

Н.А.Ламан, член-корреспондент НАНБ, доктор биологических наук

Н.Н.Власова, Р.С.Поплавская, В.Н.Прохоров, кандидаты биологических наук

Е.В.Стратилатова, младший научный сотрудник

Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАНБ

УДК 57+ 631.95: 633.1: 631.527

Биолого-экологические особенности формирования высокопродуктивных посевов хлебных злаков: селекционные аспекты

На основе ценотического подхода к анализу результатов предшествующей селекции хлебных злаков на высокую продуктивность обосновываются перспективные направления изменений морфофизиологических признаков растений на высокий потенциал продуктивности. Показано, что возможность получения более высокого биологического и хозяйственного урожая на единице площади у новых сортов достигнута за счет распределения той же биомассы, но в меньшем объеме ценоза. Делается вывод, что признак «короткостебельность» необходимо разделять на два — высоту стебля и чувствительность (реактивность) генотипа на условия загущения. Высказывается предположение, что коэффициенты хозяйственного использования энергии ФАР определяются скоростью и характером морфогенеза растений, поэтому на указанных направлениях наиболее вероятны успехи в селекции в отборе генотипов с повышенной активностью единицы ассимиляционной поверхности

On the basis of biocenosis approach to the analysis preceding crop plants for high productivity it has been founded promising directions of plants morphophysiological features changes upon the high potential of productivity. It has been shown that a possibility to get higher biological and economic yield per square unit from new variety has been reached owing to the distribution the same biomass to smaller volume. It has been deduced that it is necessary to part the feature "short stem" in two ones: "height of stem" and "sensitivity (reactivity) of genotype to thickening condition". It has been suggested that the coefficients of economic use of the energy FAR are determined by the speed and character of plants morphogenesis so in this directions it is more probably to get a success in selections of genotypes with higher activity of assimilation surface unit

Ранее (17) обращалось внимание, что научное обоснование путей достижения потенциально возможных урожаев в качестве одного из главных элементов должно включать и основные параметры морфофизиологической модели высокоинтенсивного сорта. Подчеркивалось также, что как селекционно измененный генотип (новый высокопродуктивный сорт) не может принести желаемого результата без соответствующей (сортовой) технологии возделывания, так и высокоинтенсивная технология без основного ее элемента — соответствующего сорта — не приведет к существенному повышению урожая.

На наш взгляд, научно обоснованные представления о путях создания более совершенных сортов хлебных злаков должны базироваться в первую очередь на ретроспективном анализе эволюции морфофизиологических признаков растений, обеспечивших увеличение урожая зерна в предшествующие годы. Достаточно полный такой анализ сделан на примере волжского степного экотипа яровой пшеницы (11,12), озимой пшеницы (1) и других культур (6). Значительная работа в этом направлении выполнена для различных зерновых культур за рубежом (22,27—30, 32).

Общепризнано, что на первом этапе сознательного улучшения человеком хлебных злаков главным образом шел отбор на крупность зерновки — важнейшей хозяйственно-полезной части злака. В результате масса ее у современных сортов в сравнении с дикими предками воз-

росла в несколько раз. Эту же тенденцию имеет и признак количество зерен в колосе. Отбор крупнозерных и многозерных генотипов сопровождался существенным увеличением поверхности листьев. Между этими показателями наблюдается линейная зависимость (29).

Увеличение ассимиляционной поверхности имеет свои ограничения. При достижении посевом значений листового индекса около 4—5 почти вся приходящая на поверхность фотосинтетически активная радиация перехватывается, а дальнейший рост площади листьев приводит к взаимозатенению растений, снижению активности процесса фотосинтеза и устойчивости посева к полеганию, развитию болезней.

Поскольку процессы роста и развития растений в фитоценозах осуществляются в условиях конкурентной борьбы за основные факторы жизнедеятельности, в течение длительной эволюции растительные организмы выработали различные механизмы и приспособления для наиболее полного, быстрого и эффективного использования факторов среды обитания.

Приход солнечной радиации с высоты "заставляет" растения формировать вертикальную ось (стебель), на которой располагаются фотосинтезирующие органы — листья. Чувствительность процессов роста стебля в высоту обеспечивает своевременный вынос листьев в верхние ярусы ценоза, т.е. возможность постоянно опережать конкурентов в получении солнечной энергии. Аналогичная ось имеется и в почве в виде главного корня.

Освоение растением новых все больших объемов поверхности осуществляется через образование побеговых и корневых систем.

В оптически плотном ценозе занимаемый растением объем жизненного пространства над поверхностью почвы можно представить в форме цилиндра определенного диаметра и высоты (рис. 1). Этот объем жизненного пространства мы называем ценотической ячейкой. Чтобы удержать за собой ценотическую ячейку и не допустить проникновения конкурентов, растение обязано заполнить ее таким образом, чтобы была перехвачена вся приходящая на площадь солнечная энергия. Селекция как “эволюция руками человека” подчиняется тем же принципам, что и видов в природе, но с одним важным отличием. Если естественная эволюция вида в фитоценозе подчинена принципу — наименьшей биомассой охватить наибольшее пространство, то селекция настойчиво стремится обеспечить получение наибольшего количества биомассы в единице объема пространства. Анализ успехов селекционного процесса в этом направлении требует введения нового понятия — “удельная ценотическая продуктивность”, которая применительно к хлебным злакам может быть разделена на удельную ценотическую продуктивность по общей биомассе и удельную ценотическую продуктивность по зерну. Здесь и далее имеется в виду только биомасса надземных органов (19).

Удельная ценотическая продуктивность — это количество биомассы, накапливаемое посевом зерновых культур в единице объема ценоза. Удельная ценотическая продуктивность хлебных злаков по общей биомассе определяется делением величины биологического урожая с единицы площади на высоту посева, а по зерну — делением величины хозяйственного урожая на высоту посева. Выражаются они в $\text{кг}/\text{м}^3$.

Изменение показателей удельной ценотической продуктивности в процессе селекции нами рассмотрено на примере озимой пшеницы и ярового ячменя с использованием данных, полученных Остином при сравнении продуктивности сортов озимой пшеницы за 80-летний

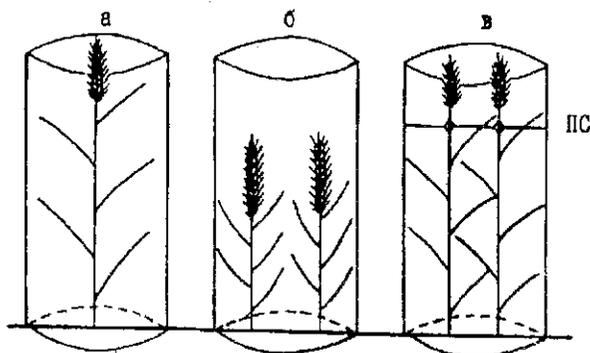


Рис. 1. Схема заполнения ценотической ячейки сортами хлебных злаков старой селекции (а), интенсивными короткостебельными сортами (б), старыми сортами (в) при исключении полегания с помощью поддерживающей сетки (ПС). $УБ_a < УБ_b \cong УБ_v$ (УБ — урожай общей биомассы).

период (24) и Ригсом при сравнении сортов ярового ячменя за 100-летний период (33).

Эксперименты Остина и Ригса привлекают внимание тщательным методическим исполнением и продолжительностью периода, за который сравнивались сорта. Чтобы выявить потенциал продуктивности генотипов, в опытах исключалось полегание с помощью поддерживающей сетки. Кроме того, посевы периодически обрабатывали фунгицидами для устранения болезней. Как следует из данных таблицы, в процессе столетней селекции существенно уменьшилась высота растений и вырос урожай зерна. В то же время как старые, так и новые сорта формируют практически одинаковую биомассу на единице площади. Это свидетельствует о том, что прирост урожая зерна обеспечен в основном увеличением $K_{хоз}$, т.е. перераспределением значительной части биомассы стебля на формирование колоса.

Прежде чем перейти к рассмотрению изменений удельной ценотической продуктивности, необходимо обратить внимание на следующее обстоятельство. Сорта старой селекции в опытах давали практически одинаковый урожай по общей биомассе лишь при условии исключения полегания с помощью поддерживающей сетки. Следовательно, потенциал продуктивности по биомассе у них не мог реализовываться в производственных условиях ввиду неспособности формировать посевы высокой плотности. Это значит, что возможности повышения урожайности хлебных злаков лимитировались в первую очередь характером ростовой реакции растения на условия оптически плотных ценозов. При попытке сформировать растениями сортов старой селекции ценозы высокой плотности наблюдается полегание посевов и в итоге снижение продуктивности.

Задача определенного этапа селекции хлебных злаков состояла в повышении устойчивости сортов к полеганию, что было достигнуто отбором короткостебельных генотипов. Признак высота стебля у ряда доноров короткостебельности удачно сочетался с одновременным ростом и стебля и колоса, т.е. со способностью направлять значительную часть ассимилятов на более раннее формирование высокопродуктивного колоса. Эти короткостебельные высокопродуктивные сорта и обеспечили “зеленую революцию” в сельскохозяйственном производстве в 70-е годы.

На данных Остина и Ригса легко рассчитать удельную ценотическую продуктивность генотипов, величина которой резко нарастает от старых к новым сортам (табл.), т.е. возможность получения высокого биологического и хозяйственного урожая на единицу площади достигнута за счет распределения той же биомассы, но в меньшем объеме ценоза (рис. 1).

Поскольку биомасса 1 побега сортов старой селекции и короткостебельных сортов практически не изменилась, то повышение удельной зерновой и биологической продуктивности осуществлялось в основном благодаря увеличению количества побегов в расчете на единицу площади, т.е. через повышение плотности продуктивного стеблестоя. Этот вывод подтверждается и резуль-

Таблица. Удельная ценотическая продуктивность, рассчитанная для сортов ярового ячменя и озимой пшеницы на основе данных (24,33)

Сорт	Год районирования	Высота растения, см	Урожай, т/га		Удельная ценотическая продуктивность, кг/м ³	
			биомассы	зерна	по биомассе	по зерну
Яровой ячмень						
Chevallier	1880	98	13,9	4,6	1,42	0,47
Plumage	1900	112	12,2	4,5	1,08	0,40
Kenia	1993	95	12,6	5,1	1,33	0,54
Spratt Archer	1993	96	12,8	5,2	1,33	0,54
Proctor	1953	83	13,6	5,6	1,64	0,69
Zephyr	1966	79	12,8	5,9	1,62	0,74
Maris Mink	1973	65	12,5	5,9	1,92	0,91
Georgie	1976	72	12,7	6,3	1,76	0,87
Ark Royal	1976	82	14,2	6,3	1,73	0,77
Egmont	1980	83	14,4	6,9	1,73	0,83
Triumph	1980	70	13,3	6,7	1,9	0,96
Озимая пшеница						
Littl Joss	1908	142	16,5	6,0	1,16	0,42
Holdfast	1935	126	15,9	5,7	1,26	0,45
Cappelle Despres	1953	110	15,9	6,7	1,45	0,61
Maris Huntsman	1972	106	16,3	7,5	1,54	0,71
Talentsib	—	87	17,3	8,3	2,00	0,95
Armada	1978	97	18,3	7,9	2,00	0,85
Ilobbit	1977	80	17,5	8,4	2,19	1,05
Norman	1980	84	17,1	8,7	2,04	1,04

татами анализа сортосмены ярового ячменя в условиях Беларуси (3,32), согласно которому преимущество сортов новой селекции заключается главным образом в большом числе фертильных побегов на единице площади.

С другой стороны, согласно многочисленным данным, существенно не изменилась и площадь листьев на побеге у старых и новых сортов. Следовательно, чтобы заполнять ценотическую ячейку большим количеством фертильных побегов и избегать взаимозатенения расте-

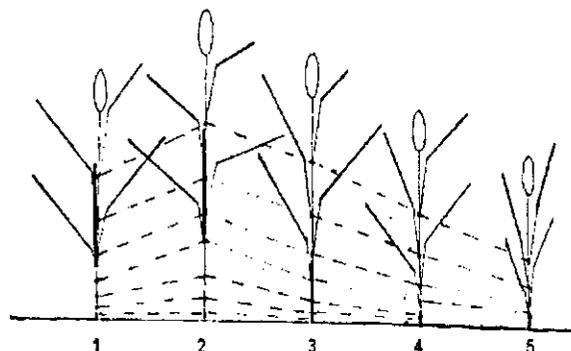


Рис. 2. Диаграммная иллюстрация изменений среди заливных сортов риса, районированных за 70 лет на Филиппинах, по длине стебля, междоузлий, листовых пластинок и углу их наклона на основе средних значений. 1 — традиционные местные сорта; 2 — довоенные сорта; 3 — послевоенные сорта; 4 — сорта периода 1950 — 1960 гг.; 5 — сорта интенсивного типа последних лет. (L. T. Evans, R. H. Vispers, D. S. Vergara, 1984).

ний, необходимо было изменить ориентацию листьев относительно вертикальной оси, т.е. вести отбор генотипов с эректофильным их расположением (рис. 1).

Отмеченная тенденция хорошо иллюстрируется также данными (30), полученными при анализе изменений морфофизиологических признаков у сортов риса, районированных на Филиппинах за 70-летний период (рис. 2).

Как следует из данных таблицы, новейшие сорта озимой пшеницы и ярового ячменя выполняют ценотическую ячейку по общей биомассе на уровне 2,0 кг/м³ и около 1,0 кг/м³ по урожаю зерна. Какие морфофизиологические показатели позволили обеспечить существенный рост удельной ценотической продуктивности хлебных злаков по биомассе и зерну? Обычно в этом случае выделяют два основных — снижение высоты растения и увеличение Кхоз, а также пытаются связать наблюдаемое увеличение урожая зерна с повышением активности фотосинтеза. Что касается Кхоз, то вклад этого показателя в увеличение удельной ценотической продуктивности по зерну не вызывает сомнений. Высоту же растений и интенсивность фотосинтеза необходимо рассмотреть более детально.

Первый этап селекции, сопровождавшийся увеличением размеров ассимиляционного аппарата генотипов, не мог продолжаться бесконечно. Усиление ценотического взаимодействия между растениями приводило к их полеганию. Высокая отрицательная корреляционная зависимость между длиной стебля растений и устойчивостью посевов к полеганию определила дальнейшее направление, по которому пошла селекция, — создание короткостебельных сортов.

Вместе с тем накопленный нами экспериментальный материал позволяет заключить, что не меньшее значение, чем высота стебля, имеет чувствительность и характер ростовой реакции слагающих его фитомеров на условия оптически плотных посевов и интенсивных факторов возделывания. Однако, поскольку признаки высота стебля и чувствительность ростовой реакции его междоузлий на загущение тесно сопряжены, изменение их шло в процессе селекции параллельно. В итоге отбирался генотип, имеющий короткую соломинку и низкую чувствительность ростовой реакции на условия загущения. Разделение признаков не осуществлялось еще и потому, что показатель длина соломины оказался чрезвычайно простым и удобным для массовой оценки селекционного материала (13,19).

Ценотический подход к анализу результатов предшествующей селекции позволяет также заключить, что в силу существующей в природе конкуренции растений за основные факторы жизнедеятельности повышение активности ассимиляционного аппарата генотипов реализовывалось в основном на приращение новой листовой поверхности, при этом интенсивность фотосинтеза практически не изменилась у современных сортов по сравнению с дикими предками (23,29).

При оценке генотипов по их реактивности в условиях напряженного ценотического взаимодействия выявляется как вклад исходной генетической дисперсии этого признака, так и дисперсии, обусловленной разнообразием в стрессовой реактивности (2), т.е. выявляются генотипы, способные эффективно использовать ограниченные ресурсы среды на создание урожая (4). Кроме фона ценотического взаимодействия различной напряженности в опытах использовали обработку растений гиббереллином, который оказывает стимулирующее действие на линейный рост надземных органов и вызывает морфофизиологические изменения, во многом сходные с теми, которые возникают при загущении (8,16).

Полученные результаты показали (рис.3), что при отсутствии конкурентного взаимодействия растений сорта и формы ярового ячменя достоверно не отличались по набору морфофизиологических признаков, в то же время на фоне высокой напряженности ценотического взаимодействия растений наблюдались существенные различия, что позволяло ранжировать их в ряд, который, как оказалось, хронологически отражает этапы селекции и сортосмену по этой культуре в Беларуси (5,13,15). Установлено также, что сорта интенсивного типа, обладая пониженной чувствительностью реакций линейного роста фитомеров базальной зоны и темпов накопления в них биомассы и веществ механических тканей, большей гомеостатичностью нитратредуктазной системы, способностью поддерживать на более высоком уровне содержание азота в тканях, хлорофилла на площадь листа и хлоропласт, фитохимические реакции изолированных хлоропластов, сохраняют в условиях оптически плотных посевов продукционные процессы на более высоком уровне относительно сортов ранней селекции и в результате формируют больше биомассы

и зерна. Результаты исследований указывают также, что для объективной оценки характера изменений морфофизиологических показателей сортов хлебных злаков в процессе селекции необходимо проводить их сравнение при разных уровнях напряженности ценотического взаимодействия растений (14,20).

В условиях высокой конкуренции за свет в оптически плотных посевах у сортов ярового ячменя интенсивного типа увеличивается относительный вклад в общее содержание хлорофилла в растении нелистовых органов, что расценивается как тенденция перенесения фотосинтетической функции с фитоценотически активных органов (листья) на фитоценотически менее активные органы (колос, стебель, листовые влагалища) (7,19,20). Сопоставление данных, характеризующих изменение ростовой реакции генотипов и мезоструктурной организации фотосинтетического аппарата, позволяет сделать вывод о том, что в процессе многолетней селекции происходит изменение характера адаптации растений к радиационному режиму в посевах. Если у сортов ранней селекции она осуществляется главным образом через процессы линейного роста осевых органов, что позволяет выносить листья в верхние ярусы ценоза к свету, то у сортов интенсивного типа в значительной мере начинает адаптироваться и собственно фотосинтетический аппарат к изменяющимся условиям освещения (14,20).

Каковы перспективы реализации потенциальной продуктивности хлебных злаков селекционным путем? Повышение зерновой продуктивности хлебных злаков может идти по нескольким направлениям. Первое — дальнейшее перераспределение биомассы побега в пользу колоса, при этом потенциальная величина $K_{хоз}$ оценивается в 60% (12).

Второе — уплотнение ценотической ячейки еще большим количеством фертильных побегов (увеличение плот-

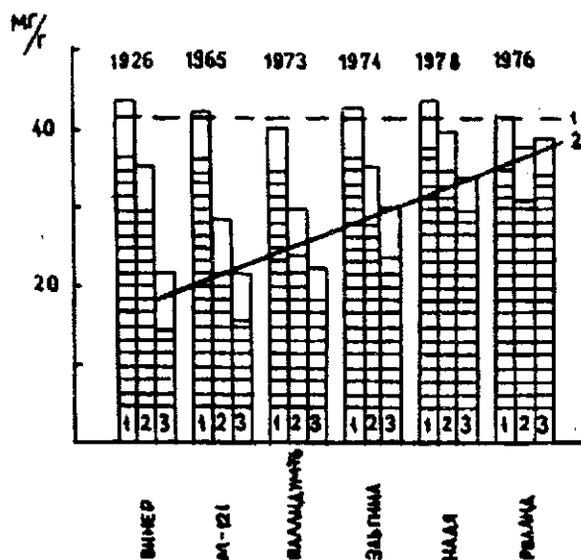


Рис. 3. Влияние плотности посева на содержание азота у растений ячменя. Заштрихованная часть — белковый, заштрихованная плюс светлая — общий азот. Плотность посева: 1 - 100, 2 - 400, 3 - 1100 растений/м²

ности продуктивного стеблестоя) при одновременном снижении размеров листовой поверхности путем создания полулистных или безлистных форм растений (25,31).

На наш взгляд, дальнейший отбор на высокий потенциал продуктивности представляется успешным через рост общего биологического урожая. Последнее возможно путем увеличения объема ценотической ячейки, занимаемой растением, за счет ее высоты (рис. 1). Если бы удалось, увеличивая высоту растения, сохранять, например у озимой пшеницы, на уже достигнутом уровне удельную ценотическую продуктивность (плотность упаковки биомассы) ($2,04$ и $1,04 \text{ кг/м}^3$), то 10 см прироста по высоте обеспечили бы дополнительное количество биомассы около 2 т/га и массы зерна около 1 т/га . Это, на наш взгляд, один из важных резервов роста продуктивности хлебных злаков. Он означает необходимость перехода от отбора короткостебельных к отбору сравнительно более длинностебельных генотипов (14,19).

В последние десятилетия в селекции идет отбор генотипов с короткой соломиной и одновременно с низкой чувствительностью на условия загущения процессов линейного роста фитомеров побега. По нашему мнению, эти два признака при отборе необходимо разделять на: 1) высоту стебля; 2) чувствительность (реактивность) генотипа на условия загущения. На рисунке 4 приведены показатели ростовой реакции междуузлий базальной зоны сортов ярового ячменя на обработку экзогенной ГК. Если исследуемые генотипы разместить в ряд по мере увеличения суммарной длины междуузлий базальной зоны, то длинностебельные сорта ранней селекции окажутся в его начале.

Селекционная форма Интенсивный является наиболее короткостебельной и как бы разделяет два этапа селекции. Первый, в течение которого отбирались короткостебельные формы, и период 80-х годов, когда селекция на высокую продуктивность интуитивно пошла по пути отбора более длинностебельных генотипов. Они, как это следует из многочисленных экспериментальных данных (8,13), проявляют более сильную реакцию на ГК в сравнении с короткостебельными сортами предшествующей селекции, однако сохраняют высокую устойчивость к полеганию в условиях интенсивных технологий благодаря способности одновременно с удлинением стебля поддерживать нормальный ход биосинтетических процессов. Об этом свидетельствуют данные по накоплению биомассы в единице длины междуузлий, при этом для новых сортов характерны не только более высокие значения изучавшихся показателей, но и отсутствие их снижения под влиянием ГК.

Приуроченность злаков к открытым местообитаниям с ярким освещением определила в процессе эволюции и основную стратегию адаптации этих видов к изменению радиационного режима — “избегание тени” путем быстрого удлинения стебля и выноса листьев к свету. Сорта ранней селекции во многом сохраняют эту эволюционно закрепленную стратегию, о чем свидетельствуют данные о влиянии загущения и ГК на рост междуузлий побега хлебных злаков. Однако в условиях, ког-

да ценоз формируется человеком, высокая чувствительность таких механизмов адаптации становится ограничивающим продуктивность фактором. Определенный этап селекции и состоял в том, чтобы уменьшить чувствительность ростовой реакции на загущение, что было осуществлено с использованием генов карликовости.

Как показывает анализ изменений морфофизиологических показателей растений в посевах различной плотности (14,19,20), у сортов ярового ячменя селекции 80-х годов отмечается устойчивая тенденция перехода к адаптации к световому режиму в оптически плотных посевах через большую подвижность мезоструктурной организации фотосинтетического аппарата. Весьма актуальным представляется обоснование фона для выявления генотипов с такими свойствами. Нами показано (9), что обогащение в опытах светового потока лучами дальней красной области (уменьшение отношения КС/ДКС, как это наблюдается внутри растительного полога) позволяет одновременно вести оценку генотипов по чувствительности ростовой реакции и мезоструктурной организации фотосинтетического аппарата. Для отбора можно использовать интегральный показатель — удельную поверхностную плотность листьев.

Стратегия на прогресс в селекции через увеличение количества биомассы на единице площади при одновременном ограничении роста и сокращении площади листьев реальна при условии повышения интенсивности фотосинтеза. Как отмечалось выше, в ходе эволюции не получали преимущества генотипы с высокими показателями активности единицы листовой поверхности без роста ее объема. Многочисленные экспериментальные материалы, накопленные в научной литературе к настоящему времени, показывают, что растения имеют достаточ-

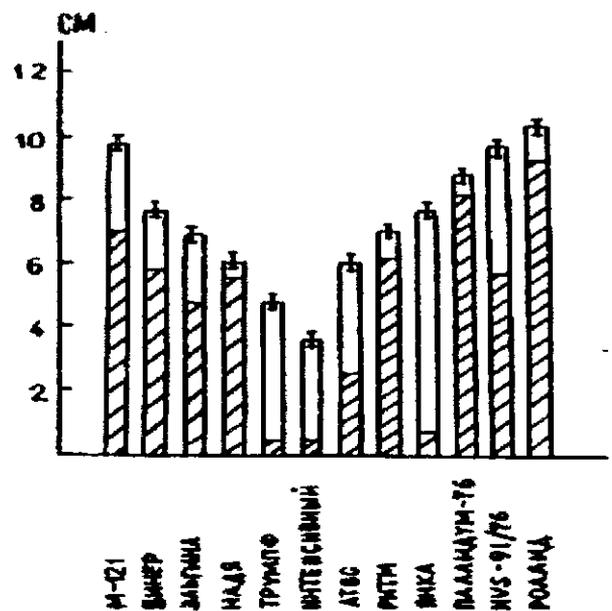


Рис. 4. Влияние ГК на длину базальной зоны побега у различных сортов ячменя. Заштрихованная часть — контроль, заштрихованная плюс светлая — обработка ГК.

но высокие резервы нереализованной в урожае мощности первичных реакций фотосинтеза. Более того, представляется вероятным, что их реализация определяется характером морфогенеза растения и фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации — от хлоропластного до фитоценотического. Физиологические аспекты этой проблемы детально освещены в работе (10).

Из изложенного следует, что коэффициенты хозяйственного использования энергии ФАР определяются скоростью и характером морфогенеза растений, поэтому на указанных направлениях наиболее вероятны успехи селекции в отборе генотипов с повышенной активностью единицы ассимиляционной поверхности:

1) повышение скорости морфогенеза, т.е. сокращение периода индивидуального развития растения (отбор скороспелых генотипов), но без снижения уровня накопления биомассы на единицу площади в сравнении с более позднеспелыми;

2) изменение морфофизиологического типа растений (характера морфогенеза). На этом направлении требует обсуждения и решения вопрос использования образующихся ассимилятов в период вегетативного роста растений в случае повышения активности работы единицы фотосинтезирующей поверхности. Выше подчеркнуто, что увеличение плотности фертильных побегов в посеве требует сокращения площади их листьев. В связи с этим возникает проблема утилизации ассимилятов в период вегетативного роста. Здесь могут рассматриваться несколько вариантов (18). Первый — увеличение скорости закладки и формирования листостебельных фитомеров стебля, т.е. сокращение фазы вегетативного роста. Второй — депонирование значительного количества ассимилятов в листьях без увеличения их поверхности — повышение УППЛ. Третий — способность новых морфотипов растений депонировать временно образующиеся в процессе активного фотосинтеза ассимиляты в стеблях, корнях и других вегетативных органах с последующей реутилизацией их для образования высокопродуктивного колоса. Здесь первостепенную роль должен играть побег растения злака, особенно его розеткообразующая часть — базальная зона. Сама природа злака указывает на важность для повышения продуктивности растения развития розеточности побега и связанных с ней морфоструктур. В этой связи базальная зона или узел кушения хлебного злака является важным центром первичного накопления ассимилятов и эту морфоструктуру, на наш взгляд, необходимо развивать в процессе селекции. На объективность высказанного предположения указывает и тот факт, что концепция одностебельных идеотипов растений хлебных злаков, предложенная Дональдом (26), не получила практической реализации в селекции. На наш взгляд, это случилось потому, что одностебельность не может сочетаться с хорошим развитием базальной зоны, а следовательно, и корневой системы.

В заключение необходимо отметить, что в статье рассматриваются лишь проблемы селекции хлебных злаков на высокий потенциал зерновой продуктивности в оптимальных условиях. Нами не затрагивалась проблема селекции новых сортов на устойчивость к различ-

ного рода абиотическим и биотическим стрессам на уже достигнутом уровне потенциальной продуктивности, которая является не менее сложной и важной в плане получения высоких и устойчивых урожаев зерна.

Литература

1. Беденко В.П. О морфофизиологических тестах фотосинтеза в селекции озимой пшеницы на продуктивность // Сб. научн. трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 1993. — Т.149. — С.9-17.
2. Беляев Д.К. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. — Новосибирск, 1984. — 236 с.
3. Гриб С.И. Ячменному полю — интенсивные сорта. — Минск: Ураджай, 1992. — 158 с.
4. Дьяков А.Б., Драгавцев В.А., Бехтер А.Г. Конкуренциоспособность растений в связи с селекцией: Новый принцип анализа дисперсии продуктивности // Теория отбора в популяциях растений. — Новосибирск: Наука, 1976. — С.237-251.
5. Ермоленко Г.Л. Особенности азотного обмена сортов ярового ячменя, различающихся по продуктивности: Автореф. дис. канд. биол. наук. — Минск, 1986. — 22 с.
6. Зеленский М.И. Фотосинтетические характеристики важнейших сельскохозяйственных культур и перспективы их селекционного использования // Физиологические основы селекции растений / ВИР Санкт-Петербург. — 1995. — Т.П, ч.П. — С.466-553.
7. Кабашникова Л.Ф. Особенности организации фотосинтетического аппарата у сортов ярового ячменя разной продуктивности: Автореф. дис. канд. биол. наук. — Минск, 1988. — 20 с.
8. Каллер С.А., Ламан М.А., Зьмантович І.Р. Реакция на экзогенный гибберелин у сортов ярового ячменя разных этапов селекции // Весці АН БССР. Серыя біял. навук. — 1987, — № 5. — С.50-56.
9. Каллер С.А., Ламан Н.А., Гриб С.И. и др. Способ отбора высокопродуктивных форм зерновых культур: А.с.1470252. А 01 Н 1/04 Бюл. №13 // Открытия. Изобретения. — 1980, — №12. — С.13.
10. Кефели В.И. Физиологические основы конструирования габитуса растений. — Москва: Наука, 1994. — 269 с.
11. Кумаков В.А. Физиологическое обоснование модели сорта // Вестник с.-х. науки. — 1983. — № 9. — С.9-16.
12. Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. — Москва: Агропромиздат, 1985. — 270 с.
13. Ламан М.А. Біялагічны патэнцыял прадукцыйнасьці хлебных злакаў і морфафізіялагічны асаблівасьці яго рэалізацыі // Весці АН БССР. Серыя біял. навук. — 1991. — № 3. — С.75-80.
14. Ламан Н.А. Морфофизиологические особенности структурно-функциональной организации растений хлебных злаков в связи с потенциалом их продуктивности: Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада / ТСХА — Москва, — 1992. — 43 с.
15. Ламан Н.А., Гриб С.И. Морфофизиологические реакции хлебных злаков на условия ценотического стресса и задачи селекции // Физиолого-генетические проблемы интенсификации селекционного процесса: (Материалы всесоюзной конференции). — Саратов, 1984. — С.90-91.
16. Ламан Н.А., Каллер С.А., Гриб С.И. О применении экзогенной гибберелловой кислоты в селекции генотипов, способных формировать высокопродуктивные и устойчивые посевы зерновых культур // Проблемы и перспективы селекции зерновых, зернобобовых и кормовых культур в XII пятилетке: (тезисы докладов конференции). — Жодино, -1985. — С.155-158.
17. Ламан Н.А., Прохоров В.Н. Биолого-экологические основы формирования высокопродуктивных ценозов хлебных злаков: технологические аспекты // Весці Акадэміі аграрных навук Рэспублікі Беларусь. 1999, — №2.
18. Ламан Н.А., Стасенко Н.Н., Каллер С.А. Биологичес-

кий потенциал ячменя: устойчивость к полеганию и продуктивность. — Минск: Наука и техника, 1984. — 216 с.

19. Ламан Н.А., Чайка М.Т., Гриб С.И. Исследование взаимосвязи процессов роста и фотосинтеза при селекции хлебных злаков на высокую продуктивность // Теоретические основы селекции зерновых культур на продуктивность. — Минск: — 1987. — С.136-150.

20. Чайка М.Т., Ламан Н.А., Гриб С.И. Исследование связи роста и фотосинтеза с продукционным процессом при селекции хлебных злаков // Фотосинтез и продукционный процесс. — Москва: Наука, — 1988, — С.262-267.

21. Шавялуха В.С., Чайка М.Ц., Ламан М.А., Грыб С.І. Фізіялагічныя даследаванні у сувязі з праблемамі селекцыі зерновых культур у Беларусі // Весці АН БССР. Серыя біял.наук. — 1982. — № 6. — С.34-40.

22. Asana R.D. I tinker with crop physiology // Indian J.Plant Physiol. — 1976. — Vol.19, № 1. — P.1-7.

23. Austin R.B. Genetic variation in photosynthesis // J.Agric. Sci. — 1989. — Vol.112, № 3. — P.287-294.

24. Austin R.B., Bingham J., Blackwell R.D., Evans L.T., Ford M.A., Taylor M. Genetic improvement in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes // J.Agric.Sci. — 1980. — Vol.94, № 3. — P.675-689.

25. Davies D.R. Creation of new models for crop plants and their use in plant breeding // Appl.Biol. — 1977. — Vol.2. — P.87-127.

26. Donald C.M. The breeding of crop ideotypes // Euphytica. — 1968. — Vol.17, №3. — P.385-403.

27. Donald C.M., Hamblin J. The convergent evolution of annual seed crops in agriculture // Adv. in agronomy. — 1983. — Vol.36. — P.97-143.

28. Dunstone R.L., Gifford R.M., Evans L.T. Photosynthetic characteristics of modern and primitive wheat species in relation to ontogeny and adaptation to light // Austr.J. Biol.Sci. — 1973. — Vol.26, № 2. — P.295-307.

29. Evans L.T., Dunstone R.L. Some physiological aspects of evolution in wheat // Austr.J.Biol.Sci. — 1970. — Vol.23, № 4. — P.725-741.

30. Evans L.T., Visperas M.M., Vergera B.S. Morphological and physiological changes among rice varieties used in the Phillipines over the last seventy years // Field crop research. — 1984. — Vol.8, № 1/2. — P.105-123.

31. Hedley C.L., Ambrose M.J. Designing "leafless" plants for improving yields of the dried pea crop // Adv. in agronomy. — 1981. — Vol.34. — P.225-277.

32. Khan M.A., Tsunoda S. Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characters among cultivated wheat species and its wild relatives // Japan J.Breeding. — 1970. — Vol.20, № 3. — P.133-140.

33. Riggs T.J., Hanson P.R., Start N.D., Miles D.M., Morgan C.L., Ford M.A. Comparison of spring barley varieties grown in England and Wales between 1880 and 1980 // J. Agric.Sci. — 1981. — Vol.97, № 3. — P.599-610.