 2001. – 230 с.
- 32.Громов Б. В. Экология бактерий / Б. В. Громов, Г. В. Павленко. – Л.: Изд-во ленинградского ун-та, 1989. – 248 с.
- 33.Гукова М. М. Влияние температуры почвы на фиксацию азота клубеньковыми бактериями / М.М. Гукова // Труды ТСХА. – 1945. – № 30. – С. 33-42.
- 34.Гукова М. М. Зависимость симбиотического усвоения азота бобовыми растениями от температуры / М. М. Гукова // Известия АН СССР. – 1962. – № 6. – С. 832-839
- 35.Доросинский Л. М. Бактериальные удобрения – дополнительное средство повышения урожая / Л. М. Доросинский. – М.: Россельхозиздат, 1965. – 171 с.
- 36.Доросинский Л. М. Клубеньковые бактерии и нитрагин / Л. М. Доросинский. – Л.: Колос, 1970. – 191 с.
- 37.Доспехов Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М., 1973. – 332 с.
- 38.Емцев В. Т. Микробиология: учебник для вузов. Изд. 5-е. / В. Т. Емцев, Е. Н. Мишустин. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.
- 39.Жеруков Б. Х. Биологический азот в сельском хозяйстве: проблемы, решения и перспективы развития / Б. Х. Жеруков // Известия Горского гос. аграр. ун-та. – 2010. – Т.47. – № 2. – С.43-47.

40. Жосан Н. С. Этиология и симбиоз макро- и микроорганизмов / Н. С. Жосан // Ветеринарная патология. – 2005. – №2 – С. 23-25.
41. Жук А. В. Формы и место мутуализма в системе симбиотических взаимоотношений высших растений с другими организмами / А. В. Жук // Вестн. С-Пб. ун-та. – 2005. – № 1. – С. 3–19
42. Жуков В. А. Генетический контроль специфичности взаимодействия бобовых растений с клубеньковыми бактериями / В. А. Жуков [и др.] // Экологическая генетика. – 2008. – Т.6. – № 4. – С. 12-19.
43. Жученко А. А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция) / А. А. Жученко. – Пущено: Изд-во ОНТИ НЦБИ РАН. – 1994. – 148 с.
44. Задорин А. Д. Состояние и перспективы семеноводства зернобобовых и крупяных культур в России / А. Д. Задорин // Кормопроизводство. – 2000. – № 2. – С. 17-20.
45. Задорин А. Д. Зернобобовые культуры в кормопроизводстве и полеводстве / А. Д. Задорин // Кормопроизводство. – 2001. – №7. – С. 9-11.
46. Задорин А. Д. Средообразующая роль бобовых культур / А. Д. Задорин, А. П. Исаев, А. П. Лапин. – Орел, 2003 – 128 с.
47. Захарченко И. Г. Роль бобовых культур в азотном балансе дерново-подзолистых почв / И. Г. Захарченко, Л. И. Шилина // Агрохимия. – 1968. – № 1. – С. 53-61.
48. Звягинцев Д. Г. Биология почв: учебник. Изд. 3-е / Д. Г. Звягинцев, И. П. Бабьева, Г. М. Зенова – М.: Изд-во МГУ, 2005. – 445 с.
49. Зотиков В. И. Роль зернобобовых культур в решении проблемы кормового белка и основные направления по увеличению их производства / В. И. Зотиков, И. В. Кондыков, В. С. Сидоренко // Пути повышения эффективности с.-х. науки : материалы Всерос. науч.-практ. конф. – Орел, 2003. – С. 413-416.

50. Кашукоев М. В. Обоснование оптимальной обеспеченности почвы подвижными фосфатами для симбиотической азотфиксации растений гороха / М. В. Кашукоев, А. А. Кошукоев, Ф. Х. Хутежева // Вестн. Рос. Акад. с.-х. наук. – 2011. – № 3. – С. 30-31.
51. Кипрова Р. Р. Влияние нитрогина на азотный баланс серых лесных почв / Р. Р. Кипрова, А. А. Мунина // Вестн. Казан. ун-та. – 1969. – С. 18-20.
52. Кирпичников Н. А. Влияние фосфорных удобрений, известкования и биопрепаратов на растения ячменя и клевера в смешанном посеве / Н. А. Кирпичников [и др.] // Агрохимия. – 2012. – № 1. – С. 16–27.
53. Коветто К. Нулевая обработка почвы / К. Коветто // Ресурсосберегающее земледелие. – 2009. – №1 (2). – С. 7-11.
54. Кондыков И. В. Современные европейские сорта гороха – урожайность и содержание белка / И. В. Кондыков [и др.] // Зерновое хозяйство России. – 2010. – № 5 (11). – С.17-20.
55. Космынина О. Н. Влияние клубеньковых бактерий и грибных заболеваний на продуктивность гороха в лесостепи среднего Поволжья : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.01.11 / Ольга Николаевна Космынина. – Кинель, 2009. – 22 с.
56. Коць С. Я. Взаимосвязь процессов азотфиксации, фотосинтеза и дыхания у люцерны / С. Я. Коць // Физиология и биохимия культурных растений. – 1994. – Т. 26. – №3. – С. 223-233.
57. Кретович В. Л. Биохимия усвоения азота воздуха растениями / В. Л. Кретович. – М.: Наука, 1994. – 167 с.
58. Кретович В. Л. Усвоение и метаболизм азота у растений / В. Л. Кретович. – М.: Наука, 1987. – 488 с.
59. Кретович В. Л. Фотоассимилянты и азотфиксация в клубеньках бобовых растений / В. Л. Кретович, В. И. Романов // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. – М: Наука, 1985. – С. 244-252.

- 60.Лапинская Э. Б. Эффективность инокуляции люцерны адаптированными к кислой почве штаммами *Rhizobium* / Э. Б. Лапинская // Агрохимия. – 2005. – № 2. – С. 72-79.
- 61.Лапинская Э. Б. Влияние стартового азота на симбиотическую азотфиксацию бобовых растений / Э. Б. Лапинская // Агрохимия. – 2006. – № 10. – С. 56-63.
- 62.Лапинская Э. Б. Влияние фосфорно-калийных удобрений на симбиотическую азотфиксацию *Rhizobium Galegae* / Э. Б. Лапинская, Л. П. Мотузене // Агрохимия. – 2007. – № 9. – С 42–52.
- 63.Лещенко А. К. Селекция, семеноведение и семеноводство сои / А. К. Лещенко, В. Г. Михайлов, В. И. Сичкарь. – Киев: Урожай, 1985. – 120 с.
- 64.Листопадов И.Н. Зерновые культуры в полевых севооборотах / И. Н. Листопадов, Л. И. Шамотина, В. И. Урусова // Тр. ДонЗНИИСХ (экономика, растениеводство, животноводство). – 1976. – т. 8. – С. 46–49.
- 65.Ложникова О. В Омске продают нитратные помидоры, лук, персики и нектарины / О. В. Ложникова // Региональное информационное агентство Омскинформ.URL. – Режим доступа: <http://www.eda.omskinform.ru/news/189.html> (дата обращения 23.02.2013).
- 66.Лысак В. В. Микробиология: учебное пособие / В. В. Лысак – Микс: БГУ, 2007. – 426 с.
- 67.Малахов Г. Н. Некоторые приемы возделывания гороха в степи и лесостепи Омской области : дис. ... канд. с. – х. наук : 06.01.09 / Г. Н. Малахов. – Омск, 1969.– 221 с.
- 68.Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки / Л. Маргелис. – М.: Мир, 1983. – 351 с.

69. Минеев В. Г. Экологические проблемы агрохимии / В. Г. Минеев. – М.: Изд-во МГУ, 1988. – 285 с.
70. Мишустин Е. Н. Биологический азот и его значение в сельском хозяйстве / Е. Н. Мишустин // Вестн. АН СССР. – 1979. – № 3. – С. 59–68.
71. Мишустин Е. Н. Пути повышения азотного баланса земледелия СССР / Е. Н. Мишустин, Н. И. Черепков // Журн. Всесоюз. химич. общества им. Д.И. Менделеева. – 1983. – № 3. – С. 325–344.
72. Мишустин Е. Н. Симбиотическая фиксация азота / Е. Н. Мишустина // Известия АН СССР, сер. Биол. – 1962. – № 5. – С. 685–699.
73. Мишустин Е. Н. Биологическая фиксация атмосферного азота / Е. Н. Мишустин, В. К. Шильникова. – М.: Наука, 1968. – 531 с.
74. Мишустин Е. Н. Устранение азотного дефицита в почве при использовании соломы в качестве органического удобрения / Е. Н. Мишустин, Н. С. Ерофеев // Микробиология. – 1965. – Т. 34. – № 6. – С. 1056–1062.
75. Мищенко Л. Н. Почвы Омской области и их сельскохозяйственное использование: учеб. пособие / Л. Н. Мищенко. – Омск: ОмСХИ, 1991. – 164 с.
76. Моисеенко И. Я. Повышение азотфиксирующей способности и симбиотического потенциала растений сои при известковании / И. Я. Моисеенко, О. А. Зайцева // Агротех. вестн. – 2009. – № 3. – С. 25–27.
77. Молекулярные механизмы усвоения азота растениями / Кретович В. Л. [и др.]. М.: Наука, 1983. – 263 с.).
78. Морозов В. И. Средообразующие функции зернобобовых культур при биологизации севооборотов лесостепи Поволжья / В. И. Морозов // Вестн. УГСХА. – 2010. – №1 (11). – с. 3–15.

- 79.Мунина А. А. Влияние кобальта на азотфиксацию и микрофлору корней, клубеньков и ризосферы гороха / А. А. Мунина // Вестн. Казан. ун-та. – 1969. – С. 24–28.
- 80.Муха Д. В. Экологически чистая технология возделывания сои: учебное пособие / Д. В. Муха, И. А. Оксененко. – Курск: Изд-во КГСХА, 2001. – 47 с.
- 81.Назарова Т. О. Влияние пласта бобовых и бобово-злаковых трав на биологическую активность почвы под последующими культурами севооборота / Т. О. Назарова, С. Н. Лисеенко // Проблемы селекции и технологии возделывания зерновых культур / Науч.-иссл. ин-т с.-х. центральных районов нечерноземной зоны. – Новоивановское, 2008. – С. 284–290.
- 82.Назарюк В. М. Роль почвенных ресурсов, минерального питания и симбиотической азотфиксации в повышении продуктивности растений / В. М. Назарюк, О. П. Якунина, М. И. Кленова // С-х. биол. – 2004. – № 5 – С. 13–21.
- 83.Наумкина Т. С. Селекция гороха (*Pisum sativum* L.) на повышение эффективности симбиотической азотфиксации : автореф. дис.... док. с.-х. наук : 06.01.05. / Татьяна Сергеевна Наумкина. – Орел, 2007. – 45 с.
- 84.Нечаев Л. А. Результаты исследований по повышению плодородия почвы и эффективному использованию удобрений / Л. А. Нечаев, Л. Н. Гнетиева // В сб.: Научное обеспечение производства зернобобовых и крупяных культур: Орел, 2004. – С.136–144.
- 85.Никитенко Г. Ф. Опытное дело в полеводстве / Г. Ф. Никитенко. – М.: Россельхозиздат, 1982. – 190 с.
- 86.Ничипорович А. А. Физиология фотосинтеза / А. А. Ничипорович. – М.: [б.и.], 1982. – 278 с.

- 87.Новикова Т. И. Структурно-функциональные особенности бобово-ризобиального симбиоза: автореф дис. ... док. биол. наук: 03.00.05, 03.00.12. / Т. И. Новикова. – Новосибирск, 2004. – 42 с.
- 88.Новое в изучении биологической фиксации азота / под ред. Е. Н. Мишустина. – М. : Наука, 1971 – 216 с.
- 89.Нормак Э. Б. (перевод Ю. Елдышева) «Зеленая революция»: вчера, сегодня и завтра / Э. Б. Нормак // Ресурсосберегающее земледелие, 2009. – №1. – С. 38–43.
- 90.Овсянников Ю. А. Роль кормовых культур в эколого-биосферных системах / Ю. А. Овсянников // Кормопроизводство. – 1998. – №9. – С. 13–12.
- 91.Озякова Е. Н. Урожайность и особенности формирования симбиотического аппарата у сортообразцов зернобобовых культур в южной лесостепи Западной Сибири : автореф. дис.... канд. с.-х. наук : 06.01.05. / Екатерина Николаевна Озякова. – Тюмень, 2009. – 19 с.
- 92.Омельянюк Л. В. Наследование и изменчивость содержания белка в семенах гороха в зависимости от генотипа и условий среды / Л. В. Омельянюк, А. М. Асанов, Ю. В. Колмаков // С-х. биол. – 2006. – № 2. – С. 109–115.
- 93.Павлова З. Б. Изучение роли гормонов в клубенькообразовании с использованием генетической коллекции гороха: *Pisum Sativum* L.: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.15. / З. Б. Павлова. – С-Пб., 1999, 18 с.
- 94.Палайтите Г. Зависимость симбиотической азотфиксации от удобрения фосфором и калием / Г. Палайтите // Земледелие. Науч. тр. ЛИЗ и ЛСХУ. Литва: Академия. – 2003. – Т. 83. – С. 187-194.
- 95.Парахин Н. В. Эффективность использования биологического азота бобовых растений в производственных условиях / Н. В. Парахин, А. В.

- Амелин, С. Н. Петрова // Вестн. Рос. Акад. с.-х. наук. – 2007. – №5. – С. 63–66.
96. Парахин Н. В. Растительно-микробное взаимодействие как фактор энергосбережения в растениеводстве (обзор) / Н. В. Парахин, С. Н. Петрова // Вестн. Орел ГАУ – 2012. – № 3. – С. 2–7.
97. Парахин Н. В. Симбиотически фиксированный азот в агроэкосистемах / Н. В. Парахин, С. Н. Петрова // Вестн. Орел ГАУ. – 2009. – №3. – С. 41–45.
98. Парахин Н. В. Реализация средообразующего потенциала зернобобовых культур для повышения устойчивости производства зерна / Н. В. Парахин, С. Н. Петрова, Ю. В. Кузмичева // Зерновое хозяйство. – 2011. – № 4 – С. 64–68.
99. Пейве Я. В. Руководство по применению микроудобрений / Я. В. Пейве. – М.: Химия, 1965. – 224 с..
100. Пейве Я. В. Сравнительное изучение активности нитратредуктазы и дегидрогеназ в клубеньках люпина и кормовых бобов / Я. В. Пейве, Г. Я. Жизневская, И. В. Тенисоне // Микроэлементы и продуктивность растений : сб. науч. тр. – Рига, 1965. С. 27–49.
101. Пигарева Т. И. Рост и фотосинтез инокулированных растений гороха в условиях пониженной температуры почвы / Т. И. Пигарева // Известия СО АН СССР. – 1999. – № 1. – С. 86–92.
102. Поздняков А. А. Биологические системы: организмы и ценозы / А. А. Позднякова // XXVII Люблищевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т. – 2013. – С. 143–151.
103. Помохова Л. И. Формирование и продуктивность фотосинтетического аппарата растений узколистного люпина в ценозах

- разной плотности / Л. И. Помохова, Т. В. Яговенко, Н. М. Зайцева // Вестн. Башкирского аграр.ун-та. – 2009. – № 4. – С. 21–22.
104. Посыпанов Г. С. Биологический и минеральный азот в питании зерновых бобовых культур / Г. С. Посыпанов // Селекция, семеноводство и технология возделывания зернобобовых культур. – Орел, 1985. – С. 131–139.
105. Посыпанов Г. С. Интенсивность фотосинтеза у сои и фасоли в зависимости от величины симбиотического аппарата / Г. С. Посыпанов, Г. Х. Джамро, Т. П. Кобозева // Известия ТСХА. – 1986. – № 5. – С. 19–24.
106. Потребителю – только качественную продукцию / П. Е. Пузырьков [и др.] // Защита и карантин растений. – 2009. – № 11. – С. 15–16.
107. Проворов Н. А. Генетические основы селекции бобовых на повышение симбиотической активности / Н. А. Проворов, О. А. Куликова // Генетика симбиотической азотфиксации с основами селекции./ под ред. И. А. Тихоновича, Н. А. Проворова. – Спб: Наука, 1998. – 194 с.
108. Проворов И. А. Эколого-генетические принципы селекции растений на повышение эффективности взаимодействия с микроорганизмами / И. А. Проворов, И. А. Тихонович. // С-х. биоло. – 2003. – №3. – С. 11–22.
109. Проворов Н. А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе / Н. А. Проворов // Журн. общ. биол. – 2001. – Т. 62 – №6. – С. 472–495.
110. Проворов Н. А. Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза / Н. А. Проворов, Е.А. Долгих // Журн. общ. биол. – 2006. – № 6. – Т. 67. – С. 403–423.

111. Пухаев А. Р. Эффективность микробиологических препаратов на посевах кукурузы / А. Р. Пухаев, А. Т. Фарниев, А. Т. Кожемяков // Вестн. науч. трудов молодых ученых ГГАУ. – Владикавказ. – 2004. – № 2. – С. 22–25.
112. Райс Э. Природные средства защиты растений от вредителей / Э. Райс. – М.: [б. и.], 1986.
113. Растениеводство: учеб. пособие / под ред. Г. С. Посыпанова. – М.: Колосс, 2006. – 612 с.
114. Ремесло В. Н. Селекция и семеноводство зерновых культур / В. Н. Ремесло. – Урожай, 1978. – 272 с.
115. Рябцева М. Ю. Некоторые теоретические и экспериментальные сведения о специфических органах фиксации азота – корневых клубеньках, образующихся в результате симбиоза гороха посевного (*Pisum sativum* L.) и клубеньковых бактерий (рода *Rhizobium*) / М. Ю. Рябцева // Аграр. Вестн. Урала. – 2009. – № 6. – С. 41–44.
116. Сидорова К. К. Симбиогенетика и селекция макросимбионта на повышение азотфиксации на примере гороха (*Pisum Sativum* L.) / К. К. Сидорова [и др.] // Вестн. ВОГиС. – 2010. – Т. 14. – № 2. – С. 357–374.
117. Сидорова К. К. Генетическая роль бобового растения в симбиотической азотфиксации (на примере *Pisum sativum*) / К. К. Сидорова, В. К. Шумный // Сибир. эколог. журн. – 1999. – № 3. – С. 281–288.
118. Симаров Б. В. Биотехнология симбиотической азотфиксации / Б. В. Симаров, А. А. Аронштам // С-х. биология. – 1987. – Т. 22. – №11. – С. 104–110.
119. Симбиотическая азотфиксация и пути ее повышения / Л. Ф. Онофреш [и др.] – Кишинев: Штиинца, 1992. – 148 с.
120. Скипкин Л. Н. обеспеченности солонца фосфором на деятельность симбиотического аппарата донника и люцерны / Л. Н.

- Скипкин, А. А. Ваймер, А. Я. Митриковский // Вестн. Тюменского гос. ун-та. – 2004. – № 3. – С. 100–105.
121. Слесаравичус А. К. Эффективность инокуляции и интенсивность фотосинтеза растений, инокулированных различными видами штаммов клубеньковых бактерий / А. К. Слесаравичус [и др.] // Физиология и биохимия растений. – 2001. – Т. 33. – С. 298–302.
122. Старченков Е. П. О состоянии и перспективах исследований азотфиксации бобово-ризобияльными системами / Е. П. Старченко // Физиология и биохимия культурных растений. – 1987. – Т. 19. – № 1. – С. 3–19.
123. Степановских А. С. Экология: учебник для вузов / А. С. Степановских. – М.: ЮНИТИ-ДАМА, 2001. – 703 с.
124. Стульнева А. М. Влияние нитрагинизации и микроэлементов на урожай зеленой массы и семян люцерны синегибридной 2-го года жизни / А. М. Стульнева // Известия Иркутск. с.-х. ин-та. – 1965. – Т. 3. – № 25. – С. 377–390.
125. Табаленкова Г. Н. Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата / Г. Н. Табаленкова, Т. К. Головки. – СПб.: Наука, 2010. – 231 с.
126. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд / П. В. Терентьев // Вестн. МГУ. – 1959. – № 9. – вып. 2. – С. 137–144.
127. Тихонович И. А. Интеграция генетических систем растений и микроорганизмов при симбиозе / И. А. Тихонович [и др.] // Успехи современной биологии. – 2005. – Т. 125. – № 3. – С. 227–238.
128. Трепачева Е. П. Биологический и минеральный азот в земледелии: пропорции и проблемы / Е. П. Трепачева // С.-х. биология. – 1980. – Т. 15. – № 2. – С. 178–189.
129. Троян Т. Н. Формирование эффективного бобово-ризобияльного симбиоза и его роль в повышении продуктивности агроэкосистем :

- автореф. дис.... канд. биол. наук : 03.02.08. / Татьяна Николаевна Троян. – Калининград, 2010. – 24 с.
130. Умаров М. М. Ассоциативная азотфиксация / М. М. Умаров. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 133 с.
131. Фадеева М. Ф. Соя на полях Чувашии / М. Ф. Фадеева, А. . Фадеев, Л. В. Воробьева. – Чебоксары: Чувашское книжное изд-во, 2001. – 48 с.
132. Хамоков Х. А. Влияние влагообеспеченности почвы на показатели симбиотической и фотосинтетической деятельности посевов гороха / Х. А. Хамоков // *Зерновое хозяйство*. – 2002. – № 7. – С. 21–22.
133. Клеточные механизмы развития симбиотических клубеньков у бобовых растений (обзор) / А. В. Цыганов [и др.] // *Сельскохозяйственная биология*. – 2011. – №3. – С. 34–41.
134. Чекалин Н. М. Генетические основы селекции зернобобовых культур на устойчивость к патогенам / Н. М. Чекалин // *Полтава: интерграфша*, 2003. – 186 с.
135. Шелепина Н. В. Народохозяйственное значение и особенности химического состава зерна гороха / Н. В. Шелепина, А. Ю. Щуров // *Науч.записки ОРЕЛГИЭТ*. – 2010 – № 1. – С. 537–539.
136. Шеманова Н. М. Об активности и вирулентности клубеньковых бактерий фасоли / Н. М. Шеманова, Р. Р. Олейников // *Новое в изучении биологической фиксации азота*. – М. : Наука, 1971 – С. 116–124.
137. Эколого-гигиеническая оценка сельскохозяйственной продукции, полученной с использованием пестицидов и минеральных удобрений / В. Г. Безуглов [и др.] // *Агрэкоинфо*. – 2011. – № 2. – С. 14–22.
138. Эффективность инокуляции семян гороха в зависимости от концентрации минерального азота / Е. Д. Кругова [и др.] // *Микроорганизмы в сельском хозяйстве: Тезисы докладов IV*

Всесоюзной научной конференции Пушино, 20-24 января. – 2010. – С. 36–48.

139. Юхимчук Ф. Ф. Бобовые растения как источник биологического азота / Ф. Ф. Юхимчук, В. М. Бурлачук // Новое в изучении биологической фиксации азота. – М.: Наука, 1971. – С. 124–128.
140. Полиморфизм форм гороха посевного по эффективности симбиоза с эндомикоризным грибом *Glomus* sp. в условиях инокуляции ризобиями / Л. М. Якоби [и др.] // С-х. биология. – 2000. – №3. – С. 94–102.

* * *

141. Banath C. L. Effects of calcium deficiency on symbiotic nitrogen fixation / C. L. Banath , E. A. N. Greenwood, J. F. Loneragan // Plant Physiology. – 1966. – V. 41. – № 5. – P. 760–763.
142. Bhatia C. R. Mutations affecting nodulation in grain legumes and their potential in sustainable cropping system / C. R. Bhatia, K. Nichterlein, M. Maluszynsk // Euphytica. – 2001. – V. 120. – P. 415-432.
143. Bond G. Symbiosis of leguminous plants and nodule bacteria. The importance of the oxygen factor in nodule formation and function / G. Bond // Annals of Botany, new series. – 1950. – V. 15. – P. 95-108.
144. Breeze V. G. Effect of pH in Flowing nutrient solution on the growth and phosphate uptake of white clover supplied with nitrate, or dependent upon symbiotically fixed nitrogen / V. G. Breeze, D. G. Edwards, M. J. Hopper // New Phytologist. – 1987. – V. 106. – № 1. – P. 101–114.
145. Celik I. Effects of compost, mycorrhiza, manure and fertilizer on some physical properties of a Chromoxerert soil. / I. Celik , I. Ortas , S. Kilic // Soil and Tillage Research. – 2004. – № 78. – P. 59-67.
146. Crews T. E. Phosphorus regulation of nitrogen fixation in a traditional Mexican agroecosystem / T. E. Crews // Biogeochemistry. – 1993. – V. 21. – № 3. – P. 141–166.

147. Dart P. J., Mercer F. V. The effect of growth temperature, level of ammonium nitrate, and light intensity on the growth and nodulation of cowpea (*Vigna sinensis* end L ex Hassk.) / P. J. Dart, F. V. Mercer // Australian Journal of Agricultural Research. – 1965. – V. 16. – № 3. – P. 321–345.
148. Dixon, R. O. Nitrogen fixation in plants / R.O. Dixon, C.T. Wheeler // New York: Blackie, Chapman and Hall. – 1986. – P. 133–143.
149. Douglas A.E. Symbiotic interactions / A. E. Douglas // Oxford; New York; Toronto: Oxford Univ. Press. – 1994. – 148 p.
150. Molecular analysis of legume nodule development and auto regulation / B. J. Ferguson [et al.] // Journal of Integrative Plant Biology. – 2010 – № 52. – P. 61–76.
151. Food and agriculture organization of the United Nations (FAO) // FAOSTAT. – 2008. – Режим доступа: <http://faostat.fao.org>. (дата обращения 24.05.2010).
152. Fujita K. Dinitrogen fixation and growth responses to phosphorus and aluminium application in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.) / K. Fujita [et al.] // Soil Sci. Plant nutr. – 1995. – V. 41. – № 4. – P. 729–735.
153. Goodchild D. J. Electron microscopy of the infection and subsequent development of soybean nodule cells / D. J. Goodchild, Bergersen F. J. // Journal Bacteriology. – 1966. – V. 92. – № 1. – P. 204–213.
154. Graham P. H. Legumes: importance and constraints to greater use / P. H. Graham, C. P Vance // Plant Physiology. – 2003. – V. 131 – P. 872–877.
155. Gresshoff P. M. Plant Breed. / P. M. Gresshoff // Rev. – 1993. – № 11. – P. 275–318.
156. Gutschick V. P. Energy and nitrogen fixation / V. P. Gutschick // BioScience. – 1978. – V. 28. – № 9. – P. 571–575.

157. Halbinger R. E. The microbiological utilization of atmospheric nitrogen / R. E. Halbinger // Ann. Inst. Pasteur. – 1965. – V. – 109. – № 3. – P.161–166.
158. Hellrigel H. Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen / H. Hellrigel, H. Wilfarth // Молекулярные механизмы усвоения азота растениями. – М.: Наука, 1983. – 263с.
159. Hertogh A. A. Effect of cobalt on the oxidation of propionate by *Rhizobium meliloti* J. / A. A. Hertogh, P. A. Mayeux, H. J. Evans // Bacteriol.. – 1964. – V. 87. – № 3. – P. 746–747.
160. Higashi S. Electron microscopic studies on the infection thread development in the root hair of *Trifolium repens* L. infected with *Rhizobium trifolii* / S. Higashi // Journal Gen. and Appl. Microbiol. – 1966. – V. 12. – № 12. – P. – 147–156.
161. Holding A. J. The effectiveness of indigenous populations of *Rhizobium trifolii* in relation to soil factors / A. J. Holding, J. King // Plant and Soil. – 1963. – V. 18. – № 2. – P. 191–198.
162. Identification of tolerance to soil acidity in inoculants strains of *Rhizobium Leguminosarum* B. V. *Trifolee* / Watkin E. L. J.[et al.] // Soil biology and biochemistry. – 2000. – V. 32. – № 10. – P. 1993–1403.
163. Influence of pH and calcium on the growth, polysaccharide production and symbiotic association of *sinorhizobium meliloti* semia 116 with alfalfa roots / C. Pelavechia [et al.] // Biology and fertility of soils. – 2003. – V. 38. – № 2. – P. 110–114.
164. Israel D. W. Investigation of the role of phosphorus is symbiotic dinitrogen fixation / D. W. Israel // Plant Physiology. – 1987. – V. 84. – № 3 – P. 835–840.
165. Kamata E. Morphological and physiological studies on nodule formation in leguminous crops. Variation in the nodule forming ability in

- some strain of *Rhizobium japonicum* / E. Kamata // Proc. Crop. Sci. Soc. Japan. – 1962. – V. 31. – № 1. – P. 78–82.
166. Kanayama Y. Inhibition of nitrogen fixation in soybean plants supplied with nitrate. II. Accumulation and properties of nitrosylhaemoglobin in nodules / Y. Kanayama, Y. Yamamoto // Plant Cell Physiology. – 1990. – V. 31. – № 2 – P. 207-214.
167. Ladha J. K. Extension of nitrogen fixation to rice – necessity and possibilities / J. K. Ladha, P. M. Reddy // GeoJournal. – 1995. – V. 35. – № 3. – P. 363–372.
168. Lawrie A. C. The supply of photosynthetic assimilates to nodules of *Pisum sativum* L. in relation to the fixation of nitrogen / A. C. Lawrie, C. T. Wheeler // New Phytologist. – 1973. – V. 72. – № 6. – P. 1341–1348.
169. Masefield G. B. The effect of organic matter in soil on legume nodulation / G. B. Masefield // Exptl. Agriculture. – 1965. – V. 1. – № 2. – P. 113–119.
170. Mercer F. V. The effect of growth temperature, level of ammonium nitrate, and light intensity on the growth and nodulation of cowpea (*Vigna sinensis* End L ex Hassk.) / F. V. Mercer // Austral Journal Agric. Res.. – 1965. – V. 16. – № 3. – P. 321–345.
171. Monamed L. Soil P-status and cultivar maturity effects on pea – *Rhizobium* symbiosis / L. Monamed [et al.] // Plant and Soil. – 2003. – V. 252. – № 2. – P. 339–348.
172. Mosse B. Electron microscopy studies of nodule development in some clover species / B. Mosse // Journal Gen. Microbiol. 1964. – V. 36. – № 1. P. 49–63.
173. Mulder E. G. Molybdenum in relation to growth of higher plants and microorganisms / E. G. Mulder // Plant and Soil. – 1954. – V. 5. – № 4. – P. 368–415.

174. Nutmann P. S. IBR field experiments on nitrogen fixation by nodulated legumes / P. S. Nutmann // *Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants*. – 1976. – Vol. 7. – P. 211-237.
175. Parle J. Field observations of copper deficiency in legumes / J. Parle // *Nutrition of the legumes*. – 1958. – P. 280–283.
176. Pate J. Temperature characteristics of bacterial variation in legume symbiosis // *Nature*. 1961. V. 192. № 4803. P. 637–639.
177. Postgate J. Nitrogen fixation / J. Postgate // *Inst. Biol. Stud. Biol.* – 1978. – № 92. – P. 671.
178. Preininger E. Trails to Create artificial nitrogen-fixing symbioses and associations using in vitro methods an outlook / E. Preininger, I. Gyarjan // *In Vitro Cellular and Developmental Biology–Plant*. – 2001. – V. 37. – № 2. – P. 139–148.
179. Reganold J. P. Sustainable agriculture / J. P. Reganold, R. I. Papendick, J. F. Parr // *Sci. Amer.* – 1990. – 262. – P.112-120.
180. Reisenauer H. M. Cobalt in nitrogen fixation by a legume / H. M. Reisenauer // *Nature*. – 1960. – V. 186. – P. 375–376.
181. Roy R. N. Decreasing Reliance on mineral nitrogen: Yet more food / R. N. Roy, R. V. Mishra, A. Montanez // *Ambio*. – 2002. – V. 32. – № 2. – P. 177–183.
182. Sahmitz R. A. Regulation der Stikstoffixierung in *Klebsiella pneumoniae*: NifL and seine Teamkollegen / R. A. Schmitz // *Biospektrum*. – 2002. – № 6. – P. 734–735.
183. Schubert I. Catalogue of chromosomal and morphological mutants of Faba bean in the Gatersleben collection / I. Schubert, R. Rieger // *FABIS*. – 1991. – № 28/29. – P. 14–22.
184. Staley T. E. Growth of perennial forage legumes in acidic soils of the Appalachian hill-land after liming / T. E. Staley // *Journal of Plant Nutrition*. – 1993. – V. 16. – № 12. – P. 2577–2590.

185. Streeter J. G. Effects of drought on nitrogen fixation in soybean root nodules / J. G. Streeter // Plant Cell Environment. – 2003. – V. 26. – № 8. – P. 1199–1204.
186. Tuzimura K. Saprophytic life of Rhizobium in soils free from the host plants. Ecological studies of Rhizobium in soils / K. Tuzimura, J. Watanabe // Soil and Plant Food. – 1960. – V. 6. – № 1. – P. 44.
187. Tuzimura K. Difference in the rhizosphere effect on *Rhizobium trifolii* and *Rh. meliloti* between soils. Ecology of root nodule bacteria in soil / K. Tuzimura, J. Watanabe // Soil Science and Plant Nutrition. – 1965. – V. 10. – № 3. – P. 134.
188. Yates M. G. Some effects of copper in the metabolism of nodulated subterranean clover / M. G. Yates, E. G. Hallsworth // Plant and Soil. – 1963. – V. 19. – № 2. – P. 265–284.
189. Vance C. P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorous acquisition. Plant nutrition in the world of declining renewable reserves / C. P. Vance // Plant physiology – 2001. – № 127. – P. 390-397.
190. Legumes symbiotic nitrogen fixation: agronomic aspects / C. P. Vance [et al.] // The Rhisobiaceae. – 1998. – P. 125-137.
191. Verma D. P. S. The Molecular Biology of Plant Development / D. P. S. Verma // Oxford, Blackwell Sci. Publ. – 1982 – P. 437–466.
192. Vincent J. M. The root-nodule bacteria as factors in clover establishment in the Lismore district, Now South Wales / J. M. Vincent, L. M. Waters // Austral. Journal Agric. Res. – 1954. – V. 5. – № 1. – P. 61–76.
193. Virtanen A. I. Biological nitrogen fixation / A. I. Virtanen, J. K. Miettinen // Plant Physiology – 1963. – P. 104-109.
194. Verchenko L. Yn. The effect of increasing levels of mineral nitrogen on the productivity of symbiotic nitrogen fixation / L. Yn. Verchenko // Soil Biology Conserve Biosphere. –1984. –V. 2. – P. 487–493.

195. White P. F. Effect of soil pH and texture on the growth and nodulation of lupine / P. F. White, A. D. Robson // Australian Journal of Agricultural Research. – 1989. – V. 40. – № 1. – P. 63–73.
196. Williams L. F. Inheritance of a non-nodulating character in the soybean / L. F. Williams, D. L. Lynch // Agronomy Journal. – 1954. – V. 46. – №1. – P. 28–29.
197. Williams L.E., Phillips D.A. Effect of irradiance on development of apparent nitrogen fixation and photosynthesis in soybean / L. E. Williams, D. A. Phillips // Plant Physiology. – 1980. – V. 66. – № 5. – P. 968–972.
198. Wilkinson D. M. At cross purposes. How do we cope with scientific terms that have two different definitions? / D. M. Wilkinson // Nature. – 2001. – V. 412. – P. 485.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Температура воздуха в южной лесостепи Омской области

В градусах Цельсия

Месяц	Декада	Год			Средняя многолетняя
		2010	2011	2012	
1	2	3	4	5	6
Май	I	11,7	10,2	6,6	11,3
	II	9,2	11,8	13,5	
	III	13,0	13,6	16,3	
	Среднее	11,4	11,9	12,3	
Отклонение от нормы		+0,1	+0,6	+1	
Июнь	I	18,5	19,2	20,3	17,7
	II	20,4	18,7	19,8	
	III	17,0	20,1	21,4	
	Среднее	18,6	19,3	20,5	
Отклонение от нормы		+0,9	+1,6	+2,8	
Июль	I	16,4	17,4	20,1	19,8
	II	19,6	17,4	25,6	
	III	17,4	18,9	22,8	
	Среднее	17,8	17,9	22,8	
Отклонение от нормы		-2	-1,9	+3	

1	2	3	4	5	6
Август	I	20,2	15,3	19,8	16,1
	II	16,8	18,8	19,6	
	III	18,9	12,1	14,4	
	Среднее	18,6	15,3	17,8	
Отклонение от нормы		+2,2	-0,8	+1,7	

Сумма осадков в южной лесостепи Омской области

В миллиметрах

Месяц	Декада	Год			Средняя многолетняя
		2010	2011	2012	
Май	I	4,0	0,0	27,4	34,2
	II	1,4	8,0	7,8	
	III	22,0	14,6	3,1	
	Сумма	27,4	22,6	38,3	
% от нормы		80,1	66,1	112,0	
Июнь	I	8,6	17,7	14,2	54,3
	II	16,9	9,7	16,4	
	III	17,8	9,1	17,4	
	Сумма	43,3	36,5	48,0	
% от нормы		79,7	67,2	88,4	
Июль	I	4,9	12,9	1,9	58,8
	II	9,4	55,2	4,5	
	III	6,0	14,5	1,2	
	Сумма	20,3	82,6	7,6	
% от нормы		34,5	140,5	12,9	

1	2	3	4	5	6
Август	I	0,4	27,6	18,9	
	II	10,5	0,0	7,1	
	III	10,9	36,2	22,9	
	Сумма	21,8	63,8	48,9	
% от нормы		40,6	118,8	91,1	

Характеристика агроценоза гороха по биометрическим показателям, 2010-2012 гг.

Сортообразец	Год	Длина стебля, см	Масса всего растения (без корня), г	На одно растение		
				Количество узлов, шт.	Масса зеленых листьев с прилистниками, г	Масса репродуктивных органов (бутонов, лопаток)
1	2	3	4	5	6	7
Фаза всходы						
Омский 9, стандарт	2010	19,87	3,54	8,13	2,45	–
	2011	10,97	1,31	4,93	0,90	–
	2012	22,17	3,15	7,27	1,99	–
	Среднее	17,67	2,67	6,78	1,78	
Омский 7	2010	16,07	2,10	6,04	1,15	–
	2011	8,50	1,10	4,70	0,83	–
	2012	20,17	3,28	7,07	2,11	–
	Среднее	14,91	2,16	5,94	1,36	
Благовест	2010	18,13	3,16	7,00	2,15	–
	2011	9,30	1,58	4,73	1,11	–
	2012	21,97	4,18	6,73	2,63	–
	Среднее	16,47	2,97	6,15	1,96	

продолжение приложения В

1	2	3	4	5	6	7
Демос	2010	14,53	2,80	7,33	1,83	–
	2011	12,00	2,62	6,27	1,79	–
	2012	13,57	3,09	6,80	1,90	–
	Среднее	13,37	2,84	6,80	1,84	
Л 37/03	2010	18,67	2,78	6,80	1,90	–
	2011	10,93	1,36	5,13	0,93	–
	2012	21,60	3,77	7,13	2,46	–
	Среднее	17,07	2,64	6,35	1,76	
Фаза бутонизации						
Омский 9, стандарт	2010	67,60	17,71	15,33	10,89	0,46
	2011	64,60	9,96	12,67	4,86	0,53
	2012	64,50	11,08	15,07	6,02	0,42
	Среднее	65,57	12,92	14,36	7,26	0,47
Омский 7	2010	62,27	15,85	13,20	10,02	0,29
	2011	58,40	11,68	12,60	6,99	0,43
	2012	52,70	9,16	12,70	3,93	0,36
	Среднее	57,79	12,23	12,83	6,98	0,36
Благовест	2010	56,33	15,53	13,20	10,11	0,71
	2011	53,60	14,03	11,93	8,41	0,58
	2012	52,57	11,55	12,90	6,95	0,45
	Среднее	54,17	13,70	12,68	8,49	0,58

продолжение приложения В

1	2	3	4	5	6	7
Демос	2010	34,00	11,15	15,33	7,51	0,31
	2011	35,00	11,50	12,73	6,69	0,49
	2012	38,30	13,47	16,10	8,19	0,62
	Среднее	35,77	12,04	14,72	7,46	0,47
Линия 37/03	2010	56,80	13,22	13,93	8,61	0,05
	2011	55,60	12,73	12,87	7,64	0,68
	2012	49,30	11,40	12,90	7,41	0,44
	Среднее	53,90	12,45	13,23	7,89	0,39
Фаза цветения						
Омский 9, стандарт	2010	78,73	19,88	16,67	11,45	1,69
	2011	74,40	15,21	15,80	8,08	1,41
	2012	75,87	13,13	16,80	6,55	0,94
	Среднее	76,33	16,07	16,42	8,69	1,35
Омский 7	2010	78,27	15,67	15,40	8,39	1,48
	2011	80,80	18,03	15,20	6,31	1,52
	2012	80,80	10,10	11,10	5,45	0,80
	Среднее	79,96	14,60	13,90	6,72	1,27
Благовест	2010	70,04	23,77	15,47	13,80	3,02
	2011	63,00	18,78	14,20	10,86	1,43
	2012	71,63	15,99	15,33	8,06	1,78
	Среднее	68,22	19,51	15,00	10,91	2,08
Демос	2010	40,87	13,66	17,07	8,65	0,92

продолжение приложения В

1	2	3	4	5	6	7
	2011	39,00	20,40	16,00	12,45	1,34
	2012	43,20	14,06	16,87	7,95	1,12
	Среднее	41,02	16,04	16,65	9,68	1,13
Л 37/03	2010	69,47	19,02	16,60	11,82	1,66
	2011	77,20	21,43	16,20	12,41	1,18
	2012	65,53	18,86	15,67	10,48	2,70
	Среднее	70,73	19,77	16,16	11,57	1,85
Фаза плодообразования						
Омский 9, стандарт	2010	85,40	26,36	17,13	9,26	9,53
	2011	79,20	23,55	17,00	9,75	6,23
	2012	83,20	21,39	17,33	7,33	7,47
	Среднее	82,60	23,77	17,15	8,78	7,74
Омский 7	2010	98,53	27,96	16,07	7,18	9,08
	2011	77,60	16,05	16,00	6,43	6,99
	2012	93,20	23,58	16,70	5,53	10,86
	Среднее	89,78	22,53	16,26	6,38	8,98
Благовест	2010	67,87	27,64	14,67	12,15	8,74
	2011	68,80	24,76	15,20	9,75	7,62
	2012	76,40	21,86	16,40	8,02	7,48
	Среднее	71,02	24,75	15,42	9,97	7,95
Демос	2010	48,07	29,42	17,73	13,09	8,90
	2011	43,60	16,69	15,20	7,80	3,32

продолжение приложения В

1	2	3	4	5	6	7
	2012	42,13	21,48	16,93	6,81	9,10
	Среднее	44,60	22,53	16,62	9,23	7,11
Л 37/03	2010	70,20	26,34	15,53	11,16	8,74
	2011	69,60	21,05	15,20	8,10	7,06
	2012	68,13	23,91	15,73	8,34	10,11
	Среднее	69,31	23,77	15,49	9,20	8,64

Динамика ИЛП по фазам морфогенеза и по годам исследований, м²/м²

Сортообразец	Год	Фаза морфогенеза			
		всходы	бутонизация	цветение	плодообразование
Омский 9	2010	0,64	2,39	2,36	2,20
	2011	0,10	1,13	1,69	2,21
	2012	0,29	0,74	0,61	0,75
	Среднее	0,98	1,42	1,55	1,72
Омский 7	2010	0,77	2,60	2,51	3,87
	2011	0,10	2,99	3,93	2,56
	2012	0,45	1,23	1,32	1,42
	Среднее	0,44	2,27	2,59	2,62
Благовест	2010	0,61	2,00	2,46	2,36
	2011	0,08	1,22	1,52	1,59
	2012	0,40	0,92	1,42	0,89
	Среднее	0,36	1,38	1,80	1,61
Демос	2010	0,53	1,51	1,68	2,24
	2011	0,17	1,38	2,11	1,70
	2012	0,41	1,22	1,00	0,96
	Среднее	0,37	1,37	1,60	1,63
Л 37/03	2010	0,61	1,81	2,58	2,43
	2011	0,11	1,47	2,43	1,89
	2012	0,47	1,69	1,58	1,32
	Среднее	0,40	1,66	2,20	1,88

Чистая продуктивность фотосинтеза гороха
по фазам развития, г/м² ×сут.

Сортообразец	Год	Фаза развития растений			За вегетационный период
		бутонизация	цветение	плодообразование	
Омский 9	2010	12,01	5,31	13,41	30,73
	2011	12,78	18,01	10,07	40,86
	2012	15,08	33,15	15,16	63,39
	Среднее	13,29	18,82	12,88	44,99
Омский 7	2010	11,84	3,53	13,29	28,66
	2011	6,79	7,27	5,28	19,52
	2012	10,28	26,31	19,20	55,79
	Среднее	9,64	12,37	12,59	34,66
Благовест	2010	12,26	13,88	6,84	32,98
	2011	16,46	9,80	9,95	36,21
	2012	17,84	14,55	15,05	47,44
	Среднее	15,52	12,74	10,61	38,88
Демос	2010	9,60	7,87	22,79	40,26
	2011	16,75	13,18	9,22	39,15
	2012	19,44	10,01	9,84	39,29
	Среднее	15,26	10,35	13,95	39,57
Л 37/03	2010	14,46	8,53	7,65	30,64
	2011	14,01	13,89	3,22	31,12
	2012	9,89	20,59	14,12	44,60
	Среднее	12,79	14,34	8,33	35,45
Среднее по сортаобразцам	2010	12,03	7,82	12,80	32,65
	2011	13,36	12,43	7,55	33,34
	2012	14,51	20,92	14,67	50,10
	Среднее	13,30	13,72	11,67	38,70

Приложение Е

Коэффициент хозяйственной деятельности сортообразцов гороха, %

Год	Омский 9	Омский 7	Благовест	Демос	Л 37/03	Среднее
2010	27,12	46,00	36,49	43,04	31,75	36,88
2011	34,50	33,48	35,17	23,24	35,54	32,39
2012	23,97	13,87	17,87	34,11	19,13	21,79
Среднее	28,53	31,12	29,84	33,46	28,81	30,35

Содержание азота в зеленой массе растений гороха, %

Фаза	Сорт	2010	2011	2012	Среднее
всходы	Омский 7	3,75	4,20	3,30	3,75
	Омский 9	3,70	3,80	3,70	3,73
	Благовест	4,30	3,80	4,30	4,13
	Демос	4,00	5,50	4,20	4,57
	Л 37/03	3,75	3,80	5,00	4,18
бутонизация	Омский 7	3,10	3,10	2,50	2,90
	Омский 9	3,00	2,90	2,50	2,80
	Благовест	3,10	2,85	2,30	2,75
	Демос	2,85	3,10	2,75	2,90
	Л 37/03	2,85	2,67	2,65	2,72
цветение	Омский 7	2,10	1,80	2,50	2,13
	Омский 9	2,10	2,30	2,30	2,23
	Благовест	2,10	2,10	2,20	2,13
	Демос	2,10	2,20	2,10	2,13
	Л 37/03	2,50	2,20	2,50	2,40
плодообразование	Омский 7	1,80	1,90	1,90	1,87
	Омский 9	1,90	1,90	2,00	1,93
	Благовест	1,70	1,90	1,70	1,77
	Демос	1,80	2,30	2,10	2,07
	Л 37/03	1,80	2,30	2,05	2,05
полная спелость	Омский 7	0,75	1,10	0,78	0,88
	Омский 9	0,71	1,02	1,10	0,94
	Благовест	0,88	0,95	0,92	0,92
	Демос	0,89	1,30	1,10	1,10
	Л 37/03	0,96	1,02	1,07	1,02

Динамика формирования симбиотического аппарата на корнях растений гороха

Сорт	Год	Фаза всходы		Фаза бутонизации		Фаза цветения		Фаза плодообразования	
		количество клубеньков, шт./растение	масса клубеньков, г/растение						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Омский 9, стандарт	2010	33,93	0,13	26,53	0,16	27,80	0,13	7,53	0,03
	2011	6,53	0,03	16,47	0,02	5,80	0,02	12,60	0,01
	2012	27,50	0,14	27,72	0,15	27,68	0,14	8,80	0,03
	Среднее	22,65	0,10	23,57	0,11	20,43	0,10	9,64	0,02
Омский 7	2010	26,27	0,13	40,73	0,36	17,33	0,14	25,20	0,14
	2011	7,80	0,03	18,40	0,02	8,80	0,05	14,60	0,01
	2012	29,20	0,21	43,65	0,37	19,14	0,15	23,60	0,13
	Среднее	21,09	0,12	34,26	0,25	15,09	0,11	21,13	0,09
Благовест	2010	25,93	0,13	38,27	0,40	16,33	0,23	26,73	0,07
	2011	6,73	0,03	21,87	0,14	7,40	0,01	12,20	0,00
	2012	26,50	0,16	38,58	0,38	18,45	0,16	20,80	0,08
	Среднее	19,72	0,11	32,91	0,31	14,06	0,13	19,91	0,05
Демос	2010	36,14	0,13	23,17	0,24	17,83	0,25	12,67	0,10
	2011	24,40	0,45	12,25	0,01	17,00	0,18	20,20	0,02
	2012	35,60	0,19	40,37	0,39	19,05	0,21	14,20	0,11

продолжение приложения 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Среднее	32,05	0,26	25,26	0,21	17,96	0,21	15,69	0,08
Л 37/03	2010	20,33	0,09	24,33	0,22	21,30	0,41	25,67	0,05
	2011	6,93	0,04	18,93	0,08	12,80	0,05	17,40	0,05
	2012	23,90	0,11	44,67	0,40	22,80	0,39	21,10	0,08
	Среднее	17,05	0,08	29,31	0,23	18,97	0,28	21,39	0,06
Среднее по сортам	2010	28,52	0,12	30,61	0,28	20,12	0,23	19,62	0,08
	2011	10,48	0,12	17,58	0,05	10,36	0,06	15,40	0,02
	2012	28,54	0,16	38,99	0,34	21,42	0,21	17,70	0,09
	Среднее	22,51	0,13	29,06	0,22	17,3	0,17	10,54	0,06

Коэффициенты корреляции между симбиотическими и фотосинтетическими показателями сортообразцов гороха

Признак	Фаза онтогенеза	Год	Количество клубеньков	Масса клубеньков	АСП
1	2	3	4	5	6
Площадь листьев	всходы	2010	-0,61	-0,10	+0,35
		2011	+0,93	+0,95	+0,94
		2012	-0,47	+0,15	+0,33
	бутонизация	2010	+0,55	+0,12	+0,19
		2011	+0,34	-0,08	-0,35
		2012	+0,79	+0,56	+0,57
	цветение	2010	+0,18	+0,38	+0,51
		2011	-0,02	-0,12	+0,04
		2012	-0,53	+0,36	+0,60
	плодообразование	2010	+0,57	+0,83	+0,80
		2011	+0,68	+0,74	-0,52
		2012	+0,74	+0,52	+0,58
ФП	всходы	2010	-0,16	+0,35	+0,35
		2011	+0,97	+0,99	+0,96
		2012	-0,37	+0,29	+0,40
	бутонизация	2010	+0,62	-0,21	+0,03
		2011	+0,53	+0,05	-0,24
		2012	+0,61	+0,49	+0,73
	цветение	2010	+0,06	+0,40	+0,61
		2011	-0,02	+0,31	+0,04
		2012	-0,57	+0,23	+0,47
	плодообразование	2010	+0,38	-0,34	+0,75

продолжение приложения И

1	2	3	4	5	6
		2011	-0,83	-0,16	-0,67
		2012	+0,43	+0,56	+0,78
ЧПФ	всходы	2010	+0,17	-0,12	+0,61
		2011	-0,41	-0,43	-0,20
		2012	-0,56	-0,81	-0,34
	бутониза- ция	2010	-0,33	-0,05	-0,16
		2011	-0,15	+0,05	-0,08
		2012	-0,40	-0,08	+0,64
	цветение	2010	-0,4	+0,43	+0,32
		2011	+0,46	+0,23	+0,37
		2012	+0,78	-0,05	-0,01
	плодообра- зование	2010	-0,65	+0,36	+0,42
		2011	+0,39	-0,22	-0,10
		2012	+0,91	+0,56	+0,22

Урожайность и элементы ее структуры сортообразцов гороха

Сортообразец	Год	Длина стебля, см	На одно растение						Урожайность, т/га
			масса растения, г	количество продуктивных узлов, шт.	число бобов, шт.	число семян, шт.	масса семян, г	масса 1000 семян, г	
Омский 9, стандарт	2010	90,67	10,14	3,40	5,67	26,73	5,49	205	3,01
	2011	76,21	10,42	2,40	4,41	18,03	3,59	201	2,21
	2012	87,2	10,31	4,40	7,2	32,4	5,12	158	1,73
Омский 7	2010	93,00	6,68	4,27	7,00	24,47	3,59	147	3,69
	2011	73,80	8,52	4,41	7,00	27,01	2,85	107	2,57
	2012	86,20	15,30	6,9	16,1	56,4	7,64	136	1,63
Благовест	2010	69,13	8,38	1,93	3,60	15,73	4,64	250	3,16
	2011	56,61	7,68	2,01	4,00	10,41	2,70	260	2,18
	2012	94,6	13,00	3,20	5,80	28,40	6,17	217	1,84
Демос	2010	43,80	6,03	1,87	3,27	14,93	3,26	218	2,63
	2011	45,20	6,51	2,01	3,51	11,01	2,26	206	1,45
	2012	42,40	5,48	2,10	3,60	16,80	2,76	165	1,85
Л 37/03	2010	76,67	10,18	3,00	5,07	23,80	5,67	238	3,34
	2011	51,20	5,60	1,60	2,21	8,80	1,95	220	2,40
	2012	86,00	14,20	3,40	6,00	30,20	6,57	218	2,39

Коэффициенты корреляции между урожайностью зерна и элементами ее структуры сортообразцов гороха

Признак	Год	Урожайность зерна	Длина стебля	Масса растения	Число продуктивн ых узлов	Число бобов	Число семян	Масса семян
Длина стебля	2010	+0,77						
	2011	+0,63						
	2012	+0,04						
Масса растения	2010	+0,14	+0,48					
	2011	+0,25	+0,89					
	2012	+0,16	+0,85					
Число продуктивны х узлов	2010	+0,76	+0,87	+0,15				
	2011	+0,47	+0,68	+0,46				
	2012	-0,47	+0,51	+0,67				
Число бобов	2010	+0,46	+0,67	-0,23	+0,75			
	2011	+0,39	+0,73	+0,60	+0,97			
	2012	-0,47	+0,41	+0,65	+0,98			
Число семян	2010	+0,55	+0,88	+0,57	+0,87	+0,51		
	2011	+0,49	+0,82	+0,64	+0,96	+0,95		
	2012	-0,38	+0,55	+0,76	+0,99	+0,98		
Масса семян	2010	+0,14	+0,45	+0,99	+0,11	-0,28	+0,53	
	2011	+0,22	+0,86	+0,99	+0,39	+0,55	+0,58	
	2012	+0,05	+0,84	+0,99	+0,75	+0,73	+0,83	
Масса 1000 семян	2010	-0,51	-0,50	+0,43	-0,82	-0,88	-0,49	+0,46
	2011	-0,38	-0,56	-0,29	-0,91	-0,80	-0,90	-0,22
	2012	+0,75	+0,29	+0,19	-0,60	-0,60	-0,49	+0,08

