

**Фотосинтез,
продукционный
процесс
и
продуктивность
растений**

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕНЕТИКИ

**Фотосинтез,
продукционный
процесс
и
продуктивность
растений**

А в т о р ы

Б. И. ГУЛЯЕВ, И. И. РОЖКО, А. Д. РОГАЧЕНКО,
К. Н. ГОЛИК, Б. А. МИТРОФАНОВ, В. А. БОРИСЮК

УДК 581.12.14 : 633.11

Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений / Гуляев Б. И., Рожко И. И., Рогаченко А. Д. и др.; Отв. ред. д-р биол. наук Островская Л. К.; АН УССР. Ин-т физиологии растений и генетики.— Киев : Наук. думка, 1989.— 152 с.— ISBN 5-12-001082-2.

В монографии обобщены результаты исследования фотосинтеза во взаимосвязи с другими физиологическими процессами и продуктивностью на уровнях лист — растение — ценоз. Объекты изучения — различные по продуктивности генотипы пшеницы, свеклы, кукурузы. Проанализирована связь с продуктивностью параметров фотосинтеза листа, фотодыхания, метаболизма углерода. Изучены закономерности онтогенетического хода темнового дыхания растений, особенности фотосинтеза и продукционного процесса в посевах кукурузы и сахарной свеклы.

Для физиологов растений, растениеводов, преподавателей вузов, аспирантов и студентов вузов биологического и сельскохозяйственного профилей.

Ил. 47. Табл. 55. Библиогр.: с. 138—148 (247 назв.).

Ответственный редактор *Л. К. Островская*

*Утверждено к печати ученым советом
Института физиологии растений и генетики АН УССР*

Редакция химической литературы

Редактор *И. И. Никитина*

Ф $\frac{1903010000-350}{M221(04)-89}$ 335-89

ISBN 5-12-001082-2

© Издательство «Наукова думка», 1989

ПРЕДИСЛОВИЕ

На каком бы уровне организации биологических систем не проводились исследования в области физиологии растений, они, в конечном итоге, должны быть нацелены на решение следующих прикладных задач: 1) повышение продуктивности агрофитоценозов отдельных культур путем улучшения генотипов и оптимизации условий выращивания растений; 2) улучшение качества хозяйственно ценной части урожая; 3) усиление адаптивности и устойчивости культур к условиям выращивания для ослабления зависимости уровней урожайности от колебаний агрометеорологических условий; 4) снижение энергоемкости и степени химизации технологий выращивания сельскохозяйственных культур для уменьшения себестоимости продукции и охраны окружающей среды. Предпосылкой успешного решения указанных задач является развитие количественной интегративной физиологии целостного растительного организма и разработка физиологических основ селекции и растениеводства.

Исследования фотосинтеза в связи с продуктивностью сельскохозяйственных культур при использовании контрастных по продуктивности форм, сортов и гибридов с варьированием условий выращивания на основе выяснения механизмов интеграции фотосинтеза с другими физиологическими процессами в растении как системе источник — сток представляют актуальное направление в физиологии растений. Это направление имеет несомненно фундаментальный характер и наиболее близко подходит к решению прикладных задач.

В данной работе обобщены результаты исследований на уровнях лист — растение — ценоз, выполненных в отделе физиологии и экологии фотосинтеза Института физиологии растений и генетики АН УССР в основном в 1981—1985 гг. Хотя разделы работы различаются по уровням исследований, объектам и вопросам изучения, в целом ее объединяет направленность на раскрытие физиологических механизмов формирования урожая, а также на установление коррелятивных связей уровня хозяйственной продуктивности генотипа с физиологическими параметрами растений. Исследования на уровнях растение — ценоз основаны на системном подходе, они опираются на принципы математического моделирования продукционного процесса, и их результаты важны для развития математических моделей.

В первой главе обсуждаются общие принципы взаимосвязи фотосинтеза, роста и продуктивности растений и агрофитоценозов, характер взаимоотношений фотосинтеза и роста в системе источник — сток целого растения, анализируются результаты изучения влияния повышенных концентраций CO_2 как фактора регулирования интенсивности фотосинтеза на активность фотосинтетического аппарата, рост и про-

дуктивность в опытах с длительным выращиванием растений в атмосфере с различной концентрацией углекислого газа.

Во второй главе представлены результаты изучения параметров фотосинтетического аппарата и метаболизма углерода у видов и сортов яровой пшеницы различной продуктивности для выявления физиологических признаков растений, коррелирующих с уровнем их зерновой продуктивности.

Темновое дыхание растений наряду с фотосинтезом является важнейшим элементом продукционного процесса, определяющим продуктивность растений. Концепция МакКри, согласно которой темновое дыхание — сумма дыхания роста и дыхания поддержания, получила теоретическое подтверждение в работах биохимиков. Однако обстоятельное изучение темнового дыхания отдельных органов и целых растений в онтогенезе показало, что простая модель этого процесса, предложенная МакКри, не отражает сложного характера онтогенетических изменений дыхательного газообмена растений и нуждается в значительном улучшении (гл. 3).

Четвертая и пятая главы монографии посвящены исследованиям фотосинтеза и продукционного процесса в посевах кукурузы и сахарной свеклы. Исследования в посевах кукурузы различной оптической плотности с использованием контрастных по физиологическим свойствам гибридов направлены на раскрытие механизмов ценотического взаимодействия растений, получение новых данных для развития математических моделей этой культуры, разработку способов повышения ее продуктивности на основе усовершенствования оптической структуры ценоза с учетом особенностей гибрида. В пятой главе приведены новые данные о некоторых физиологических особенностях сахарной свеклы и обсуждаются пути повышения ее продуктивности путем оптимизации структуры ценоза, а также путем создания принципиально новых форм растений. Проанализированы также причины существующих различий между высокой потенциальной продуктивностью сахарной свеклы и реально получаемыми урожаями.

ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОСВЯЗИ ФОТОСИНТЕЗА, РОСТА И ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ И АГРОФИТОЦЕНОЗОВ

Проблема фотосинтеза в связи с ростом и продуктивностью растений и агрофитоценозов имеет несколько аспектов. Наибольшее внимание в настоящее время уделяется изучению генотипических различий в активности фотосинтетического аппарата и поиску путей ее повышения селекционно-генетическими способами. Вместе с тем до сих пор не выяснены пределы эндогенной регуляции активности фотосинтетического аппарата спросом на ассимилянты в системе источник — сток целого растения (активностью процессов роста массы структурных веществ и запасания ассимилятов). Меньше внимания уделяется пока изучению механизмов устойчивости фотосинтетического аппарата в системе целого растения к действию неблагоприятных факторов. Достаточно сложным оказался вопрос о том, насколько генетические различия в активности фотосинтетического аппарата детерминируют процессы роста и продуктивность генотипов.

Исследования физиологических характеристик культурных сортов различной продуктивности (преимущественно пшеницы) и их диких сородичей однозначно показали, что повышение хозяйственной продуктивности сельскохозяйственных культур, достигнутое в ходе селекции, произошло не за счет активизации работы фотосинтетического аппарата, а в основном вследствие улучшения стратегии распределения ассимилятов в растении в течение онтогенеза и более эффективного использования их в процессе роста репродуктивных и запасающих органов [37, 127], повышения показателя хозяйственной эффективности урожая. Существует мнение, что этот путь селекции в значительной мере исчерпан и необходимо обратить внимание на отбор форм растений, обладающих повышенной активностью фотосинтетического аппарата [37]. Между тем вопрос о связи потенциальной продуктивности растений с генетическим уровнем активности фотосинтетического аппарата остается во многом дискуссионным. А. Т. Мокроносов [47] показал, что фотосинтетический аппарат C_3 -видов в системе целого растения работает намного ниже своих потенциальных возможностей, так как его активность детерминирована спросом на ассимилянты. Открытие C_4 -механизма усвоения CO_2 , обладающего гораздо большей активностью, чем

известный C_3 -механизм, позволило провести сравнительный анализ зависимости продуктивности от эффективности работы фотосинтетического аппарата. Большие возможности в этом плане представляют опыты по длительному выращиванию C_3 -видов растений в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 .

1.1. ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕЗА РОСТА И ПРОДУКТИВНОСТИ

Среди показателей активности фотосинтетического аппарата наиболее часто изучается интенсивность видимого фотосинтеза единицы площади и листовой поверхности при насыщающей интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) при нормальной концентрации CO_2 в атмосфере. Свойства фотосинтетического аппарата более полно описывают параметры световой кривой фотосинтеза: угол наклона световой кривой, плато насыщения, световой компенсационный пункт, углекислотная компенсационная точка (Γ), интенсивности темнового и светового (фото-) дыхания. В настоящее время известны весьма обстоятельные биохимические модели фотосинтеза листа [129], меньше исследований посвящено количественному описанию зависимости фотосинтеза от составляющих диффузионных сопротивлений листа и его роста; модель такого рода предложена нами [90]. В связи с продуктивностью агрофитоценозов наибольший интерес представляет, однако, интенсивность фотосинтеза (газообмена CO_2) единицы площади растительного покрова [97], которая определяет скорость накопления сухой биомассы в посевах.

Рост по современным представлениям — это скорость накопления массы структурного вещества растения, синтезируемого из фонда свободных ассимилятов, образующегося при фотосинтезе, хотя в понятие «рост», несомненно, следует включить процессы запасания органических веществ репродуктивных и запасающих органов растений, определяющих уровень хозяйственно ценной части урожая [86]. Высшие растения по типу вегетативного роста делят на виды с детерминированным и недетерминированным ростом. Типичными представителями растений с детерминированным ростом являются монокарпические виды (например, подсолнечник, кукуруза) и листовые формы (например, табак, салат). К недетерминированным формам относятся соя, хлопчатник и другие аналогичные сильно ветвящиеся или кустистые виды, выходящие растения, наиболее типичным представителем которых являются тыквенные. У последних в пазухе практически каждого листа образуется новый побег и у каждого нового побега эта картина роста повторяется, благодаря чему при наличии времени и пространства рост осуществляется в почти геометрической прогрессии. Между этими типами растений нет четкой границы. Вместе с тем потенциал роста у недетерминированных видов проявляется лишь при свободном размещении растений. Поэтому вопрос о том, какими свойствами должно обладать растение как компонент высокопродуктивного ценоза, является достаточно сложным и заслуживающим серьезного изучения.

Понятие «продуктивность», несмотря на кажущуюся простоту, также требует достаточно строгого определения. Несомненный практический интерес представляет лишь продуктивность агрофитоценоза. Однако

в физиологических работах часто рассматривается продуктивность отдельного растения или даже побега. При изучении таких культур, как колосовые злаки, это отчасти оправдано, так как масса зерна с колоса в известной мере предопределяет уровень зерновой продуктивности агрофитоценоза. И все же при изучении взаимосвязи фотосинтеза и продуктивности нельзя не учитывать влияние на элементы продуктивности ценотического взаимодействия растений.

Сравнение продуктивности агрофитоценозов различных видов (например, C_3 - и C_4 -растений) осложняется различиями в онтогенетическом ходе площади листьев, длительности вегетационного периода, несопадением в течение сезона периодов наибольшей фотосинтетической активности ценозов из-за специфики сезонного хода метеорологических условий (рис. 1). Проще характеризуется продуктивность культуры и сорта. В этой связи заслуживает внимания метод эталонных урожаев, предложенный Х. Г. Тоомингом [85]. Он выделяет потенциальный урожай (ПУ), действительно возможный урожай (ДВУ) и урожай в производстве (УП). По определению автора, первый — урожай сорта в идеальных метеоусловиях, ограничиваемый только режимом ФАР, второй — максимально возможный урожай в реальных метеорологических и почвенных условиях. Приближение к ПУ достигается улучшением агротехники, мелиорацией земель, районированием культур или сортов, с помощью селекции. ДВУ — уровень урожайности, который можно достичь при оптимизации всех регулируемых факторов среды. Основным нерегулируемым фактором внешней среды в умеренных широтах, определяющим возможную продолжительность функционирования фотосинтезирующих систем в течение года, является термический режим. Поэтому важным является понятие «потенциальная фотосинтетическая продуктивность ценозов», представляющая собой биологическую продуктивность «идеального» ценоза, сохраняющего листовой индекс в течение всего термически благоприятного периода года вблизи оптимальных значений при высокой активности фотосинтетического аппарата листьев [23]. Этот показатель может служить полезным критерием оценки степени совершенства агрофитоценоза той или иной культуры как фотосинтезирующей системы аккумуляции солнечной энергии, приходящейся на данную площадь в течение года.

В общем виде биологический принцип повышения потенциальной продуктивности агрофитоценозов выглядит несложно. Так, хозяйственный урожай можно выразить уравнением

$$Y_{\text{хоз}} = K \cdot K_{\text{хоз}} \int_{\tau_0}^{\tau_m} \{P_c(L, \alpha, P_i) - R_c(P_c, M) - m_{\text{оп}}\} d\tau, \quad (1)$$

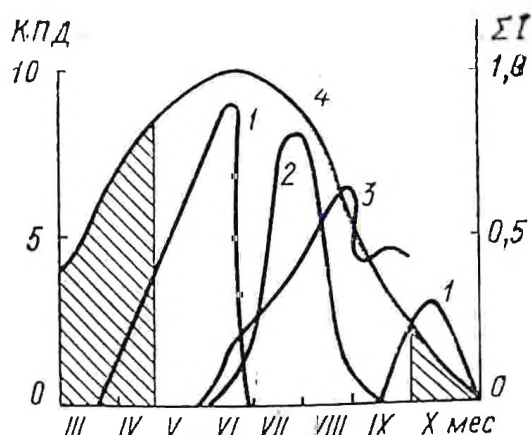


Рис. 1. Сезонная динамика КПД ФАР у посевов озимой пшеницы (1), кукурузы (2), сахарной свеклы (3); 4 — месячные суммы ФАР в нормированном виде (1).

Штриховкой выделен период со среднесуточной температурой ниже 10 °С. Киевская обл., 1965—1966 гг.

где $K_{хоз}$ — показатель хозяйственной эффективности урожая, зависящий от листового индекса ценоза; K — коэффициент эффективности преобразования усвоенного при фотосинтезе углекислого газа в сухое вещество растения; τ_0, τ_m — время всходов и уборки соответственно; P_c — интенсивность фотосинтеза единицы площади ценоза как функция индекса листовой поверхности, геометрической структуры растительного покрова, функции фотосинтеза листьев разных ярусов; R_c — дыхание посева как функция фотосинтеза посева и фитомассы в ценозе M ; $m_{оп}$ — величина потерь фитомассы на отмирание отдельных частей и целых растений. Согласно этому уравнению биологический урожай будет стремиться к максимуму, если стремится к максимуму интенсивность фотосинтеза ценоза; к минимуму — расходы на дыхание посева и потери биомассы на отмирание растений и их частей, а продолжительность вегетационного периода данной культуры — к некоторому предельному значению. Отмечено, что повышение показателя хозяйственной эффективности урожая является основной причиной повышения урожайности сельскохозяйственных культур, особенно зерновых, в процессе селекции [127, 247]. Значение $K_{хоз}$ у современных сортов пшеницы и кукурузы достигает 0,50. Повышение этого показателя в ходе селекции пшеницы связано с усилением апикального доминирования при уменьшении общей кустистости и увеличении доли продуктивной кустистости за счет синхронизации цветения побегов, сопряженным увеличением озерненности колоса, массы 1000 зерен, площади верхних листьев, особенно флагового листа, продолжительности их жизни, что привело к увеличению продолжительности периода налива зерна по отношению к общей продолжительности вегетационного периода. Важно отметить, что в ходе селекции произошло не только увеличение $K_{хоз}$, но и смещение максимумов зерновой продуктивности ценозов в сторону более высоких значений листовых индексов благодаря снижению высоты соломины и увеличению механической прочности стебля. Для кукурузы важным оказалось сокращение продолжительности периода между цветением метелки и початка. Полагают, что предельное значение $K_{хоз}$, которое можно достигнуть в процессе селекции, составляет около 0,60 [247]. Следовательно, данный резерв дальнейшего повышения зерновой продуктивности злаков нельзя считать полностью исчерпанным. Однако необходимо учитывать то, что дальнейшее увеличение $K_{хоз}$ приведет к усилению напряженности донорно-акцепторных взаимоотношений в системе целого растения и, следовательно, уменьшению устойчивости зерновой продуктивности к действию неблагоприятных факторов. Следует вести селекцию также в направлении увеличения устойчивости хозяйственной продуктивности растений к загущению в ценозе, форм, способных давать в агрофитоценозе максимум хозяйственного урожая при максимуме биологической продуктивности, сортов колосовых злаков, способных образовывать продуктивный колос на предельно малой площади питания. Как показано в исследованиях гибридов кукурузы, одним из признаков устойчивости растений к загущению является устойчивость к загущению фотосинтетического и пигментного аппарата верхних листьев.

Существуют данные о том, что в процессе селекции хлебных злаков

биологическая продуктивность агрофитоценоза осталась неизменной [41]. Это вполне объяснимо, поскольку по данным измерений световых кривых фотосинтеза посевов различных культур в оптимальных условиях скорость поглощения CO_2 сомкнутым растительным покровом при одинаковой плотности потока ФАР практически одинакова для видов с C_3 -фотосинтезом (рис. 2). Сортные различия в биологической продуктивности хлебных злаков поэтому могут обуславливаться лишь, главным образом, различиями в продолжительности вегетационного периода.

Бесперспективна селекция на повышение биологической продуктивности отдельного растения, так как между биологической продуктивностью растения в ценозе и биологической продуктивностью ценоза связь практически отсутствует. Напротив, в одновидовых агрофитоценозах однолетних культур генотипы, представленные мелкими растениями, имеют даже определенные преимущества (при прочих равных условиях) перед генотипами, представленными крупными растениями, так как благодаря большей густоте стояния отдельных растений в первом случае происходит более быстрое формирование субоптимальных значений листового индекса. Так, по нашим данным [61], продолжительность периода от всходов до формирования листового индекса, равного единице, для посева кукурузы на зерно и сахарной свеклы составляет 45—50 дней, посева пшеницы — 25 дней.

Практически отсутствуют резервы повышения зерновой продуктивности злаков за счет увеличения продолжительности вегетационного периода.

Напротив, довольно актуальной задачей является создание скороспелых сортов и гибридов зерновых злаков, особенно кукурузы, пригодных для возделывания в зонах с коротким вегетационным периодом или недостаточным увлажнением.

С созданием эректоидных форм культурных растений почти достигнут потолок потенциальной продуктивности агрофитоценозов за счет улучшения архитектуры растений, однако существуют еще значительные резервы за счет оптимизации размещения растений по площади агрофитоценоза и густоты их стояния.

У зерновых культур расходы на темновое дыхание 100—200 % и более по отношению к урожаю зерна, что связано, прежде всего, с дыханием поддержания. Так как интенсивность дыхания поддержания зависит в основном от содержания структурного белка в биомассе, от которого зависят также и фотосинтез растения, проблема снижения дыхательных расходов связана с оптимизацией стоимости выгоды/

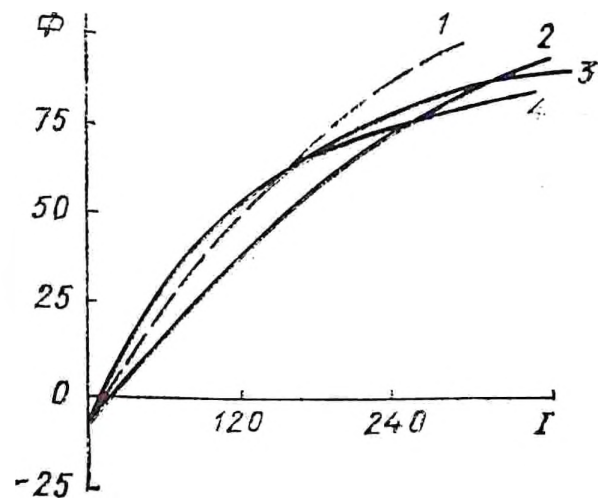


Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза Φ , кг CO_2 /(га · ч), сомкнутых ценозов различных культур:

1 — райграс, 24.07; 2 — кукуруза, 12.06;
3 — пшеница, 24.06; 4 — картофель, 23.06;
 $t = 27,5^\circ\text{C}$

вклада белка в системе целого растения. Вопрос усложняется тем, что содержание белка в биомассе в значительной мере определяет качество урожая зерновых культур.

Расходы на опадение отмерших частей растений особенно велики у таких культур, как сахарная свекла. Недостаточно пока изучены пределы генотипических вариаций в интенсивности фотосинтеза среди сортов культурных растений. Ямашита [245] показал, что эти вариации весьма значительны и среди сортов C_4 -растений находятся в пределах 22—86 мг $CO_2/(дм^2 \cdot ч)$, а среди сортов C_3 -видов в пределах 12—57 мг $CO_2/(дм^2 \cdot ч)$. Таким образом, если полагаться на корректность этих результатов, среди C_3 -видов растений существуют сорта, которые превосходят по значению P_0 отдельные сорта C_4 -видов растений, хотя верхний предел этого показателя гораздо выше у C_4 -видов.

Вместе с тем следует подчеркнуть, что изучение генотипических различий в интенсивности фотосинтеза требует особой тщательности в проведении экспериментов и измерений, так как активность фотосинтетического аппарата зависит от возраста листа, его ярусности, условий выращивания. Важно также не только установление самого факта наличия генотипических различий, но и вскрытие механизмов, обуславливающих эти различия.

Во многих работах установлена достаточно четкая корреляция между интенсивностью фотосинтеза при световом насыщении и такими показателями, как удельная поверхностная плотность листа, число хлоропластов на единицу площади листа и, наконец, содержание азота в сухой биомассе листа. Усиление интенсивности фотосинтеза при световом насыщении за счет повышения значения каждого из указанных показателей происходит, в основном, в области светового насыщения фотосинтеза и увеличивает стоимость формирования и поддержания фотосинтетического аппарата, в первую очередь по азоту. Поэтому проблема стоимости/выгоды вклада белка в формирование фотосинтетического аппарата является весьма серьезной в общей проблеме продуктивности растений. Поддержание высокого уровня плато световой кривой фотосинтеза за счет азота тем более невыгодно, что при световом насыщении в посевах в реальных условиях работает лишь небольшая часть листового аппарата. Было показано [21], что относительная скорость роста массы растений определяется отношением средней интенсивности фотосинтеза листьев на растении к средней их удельной поверхностной плотности; если значение пропорционально УППЛ, следовательно, $\bar{P}_l/УППЛ = const$, т. е. изменения УППЛ не влияют на относительные скорости роста растений в начале вегетации. Так как листья работают в среднем при более низких уровнях освещенности, то в реальных условиях увеличение УППЛ может приводить к снижению ОСР. Авторегуляцией стоимости/выгоды вклада белка на организменном уровне [24], вероятно, можно объяснить процессы авторегуляции фотосинтеза в системе целого растения при таких воздействиях, как частичная дефолиация, деризоидация [47] и дефлорация (удаление репродуктивных органов). Аналогичное объяснение может иметь установленный в опытах с райграссом факт получения более продуктивных форм растений при отборе по признаку пониженной интенсивности тем-

нового дыхания листьев [239], которая, кроме возраста, зависит, прежде всего, от содержания белка в листьях.

Таким образом, реального успеха в повышении продуктивности растений за счет активизации работы фотосинтетического аппарата можно достигнуть либо за счет повышения активности (но не количества) РБФ-карбоксилазы, либо снижения оксигеназной активности этого фермента для уменьшения потерь углерода на фотодыхание, либо полной реконструкции фотосинтетического аппарата по типу C_4 -растений, осуществляющих кооперативный фотосинтез при взаимодействии специализированных по фотосинтетическим функциям клеток мезофилла и клеток обкладок сосудистых пучков. Гибридизация C_3 и C_4 -видов не привела к успеху [245], так же как и попытка отбора форм с низким фотодыханием, но высокой интенсивностью фотосинтеза [247]. В действительности оказывается, что фотодыхание настолько тесно связано с фотосинтезом, что у видов с низкой интенсивностью фотосинтеза отношение R_1/P составляет 18 %, а у видов с высокой интенсивностью фотосинтеза — до 35 %. Хотя найдено, что среди C_3 -видов соотношение карбоксилазной и оксигеназной активностей РБФК варьирует до 50 %, однако данные о связи активности фотосинтетического аппарата с этим соотношением пока отсутствуют.

В настоящее время большинство исследователей полагает, что скорость реакций карбоксилирования РДФ, обусловливаемая активностью РБФК, является главным фактором лимитирования фотосинтеза листа при световом насыщении. Однако есть основания считать эту точку зрения по крайней мере дискуссионной. По-видимому, все же существенный вклад в лимитирование фотосинтеза листа вносит сопротивление физической диффузии CO_2 внутри клетки к центрам карбоксилирования, особенно на участке оболочки хлоропласта [90]. Если это так, то попытки повышения активности фотосинтетического аппарата за счет улучшения свойств РБФК окажутся бесплодными, только радикальная реконструкция фотосинтетического аппарата даст нужный эффект. Вместе с тем для выращивания в условиях влагообеспеченности может вестись селекция на получение форм растений, обладающих повышенным фотосинтезом за счет низких значений листового (устыичного и кутикулярного) сопротивления. Типичным примером такого вида растения является подсолнечник, отличающийся к тому же достаточной засухоустойчивостью благодаря мощной корневой системе [23].

1.2. ГЕНОТИПИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ В ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ВИДОВ И СОРТОВ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Многими работами показано, что повышение продуктивности растений и агрофитоценозов в процессе селекции не связано с активизацией работы фотосинтетического аппарата. Напротив, увеличение размеров листовых пластинок пшеницы, вызванное укрупнением клеток мезофилла, привело к снижению значения P_0 вследствие уменьшения хлоропластного индекса листа [127], однако в процессе селекции удалось увеличить продолжительность периода активного функционирования

фотосинтетического аппарата. Поскольку резервы дальнейшего повышения потенциала зерновой продуктивности злаков за счет дальнейшей оптимизации стратегии распределения ассимилятов в растении в значительной мере исчерпаны, в настоящее время большое внимание уделяется изучению механизмов лимитирования фотосинтеза и поиску способов повышения его интенсивности.

Открытие C_4 -пути усвоения CO_2 показало, что в ходе эволюции высших растений возник механизм усвоения CO_2 , который по эффективности значительно превосходит C_3 -механизм. Известно, что C_3 -виды имеют высокое значение углекислотной компенсационной точки (около 50 мкл/л при температуре воздуха 20 °С), связанное с наличием у них фотодыхания, низкий угол наклона углекислотной кривой, обусловленный высоким внутриклеточным диффузионным сопротивлением, высокие значения насыщающей концентрации CO_2 над листом (в пределах 1000—2000 мкл/л вблизи температурного оптимума). У C_4 -видов величина Γ близка к нулю, что связано с отсутствием у них видимого фотодыхания, гораздо более низкое, чем у C_3 -видов, внутриклеточное диффузионное сопротивление, а насыщающие концентрации CO_2 лишь немного превышают естественную, которая в настоящее время составляет около 330 мкл/л. Интенсивность фотосинтеза листьев при естественной концентрации CO_2 у C_3 -видов гораздо ниже, чем у C_4 -видов, что, по существующим представлениям [128], связано в основном с потерями вновь усвоенной углекислоты в процессе фотодыхания (R_1). Но с повышением концентрации CO_2 до оптимума интенсивность их фотосинтеза при высоких интенсивностях ФАР и оптимальной температуре возрастает в 2—4 раза до значений, превосходящих этот показатель у C_4 -видов [23]; при этом существенно возрастает и температурный оптимум фотосинтеза (до 35—40 °С). Значительный интерес представляют открытые несколько позже промежуточные C_3 — C_4 -типы растений, отличающиеся от C_3 -видов редуцированным фотодыханием и несколько более высоким значением интенсивности фотосинтеза [24].

Параметрами световой кривой истинного фотосинтеза являются угол наклона и плато световой кривой. Предложена следующая формула [245], преобразующая связь между интенсивностью фотосинтеза и плотностью потока ФАР (1) в линейную:

$$\lg P = k_1 I^{-1} + k_2. \quad (1)$$

На 20 сортах риса показано, что коэффициент k_1 в этом уравнении варьирует в пределах от —6,5 до —2,8, причем его значение ниже для сортов, выведенных для культивирования в более высоких широтах.

При изучении генотипических различий в свойствах фотосинтетического аппарата необходимо, однако, обратить внимание также на параметры, характеризующие скорость его старения, устойчивость к увеличению оптической плотности ценоза и воздействию стрессовых факторов. Например, для описания снижения значения P_0 от момента достижения его максимума нами [90] была предложена следующая формула:

$$P_0(\tau) = P_0(\tau_0) \exp\left(-k_2 \frac{\tau_i - \tau_0}{\tau_i - \tau_m}\right), \quad (2)$$

где τ_0 , τ_m — момент достижения максимума ρ_0 и начала отмирания листа (в днях появления листовой пластинки); τ_l — возраст листа; k_2 — константа скорости старения листа.

При обнаружении генотипических различий в интенсивности фотосинтеза можно оценивать их значимость для продуктивности хотя бы путем сравнения суточных сумм газообмена генотипов в одинаковые периоды развития растений при оптимальном листовом индексе, измеренных непосредственно или рассчитанных по математической модели фотосинтеза растительного покрова, учитывающей онтогенетический ход активности фотосинтетического аппарата листьев разных ярусов.

1.3. ВЗАИМОСВЯЗЬ ФОТОСИНТЕЗА И ПРОДУКТИВНОСТИ У C_3 - И C_4 -РАСТЕНИЙ

Из изложенного выше следует, что неоднозначность взаимосвязи продуктивности и генетически детерминированным уровнем активности фотосинтетического аппарата во многих случаях обуславливается различной стоимостью (прежде всего по белку) формирования и поддержания фотосинтетического аппарата. Открытие C_4 -механизма усвоения CO_2 предоставило возможность сравнительного изучения этой взаимосвязи с использованием C_3 - и C_4 -видов растений как модельных объектов, существенно отличающихся по интенсивности фотосинтеза листьев при световом насыщении, но сходных по затратам на формирование и поддержание фотосинтетического аппарата.

Одну из первых работ по сравнительному анализу эффективности фотосинтеза C_3 - и C_4 -видов на разных уровнях организации, от биохимического до ценотического, выполнил Гиффорд [33]. Он сделал вывод о том, что гораздо более высокая эффективность C_4 -механизма усвоения CO_2 проявляется лишь на уровне первичных реакций карбоксилирования, различие между этими видами значительно снижается уже на тканевом уровне и практически исчезает на уровне ценоза, так как максимальные скорости роста биомассы одинаковы в ценозах C_3 - и C_4 -растений. Мантис [191] показал, что вывод Гиффорда об отсутствии различий между C_3 - и C_4 -видами по максимальной скорости роста биомассы в ценозах является ошибочным. По приведенным им данным, этот показатель равен 50—54 г/(м² · сут) у C_4 -видов и 34—39 г/(м² × сут) — у C_3 -видов. Мантис также построил зависимость биологического урожая от продолжительности вегетации и рассчитал средние за вегетацию значения максимальной скорости роста, которые равны 13 и 22 г/(м² · сут) соответственно для C_3 - и C_4 -видов а КПД ФАР за вегетацию равны соответственно 1,4 и 2,0 %.

Следует, однако, сказать, что температурные оптимумы фотосинтеза C_3 - и C_4 -растений существенно различны (20—25 и 30—35 °С), поэтому сравнение их корректно производить лишь в оптимальных для обоих типов растений температурных условиях. Близкие к этим данным значения максимальной скорости роста в ценозах C_3 - и C_4 -видов при оптимальных для обоих типов растений температурных условиях приведены также в нашей работе [25] (30—35 и 50—60 г/(м² · сут) соответственно для C_3 - и C_4 -видов) и работе Мурата [195] (20—50 и 50—60 г/(м² · сут)).

Мурата установил тесную, единую для обоих типов растений зависимость максимальной скорости роста от интенсивности фотосинтеза при световом насыщении ($r = 0,886$) следующего вида:

$$Y = -0,0548P_0^2 + 1,137P_0 + 4,702. \quad (3)$$

Были [25] получены следующие уравнения для расчетов биологического урожая (в ц/га сухой биомассы) агрофитоценозов культур с C_3 - и C_4 -фотосинтезом:

$$Y_6(C_3) = (0,086L_m Gn)^{1,43}, \quad (4)$$

$$Y_6(C_4) = 0,024L_m n (\Sigma Q - 0,5) G, \quad (5)$$

где L_m — максимальная величина листового индекса ценоза; n — продолжительность вегетации (в днях от всходов); ΣQ — сумма ФАР, Вт/м², за период со среднесуточной температурой выше 10 °С; G — показатель, учитывающий зависимость средней за вегетацию чистой продуктивности фотосинтеза ценоза от L_m , равный

$$G = 0,25 + 1,7 [\exp(-0,274L_m)]. \quad (6)$$

Анализ данных на основании этих уравнений показывает, что агрофитоценозы культур с C_4 -фотосинтезом способны создавать больший урожай биомассы за более короткие сроки вегетации, но лишь на широтах южнее 55° (данные для европейской части СССР).

В целом следует сказать, что эффективность работы фотосинтетического аппарата растительного покрова в период максимума активности фотосинтеза и листового индекса очень высока; КПД падающей ФАР в этот период достигает 6—8 %. Однако только растительный покров, сохраняющий листовой индекс вблизи оптимальных значений в течение всего термически благоприятного периода года, имеет КПД ФАР, приходящей за этот период, равный 5—6 %. У целого ряда важнейших сельскохозяйственных культур период высокоэффективной работы единицы площади ценоза весьма непродолжительный, у зерновых культур велики потери углерода на темновое дыхание, у таких культур, как сахарная свекла, на отмирание ботвы. Поэтому потенциальный урожай и значения КПД ФАР за теплый период года у них невысоки.

КПД ФАР, приходящей за теплый период года, в расчете на хозяйственный урожай составляет для кукурузы при урожае 100 ц/га 1,1 %, для пшеницы при урожае зерна 50 ц/га — около 0,5 %, для сахарной свеклы при урожае сухой массы корнеплодов 175 ц/га — 1,9 %. Средняя в мире урожайность пшеницы составляет 20 ц/га, кукурузы — 35 ц/га, что соответствует значениям КПД ФАР за теплый период года соответственно 0,2 и 0,4 %.

Практически существующий потенциал продуктивности часто не реализуется даже там, где весь комплекс нерегулируемых факторов (свет, температура и, во многих случаях, вода) является достаточно благоприятным. Приводятся уровни урожайности в пересчете на зерно при различных способах выращивания сельскохозяйственных культур и площади пашен к их общей площади в мире, на которых эти способы применяются (табл. 1) [110]. Из этого следует, что в мире пока

Таблица 1. Применяемые в мировой практике способы выращивания зерновых культур

Способ	Год создания	Урожай		% площадей пашен в мире
		т/га	% к потенциальному урожаю	
Улучшенный традиционный	1800—1900	2,0	17—35	35
Умеренно технологичный	1900—1950	3,0	35—55	10
Высокотехнологичный	1950—1975	5,0	55—75	10
Специализированный	1975—1985	8,0	75	—

преобладают экстенсивные способы растениеводства. По таким культурам, как пшеница, кукуруза, средний уровень урожайности в нашей стране ниже мирового уровня. Это объясняется во многом распылением материальных средств при выращивании на огромных площадях таких фотосинтетически несовершенных культур, как колосовые злаки.

1.4. ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ CO_2 В АТМОСФЕРЕ НА АКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА, РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ И ФИТОЦЕНОЗОВ

В оптимальных условиях освещенности и температуры интенсивности фотосинтеза листьев C_3 -растений при повышении концентрации CO_2 в атмосфере до 0,10—0,20 % возрастает в 2—4 раза. Это свойство C_3 -видов, установленное в кратковременных измерениях газообмена листа при разных концентрациях CO_2 , дает уникальные возможности изучения взаимодействия фотосинтеза и роста в системе целого растения, влияния избытка ассимилятов на активность и свойства фотосинтетического аппарата, взаимосвязи интенсивности фотосинтеза и продуктивности, в экспериментах с длительным выращиванием растений в атмосфере с повышенным содержанием углекислого газа. Однако постановка таких опытов требует современных технических средств (газометрической аппаратуры и камер с регулируемым газовым составом и микроклиматом), поэтому до недавних пор работы такого плана практически отсутствовали.

Интерес к проблеме CO_2 резко усилился с конца 1960 — начала 1970-х гг., после того как по данным длительной непрерывной регистрации содержания CO_2 в атмосфере в обсерватории Мауна Лоа на Гавайских островах был достоверно установлен тренд в сторону его неуклонного повышения [104]. Если в доиндустриальную эпоху (в середине прошлого века) концентрация CO_2 в атмосфере Земли по существующим оценкам составляла около 290 мкл/л, то в настоящее время она уже несколько превышает 330 мкл/л, а при сохранении современного тренда примерно к 2025 г. это значение может удвоиться.

Главной причиной постепенного повышения содержания углекислого газа в атмосфере Земли является выделение громадных количеств углекислоты при сжигании ископаемого топлива, масштабы использования которого продолжают возрастать. Однако заметную роль играет;

по-видимому, и сокращение площадей лесных массивов, являющихся мощными потребителями углекислого газа. Показано, что общая годовая продуктивность растительности суши составляет около $52,8 \times 10^9$ т углерода (продуктивность морей и океанов 24,8 т), из них леса усваивают свыше $33,0 \cdot 10^9$ т, а на долю агрофитоценозов приходится лишь $4,2 \cdot 10^9$ т [243].

Поскольку углекислый газ имеет интенсивные полосы поглощения в инфракрасной части спектра оптического излучения, ожидается, что столь резкое изменение газового состава атмосферы неизбежно приведет к изменению климата Земли. Согласно расчетам усиление «оранжерейного эффекта» под влиянием удвоения концентрации CO_2 может вызвать повышение температуры на поверхности Земли от 0,7 до 9,6 °С, хотя имеются и более осторожные оценки [155]. Так как от концентрации CO_2 зависит фотосинтез растений и, прежде всего, превалирующих на Земле C_3 -видов, повышение ее в атмосфере Земли не может не оказать глобального влияния и на растительность. Не касаясь здесь первого вопроса, остановимся лишь на втором.

Серьезность проблемы « CO_2 и растительность» подчеркивается тем, что правильное предсказание реакции растений на повышение содержания углекислого газа в атмосфере важно для будущей продовольственной и энергетической политики государств [119]. Если в результате ожидаемого изменения газового состава атмосферы произойдет увеличение продуктивности и сельскохозяйственных культур и естественных растительных сообществ, прежде всего лесов, то это приведет к повышению продовольственных и энергетических ресурсов человечества. Виттвер [241] считает, что необходимо найти пути наиболее эффективного использования этого естественного фактора для повышения продуктивности сельского хозяйства.

Департамент энергии США в 1980 г. предложил первую научную программу по изучению влияния повышенных концентраций CO_2 на растительность [235]. В Афинах в 1982 г. была проведена международная конференция с участием 130 ученых разных стран, которые подытожили имеющиеся данные о влиянии концентрации CO_2 на фотосинтез, метаболизм углерода, рост, развитие и другие физиологические процессы в растениях, наземные и водные экосистемы и т. д. [168].

В 1984 г. в США утверждена Национальная исследовательская программа [236]. В ней поставлены задачи изучения влияния повышенных концентраций CO_2 :

- 1) на важнейшие физиологические процессы в растениях;
- 2) на показатели продуктивности и урожайность сельскохозяйственных культур.
- 3) на состав и продуктивность экосистем через различные реакции отдельных видов на повышение содержания CO_2 , что определяет изменение их конкурентоспособности, а также через изменение запасов углерода в экосистеме.

Особое значение в данной программе придается разворачиванию фундаментальных физиологических исследований по выяснению механизмов реакции растений на повышение содержания углекислого газа в атмосфере и влияния этого фактора на устойчивость растений к дей-

ствию стрессовых условий (засухе, повышенным температурам и т. д.). В качестве важнейшей задачи ставится разработка математических моделей для предсказания реакции полевых и экосистем на повышение уровня CO_2 . От характера реакции растительности на повышение содержания CO_2 будет, в свою очередь, зависеть и величина самого тренда; недостаточно ясна роль океанов в поглощении добавочных количеств углекислоты, выбрасываемых в атмосферу индустрией.

К настоящему времени в опытах с длительным выращиванием растений в атмосфере с различным содержанием CO_2 изучено свыше 100 видов представителей не только культурной, но и дикой флоры [99, 102, 114, 119, 139, 144, 146—148, 150, 152, 156—158, 159, 164, 168—170, 182—185]. В [192, 199, 200, 203, 211—215, 223, 226, 227, 232, 243 и др.]. В число изучаемых видов часто входят и C_4 -растения, хотя слабая реакция их фотосинтетического аппарата на повышение концентрации CO_2 известна. Однако совместное изучение C_3 - и C_4 -видов имеет особый смысл в тех случаях, когда задачей ставится выяснение влияния концентрации CO_2 на межвидовую конструкцию, например культурных и сорных растений в агрофитоценозах [201, 212] или на состав экосистем [223].

Во многих ранних работах главное внимание уделялось установлению конечного эффекта обогащения атмосферы углекислотой — влияния его на общую и хозяйственную продуктивность, зачастую в слабоконтролируемых условиях, например в теплицах, газовый состав которых периодически нарушался вследствие их вентилирования в жаркие дни [164]. Многие физиологические исследования выполнены при экспозиции растений в условиях заданных уровней CO_2 в течение лишь небольшой, обычно начальной, части вегетационного периода [102, 147, 158, 182] либо в периоды до и после цветения [144]. Наиболее обстоятельные физиологические исследования, охватывающие весь вегетационный цикл растений, начали проводиться лишь в последние годы [184, 214, 215]. Наблюдается расширение внимания к изучению влияния повышенных концентраций CO_2 на устойчивость растений к стрессовым воздействиям, к температурному [168] и особенно водному стрессу [192, 226].

Прогрессом в технике экспериментов рассматриваемого плана явилось создание открытых сверху кондиционируемых камер с регулируемым газовым составом, устанавливаемых непосредственно в полевых условиях [215]. Это позволяет существенно повысить репрезентативность данных физиологических экспериментов в атмосфере с различным содержанием CO_2 применительно к растительности, произрастающей в естественных условиях, прежде всего, по световому режиму. Камера этой конструкции имеет высоту 2,4 м, диаметр 3,0 м и состоит из алюминиевого каркаса, обтянутого с боков прозрачной пленкой. Во время опытов в камере круглосуточно поддерживается заданная концентрация CO_2 путем непрерывного вентилирования ее воздухом с объемной скоростью 1,06 м³/с, с заданным содержанием углекислого газа, создаваемым подачей чистой углекислоты из контейнера вместимостью 12,7 т.

При выращивании растений в различных концентрациях CO_2 установлено, что оптимальное содержание углекислого газа в воздухе

для C_3 -видов составляет около 1000 мкл/л [141, 159, 161, 168, 182, 215, 242]. Эта величина подтверждается данными изучения углекислотных кривых фотосинтеза листьев C_3 -растений в кратковременных экспозициях, согласно которым некоторое увеличение интенсивности фотосинтеза происходит еще и в пределах 1000—2000 мкл/л, однако только при повышенных интенсивностях фотосинтетически активной радиации (ФАР) [23, 90]. Поэтому в исследованиях влияния концентрации CO_2 на продукционный процесс и продуктивность обычно задаются пределы ее варьирования от 330 до 1000 мкл/л.

В настоящее время уже не вызывает сомнения то, что обогащение атмосферы углекислым газом увеличивает общую и хозяйственную продуктивность C_3 -видов растений вследствие усиления их фотосинтеза. Противоречивые данные получены по реакции на этот фактор C_4 -растений, фотосинтез которых слабо отзывается на повышение концентрации CO_2 , однако отмечены случаи существенного повышения продуктивности под влиянием обогащения CO_2 и у этих видов.

Обстоятельный статистический анализ имеющихся работ, посвященный изучению влияния повышенных концентраций CO_2 на продуктивность сельскохозяйственных культур и некоторых представителей естественной растительности, выполнил Кимбалл, используя данные 70 публикаций [164]. Часть из них характеризует хозяйственную продуктивность культурных растений, остальные — влияние обогащения CO_2 в течение определенного периода времени (в течение 21—57 дней для культурных видов и от 35—45 дней до 12 мес. для видов естественной травянистой и древесной растительности) на сухую биомассу растений. Для унификации результатов автор рассчитал отношения продуктивностей опытных (при обогащении углекислым газом) и контрольных растений (при нормальной концентрации CO_2). Для сельскохозяйственных культур, исключая цветковые растения, получены значения указанных отношений по хозяйственному урожаю, равные 1,23, 1,32, 1,42, 1,54 и 1,52 соответственно для плодовых овощных культур (огурец, томат и др.), C_3 -зерновых, листовых (типа салата), зернобобовых и корнеплодных культур, а по сухой биомассе в кратковременных экспозициях (21—57 дней) в среднем данное отношение составляло около 1,60. Сделан вывод, что удвоение концентрации CO_2 в земной атмосфере может привести к повышению продуктивности сельскохозяйственных культур в среднем на 33 %. Однако к этой оценке следует относиться достаточно критически, поскольку большинство опубликованных данных получено в условиях искусственного климата, на ограниченном числе видов, оценка сделана без учета вклада каждой культуры в мировые продовольственные ресурсы, а фактические пределы варьирования экспериментальных данных пока очень велики, причины которых остаются без достаточно удовлетворительного объяснения. Именно поэтому нужны системные физиологические исследования реакции растений на различные уровни содержания CO_2 в атмосфере для раскрытия лежащих в ее основе механизмов.

К настоящему времени накоплен экспериментальный материал, позволяющий судить о влиянии повышенных концентраций CO_2 в воздухе на фотосинтетический и листовой аппарат, химический состав био-

массы, параметры роста, распределение ассимилятов, морфогенез, скорость развития растений, показатели устойчивости к стрессовым условиям. Анализ их убеждает в том, что реакция C_3 -растений на повышенные концентрации CO_2 далеко не по всем показателям однозначна, а по некоторым даже противоречива. Установлено, что видовые различия в изменении отдельных показателей под влиянием данного фактора определяются, прежде всего, степенью детерминированности вегетативного роста [164].

Наиболее однозначной реакцией растений на длительное выращивание в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 являются увеличение площади их листовой поверхности, уменьшение отношения площади листьев к сухой массе растения (относительной площади листьев растения), возрастание относительной скорости роста сухой биомассы, но в основном только в начальный период вегетации, и значения чистой продуктивности фотосинтеза. У злаков в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 возрастает число боковых побегов [157], у таких видов, как соя, — число ветвей [214].

Наиболее характерной реакцией C_3 -растений на повышение содержания CO_2 в атмосфере является существенное увеличение площади листовой поверхности. Однако величина данного эффекта значительно варьирует и определяется степенью детерминированности вегетативного роста у изучаемого генотипа, густотой стояния растений и факторами среды.

Как отмечалось выше, недетерминированные виды при свободном размещении растений (вне ценотического взаимодействия) обладают большим потенциалом роста площади листьев и, следовательно, утилизации избытка ассимилятов в ростовых процессах. Увеличение площади листовой поверхности у этих типов растений осуществляется преимущественно за счет увеличения количества листьев благодаря образованию дополнительных боковых побегов [157, 227] или ветвей [214]. У детерминированных видов дополнительный рост площади листьев растения при избытке ассимилятов связан в основном с увеличением размеров отдельных листовых пластинок, поэтому и эффект обогащения CO_2 на площадь листовой поверхности у них слабее, чем у недетерминированных видов, [192, 200]. Взаимное влияние концентрации CO_2 и ценотического взаимодействия на листовой аппарат пока специально не изучалось, хотя это чрезвычайно важный аспект проблемы «растения и CO_2 ». Различие между недетерминированными и детерминированными видами, очевидно, нивелируется по мере увеличения густоты стояния растений и листового индекса до значений, при которых суточные расходы углерода на дыхание приближаются к дневным суммам поглощенного при фотосинтезе углерода, влияние обогащения CO_2 на площадь листовой поверхности при этом, несомненно, будет ослабевать.

Показано [192], что влияние CO_2 на площадь листьев существенно зависит от температурного режима выращивания растений. Площадь листьев подсолнечника на 30-й день после всходов под действием удвоения концентрации CO_2 (до 660 мкл/л) при температуре день/ночь 28/23 °C возрастала в 1,14, а при 19/14 °C — в 1,6 раза. Изучалась

реакция на повышение концентрации CO_2 у тринадцати C_3 - и трех C_4 -видов растений при свободном размещении в условиях постепенного иссушения почвы (без полива), наибольшее увеличение площади листовой поверхности растения в период достижения максимальной транспирации наблюдалось у люцерны (в 1,75 раза) и пшеницы (в 1,68 раза), наименьшее у клевера ползучего *Trifolium repens* L., имеющего строго детерминированный рост (в 1,36 раза), однако у хлопчатника, относящегося к недетерминированным видам, в этих же условиях отмечалось уменьшение площади листьев в 1,09 раза. Напротив, у кукурузы, сорго и амаранта C_4 -видов площадь листьев возрастала соответственно в 1,40, 1,29, и 1,15 раза. На результаты опытов несомненное влияние оказало более сильное торможение роста листьев водным дефицитом на контроле и, по-видимому, видовая специфика реакции растений на нарастание водного стресса при различных концентрациях CO_2 .

По данным Мауни и др. [187], после 12-недельного выращивания при 660 мкл/л CO_2 площадь листьев растений хлопчатника, сои, подсолнечника и сорго возросла к контролю (330 мкл/л CO_2) соответственно на 91, 180, 142 и 15 %. У сильно кустистого полукарликового сорта яровой пшеницы в фазе цветения площадь листьев растения при 100 мкл/л CO_2 была в 2,23 раза больше, чем при 350 мкл/л CO_2 [227]. В опытах с растениями табака, выращиваемыми при концентрациях CO_2 400 и 1000 мкл/л при высоком и низком уровнях азотного питания, установлено, что величина эффекта концентрации CO_2 на площадь листьев не зависит от условий азотного питания, составляя в обоих случаях более 30 % к контролю [213].

Влияние концентрации CO_2 на листовой индекс ценоза менее изучено. Листовой индекс посевов сои, выращиваемых в камерах при естественной освещенности и температуре день/ночь 31/23 °С, составлял при 330 мкл/л CO_2 3,3, а при 800 мкл/л CO_2 — 6,0 [157], в другом опыте с соей в аналогичных условиях при 332 мкл/л CO_2 — 4,1, а при 910 мкл/л CO_2 — 5,9 [214]. В опытах с микроценозами пшеницы, выращиваемыми при естественной освещенности [134], летом листовой индекс на контроле (290 мкл/л CO_2) достигал 13, что намного превышает оптимум этого показателя, составляющий для посевов пшеницы 5—6, поэтому естественно, что повышение концентрации CO_2 на 150 мкл/л практически не оказывало влияния. В зимних опытах значения листового индекса на контроле и опыте были равны соответственно 8 и 11, что также превышало оптимум.

Несмотря на увеличение площади листовой поверхности растения, обогащение атмосферы углекислотой приводит к значительному уменьшению площади листьев к сухой массе растения — относительной площади листьев растения (показателя «Leaf area ratio» — LAR). У сои этот показатель снижался в 1,3 раза с повышением концентрации CO_2 от 330 до 600 мкл/л, а в пределах 600—900 мкл/л CO_2 эффект отсутствовал [214]. Отмечалась аналогичная зависимость от концентрации CO_2 удельной поверхностной плотности листьев (УППЛ). В опытах с пшеницей в фазе цветения относительная площадь листьев растений при 1000 мкл/л CO_2 была в 1,23 раза ниже, чем при 350 мкл/л CO_2 , у проростков пшеницы при свободном их размещении — в 1,09 раза

[199], у *Desmodium Paniculatum* на 33-й день после всходов этот показатель был ниже, чем на контроле (350 мкл/л CO_2), в 1,56 раза [244].

В то же время отношение массы листьев к массе растения (относительная масса листьев) является показателем, почти не зависящим от концентрации CO_2 [214, 227, 244], поскольку в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 обычно возрастает УППЛ. Поэтому, если известна зависимость последнего показателя от концентрации CO_2 , значения относительной площади листьев при различных концентрациях CO_2 с достаточной точностью можно оценивать, зная относительную массу листьев.

Важными макропоказателями роста являются чистая продуктивность фотосинтеза ($\Phi_{\text{чп}}$) и относительная скорость роста сухой биомассы растений (ОСР). Между относительной площадью листьев растения, ОПЛ и этими показателями существует следующее соотношение: $\text{ОСР} = \text{ОПЛ} \times \Phi_{\text{чп}}$.

Под влиянием обогащения атмосферы углекислотой во всех опытах отмечается повышение величины $\Phi_{\text{чп}}$, особенно значительное в начале вегетации. Так, у оси с повышением концентрации CO_2 от 330 мкл/л до 910 мкл/л CO_2 на второй неделе после всходов этот показатель увеличивался в 1,7 раза, на 7- и 12-й неделе в 1,25—1,40 раза, причем максимальный эффект отмечался при 600 мкл/л CO_2 . У пшеницы при 1000 мкл/л CO_2 на 15—20 день после всходов чистая продуктивность фотосинтеза была выше, чем при 350 мкл/л, в 1,50 раза, а на 20- — 47-й день — в 1,15 раза [227], быстрое снижение эффекта до нуля показано в исследованиях влияния обогащения CO_2 на ростовые параметры проростков пшеницы [199]. В начале вегетации установлено увеличение чистой продуктивности фотосинтеза под влиянием обогащения атмосферы углекислотой около 1,7 раз у редиса [3], риса и сои [158], а у сои и канатника Теофраста *Abutilon theophrasti* на 24—45-й день после всходов — в 1,34—1,35 раз [201]. У C_4 -видов при этом проявлялось лишь незначительное увеличение [158] либо снижение данного показателя [201].

Увеличение чистой продуктивности фотосинтеза в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 свидетельствует об усилении фотосинтеза C_3 -видов растений в этих условиях. Снижение эффекта обогащения CO_2 на этот показатель в течение онтогенеза может обуславливаться постепенным ингибированием активности фотосинтетического аппарата избытком ассимилятов. Однако не менее важную роль играет и снижение средней интенсивности фотосинтеза листьев растения вследствие их взаимного затенения, а также повышение расходов на дыхание поддержания [23].

Относительная скорость роста сухой массы растений (ОСР) является показателем активности ростовых процессов и постепенно снижается в течение вегетации [23]. Установлено, что этот показатель очень чувствителен к повышению концентрации CO_2 в начале вегетации, однако в последующий период различие между опытными и контрольными растениями довольно быстро исчезает [3, 199, 214, 215, 244]. У сои на второй неделе после всходов при 910 мкл/л CO_2 значение ОСР было выше, чем при 332 мкл/л CO_2 , в 1,67 раза, а уже на седьмой неделе различие отсут-

ствовало. В опытах с пшеницей выравнивание растений по этому показателю происходило на 10-й день [199], в опытах с *Desmodium paniculatum* — на 22—33-й день [244].

В исследованиях проростков семи видов C_3 - и C_4 -растений при экспонировании их в атмосфере с различным содержанием CO_2 в течение 8—20 дней установлена высокая положительная корреляция между значениями ОСР при 350 мкл/л CO_2 и других концентрациях CO_2 [157]. Однако Макдовелл [182] на проростках пшеницы показал, что существует предельная величина относительной скорости роста, равная около 0,33 г/г сут, которая наблюдается при выращивании растений в условиях высокой освещенности, но естественной концентрацией CO_2 и путем обогащения атмосферы углекислотой ее повысить нельзя.

Одной из причин быстрого снижения эффекта повышения ОСР под влиянием обогащения атмосферы углекислотой является то, что, как уже отмечалось выше, этот показатель представляет собой произведение двух величин: F_{chl} и ОПЛ, каждая из которых уменьшается при повышении концентрации CO_2 и с возрастом растения. Однако главная причина — в уменьшении доли меристематических тканей на растении. Следует отметить, что, несмотря на выравнивание ОСР у растений при нормальной и повышенной концентрации CO_2 , абсолютные скорости роста массы сухого вещества у опытных растений остаются в два раза более высокими, чем у контрольных [214, 244]. Незначительное повышение ОСР под влиянием обогащения CO_2 отмечено и C_4 -растений [157].

Центральным, однако, является вопрос о реакции фотосинтетического и листового аппарата на длительную экспозицию растений в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 [47].

Мадсен [184] в исследованиях молодых растений томата показал, что при 1000 мкл/л CO_2 по сравнению с контролем (300 мкл/л CO_2) происходит существенное увеличение толщины листовых пластинок (до 1,5 раз) за счет увеличения размеров клеток столбчатой и губчатой паренхимы при снижении их количества на единице площади листа, где число устьиц уменьшалось. Наблюдалось снижение содержания в сухой биомассе листа хлорофилла, азота, зольных элементов и грубых волокон. Обогащение CO_2 не влияет на содержание хлорофилла в расчете на единицу площади листовой пластинки, но значительно уменьшает отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* [114]. О наличии генотипических различий в реакции листового аппарата на избыток ассимилятов свидетельствуют результаты изучения влияния концентрации CO_2 на два вида винограда [170].

В соответствии с классическими представлениями активность фотосинтетического аппарата при длительной экспозиции растений в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 должна падать, так как в этих условиях, особенно в начальный период, резко усиливается фотосинтез и образуются дополнительные количества углеводов, перегружающие хлоропласты. Проявлением избытка ассимилятов в растении является увеличение УППЛ и отношение массы корней к массе побега по сравнению с контролем. Это наблюдается во многих опытах с CO_2 , однако имеются и исключения [161], показывающие, что даже в атмосфере

с повышенным содержанием CO_2 в растениях не всегда возникает избыток ассимилятов.

Вместе с тем получены данные, подтверждающие представления об ингибировании фотосинтеза избытком ассимилятов в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 . Аоки и Ябуки [102] выращивали растения огурца при концентрациях CO_2 0,03, 0,12, 0,24 и 0,55 % при естественной освещенности в течение 24 дней в январе — феврале и 16 дней в августе. Они показали, что в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 активность фотосинтетического аппарата листьев постепенно падает и тем быстрее, чем выше содержание в атмосфере CO_2 . Так, при концентрации CO_2 0,12 % интенсивность фотосинтеза через 10 дней экспозиции снижалась до уровня контроля (0,03 % CO_2), а при более высоких концентрациях CO_2 она падала ниже контроля через 4—6 дней. Несмотря на это, приросты сухого вещества в конце сроков выращивания растений в атмосфере с содержанием 0,12 % CO_2 были в 2—2,5 раза выше, чем при 0,03 % CO_2 . Сильное ингибирование фотосинтеза под влиянием повышенных концентраций CO_2 показано в опытах с многолетним травянистым видом *Desmodium paniculatum* при экспозиции растений в течение 33 дней после всходов [244]. При этом снижение интенсивности фотосинтеза опытных растений (при 0,10 % CO_2) по сравнению с контролем (0,035 % CO_2) наблюдалось не только при высоких, но и низких интенсивностях фотосинтетически активной радиации (ФАР), при нормальной и повышенной концентрациях CO_2 как у зрелых, так и растущих листьев. Тем не менее приросты сухого вещества на 22—33-й день после всходов у опытных растений были выше, чем у контрольных, в 1,9 раза. Можно было бы допустить, что, несмотря на ингибирование фотосинтеза, более интенсивный рост массы опытных растений обуславливался большей площадью листовой поверхности, чем у контрольных растений [47]. Однако к концу опыта разница по этому показателю составляла всего лишь 21 %, что не может объяснить различия в скоростях роста. Анализируя причины высокой чистой продуктивности фотосинтеза у опытных растений (в 1,4 раза в конце опыта), нельзя не заметить противоречия между данными по чистой продуктивности фотосинтеза, представляющей собой осредненное по растению и за сутки значение средней интенсивности фотосинтеза, листьев, и по интенсивности фотосинтеза, измеренной газометрически, что, по-видимому, объясняется какими-то погрешностями измерений.

Ингибирование фотосинтеза при экспонировании растений в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 может обуславливаться накоплением в листе избытка неструктурных углеводов. Мадсен [184] в опытах с молодыми растениями томата показал резкое возрастание содержания крахмальных зерен в хлоропластах. По данным Мадсена, в атмосфере с содержанием 0,10 % CO_2 концентрация крахмала в сухой массе листьев возрастает против контроля до 7 раз, растворимых углеводов (сахарозы и глюкозы) — в три раза, а крахмальные зерна заполняют практически весь объем хлоропластов, деформируя мембраны и прижимая их к клеточной стенке. Однако по данным этого автора, интенсивность фотосинтеза листьев опытных растений, измерен-

ная при 0,03 % CO₂, была такой же, как и у контрольных растений, а при 0,10 % CO₂ даже превышала контроль. При анализе данных о связи интенсивности фотосинтеза с содержанием в листе крахмала выясняется их противоречивость.

Однозначную связь этих показателей установили Нафziger и Коллер [197], которые регулировали содержание крахмала в листе, экспонируя 21-дневные растения сои в атмосфере с различным содержанием CO₂ в течение 12 ч. Резкое ингибирование фотосинтеза наблюдалось при увеличении концентрации крахмала в листе от 1,5 до 3,0 мг/см² вследствие повышения сопротивления мезофилла. У сахарной свеклы отмечалась зависимость с увеличением концентрации крахмала в листе от 0,35 до 0,60 мг/см² [188]. У баклажана при удалении цветков фотосинтез ингибировался избытком крахмала, а при удалении плодов — избытком сахарозы в листе (цит. по [99]). В опытах с хлопчатником, соей, подсолнечником, сорго, выращиваемых в теплице при 0,033 и 0,063 % CO₂, в листьях всех видов содержание крахмала в атмосфере с повышенным содержанием CO₂ возрастало, хотя и в разной степени, однако отрицательная корреляция интенсивности фотосинтеза с этим показателем установлена только для этой культуры ($r = 0,70$). У клевера ползучего, имеющего характеристики видов с жесткой детерминацией роста, при экспозиции в течение 37 дней в атмосфере с 0,10 % CO₂ интенсивность постепенно падала, а в атмосфере с 0,02 % CO₂, напротив, возрастала, вследствие чего к концу периода экспозиции различия между этими вариантами по интенсивности фотосинтеза практически исчезали [220]. При этом снижение интенсивности фотосинтеза в атмосфере с 0,10 % CO₂ сопровождалось резким (0,25—1,25 мг/см²) повышением содержания в листьях сахаров, а при 0,02 % CO₂ — резким (1,2 — до 0,2 мг/см²) снижением содержания в листьях крахмала.

Не установлено ингибирования фотосинтеза при выращивании пшеницы в атмосфере, содержащей 0,049 % CO₂ и 0,12 % CO₂ [161], а Хикелтон и Джолиф [147] в исследованиях фотосинтетического аппарата третьего настоящего листа томата, выращиваемого при 0,032 и 0,10 % CO₂, показали, что в атмосфере с повышенным содержанием CO₂ у молодых листьев существенно увеличивается интенсивность фотосинтеза, из-за уменьшения в основном внутриклеточного диффузионного сопротивления. При этом повышение активности фотосинтетического аппарата сопровождалось уменьшением углекислотной компенсационной точки и существенным снижением эффекта Варбурга, а также резким (до 7 раз) повышением активности рибулезобисфосфаткарбоксилазы (РБФК) и снижением активности гликолатоксидазы. Аналогичных изменений у более старых листьев не отмечалось.

О существовании значительных генотипических различий в реакции фотосинтетического аппарата на выращивание растений в атмосфере с повышенным содержанием CO₂ свидетельствуют результаты опытов с виноградом двух видов [170]: *Leea brumoniana* и *Vitis vinifera* L. Для подавления вирусных заболеваний растения выращивались при повышенных температурах (37—41 °C) и содержании CO₂ — 0,032 и 0,12—0,13 %. На 28-й день экспозиции у *L. brumoniana* активность

РБФК возрастала примерно на 25 %, а у *V. vinifera* уже на 14-й день, напротив, снижалась почти вдвое. Интенсивность фотосинтеза, измеренная при 0,032 % CO_2 , у листьев опытных растений первого вида была вчетверо выше, а у второго — вдвое ниже, чем у контрольных превышая, однако, контроль более чем в полтора раза при содержании CO_2 0,12 %. Эти различия обуславливались в основном различиями не в устьичном, а внутриклеточном диффузионном сопротивлении опытных и контрольных растений. В атмосфере с повышенным содержанием CO_2 у *L. bicolor* было почти вдвое выше содержание хлорофилла (0,96 против 1,88 мг/см²) и крахмала в листьях (1,3 против 12,02 мг/дм²), а также удельная поверхностная плотность листьев (193 против 370 мг/дм²), чем при 0,032 % CO_2 , однако толщина листовой пластинки при этом оставалась почти неизменной, тогда как у *V. vinifera* она увеличивалась вдвое.

Влияние повышенных концентраций CO_2 на активность РБФК и карбоангидразы изучали Портер и Гродзинский [211] в опытах с фасолью. По их данным, активность этих ферментов в молодых листьях одинакова у растений, выращиваемых при 0,032, 0,12 % CO_2 , а в старых листьях происходит их более быстрое падение во времени в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 , что указывает на ускорение старения листьев в этих условиях. В опытах с пшеницей, напротив, установлено замедление старения листьев у растений в атмосфере с 0,12 % CO_2 против контроля [161]. В листьях сои, выращиваемой при естественной освещенности в атмосфере 0,034, 0,045 и 0,80 % CO_2 , показано снижение активности РБФК на 22 %, но увеличение ее содержания в листьях на 20 % [99]. Не обнаружено влияния повышенных концентраций CO_2 на активность РБФК в опытах с редисом [3].

Интересные результаты получила Мери Пит с соавт. [204] в опытах с двудомным огурцом, которые показывают, что искусственным уменьшением размера «стока» можно полностью элиминировать эффект повышения продуктивности растений за счет обогащения атмосферы углекислым газом. В этой работе растения выращивались при густоте 10,8 шт/м², фотопериоде 12 ч, термопериоде 25/20 °С и умеренной плотности потока квантов, равной 500 мкЭ/(м² · с) в атмосфере 350 и 1000 мкл/л CO_2 . Цветки и все боковые побеги кроме одного, удалялись до 36-го дня после всходов, а затем, начиная с 44-го дня, цветки ежедневно опылялись. Поэтому были выделены время пересадки в фазе первого настоящего листа (16-й день), конец вегетативного роста (36-й день), цветение (43-й день) и период плодоношения (60-й день). В этом опыте, прежде всего, обращают на себя внимание большие значения листового индекса микроценоза, которые уже на 43-й день достигли около 7, в контроле и 5, 6, а на 60-й день составляли 10,0 в обоих вариантах. Максимальный эффект обогащения атмосферы углекислотой на рост массы вегетативных органов наблюдался в начале вегетации (в первые 16 дней) после всходов, когда общая сухая масса у опытных растений была больше, чем у контрольных, на 83 %, на 26-й день уже только на 11 %, а на 60-й день разница отсутствовала. У опытных растений в конце эксперимента отмечалась меньшая масса листьев при равном их количестве, но несколько большая масса корней и стеблей. Получена

практически одинаковая сырая масса плодов с одного растения в контроле и опыте, соответственно 1624 и 1614 г, при меньшем их количестве (8,1 против 9,0 у контрольных растений). Однако количество недоразвитых плодов на суббоковых побегах в опыте было больше в 3,5 раза чем в контроле. Объяснение этим данным можно получить на основе анализа результатов изучения физиологических параметров опытных и контрольных растений. Интенсивность фотосинтеза верхних, полностью развернувшихся листьев, измеренная при той концентрации CO_2 , при которой выращивались растения у контрольных растений, возростала в течение всего эксперимента, а у опытных резко падала через 42 дня после всходов. Поэтому в конце эксперимента этот показатель в атмосфере 977 мкл/л CO_2 был примерно вдвое ниже, чем в атмосфере 345 мкл/л CO_2 . Интенсивность же фотосинтеза, измеренная при 345 мкл/л, у растений, выращиваемых при 1000 мкл/л, была ниже, чем у контрольных, уже на 36-й день после всходов. У опытных растений наблюдалось более быстрое снижение активности РБФК в онтогенезе, которая в конце эксперимента была ниже, чем у контрольных растений, примерно в 2,5 раза, у опытных растений примерно втрое была ниже также активность карбоангидразы. В листьях опытных растений на протяжении всего эксперимента наблюдалось повышенное по сравнению с листьями контрольных растений содержание крахмала, которое достигло максимума (около 70 мг/г сырой массы против 17 мг/г сырой массы в контроле) на 44-й день, но в конце эксперимента снизилось почти до уровня контроля. У опытных растений уже на 36-й день начал проявляться некроз листьев с пожелтением их по краям и вдоль жилок и опадение в конце вегетации 1—2-х листьев.

Показано, что растения, выращиваемые при повышенной концентрации CO_2 и подвергаемые в течение довольно длительного времени с начала вегетации операциям по удалению точек роста и «стока», испытывали обусловленный избытком ассимилятов шок, вызвавший, по-видимому, нарушение фитогормонально-ингибиторного баланса растения и резкое ускорение его старения, шок, от которого растения не смогли оправиться в последующий период эксперимента. Можно предполагать, что подобный шок растения испытывают и после действия стрессовых факторов (например, водного стресса), вызывающих ингибирование ростовых процессов и накопление избыточных количеств ассимилятов в растении. Эти явления могут быть особенно характерны для генотипов, корневая система которых обладает малой буферной емкостью для утилизации избытка ассимилятов [23].

Сходный с влиянием повышенных концентраций CO_2 на соотношение источник — сток уровень фонда ассимилятов в растении и активность фотосинтетического аппарата можно получить путем хирургических воздействий на растения — частичной дефолиации или удаления репродуктивных органов в момент их появления [23, 47, 90]. Результаты выполненных нами опытов подобного рода с двумя монокарпическими видами растений, подсолнечником и кукурузой, во многом характерны [23, 90]. Они показывают, что одно и то же воздействие на растения — удаление их репродуктивных органов — вызывает неоднозначную реакцию фотосинтетического аппарата в системе целого растения в зави-

симости от особенностей генотипа. У подсолнечника удаление корзинок в момент ее образования вызывало стимуляцию фотосинтеза в начальный период (до семи дней) с последующим незначительным ингибированием; при этом наблюдалось увеличение продолжительности жизни листьев опытных растений. У кукурузы после удаления початка проявлялось глубокое ингибирование фотосинтеза и в то же время отмечалось резкое ускорение старения листьев. Обоснована связь этих свойств генотипов подсолнечника и кукурузы с пластичностью роста их корневой системы, способностью корневой системы утилизировать избыток ассимилятов. У подсолнечника масса корневой системы под влиянием удаления репродуктивных органов возрастала до 8 раз, а у кукурузы всего на 20 %. Поскольку в корневой системе синтезируются цитокинины, можно полагать, что у подсолнечника искусственно создаваемый избыток ассимилятов, вызывая усиленный рост корневой системы, смещает фитогормонально-ингибиторный баланс растения в сторону цитокининов, а у кукурузы со слабым ростом корневой системы этот эффект отсутствует. Эту особенность генотипов, несомненно, важно учитывать в опытах с повышенным содержанием CO_2 .

Данные о влиянии повышенного содержания CO_2 на продуктивность растений при различных уровнях освещенности показывает, что относительная величина эффекта обогащения атмосферы углекислотой выше при более низких освещенностях. Так, в опытах с пшеницей [183] сухая масса растений на единице площади ценоза при 490 мкл/л CO_2 была больше, чем при 290 мкл/л в 1,25 раза в летний период и в 1,5—1,6 раза зимой (в условиях почти в три раза более низкой освещенности). Соотношение зерновой продуктивности растений яровой пшеницы при 1200 и 400 мкл/л CO_2 составляло около 1,10 при плотности потока квантов 613—788 мкЭ/($\text{м}^2 \cdot \text{с}$) и 1,24 — при плотности 150—273 мкЭ/($\text{м}^2 \cdot \text{с}$) [161]. Эти результаты противоречат данным о зависимости от концентрации CO_2 интенсивности фотосинтеза, так как с понижением интенсивности ФАР уменьшаются насыщающие концентрации CO_2 [23]. Данное противоречие наглядно свидетельствует о том, что существуют различия в реакции процессов фотосинтеза и роста на повышение содержания углекислоты в воздухе. Более высокую эффективность обогащения CO_2 при низких интенсивностях ФАР можно объяснить тем, что при недостатке света в растении возникает дефицит ассимилятов, который в той или иной мере компенсируется усилением фотосинтеза в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 . Можно предполагать, что повышение концентрации CO_2 увеличивает и устойчивость растений к загущению в посевах. Крамер [168], однако, считает, что в сомкнутом ценозе, где свет, вода и минеральное питание в отдельности или совместно лимитируют скорость фотосинтеза, концентрация CO_2 , возможно, меньше влияет на рост, чем при свободном размещении растений. Это действительно так, если рассматривать рост отдельного растения, однако в практическом аспекте прежде всего интересует рост и продуктивность ценоза. Вопрос о влиянии концентрации CO_2 на ценозное взаимодействие растений, значение оптимального листового индекса пока не исследован и представляет важный аспект проблемы « CO_2 и растения».

Имеются лишь единичные работы, в которых изучалось влияние концентрации CO_2 на отток ассимилятов. В опытах, проведенных Хоу [150], растения томата предварительно выращивались при интенсивности ФАР 40 Вт/м^2 и концентрациях CO_2 350 (контроль) или 1000 мкл/л (опыт), а затем в течение 6 ч экспонировались при 7, 20, 40 и 130 Вт/м^2 и 350, 500, 700 и 1000 мкл/л CO_2 . По полученным данным установлена линейная связь скорости транспорта углерода (T) из седьмого зрелого листа со скоростью ассимиляции углерода (P), которая для контрольных растений выражалась формулой $T = 0,34P - 0,02$, а для опытных — $T = 0,41P + 0,13$, где свободные члены в правой части этих уравнений соответствуют значению T при $P = 0$. Видно, что при 6-часовой экспозиции в условиях, когда $P = 0$, у опытных растений транспорт ассимилятов из листьев продолжается, а у контрольных растений прекращается при $P = 0$. Следовательно, обогащение CO_2 стабилизирует отток ассимилятов и снабжение ими точек роста в варьирующих условиях освещенности. У клевера ползучего [220] при 200 мкл/л CO_2 отток ассимилятов из листьев в темноте был низкий, но возрастал с повышением концентрации CO_2 и содержания углеводов в листьях. Скорость оттока ассимилятов из листьев на свету незначительно возрастала с повышением концентрации CO_2 , в то время как уже при 350 мкл/л CO_2 содержание неструктурных углеводов (особенно крахмала) резко возрастало (до 150 мг/дм^2). Эти данные показывают, что продуцирование ассимилятов у изученных растений, взаимное затенение листьев у которых практически отсутствовало, намного превосходило потребности роста.

Весьма интересен вопрос о влиянии повышенных концентраций CO_2 на биологическое время растений. Поскольку в основе процессов развития старения лежат различные механизмы, реакции которых на факторы внешней среды неидентичны, нами предложена концепция двух категорий этого понятия: биологического времени развития и биологического времени старения [23].

Биологическое время развития определяется, главным образом, скоростью клеточных делений и в гораздо меньшей степени скоростью роста клеток растяжением, поэтому оно зависит, прежде всего, от температуры и лишь незначительно от водного режима и минерального питания растений. Вместе с тем известно, что на скорость развития растений существенно влияет световой режим: с повышением уровня освещенности она возрастает. Можно предполагать, что связь биологического времени развития с освещенностью осуществляется через уровень фонда ассимилятов, однако прямые доказательства отсутствуют. Поскольку концентрация CO_2 является эффективным фактором регулирования уровней фонда, выяснение ее влияния на скорость развития растений поможет понять механизмы биологического времени развития растений.

Выявлено, что повышение концентрации CO_2 незначительно влияет на скорость развития растений. Показано [185] ускорение инициации соцветий у пшеницы и подсолнечника всего на 1—3 дня при повышении концентрации CO_2 на 500 мкл/л против естественной, в то время как у сорго в этих же условиях развитие соцветий замедлялось на 7 дней.

У сорго [146] под влиянием повышенных концентраций CO_2 значительно замедлялась инициация цветения и незначительно уменьшалась у кукурузы, хлопчатника и подсолнечника. У *Pharbitis* повышенные концентрации CO_2 ускоряли цветение в условиях длинного дня, но замедляли на коротком дне [148]. Ускорение цветения под влиянием обогащения CO_2 отмечено у гороха [200]. Эти же условия не влияли на скорость появления листьев и побегов у пшеницы [185].

Эти немногочисленные данные позволяют предполагать, что уровень фонда ассимилятов незначительно влияет на скорость развития растений, поскольку от него слабо зависит скорость клеточных делений в меристематических тканях, а световой режим оказывает влияние через иные механизмы, возможно, через энергообеспеченность клеток. Однако эти вопросы нуждаются в специальном изучении. В то же время повышение концентрации CO_2 , по-видимому, оказывает прямое ингибирующее действие на развитие соцветий, а возможно, и на клеточное деление вообще.

Биологическое время старения определяется генетически заданной продолжительностью жизни клеточных структур, но зависит также от экзогенных факторов; температуры, в основном через температурную зависимость процессов дыхательного метаболизма, водного дефицита, недостатка элементов минерального питания и т. д. [47]. Избыток ассимилятов, вызывая нарушения в структуре хлоропластов, очевидно, способствует ускорению старения листьев. Однако, как показали результаты опытов с хирургическими воздействиями на растения, действие указанного фактора на биологическое время старения существенно зависит от способности корневой системы утилизировать избыток ассимилятов — свойство, определяющее характер изменений фитогормонально-ингибиторного статуса растений под влиянием внешних условий. Действие повышенных концентраций CO_2 на биологическое время старения неоднозначно еще потому, что избыток ассимилятов в этих условиях образуется далеко не всегда (например, при низкой освещенности, в оптически плотном ценозе).

Большое внимание в последние годы уделяется изучению влияния повышенных концентраций CO_2 на эффективность использования воды растениями (ЭИВ) — отношение расходов воды на транспирацию (E) к приросту сухого вещества. Это объясняется тем, что дефицит воды лимитирует продуктивность естественных экосистем и агрофитоценозов на огромных площадях земного шара, и без знания того, как влияет концентрация CO_2 на засухоустойчивость растений, нельзя правильно предсказать реакцию растительности Земли и посевов сельскохозяйственных культур на глобальное изменение газового состава атмосферы.

Установлено, что повышение концентрации CO_2 значительно увеличивает ЭИВ не только у C_3 -, но и у C_4 -видов [158, 188, 115]. Одной из причин этого является уменьшение устьичной проводимости с повышением концентрации CO_2 , другая причина — увеличение сухой биомассы растений. Примерно одинаковый эффект обогащения CO_2 на данный показатель у C_3 - и C_4 -растений объясняется тем, что, хотя продуктивность C_4 -видов обычно почти не возрастает с повышением концентрации CO_2 , однако у них намного сильнее увеличивается устьичное сопротив-

ление листьев, чем у C_3 -видов [23]. Вместе с тем показано, что, несмотря на существенное снижение интенсивности транспирации E в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 , значение E в расчете на растение или единицу площади ценоза остается почти без изменения вследствие увеличения площади транспирирующей поверхности [159, 192]. Кроме того, снижение устьичной проводимости и интенсивности транспирации приводит к повышению температуры листьев в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 на 1—2 °С, из-за чего величина E падает в меньшей степени, чем устьичная проводимость [159, 226].

Изучался рост [192] и ЭИВ у 16 видов, включая трех представителей C_4 -растений (амарант, сорго, кукуруза), в начальный период вегетации при постепенном истощении почвенной влаги в сосудах, которые не поливали после появления всходов. Показано, что у C_3 -видов в период от выходов до достижения максимума E ЭИВ при 700 мкл/л CO_2 в среднем на 76 % выше, чем при 350 мкл/л CO_2 , а за весь период опыта на 53 %. У C_4 -видов ЭИВ при естественной концентрации CO_2 был в 2—3 раза выше, чем у C_3 -видов, а под влиянием обогащения CO_2 она возросла на 22—53 % в первый период и на 44—60 % за весь срок. У подсолнечника эффект имел большую величину при температуре день/ночь 19/14 °С, чем при 28/23 °С.

В опытах с соей [159] листовой индекс микроценозов составлял при 330 мкл/л CO_2 3,3, а при 800 мкл/л — 6,0. Суточные суммы E равнялись в первом случае 339—363 моль H_2O/m^2 , во втором — 346—380 H_2O/m^2 . Эффективность использования воды (моль CO_2 /моль H_2O) составляла 2,97 при 330 мкл/л CO_2 и 5,42 при 800 мкл/л CO_2 , но у растений, выращенных при повышенной концентрации CO_2 , но на пять дней помещенных в атмосферу 330 мкл/л CO_2 , она равнялась 2,49, а у контрольных растений, временно помещенных в атмосферу с повышенным содержанием CO_2 , — 6,63.

В опытах с полукарликовой яровой пшеницей изучали влияние одного (через 10 дней после цветения) и двух последовательных циклов водного стресса (второй цикл — через 5 дней после прекращения первого цикла) на показатели продуктивности при 350 и 1000 мкл/л CO_2 [226]. Показано, что при развитии водного стресса при 1000 мкл/л CO_2 осмотический потенциал листьев падает быстрее, чем при 350 мкл/л CO_2 ; это обеспечивало сохранение их более высокого тургорного давления. В атмосфере с повышенным содержанием CO_2 продуктивность растений при водном стрессе была такой же, как у контрольных растений при оптимальной влагообеспеченности.

Установлено, что бобовые растения относятся к наиболее отзывчивым на обогащение атмосферы углекислотой представителям C_3 -видов [144]. Это вполне объяснимо, поскольку на симбиотическую азотфиксацию расходуется значительное количество ассимилятов, обуславливая их нехватку на ростовые процессы в атмосфере с естественным содержанием CO_2 . Показано возрастание фиксации молекулярного азота растениями сои под влиянием обогащения CO_2 (до пяти раз) [143]. У проростков люцерны, инокулированных активным штаммом ризобии, при низком содержании минерального азота в почве под влиянием повышенных концентраций CO_2 (1320 мкл/л) при высокой интенсивнос-

ти ФАР возрастали вдвое нитрогеназная активность, в четыре раза масса клубеньков, втрое — масса растений и вдвое — содержание в ней азота [179]. Однако при низкой интенсивности ФАР усиления симбиотической азотфиксации под влиянием обогащения CO_2 не наблюдалось.

Среди других эффектов CO_2 следует указать на некоторое снижение под влиянием обогащения показателя хозяйственной эффективности урожая сои [214] и повышение его у пшеницы [134, 226]; по-видимому, в зависимости от типа вегетативного роста — снижение содержания в семенах сои белка, но повышение содержания жиров [214].

У C_4 -видов реакция всех физиологических показателей на увеличение концентрации CO_2 намного ослаблена по сравнению с C_3 -видами, поэтому повышения их продуктивности под влиянием обогащения CO_2 обычно не наблюдается [201], однако в отдельных опытах оно было значительным: на 18 % у сорго [187] и на 60 % у кукурузы, выращиваемой в поле [215]. В последнем случае, как отмечают авторы, эффект повышения концентрации CO_2 мог усиливаться благодаря улучшению водного режима растений в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 , где снижается расход воды на транспирацию.

По мнению Идсо [155], увеличение эффективности использования воды растительностью под влиянием глобального повышения концентрации CO_2 в атмосфере может способствовать сильному изменению ее флористического состава, что вызовет ощутимый обратный эффект на климат Земли. Можно ожидать, что кроме увеличения засухоустойчивости повышение концентрации CO_2 вызовет увеличение устойчивости растений к повышенным температурам, засолению, эффективности симбиоза высших растений с микоризой в усвоении труднодоступного фосфора из почвы [241]. Однако рост продуктивности естественных экосистем может ограничиваться недостатком азота в почве.

Таким образом, в основе реакции растений на повышение концентрации CO_2 в атмосфере лежат весьма сложные физиологические механизмы, изученные еще недостаточно. Хотя эффект обогащения атмосферы углекислым газом на продуктивность C_3 -видов всегда положительный, однако его величина варьирует в широких пределах и определяется, прежде всего, степенью детерминированности вегетативного роста генотипа и внешними условиями (световым и температурными режимами, ценотическим взаимодействием растений и т. д.). Представления о том, что в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 происходит сильное ингибирование активности фотосинтетического аппарата и увеличение продуктивности в этих условиях обуславливается, главным образом, разрастанием площади листовой поверхности растений, основываются на данных, отражающих частные случаи реакции некоторых генотипов на обогащение CO_2 в специфических условиях выращивания растений, поскольку избыток ассимилятов в атмосфере с повышенным содержанием углекислого газа возникает не всегда. Несколько неожиданно то, что относительный эффект обогащения CO_2 на продуктивность оказывается выше при более низких интенсивностях ФАР, несмотря на то что с понижением интенсивности ФАР происходит уменьшение насыщающих фотосинтез концентраций CO_2 . Однако это лишь подтверждает неравнозначность реакций процессов фотосинтеза и роста на повыше-

ние концентрации CO_2 : недостаток ассимилятов при низкой освещенности отчасти компенсируется усилением фотосинтеза под влиянием повышения содержания углекислоты в воздухе. Недостаток ассимилятов в растениях возникает и при увеличении густоты их стояния в ценозе. Поэтому очень важно обратить внимание на изучение влияния концентрации CO_2 на устойчивость растений в ценозе и на значения оптимального листового индекса в агрофитоценозах. Следует также выяснить связь реакции фотосинтетического и листового аппарата растений на повышение концентрации CO_2 с пластичностью роста корневой системы. Можно предполагать, что существующие формы высших растений эволюционно адаптированы к относительно низкому фотосинтезу и для культивирования в атмосфере с повышенным содержанием CO_2 нужно создать новые формы, отличающиеся большей активностью процессов роста, оттока и запасаания ассимилятов в хозяйственно ценных органах.

Модели для оценок влияния повышения концентрации CO_2 на продуктивность пока слишком упрощенные, иногда [136] учитывается лишь влияние устьиц на поглощение CO_2 . Экспериментальные исследования в этой области внесут полезный вклад в развитие количественной теории физиологии целостного растительного организма.

1.5. ХАРАКТЕР ВЛИЯНИЯ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ НА ФОТОСИНТЕЗ, РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Среди нерегулируемых факторов среды произрастания растений, отклонение которых от оптимальных значений оказывает стрессовые воздействия на физиологические процессы, наиболее важную роль играют температура, влажность почвы и воздуха. В производственных условиях растения иногда испытывают стресс, связанный с отклонением от оптимума и регулируемых факторов, например с дефицитом элементов питания и, прежде всего, азота в почве.

Каждый из указанных стрессовых факторов имеет неспецифичность и специфичность воздействия на физиологические процессы. Неспецифичность их действия выражается в том, что чувствительность ростовых процессов к стрессу гораздо выше, чем процесса ассимиляции CO_2 . Вместе с тем клеточные деления зависят, прежде всего, от температуры, а растяжение клеток от водного дефицита, а также от обеспеченности азотом. Нами было показано [23], что скорость развития растений, биологическое время развития как процесс формирования новых структур, в основе которого лежит клеточное деление, зависит, главным образом, от температуры и незначительно от водного дефицита. Торможение процессов деления и растяжения клеток в период роста листьев приводит к сокращению площади листового аппарата, что является одной из главных причин снижения продуктивности растений в стрессовых условиях. Установлено [32], что торможение роста листьев, подвергшихся водному стрессу в ювенильном возрасте, вызывает значительное смещение во времени периода наступления максимума фотосинтеза в онтогенезе листа (примерно на 10 дней). В то же время водный стресс, так же как и температура, ускоряет старение завершив-

ших рост листьев. Нами показано [26], что от продолжительности жизни верхних листьев линейно зависит продолжительность периода налива зерна у пшеницы. Для учета специфики влияния факторов среды на формирование урожая зерна у колосовых злаковых следует выделить, по крайней мере, три периода: 1) кущения, когда детерминируется число боковых побегов; 2) колошения — цветения (в этот период наблюдается корреляция между озерненностью колоса и массой зачаточного колоса или всего побега); 3) налива, когда условия для продуцирования текущих ассимилятов и количество реутилизируемых веществ в вегетативной массе побега детерминируют массу 1000 зерен. Наиболее чувствительна зерновая продуктивность злаков к условиям в первые два периода. В опытах с сахарной свеклой установлено, что наиболее отрицательное влияние на продуктивность этой культуры оказывает кратковременная (в течение 7 дней) засуха в период максимума площади листьев (снижение массы корнеплодов на 50 %, сахаристости на 6—6,5 %). В естественных условиях существенным фактором, снижающим фотосинтез и продуктивность растений, является водный дефицит воздуха [59].

Большую роль в неспецифической устойчивости растений к стрессовым факторам играют корнелистовые взаимоотношения, определяющие водный режим растений, эффективность использования элементов минерального питания из почвы, фитогормонально-ингибиторный статус растения. Все эти факторы влияют, в конечном счете, на процессы роста и развития растений, активность фотосинтетического аппарата, продолжительность жизни листьев. Неспецифическая устойчивость растительного организма зависит также от буферной емкости вегетативных органов и корневой системы для утилизации избытка ассимилятов, возникающих в стрессовых условиях, когда подавляется рост.

ФОТОСИНТЕЗ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

2.1. МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ

Продуктивность — функция роста, а рост, в свою очередь, как процесс увеличения структурных элементов является функцией метаболических пулов клетки, ткани, органа, организма.

Метаболиты — пластический и энергетический материал для ростовых процессов, а следовательно, и для органогенеза, процесса формирования биологического и хозяйственного урожая. Оба эти процесса (рост и органогенез, а в конечном итоге и продуктивность растения) могут быть прослежены через поведение основных характеристик метаболических пулов: их уровень (величину), скорость обновления и компартментализацию. Следовательно, поведение метаболитов — индикатор физиологического состояния растения.

2.2. ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

Один из возможных путей повышения продуктивности растений состоит в увеличении активности фотосинтетического аппарата на фенотипическом и генотипическом уровнях с увеличением угла наклона и с выпрямлением световых кривых фотосинтеза [57]. Эта задача весьма сложна из-за сложной генотипической детерминированности фотосинтетического аппарата в виду того, что белки ферментативных систем как световой, так и темновой стадии фотосинтеза закодированы и в ядре, и в хлоропластах. Более доступным оказался путь обеспечения ассимилятами аттрагирующих органов за счет увеличения листовой поверхности. Быстрое использование ассимилятов на рост и развитие органов, и прежде всего фотосинтетического аппарата, считается признаком генотипа с высокой потенциальной продуктивностью [52].

Исследования интенсивности фотосинтеза у разных по продуктивности видов пшениц позволили заключить, что между продуктивностью и интенсивностью фотосинтеза нет тесной взаимосвязи [125].

Например, у диких видов рода *Triticum* и *Aegilops* обнаружена значительно более высокая скорость фотосинтеза единицы поверхности листа, чем у культивируемых видов [161]. Самая высокая интенсивность фотосинтеза листьев ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$) отмечена у *T. boeoticum* — 38, самая низкая у *T. spelta* — 22. Обычно более высокая интенсив-

ность фотосинтеза листьев наблюдается у озимых культур, чем у яровых, у диплоидов чем у тетра- и гексаплоидов.

Тенденция к превышению интенсивности фотосинтеза у мягкой пшеницы по сравнению с твердой была показана в период старения флагового листа [182]. При сравнении более близких генотипов отмечается, что продуктивные формы обладают большей интенсивностью фотосинтеза, особенно в репродуктивный период [35].

Для анализа связи между фотосинтезом и продуктивностью мы изучали интенсивность фотосинтеза флаговых листьев у различных по продуктивности сортов яровой пшеницы, выведенных в Украинском научно-исследовательском институте растениеводства, селекции и генетики им. В. Я. Юрьева. В число исследуемых сортов входили: Харьковская 2 и Харьковская 93 — соответственно более продуктивный и менее продуктивный сорта мягкой пшеницы, Харьковская 46 и Народная — более продуктивный и менее продуктивный сорта твердой пшеницы, а также вид *T. dicoccum* (полба). Растения выращивали в вегетационном домике в сосудах вместимостью 8 кг сухой почвы по 14—15 растений на сосуд в начале опыта и 5—8 в конце с добавлением полной смеси Кноппа.

Установлено (рис. 3), что более урожайные сорта Харьковская 2 и Харьковская 46 имеют более высокую скорость фотосинтеза флагового листа, чем менее урожайные сорта. При этом сорт Харьковская 2 превосходит сорт Харьковская 93 в фазе цветения, а Харьковская 46 сорт Народная в фазе молочной спелости. Полба, отличающаяся самой низкой продуктивностью, занимала по интенсивности фотосинтеза промежуточное положение между мягкими и твердыми пшеницами.

Слабую связь между продуктивностью растений и скоростью ассимиляции углекислоты единицей поверхности листа можно объяснить, с одной стороны, тем, что потребность в ассимилятах обеспечивается за счет экстенсивной характеристики фотосинтетического аппарата — увеличения листовой поверхности, с другой стороны, в сложном интегральном продукционном процессе фотосинтез только иногда бывает лимитирующим фактором. Обладая определенной автономией и меньшей чувствительностью к неблагоприятным факторам, чем ростовые процессы, фотосинтетический аппарат за световой период, как правило, производит больше ассимилятов, чем может быть использовано в темновой период. Это видно из данных по незначительным изменениям содержания крахмала в листьях между утренними и вечерними часами (данные будут представлены ниже). Однако существует связь продуктив-

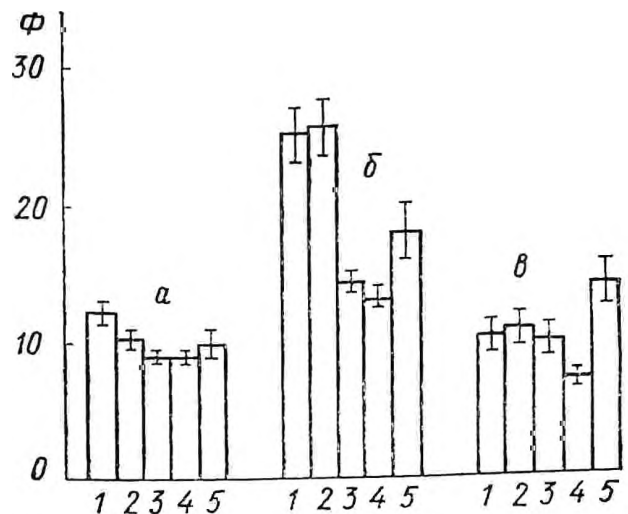


Рис. 3. Интенсивность фотосинтеза Φ , $\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$ флаговых листьев пшениц различной продуктивности в фазах колошения (а), цветения (б), и восковой спелости (в):

1 — Харьковская 2; 2 — Харьковская 93; 3 — Харьковская 46; 4 — Народная; 5 — *T. dicoccum*

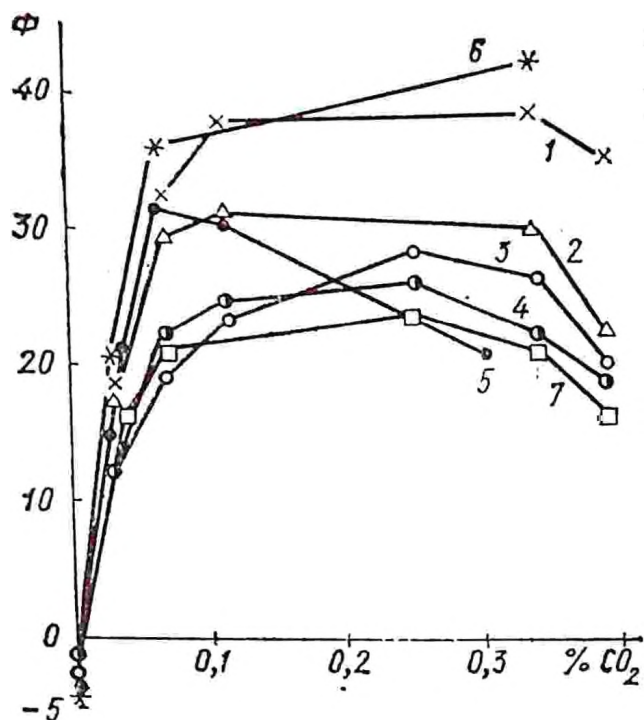


Рис. 4. Интенсивность фотосинтеза Φ , мг $\text{CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$, флаговых листьев пшениц различной продуктивности при различной концентрации углекислоты:

1 — Харьковская 2; 2 — Харьковская 93; 3 — Харьковская 46; 4 — Народная; 5 — *T. dicoccoides*; 6 — *T. dicoccum*; 7 — *T. turgidum* освещенность 350 Вт · м⁻²

ний пшеницы в межвидовом аспекте подобная тенденция не наблюдалась (рис. 4). Наиболее продуктивный вид *T. turgidum* имел самый низкий потенциальный фотосинтез, а отличающаяся наименьшей продуктивностью полба *T. dicoccoides* обладала самой высокой интенсивностью потенциального фотосинтеза.

Различия между видами в интенсивности потенциального фотосинтеза (измеренной при концентрации CO_2 0,04—0,10 % и интенсивности ФАР около 100 Вт/м² меньше, чем в интенсивности фотосинтеза при естественной концентрации CO_2 [5].

Такая же закономерность наблюдалась для фотохимических стадий фотосинтеза: у высокопродуктивного сорта пшеницы выше потенциальные возможности электронтранспортной цепи фотосинтеза [10], более интенсивный процесс фотофосфорилирования [73], более эффективна работа сопрягающего фактора [11]. Все эти характеристики световой стадии фотосинтеза потенциальные, так как определяются *in vitro* в подобранных оптимальных условиях.

Таким образом, в процессе отбора продуктивных форм произошли изменения как наблюдаемого так и потенциального фотосинтеза.

При исследовании особенностей фотосинтеза у разных по продуктивности форм необходимо обращать внимание не только на интенсивность процесса, но и на регуляцию, работу отдельных биохимических цепей (поточков углерода). Изменение интенсивности фотосинтеза можно представить как изменения либо скорости превращения компонентов цикла восстановления углерода, либо их уровней. Представлены результаты

ности растений не только с наблюдаемой, но и потенциальной интенсивностью фотосинтеза. При сравнении интенсивности потенциального фотосинтеза, измеренной в условиях насыщающей концентрации CO_2 (0,5—1,0 %), интенсивности ФАР около 150 Вт/м² и температуре 25 °С, сорта яровой пшеницы Ленинградка, Дружба, Заря, Московская 35 более поздней селекции отличались повышенными показателями по сравнению со стародавними сортами Двина, Новинка, Вятка 12, Крохинская (средние уровни 39,1 и 35,2 мг $\text{CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч}^{-1})$ соответственно [6]). Наши исследования также показали, что более продуктивные формы (сорта) имеют более высокую интенсивность потенциального фотосинтеза (Харьковская 2 и Харьковская 46 по сравнению с Харьковской 93 и Народной) (рис. 4). При сравнении интенсивности потенциального фотосинтеза с продуктивностью расте-

Таблица 2. Интенсивность фотосинтеза и суммарный уровень углерода метаболитов цикла Кальвина в листьях пшениц разной продуктивности

Вид (сорт)	Интенсивность фотосинтеза		Суммарный уровень углерода метаболитов мк моль С/г сырой массы
	мкмоль CO ₂ /(г сырой массы · ч)	мкмоль CO ₂ /(мг хлорофилла · ч)	
Харьковская 2	63,2	20,6	0,81
Харьковская 93	45,6	13,3	0,26
Харьковская 46	64,4	21,8	1,20
Народная	25,7	7,8	0,15
Саратовская 52	55,0	17,9	0,71
Саратовская 49	78,4	21,1	0,90
Мильтурум 162	46,8	13,7	0,48
<i>Ae. squarrosa</i>	273,8	210,6	0,99
<i>T. boeoticum</i>	294,9	98,0	1,03

сравнения суммарного уровня углерода метаболитов цикла Кальвина и фотосинтеза флаговых листьев пшениц разной продуктивности (табл. 2).

Опыты проводили в период молочной спелости зерна для культурных растений и выхода в трубку для *Ae. squarrosa* и *T. boeoticum*. Интенсивность ФАР около 200 Вт/м², концентрация CO₂ — 0,04 % по объему, удельная радиоактивность — 0,085 МБк/мкМ CO₂, экспозиция в радиоактивной углекислоте — 6 мин.

Уровни только метаболически активных пулов метаболитов фотосинтетического цикла восстановления углерода определяли с помощью радиоактивной метки путем деления абсолютной радиоактивности данного метаболита (после насыщения по радиоактивной метке) на удельную радиоактивность углекислоты.

Показано, что интенсивность фотосинтеза у более новых сортов (Харьковская 2, Харьковская 46, Саратовская 52) и у диких форм выше, чем у старых (Харьковская 93, Народная, Мильтурум 152), исключение, составляет сорт Саратовская 49. Тенденция сохраняется как при пересчете на грамм сырой массы листа, так и на миллиграмм хлорофилла (см. табл. 2). Столь значительную разницу интенсивности культурных сортов и диких форм можно объяснить тем, что листья последних в момент проведения опытов были намного моложе, чем первых.

Общий уровень метаболитов цикла Кальвина у диких форм и урожайных сортов выше, чем у менее урожайных сортов. Выделить отдельные компоненты цикла, ответственные за изменения общего его уровня, не удалось (табл. 3). Учитывая то, что у С—З-растений весь поток фотосинтетически устроенного углерода проходит через цикл Кальвина, мы вправе ввести показатель, характеризующий нагрузку на общий пул цикла, и определить, таким образом, эффективность работы цикла. Эта величина будет представлять собой частное от деления интенсивности фотосинтеза на уровень суммарного пула метаболитов цикла.

Дикие формы и менее урожайные сорта имеют более высокий показатель эффективности работы цикла. Этот факт свидетельствует о тенденции данных растений обеспечивать поток углерода через фотосинтети-

Таблица 3. Уровни метаболитов цикла Кальвина (мкмоль С/г сырой массы) в листьях эгилопса и пшениц разной продуктивности

Вид (сорт)	СДФ	СМФ	3-ФГК	ДГАФ
Харьковская 2	0,09	0,18	0,27	0,27
Харьковская 93	0,04	0,10	0,08	0,04
Харьковская 36	0,08	0,31	0,41	0,40
Народная	0,01	0,02	0,02	0,10
Саратовская 52	0,05	0,21	0,18	0,26
Саратовская 49	0,07	0,16	0,36	0,32
Мильтурум 162	0,02	0,11	0,24	0,12
<i>Ae. squarrosa</i>	0,09	0,20	0,46	0,23
<i>T. boeoticum</i>	0,06	0,26	0,24	0,47

ческий цикл повышением скорости обновления метаболитов, тогда как поток фотосинтетически усвоенного углерода урожайных сортов в значительной степени определяется размерами суммарного пула метаболитов цикла Кальвина. Наши сведения о пространственной организации метаболизма в хлоропластах еще недостаточны, чтобы оценить биологический смысл увеличения уровней метаболитов фотосинтетического цикла восстановления углерода. Можно лишь предположить, что пространственная организация ферментативных систем в хлоропластах растений с большей эффективностью работы цикла Кальвина способствует более эффективному движению углерода по циклу продукт — субстрат — продукт и т. д.

Вид (сорт)	ч ⁻¹	Вид (сорт)	ч ⁻¹
Харьковская 2	78	Саратовская 49	87
Харьковская 93	177	Мильтурум 162	93
Харьковская 46	56	<i>Ae. squarrosa</i>	277
Народная	173	<i>T. boeoticum</i>	286
Саратовская 52	77		

Показанные различия уровней метаболитов цикла Кальвина в листьях пшеницы возможны либо за счет изменения их содержания в хлоропласте, либо за счет изменения количества хлоропластов на единицу массы листа.

2.3. КОЛИЧЕСТВО ХЛОРОПЛАСТОВ В ЛИСТЬЯХ

Количество хлоропластов в клетке не постоянно. При делении клеток происходит и деление самих хлоропластов, что приводит к увеличению их количества в клетке. Во время зеленения первых настоящих листьев гороха число хлоропластов на клетку возрастало от (24 ± 10) до $(64 \pm \pm 20)$, т. е. в 2,6 раза. При старении листьев уменьшалось количество хлоропластов [169]. В зависимости от физиологического состояния комплект хлоропластов у многопластидной водоросли *Olisthodiscus luteus* менялся от 33 до 21 [113]. В первом листе мягкой пшеницы количество хлоропластов на клетку в зависимости от его возраста изменялось вдвое [240]. Имеется сообщение об изменении популяции хлоропластов в клетках мезофилла пшеницы в 3—4 раза [221].

Таблица 4. Содержание хлорофилла и хлоропластов в первых и флаговых листьях пшениц различной продуктивности

Вид (сорт)	I и II листья			Флаговый лист		
	1	2	3	1	2	3
<i>T. aestivum</i>						
Харьковская 2	1,94	1,16	1,70	3,67	1,03	3,60
Харьковская 93	1,66	1,08	1,55	2,76	1,03	2,69
Опал	2,12	1,39	1,53	2,94	1,02	2,88
Саратовская 29	2,07	1,23	1,68	2,81	1,08	2,60
<i>T. durum</i>						
Харьковская 46	1,41	0,86	1,66	2,79	0,98	2,90
Народная	1,79	0,83	2,14	3,23	1,08	2,99
<i>T. dicoccum</i>	1,52	1,05	1,42	2,68	1,21	2,25
<i>T. dicoccoides</i>	1,73	1,29	1,34	2,60	1,08	2,42
<i>T. timopheevii</i>	2,03	1,16	1,73	2,77	1,01	2,59
<i>T. turgidum</i>	1,96	1,11	1,76	2,72	0,81	3,44

Примечание. 1 — мг хлорофилла/г сырой массы; 2 — лг хлорофилла/хлоропласт; 3 — 10⁹ хлоропластов/г сырой массы.

Характерно, что абсолютные количества хлоропластной и ядерной ДНК на клетку остаются постоянными, а количество хлоропластной ДНК на пластиду обратно пропорционально количеству хлоропластов [169]. Однако на растениях шпината показано, что при переходе мезофильных клеток листа от фазы деления к растяжению процентное содержание хлоропластной ДНК увеличивается от 7—10 до 21 %, число пластомных копий увеличивается от 1500 до 5000 на клетку, а количество хлоропластов от 10 до 30 на клетку. В конечном итоге число хлоропластов в клетке доходит до 180 [221]. Количество хлоропластов в клетке изменяется в онтогенезе не только листа, но и растения по ярусам листьев. По мере возрастания номера яруса листьев пшеницы с первого по шестой более чем в 2 раза увеличивалось количество хлоропластов на единицу площади поперечного сечения листа [113]. По нашим данным, даже подфлаговый лист у мягкой пшеницы отличается от флагового по количеству хлоропластов на единицу сырой массы ($1,9 \cdot 10^9$ и $2,9 \cdot 10^9$ соответственно).

Значительные различия по количеству хлоропластов на единицу сырой массы листьев наблюдались между первыми и флаговыми листьями у шести видов пшеницы (табл. 4). Возрастание этого показателя наиболее существенно у мягкой пшеницы продуктивного сорта Харьковская 2 (более чем в два раза) и *T. turgidum* (около двух). В первых листьях количество хлоропластов на 1 г сырой массы изменялось от $1,34 \cdot 10^9$ у *T. dicoccoides* до $2,14 \cdot 10^9$ у *T. durum* (сорт Народная). Эти изменения зависят от содержания хлорофилла и в листе и в одном хлоропласте. О достоверности связи количества хлоропластов с этими величинами можно судить по коэффициентам корреляции. Между количеством хлоропластов и содержанием хлорофилла в листе он был равен 0,24, а между количеством хлоропластов и содержанием хлорофилла в одном хлоропласте — 0,73, т. е. о количестве хлоропластов на единицу сырой

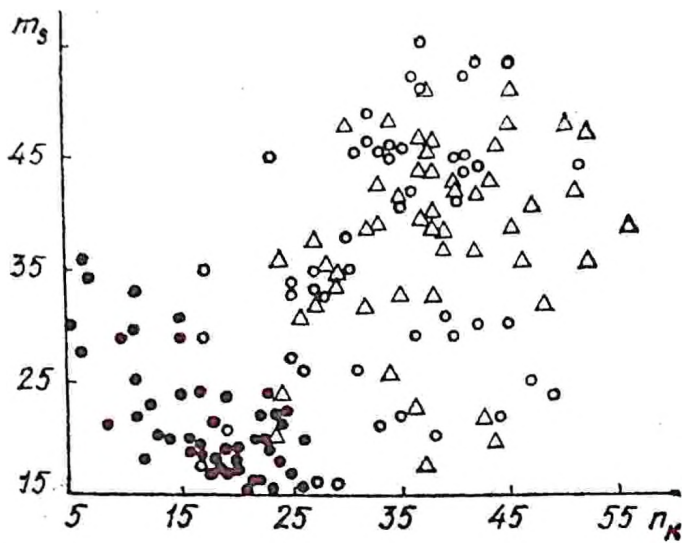


Рис. 5. Зависимость массы одной зерновки m_3 , г, от количества зерен в колосе n_K :
 ○ — Харьковская 46; Δ — Харьковская 6;
 ⊙ — *T. dicoccoides*

Народная) и полбы (*T. dicoccum*), имеющих геном АВ. Характерно, что более окультуренные виды *T. aestivum*, *T. durum* и *T. turgidum*, отличающиеся повышенной хозяйственной продуктивностью, имели больше хлоропластов на грамм сырой массы листьев (в пределах $2,6—3,6 \cdot 10^9$). Соответствующие величины для менее продуктивных видов *T. dicoccum*, *T. dicoccoides* и *T. timopheevii* составляли $2,2—2,6 \cdot 10^9$. Зависимость между продуктивностью колоса и количеством хлоропластов на единицу сырой массы флагового листа представлена ниже.

Наблюдается довольно четкая тенденция: формы с более высокой продуктивностью колоса имеют больше хлоропластов на 1 г сырой массы флагового листа. Более тесная связь между продуктивностью колоса и количеством хлоропластов в единице сырой массы флагового листа, по-видимому, наблюдается в том случае, когда продуктивность колоса определяется количеством ассимилятов, синтезированных флаговым листом. Так, для *T. dicoccum*, у которого налив зерна осуществляется за счет реутилизации ранее запасенных продуктов, как правило, данная закономерность нарушается. С точки зрения взаимодействия источника и стока, если продуктивность колоса будет определяться работой аттрагирующего органа (стока), вряд ли можно ожидать наличие тесной связи продуктивности колоса с количеством хлоропластов в массе листа. Иногда это взаимодействие имеет сложный характер, о чем свидетельствует групповой эффект (рис. 5).

Количество хлоропластов на единицу массы флаговых листьев и интенсивность фотосинтеза не всегда коррелируют. Это значит, что у продуктивных форм хлоропласты иногда работают с меньшей нагрузкой. Например, продуктивная пшеница *T. turgidum*, которая по количеству хлоропластов стоит на втором месте ($3,44 \cdot 10^9$ /г сырой массы), имела интенсивность фотосинтеза около $13 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, в то же время у *T. dicoccoides* малопродуктивной дикой формы соответствующие величины составляли $2,42 \cdot 10^9$ и 20. После несложного пересчета площади листьев на сырую массу выявляется, что хлоропласты у *T. dicoc-*

массы листьев наиболее достоверно можно судить по содержанию хлорофилла в одном хлоропласте. Соответствующие коэффициенты для флаговых листьев были 0,61 и $-0,57$, т. е. связь между содержанием хлорофилла во флаговом листе и количеством в нем хлоропластов оказалась более тесной, чем в первом листе. Отмечается тенденция к уменьшению хлорофилла на хлоропласт во флаговых листьях по сравнению с листьями первого яруса. Отклонения от такой тенденции наблюдались у двух сортов твердой пшеницы (Харьковская 46,

coides работают с большей нагрузкой, чем у продуктивного вида *T. turgidum*:

Вид (сорт)	Масса зерен колоса, г	10 ⁸ хлоропластов/(г сырой массы листьев)
Харьковская 2	1,30	2,90
Харьковская 93	1,10	2,70
Харьковская 46	1,37	2,91
Народная	1,22	2,80
<i>T. turgidum</i>	1,65	3,10
<i>T. dicoccum</i>	0,75	2,31
<i>T. dicoccoides</i>	0,50	2,31
<i>T. timopheevii</i>	0,51	2,42

Возможно это связано с тем, что у последних количество хлорофилла на хлоропласт больше, чем у *T. turgidum* на 33 %. Причина подобной взаимосвязи между продуктивностью колоса и работой единичного хлоропласта не выяснена. В хлоропласте протекают не только реакции фиксации и восстановления углекислоты, но и множество других, например связанных с синтезом фитогормонов [123], которые имеют особое влияние на систему источник — сток. Так как для любых синтезов, осуществляющихся в хлоропластах, источником свободной энергии является фотофосфорилирование, то можно предположить более сбалансированный синтез продуктов ассимиляции углекислоты и фитогормонов при меньшей фотосинтетической нагрузке хлоропласта. Повышение содержания хлоропластов в сырой массе листьев увеличивает резервный компартмент для крахмала.

2.4. СОДЕРЖАНИЕ КРАХМАЛА В ЛИСТЯХ И ХЛОРОПЛАСТАХ

Крахмал — один из первых нефосфорилированных продуктов фотосинтеза, который размещается в хлоропластах. Увеличение его доли среди продуктов фотосинтеза происходит с углублением дифференциации хлоропластов и их старением, в связи с этим уровень крахмала повышается в ткани листа. Возможно несовпадение скорости синтеза и содержания крахмала из-за его неполного использования в темновой период. Повышение содержания крахмала в онтогенезе листа, по крайней мере частично, связано с увеличением количества хлоропластов на единицу массы листа. Крахмалу в основном приписывается роль запасного продукта, который используется как источник энергии и пластических веществ в темное время суток. Однако есть данные об одинаковых концентрациях крахмала в дневное и ночное время [100], что не согласуется с упоминаемой функцией.

Подобные результаты получены нами при исследовании концентрации крахмала во флаговых листьях пшениц различной продуктивности в начале и в конце светового периода суток (табл. 5). Сорта мягкой пшеницы Саратовская 52, Мильтурум 162 и Харьковская 2 не отличались или мало отличались по содержанию крахмала в утренние и вечерние часы. В то же время нужно отметить, что абсолютные концентрации крахмала у них были довольно высокие (15,4—19,7 мг/г сырой массы). Самые большие различия (62,5 %) между утренними и вечерними значениями этого показателя были у *T. dicoccoides* при самих низких

Таблица 5. Изменение содержания крахмала во флаговых листьях пшениц разной продуктивности и эгилопса

Вид (сорт)	Содержание крахмала		Вид (сорт)	Содержание крахмала	
	$M \pm m$, мг/(г сырой массы)	C_v — коэф- фициент вариации		$M \pm m$, мг/(г сырой массы)	C_v — коэф- фициент вариации
Харьковская 2	$17,5 \pm 2,9$	40,3	T. dicoccoides	$4,8 \pm 0,8$	33,5
	$18,7 \pm 2,6$	31,4		$7,8 \pm 1,7$	43,1
Харьковская 93	$16,3 \pm 2,3$	35,2	T. zhukovskyi	$12,5 \pm 0,3$	5,5
	$20,1 \pm 2,6$	16,2		$14,2 \pm 0,9$	15,1
Саратовская 52	$15,4 \pm 1,7$	27,4	T. timopheevii	$11,4 \pm 1,7$	33,9
	$15,4 \pm 2,5$	31,9		$17,8 \pm 3,1$	42,3
Саратовская 49	$13,0 \pm 1,3$	24,2	T. militinae	$11,1 \pm 1,4$	31,4
	$17,8 \pm 0,3$	2,8		$12,0 \pm 1,8$	36,3
Харьковская 6	$7,7 \pm 0,6$	16,5	T. boeoticum	$14,4 \pm 2,4$	40,1
	$9,2 \pm 0,6$	12,0		$17,2 \pm 2,9$	37,3
Мильтурум 162	$19,0 \pm 3,1$	32,6	T. fungicidum	$11,4 \pm 2,3$	40,1
	$19,7 \pm 3,8$	33,5		$14,7 \pm 1,0$	13,5
К 45 902	$8,8 \pm 0,2$	4,0	T. urartu	$10,9 \pm 1,3$	25,8
	$11,9 \pm 1,1$	16,1		$14,7 \pm 1,1$	19,3
Харьковская 46	$11,9 \pm 2,7$	55,3	T. araraticum	$11,0 \pm 1,7$	37,6
	$17,2 \pm 0,7$	10,2		$15,7 \pm 2,1$	31,9
Народная	$14,1 \pm 2,9$	50,4	Ae. speltoides	$11,9 \pm 1,3$	26,7
	$15,4 \pm 3,8$	42,9		$14,4 \pm 1,2$	20,9
Харьковская 7	$11,2 \pm 2,0$	44,6	Ae. tauschii	$12,0 \pm 1,3$	27,5
	$12,6 \pm 1,6$	24,8		$15,1 \pm 0,9$	14,0
T. durum ар.	$9,3 \pm 2,2$	46,7	T. vavilovii	$10,0 \pm 1,3$	31,5
	$14,1 \pm 0,9$	11,9		$13,2 \pm 1,8$	35,9
T. dicocum	$8,7 \pm 3,4$	87,9			
	$9,5 \pm 2,6$	55,7			

Примечание. Здесь и в табл. 8—10 в числителе — в 7.00 утра, в знаменателе — в 18.00 вечера.

абсолютных значениях (4,8 и 7,8 мг/г сырой массы соответственно). У остальных видов и сортов соблюдается общая тенденция увеличения содержания крахмала в вечерние часы, но не более чем на 56 %.

Кроме того, отмечается меньшая вариабельность содержания крахмала в листьях в вечерние часы, чем в утренние. Это явление можно объяснить насыщением клеточных компартментов крахмалом в вечерние часы. Между содержанием крахмала в листе и продуктивностью колоса нет достоверной связи: продуктивные формы Харьковская 2, Саратовская 52, Харьковская 46 по уровню крахмала мало отличались от менее продуктивных форм Харьковская 93, Мильтурум 162, Народная. Однако если рассматривать межвидовые особенности, то у более окультуренных форм мягкой и твердой пшениц преобладают повышенные концентрации крахмала, по сравнению с менее окультуренными видами.

Таблица 6. Изменение содержания крахмала в листьях пшеницы (мг/г сырой массы) в различное время суток (растения выращивали в климатической камере при 16-часовом световом периоде)

Сорт	Ночь		Утро		Вечер	
	$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v
Харьковская 2	$5,0 \pm 0,4$	18,8	$4,2 \pm 0,2$	11,4	$4,0 \pm 0,4$	24,8
Харьковская 93	$3,8 \pm 0,4$	28,2	$4,1 \pm 0,2$	12,0	$6,5 \pm 0,3$	10,2

В связи с тем что утренние образцы отбирали в летнее время в 7.00—7.30 и спустя значительное время после восхода солнца, столь незначительные различия между утренними и вечерними уровнями крахмала, вероятно, могли обуславливаться его накоплением в листьях до начала отбора образцов.

Для выяснения этого вопроса были проведены опыты в климатической камере с 16-часовым световым периодом и 8-часовым темновым, где образцы отбирали в различное время суток, в том числе за 1 ч до включения света (табл. 6). Как и в мелкоделяночном опыте, различия в содержании крахмала в листьях после семи часов темноты и после 12 ч освещения у сорта Харьковская 2 были статистически недостоверны, но существенны у Харьковской 93.

Хотя наши знания о функциональной роли крахмала в автотрофных тканях растений скорее всего упрощены, на основании информации о поведении пула крахмала можно выделить несколько его функций. Широко известна роль крахмала как запасного вещества, используемого в темновой период в процессах метаболизма. Крахмал играет также буферную роль в стабилизации процесса фотосинтеза. Общебиологический принцип гомеостаза, который вначале понимали как постоянство внутренней среды организма, затем был распространен на кинетические показатели организма. Разумеется, что не все процессы в организме могут быть стабильными. Стабилизация одних происходит за счет изменчивости других. Факты показывают, что в растительном организме наблюдается гомеостаз фотосинтетического процесса. Значительная роль в этом принадлежит пулу крахмала. При проверке эффекта внешнего неорганического фосфата на синтез крахмала в изолированных хлоропластах шпината в присутствии миллимолярных концентраций 3-ФГК и (или) ДГАФ отношение внешнего неорганического фосфата к 3-ФГК + ДГАФ варьировало от 1:3 к 3:1; синтез крахмала изменялся от 17 до 2 % скорости фиксации CO_2 , а скорость фиксации углекислоты при этом практически была постоянной [209]. Авторы данного исследования полагают, что отношение $\Phi_n / (\Phi_{ГК} + \Phi_{ДАФ})$ в цитоплазме растительных клеток может служить регулятором потока новоассимилированного углерода в крахмал без изменения скорости фиксации CO_2 .

Высокие потоки углерода через фотосинтетический цикл восстановления углерода поддерживаются даже тогда, когда увеличения массы растения при фотосинтезе не происходит. Подобная ситуация наблю-

Таблица 7. Накопление крахмала в листьях пшеницы разной продуктивности за 11 ч освещения

Вид (сорт)	Количество крахмала, мг/г сырой массы		Интенсивность фотосинтеза мг CO ₂ /(дм ² · ч)
	расчетное	фактическое	
Харьковская 2	5,4	1,2	25
Харьковская 93	4,2	3,8	15
Харьковская 46	2,9	5,3	13
Народная	3,0	1,3	12
T. discolor	2,7	0,8	17

дается, например, при водном стрессе. В этих условиях значительно уменьшается содержание крахмала, что указывает на мобилизацию резервных веществ для поддержания внутриклеточной концентрации CO₂ [108]. Очевидно, ту же роль играет CO₂, освобождаемая при фотодыхании и из других источников на свету. Значение постоянства потока углерода через хлоропласты пока неизвестно. Можно лишь предположить, что в этом случае не инактивируются некоторые ферменты цикла Кальвина. Третья функция крахмала, возможно, состоит в поддержании уровня пула интермедиатов фотосинтетического цикла восстановления углерода, так как при его гидролизе образуется глюкозо-1-фосфат [19], способный превращаться в фруктозо-6-фосфат. Правда, имеются данные, показывающие, что синтез и расход крахмала не происходят одновременно. Однако эти результаты были получены в особых условиях — понижением освещенности до уровня, который не вызывал изменения содержания крахмала [136].

Исследованиями фосфоролитического и амилолитического распада крахмала в хлоропластах шпината обнаружено, что в хлоропластах, препарированных во время темновой фазы, амилолитическая активность была только в два раза выше, чем в хлоропластах, выделенных во время световой фазы. При насыщающих концентрациях неорганического фосфата суточной флуктуации фосфорилазной активности не наблюдалось [208]. Следовательно, ни амилолитическая, ни фосфорилазная активность хлоропластов не прекращается в световой период, а, значит, должен происходить распад крахмала с образованием глюкозо-1-фосфата. Кроме того, глюкозо-1-фосфат не единственный фосфорилированный продукт распада крахмала. Есть основание считать, что таким является и ФГК [171]. Расчеты синтеза крахмала по включению радиоуглерода во время фотосинтеза и их сопоставление с накоплением его за световой период показывают, что реальные прибавки массы крахмала в листьях намного меньше расчетных (табл. 7). Это также подтверждает предположение об одновременном синтезе и распаде крахмала на свету. Таким образом, не исключается возможность поддержания уровня метаболитов цикла Кальвина за счет крахмала.

У гелиотропного вида *Lavatera cretica* обнаружена еще одна функция крахмальных зерен [130]. При косом освещении листовой пластин-

ки образуются асимметричные отложения крахмала, которые сохраняются в течение ночи до рассвета. При более прямом освещении в дневное время образуются симметричные отложения, которые ночью подвергаются гидролизу. Перед рассветом гидролизуются до растворимых сахаров асимметричные отложения крахмала, создавая тургорные градиенты растворимых сахаров в листовых подушечках. Предполагается, что это способствует движению листьев навстречу солнцу.

Возникает вопрос: может ли растение существовать без крахмала? Эксперименты дают утвердительный ответ [112], хотя бескрахмальное растение хуже приспособляется к внешним условиям. Мутант *Arabidopsis thaliana* [112], лишенный листового крахмала, имел единственную рецессивную ядерную мутацию, проявляющуюся отсутствием хлоропластного изофермента фосфоглюкомутазы. В то время как листья растений дикого типа, растущих при 12-часовом фотопериоде, накапливали крахмал, мутант накапливал высокие уровни растворимых сахаров. Скорости роста и интенсивности фотосинтеза дикого типа и мутанта не различались, если растения росли при постоянном освещении. На коротком фотопериоде, в стадии накопления крахмала, мутант отставал от дикого типа по скорости роста и интенсивности фотосинтеза. В темновой период у него наблюдалось постепенное затухание дыхания, что, возможно, связано с низкой скоростью роста мутанта. Последний пример показывает регуляторную роль этого полисахарида. Находясь в непосредственной близости от фотосинтетического цикла восстановления углерода в метаболическом и пространственном отношении, пул крахмала хлоропластов один из первых реагирует на изменение внешних условий и, таким образом, поддерживает высокую скорость потока углерода через цикл. При выращивании огурцов в условиях повышенной концентрации CO_2 (1000 мкл/л) наблюдали повышенное содержание крахмала в листьях по сравнению с контролем (350 мкл/л). Это различие увеличивалось в период цветения [203]. Концентрация CO_2 в воздухе 0,063 % в листьях растений хлопка, сои, подсолнечника и сорго повышала содержание крахмала, но не изменяла значительно содержание растворимых сахаров [184]. При этом скорость поглощения углекислоты увеличилась на 15, 54 и 12 % соответственно у хлопка, сои и подсолнечника по сравнению с концентрацией CO_2 0,033 %. У сорго, C_4 -типа растения этот эффект отсутствовал. В этих опытах при низкой концентрации углекислоты (0,033 %) наблюдалась обратная взаимосвязь между содержанием крахмала и скоростью фотосинтеза. Подобная взаимосвязь отмечалась и при различных уровнях минерального питания, когда недостаток азота и фосфора в питательной смеси способствовал накоплению крахмала и понижению фотосинтеза [103]. У галофита *Suaeda maritima* при засолении хлоридом натрия до 680 мМ в листьях повышалось содержание крахмала и снижалось содержание фосфора [137]. Во всех перечисленных здесь случаях повышение уровня крахмала в хлоропластах было результатом ухудшения экспорта продуктов фотосинтеза из хлоропластов в цитоплазму. Для синтеза крахмала в хлоропласте из цикла Кальвина отторгается фруктозо-6-фосфат, который превращается в глюкозо-6-фосфат, затем в глюкозо-1-фосфат и, наконец, в АДФ-глюкозу. Фермент, катализирующий

последний этап (глюкозо-1-фосфат-аденилтрансфераза), аллостерически активируется фруктозо-6-фосфатом и 3-ФГК и аллостерически ингибируется ортофосфатом [91]. Скорее всего, понижением уровня ортофосфата в хлоропласте объясняется стимуляция синтеза крахмала красным светом (максимум 650 нм), когда идет интенсивное продуцирование АТФ [233]. По-видимому, с повышением уровня ортофосфата в хлоропластах связано понижение более чем в 20 раз содержания крахмала в листьях винограда при повышении температуры от 18/13° (свет/темнота) до 35/30 °С [111].

Описанные случаи можно отнести к участию крахмала в поддержании стабильности (устойчивости) динамических характеристик, например скорости фотосинтеза. Однако есть примеры участия крахмала в программной регуляции. Это исследования фотосинтеза и продуктов фотосинтеза различных видов растений, произрастающих при коротких и длинных фотопериодах [115, 116]. У сои скорость аккумуляции крахмала снижалась с увеличением продолжительности фотопериода. В данном случае более важным фактором оказался фотосинтетический период, а не фотопериод.

У растений, выращиваемых при 14-часовом фотопериоде, приблизительно 60 % углерода включалось в крахмал, а при 7-часовом фотопериоде — 90 % [115]. У некоторых видов (*Zea mays* L., *Spinacea oleracea* L., *Beta vulgaris*) скорость аккумуляции крахмала в листьях возрастала в пять раз, когда растения переводили с длинного дня (12 или 14 ч) на короткий (7 ч). Вид *Medicago sativa* не реагировал на изменение условий [116]. Замечено, что транспорт ассимилятов в корни меньше у растений, переведенных на короткий день, чем у растений, оставшихся на длинном дне. Поэтому количество сахаров у растений на коротком дне увеличивается в листьях и уменьшается в корнях [224].

Если растения, содержащиеся на коротком дне, подвергали частичной дефолиации, то содержание крахмала в листьях оставалось высоким, а содержание сахарозы падало на 50 %. Данные свидетельствуют о преимуществе пулов крахмала по сравнению с пулом сахарозы в условиях, когда потребность в ассимилятах значительно превышает снабжение. Превращение продуктов фотосинтеза в крахмал хлоропластов является запрограммированным процессом, который можно регулировать изменением длины периода фотосинтеза [107]. К типу программной регуляции относятся и изменения содержания крахмала в онтогенезе связанными с ним изменениями в системе источник — сток.

У растений сои в период цветения концентрация крахмала в листьях повышалась от 60 до 140 мкг/мг за 12 ч фотосинтеза [131]. Поэтому в первой половине периода налива семян в листьях наблюдалось трехкратное увеличение содержания крахмала (до 30 % сухой массы). Утилизация этого крахмала происходила на последней стадии налива семян, когда фотосинтез снижался. Накопление крахмала в данном случае в большей степени является следствием снижения скорости гидролиза. Мобилизация крахмала сопровождалась повышением уровня сахарозы. Возрастание содержания фосфата в питательной среде содействовало гидролизу крахмала и повышало отношение сахароза/крахмал. С возрастом растений концентрация крахмала в стеблях и череш-

ках листьев увеличивается, достигая максимума на последней фазе развития растений [101]. В нижней части растения содержание крахмала обычно минимальное. Полагают, что опадение цветков и плодов связано с низкой концентрацией углеводов в тканях.

Искусственное удаление части донора ассимилятов (частичная дефолиация) в растениях сои приводило к снижению накопления крахмала и значительному возрастанию активности сахарозофосфатсинтазы и цитоплазматической фруктозо-1,6-бисфосфатазы, которые входят в звено синтеза сахарозы [216]. Если эти листья-доноры отделяли от растения, т. е. лишали их влияния акцептора, процесс принимал обратное течение: усиливался синтез крахмала, падал синтез сахарозы и активность соответствующих ферментов. Удаление плодов баклажана в период их активного роста на 2-е сутки приводило к снижению фотосинтеза на 25—30 %, значительному повышению содержания сахарозы и крахмала в листьях [118].

Потоки фотосинтетически усвоенного углерода в пул крахмала или сахарозы можно считать в определенной степени альтернативными, так как обычно крахмал накапливается при ограниченном потреблении ассимилятов, а повышенное использование ассимилятов, как правило, связано с усилением их транспорта, следовательно, и повышением скорости синтеза основной транспортной формы — сахарозы.

Кроме уже упоминавшихся механизмов регуляции крахмала на уровне хлоропласта, известен механизм на уровне клетки. Он связан с уровнем фруктозо-2,6-бисфосфата, подавляющего синтез сахарозы, через ингибирование фруктозо-1,6-бисфосфатазы, участвующей в превращении экспортированных из хлоропластов триозофосфатов в сахарозу. С повышением в листьях концентрации сахарозы происходит накопление триозофосфатов и гексозофосфатов, которые обеспечивают подавление сахарозофосфатсинтазы и цитозольной фруктозо-1,6-бисфосфатазы. Высокое содержание фруктозо-6-фосфата стимулирует образование фруктозо-2,6-бисфосфата. Подавление синтеза сахарозы в цитоплазме приводит к накоплению ассимилятов в хлоропластах, превращающихся в крахмал [229]. Показано [7], что при повышении интенсивности света в первую очередь в течение первых двух часов увеличивается содержание растворимых углеводов. После достижения определенной их концентрации включается механизм биосинтеза крахмала, а содержание растворимых углеводов снижается до первоначальной величины. Содержание крахмала при этом возрастает до тех пор, пока не создается фонд, соответствующий световым условиям. Стабилизация нового уровня концентрации крахмала достигается в новых условиях освещения в течение 3—4 сут, причем эти сроки могут меняться в пределах 2—5 дней в зависимости от светового режима и минерального питания. Автор считает, что динамика звена углеводного метаболизма растворимые углеводы — крахмал, поддерживающая концентрацию растворимых углеводов за счет полисахаридов, имеет определяющее значение в процессах адаптации и жизнедеятельности растений, включая стабилизацию физиологически важных процессов. Отношения между фотосинтезом и синтезом крахмала являются примером последних. Падение скорости фотосинтеза начинается тогда, когда скорость аккумуляции

крахмала начинает быстро падать. В это же время начинает увеличиваться содержание растворимых углеводов, что способствует уменьшению скорости фотосинтеза [235]. Так как уровень крахмала определяется не только процессом синтеза, но и скоростью его распада, то в зависимости от уровня крахмала скорость фотосинтеза зависит от активности ферментов, связанных с гидролизом крахмала. У растений перца выявлена строгая корреляция между разницей утренних и вечерних значений концентрации крахмала и активностью амилазы в вечерние часы [139]. В темновой период высокая амилазная активность в листьях *Kalanchoe daigremontiana* поддерживалась только при высоком содержании крахмала [238], затем наблюдалось параллельное снижение содержания крахмала и амилазной активности. Ингибируются амилазы своим же продуктом — мальтозой.

В *Bryophyllum tubiflorum* распад крахмала приостанавливался, когда повышалась концентрация малата [163]. Фитохром также участвует в регуляции амилазной активности, так как красный свет вызывает четко выраженный распад крахмала [120]. Возможно, по этой причине крахмал более эффективно используется листьями, чем корнями [160].

Таким образом, исходя из функционального значения крахмала в фотосинтезирующих органах растений можно с уверенностью сказать, что высокопродуктивные формы растений не могут существовать с серьезными отклонениями от нормы размера пула и скоростей превращения крахмала. В принципе возможна селекция растений по содержанию крахмала в листьях и эффективности его использования в темновой период, однако, насколько нам известно, эта возможность пока не использовалась селекционерами.

2.5. СОДЕРЖАНИЕ САХАРОВ В ЛИСТЬЯХ

Основной путь отторжения фотосинтетически усвоенного углерода из цикла Кальвина происходит через 3-ФГК и ДГАФ в сахарозу. На свету 3-ФГК и ДГАФ поступают в цитоплазму из хлоропластов, а из цитоплазмы в хлоропласт — ортофосфат [19]. Сахароза — один из первых нефосфорилированных продуктов фотосинтеза, основное транспортное вещество для многих видов растений, источник нефосфорилированных гексоз, компонент для синтеза фруктанов. Поток углерода в сахарозу при фотосинтезе составляет примерно 50—70 % поступающего в углеводы. Глюкоза и фруктоза — основные субстраты дыхания, образуются при гидролизе сахарозы.

С точки зрения гомеостаза растворимые углеводы, в том числе сахароза и гексозы, не обладают постоянством концентрации в тканях растений. Их концентрации повышаются на протяжении светового периода и понижаются ночью. Совместно с крахмалом и фруктанами они образуют систему непрерывного снабжения растений ассимилятами. Сравнивая уровни сахаров в утренние и вечерние часы в листьях растений различной продуктивности, степени окультуренности, мы пытались найти те особенности в поведении пулов сахаров, которые связаны с повышением продуктивности. В табл. 8 представлены уровни са-

Таблица 8. Изменение содержания сахаров (мкмоль/г сырой массы) в листьях пшениц разной продуктивности и эгилопсов в течение светового дня

Вид (сорт)	Фруктоза	Глюкоза	Сахароза	Рафиноза	Общий пул сахаров
<i>T. aestivum</i>					
Харьковская 2	$\frac{4,2}{6,2}$	$\frac{6,7}{15,7}$	$\frac{14,8}{31,0}$	$\frac{3,8}{2,8}$	$\frac{30,3}{55,7}$
Харьковская 93	$\frac{5,0}{5,4}$	$\frac{7,4}{12,5}$	$\frac{15,5}{27,8}$	$\frac{2,8}{3,2}$	$\frac{30,7}{48,9}$
Мальтурум 162	$\frac{4,6}{7,8}$	$\frac{8,6}{11,5}$	$\frac{6,7}{24,2}$	$\frac{2,8}{2,7}$	$\frac{22,7}{46,2}$
<i>T. vavilovii</i>	$\frac{8,1}{14,0}$	$\frac{16,9}{25,0}$	$\frac{17,7}{16,8}$	$\frac{4,1}{6,8}$	$\frac{46,8}{61,8}$
<i>T. timopheevii</i>	$\frac{17,1}{17,7}$	$\frac{21,4}{31,6}$	$\frac{22,6}{51,9}$	$\frac{—}{7,9}$	$\frac{61,1}{110,1}$
<i>T. fungicidum</i>	$\frac{12,2}{25,1}$	$\frac{18,7}{34,0}$	$\frac{20,2}{52,7}$	$\frac{3,8}{7,2}$	$\frac{54,9}{118,4}$
<i>T. boeoticum</i>	$\frac{8,8}{11,9}$	$\frac{15,3}{28,2}$	$\frac{14,5}{20,6}$	$\frac{7,7}{18,6}$	$\frac{46,3}{79,3}$
<i>Ae. speltoides</i>	$\frac{8,6}{3,7}$	$\frac{12,7}{10,7}$	$\frac{11,5}{15,3}$	$\frac{1,7}{3,5}$	$\frac{34,5}{33,2}$
<i>Ae. tauschii</i>	$\frac{8,4}{10,1}$	$\frac{16,7}{22,7}$	$\frac{11,1}{14,1}$	$\frac{1,6}{0,8}$	$\frac{37,8}{47,7}$

харов во флаговых листьях пшениц и эгилопсов в начале и конце дня в период колошения — молочной спелости. По общему пулу сахаров, выраженному в микромолях (сумма фруктозы, глюкозы, сахарозы и рафинозы) менее окультуренные формы *T. vavilovii*, *T. timopheevii*, *F. fungicidum* и *T. boeoticum* в утренние и вечерние часы превосходят сорта мягкой пшеницы (Харьковская 2, Харьковская 93, Мальтурум 162) за счет, главным образом, фруктозы и глюкозы, а иногда и сахарозы. Наблюдается общая тенденция увеличения содержания фруктозы, глюкозы и сахарозы в вечерние часы. У сортов мягкой пшеницы в конце дня больше накапливаются сахароза и глюкоза, в то время как пул фруктозы изменяется незначительно. У эгилопсов общие уровни сахаров во флаговых листьях на протяжении светового периода изменяются меньше, чем у пшениц. Поскольку содержание крахмала мало увеличивается за день, нужно полагать, что либо резервные углеводы накапливаются в виде фруктанов, либо в других органах (например, стебле). Характерно, что за день концентрация сахаров возрастает не более чем в два раза. Возможно, это и есть предел для нормальной работы листа.

Содержание сахарозы, основной составной части растворимых углеводов в листе, определяется соотношением скоростей синтеза и оттока.

Синтез сахарозы в листе катализируется двумя ферментами — сахаросинтазой¹⁾ и сахарозофосфатсинтазой. Соответствующие константы равновесия для реакций, катализируемых этими ферментами, — 5 и 3250 соответственно. Поэтому скорость синтеза сахарозы в листе определяется сахарозофосфатсинтазой [19].

Через этот фермент регулируется распределение потока фотосинтетически ассимилированного углерода между пулами крахмала и сахарозы. Содержание крахмала в листьях различных видов растений отрицательно коррелирует ($r = -0,94$) с активностью сахарозофосфатсинтазы. Это наводит на мысль о том, что активность сахарозофосфатсинтазы может быть лимитирующей для фотосинтетического синтеза сахарозы [217]. Активность сахарозофосфатсинтазы из листьев табака, гороха, бобов и арахиса колебалась от 6,8 до 12,9 мкМ/мг хлорофилла в 1 ч, а из листьев пшеницы, ячменя и шпината 10—12,5 мкМ/мг хлорофилла в 1 ч. У первых четырех видов активность фермента ингибировалась 50 мкМ сахарозы, в то время как энзим последних трех видов к сахарозе не чувствителен. Для проявления активности фермента в экстрактах необходимы ионы магния [153]. Из исследований суточной динамики известно, что активность сахарозофосфатсинтазы увеличивается через два часа после начала освещения и остается постоянной в течение 7—9 ч. Второй максимум активности наблюдается через 2,5 ч после начала темноты с последующим резким снижением. Если растение во время темного периода, когда активность сахарозофосфатсинтазы низкая, перенести на свет, то основной поток ассимилятов идет в крахмал [217].

Центральную роль в метаболизме углерода в листьях играет фруктозо-2,6-бисфосфат. Он регулирует связь между фотосинтезом в хлоропластах и процессами метаболизма в цитоплазме, ингибируя цитоплазматическую фруктозо-1,6-бисфосфатазу, ключевой фермент синтеза сахарозы. Сильное ингибирование с помощью фруктозо-2,6-бисфосфата наблюдается при его микромолярных концентрациях. Фруктозо-2,6-бисфосфат не только ингибирует цитозольную фруктозо-1,6-бисфосфатазу, но и модифицирует ее чувствительность к другим эффекторам: показывает сигмоидальную кинетику субстратного насыщения фруктозо-1,6-бисфосфатом и становится чувствительной к ингибированию низкими концентрациями АМФ, ортофосфата совместно с фруктозо-1,6-бисфосфатом.

Фруктозо-2,6-бисфосфат синтезируется и разлагается специфическими ферментами — фруктозо-6-фосфат-2-киназой и фруктозо-2,6-бисфосфатазой. Если фотосинтез увеличивается под влиянием повышения интенсивности света или концентрации CO_2 , содержание фруктозо-2,6-бисфосфата уменьшается и усиливается превращение ДГАФ в сахарозу. Если экспорт сахарозы замедляется, возрастает концентрация фруктозо-2,6-бисфосфата. Фруктозо-6-фосфат и ортофосфат активируют фруктозо-6-фосфат-2-киназу и ингибируют фруктозо-2,6-бисфосфатазу. Фруктозо-6-фосфат-2-киназа ингибируется трехуглеродными соединениями, в том числе 3-ФГК и ДГАФ. Эффекты ингибирования ослабевают с увеличением концентрации фруктозо-6-фосфата. Но ингибиторы дифференциально взаимодействуют с ортофосфатом. В то время как высо-

кая концентрация ортофосфата защищает против ингибирования ФГК, ингибирование через ДГАФ становится более резким, когда концентрация ортофосфата возрастает [229]. При снижении скорости фотосинтеза в результате понижения интенсивности света или концентрации CO_2 содержание фруктозо-2,6-бисфосфата возрастает в 2—4 раза. Это объясняется снижением концентраций 3-фосфоглицерата и диоксиацетонфосфата [130].

Таким образом, при низкой интенсивности фотосинтеза поток углерода переключается с синтеза сахарозы на синтез крахмала. Биологический смысл такого переключения не до конца понятен. Возможно, что таким образом хлоропласты избегают истощения цикла Кальвина, так как при деградации крахмала, как уже упоминалось ранее, образуется глюкозо-1-фосфат, который через превращение в фруктозофосфат входит в цикл. Что касается сахарозы, то можно полагать, что переключение потока углерода на синтез крахмала при понижении скорости ее оттока из листа [231] стабилизирует концентрацию сахарозы, предотвращая появление избыточно высоких концентраций осмотически активных веществ в листе.

Возможно, с этим связано отложение в запас у злаков фруктанов, углеводов с большей молекулярной массой, чем сахароза, но легко превращающихся в транспортную форму [225].

2.6. СВОБОДНЫЕ ПРОТЕИНОГЕННЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ В ЛИСТЯХ

Протеиногенные аминокислоты являются непосредственными предшественниками структурных элементов клетки — белков. Метаболизм некоторых из них связан с синтезом органических кислот, сахаров, липидов, гормонов и др. Известна роль глутаминовой кислоты в объединении углеродного и азотного метаболизма, пролина — в стрессовых ситуациях, а глицина и серина — в фотодыхании. Наконец, аминокислоты участвуют в энергетических превращениях.

Качественная сторона метаболизма растений исследована довольно детально, но недостаточно для оценки метаболических особенностей близкородственных форм культурных растений, например сортов, отличающихся по хозяйственно-ценным признакам. Вероятно, что в этом случае метаболические различия будут носить только количественный характер.

Поведение уровня метаболита определяется его абсолютным значением, изменчивостью и зависимостью от уровней других метаболитов. Так как аминокислоты являются предшественниками биосинтеза белка и продуктами его распада, поведение их пулов определяет особенности функционирования органа, в частности листа.

Нами проведено сравнение количественных характеристик уровней аминокислот в флаговых листьях мягких и твердых пшениц, отличающихся по продуктивности (табл. 9, 10).

Чередование света и темноты в течение вегетации обуславливает суточные колебания концентраций аминокислот. Поэтому их уровни представлены в периоды, близкие к их минимальному и максимальному суточным значениям. По суммарному содержанию свободных протеино-

Таблица 10. Изменение пулов свободных аминокислот в листьях твердых пшениц Харьковская 46 и Народная за световой день (мкМ/г сырой массы) *

Аминокислота	Харьковская 46		Народная	
	$M \pm m$	C_v	$M \pm m$	C_v
Аспарагиновая	$3,04 \pm 0,28$	26,1	$3,01 \pm 0,51$	48,3
	$3,61 \pm 0,72$	63,1	$2,89 \pm 0,32$	35,4
Треонин	$0,83 \pm 0,13$	45,3	$0,79 \pm 0,13$	45,7
	$1,78 \pm 0,56$	99,9	$0,74 \pm 0,50$	128,5
Серин	$2,58 \pm 0,33$	36,7	$1,85 \pm 0,15$	22,7
	$4,15 \pm 1,09$	83,2	$2,72 \pm 0,38$	43,8
Глутаминовая	$7,98 \pm 1,18$	41,8	$5,22 \pm 0,42$	22,7
	$11,55 \pm 2,68$	73,3	$7,31 \pm 1,09$	47,2
Глицин	$0,30 \pm 0,09$	83,5	$0,17 \pm 0,04$	63,4
	$0,47 \pm 0,12$	82,8	$0,71 \pm 0,17$	77,4
Аланин	$2,90 \pm 0,30$	29,4	$2,55 \pm 0,32$	35,3
	$6,06 \pm 1,13$	58,9	$4,16 \pm 0,42$	31,6
Валин	$0,34 \pm 0,09$	74,5	$0,51 \pm 0,08$	44,8
	$0,57 \pm 0,17$	93,4	$0,39 \pm 0,11$	92,1
Изолейцин	$0,16 \pm 0,06$	104,6	$0,15 \pm 0,05$	90,7
	$0,09 \pm 0,03$	112,3	$0,12 \pm 0,06$	151,4
Лейцин	$0,18 \pm 0,05$	75,5	$0,22 \pm 0,06$	77,1
	$0,13 \pm 0,04$	107,7	$0,09 \pm 0,04$	123,3
Тирозин	$0,30 \pm 0,09$	83,6	$0,19 \pm 0,04$	64,8
	$0,27 \pm 0,18$	209,2	$0,14 \pm 0,06$	142,4
Фенилаланин	$0,37 \pm 0,13$	95,9	$0,18 \pm 0,05$	85,0
	$0,38 \pm 0,13$	111,5	$0,24 \pm 0,11$	142,8
Гистидин	$1,94 \pm 0,41$	59,2	$2,29 \pm 0,55$	68,6
	$4,47 \pm 0,81$	57,1	$3,26 \pm 0,34$	32,9
Лизин	$0,14 \pm 0,06$	126,3	$0,13 \pm 0,04$	88,1
	$0,05 \pm 0,03$	179,7	$0,12 \pm 0,04$	122,4
Аргинин	$0,53 \pm 0,28$	148,7	$0,16 \pm 0,04$	62,8
	$0,38 \pm 0,20$	166,9	$0,63 \pm 0,25$	124,9
Всего	$21,59 \pm 2,13$	27,8	$17,42 \pm 1,60$	26,0
	$33,96 \pm 6,71$	62,6	$23,52 \pm 2,69$	35,3

разница выше, чем у других сравниваемых сортов (Харьковская 46, Народная), а у сортов мягкой пшеницы концентрации выше, чем у сортов твердой пшеницы.

Состав аминокислот, содержание которых в утренние часы равно примерно 1 мкМ/г сырой массы листа, для всех четырех сортов одинаков: глутаминовая кислота, серин, пролин (для мягких пшениц), аланин, аспарагиновая кислота, гистидин, треонин. Но соотношение их концентраций не одинаково и может изменяться на протяжении дня.

Количество аминокислот, за счет которых увеличивается их суммарный уровень в вечерние часы, больше у сортов мягкой пшеницы. Характерно, что у всех четырех сортов среди аминокислот, имеющих высокий уровень на протяжении дня, меньше всего изменяется уровень аспарагиновой кислоты. Для оценки изменчивости пулов использовали коэффициенты вариации. У мягких пшениц наиболее постоянны пулы аспарагиновой кислоты, аланина, глутаминовой кислоты, гистидина, валина, а также суммарный пул. У твердых пшениц, кроме названных аминокислот, подобное свойство проявлял треонин. Если иметь в виду, что постоянство внутренней среды необходимо для оптимальной работы клетки [91], то изменчивость пулов приобретает особый смысл: коэффициент вариации должен быть меньше у пулов тех аминокислот, которые определяют оптимальный режим работы клетки (ткани, органа). У всех четырех исследованных сортов имеется тенденция к уменьшению вариабельности пулов в утренние часы, что может обозначать приближение их уровней в это время суток к нижнему пределу.

Количественную оценку взаимосвязи между содержанием отдельных аминокислот выражали коэффициентом корреляции. В живом организме организация метаболизма такая, что каждый из метаболитов связан цепью биохимических превращений практически со всеми метаболитами. Когда цепи превращений коротки, говорят о биогенезе, связи типа предшественник — продукт. Между пулами некоторых метаболитов существует регуляторная связь типа аллостерического воздействия. Компартиментализация метаболизма усложняет это взаимодействие настолько, что в настоящее время трудно судить о прочности связей между пулами отдельных аминокислот.

Сравнение коэффициентов корреляции между уровнями пулов аминокислот в дневное время (среднее утренних и вечерних) показало, что она выше у более старых, менее продуктивных форм.

Можно допустить, что более тесная взаимосвязь уровней пулов свободных протеиногенных аминокислот отражает более совершенную регуляцию метаболизма, характерную для менее продуктивных, но обладающих большей адаптивной способностью форм растений пшеницы.

2.7. ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ

Урожай формируется при взаимодействии всех органов и систем растительного организма. Поэтому важен поиск взаимосвязи между параметрами фотосинтетического аппарата, фотосинтетического метаболизма и продуктивностью растений.

В табл. 11 представлена продуктивность колоса пшеницы с удалением всех или части листьев на побеге в период цветения. У *T. dicoccum* удаление даже значительной части листового аппарата в этот период онтогенеза на продуктивности колоса не сказалось. Резче всего отреагировал на удаление листьев сорт мягкой пшеницы Опал. Эти данные показывают, что реакция растения на удаление части листового аппарата зависит от его способности реутилизировать ранее накопленные органические вещества на формирование зерна. У полбы потеря части листьев компенсируется реутилизацией, а у Опала налив зерна про-

Таблица 11. Зависимость продуктивности колоса пшеницы от количества листьев на стебле при наливе зерна

Вариант	T. dicoccum			Саратовская			Опал		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Контроль	17,6	0,564	31,6	36,7	1,388	39,0	51,4	1,816	34,6
Без флаг-листа	18,3	0,607	32,6	39,3	1,388	34,6	41,4	1,270	30,1
Только флаг-лист	21,3	0,774	36,2	34,0	1,374	39,8	44,5	1,490	33,2
Без листьев	18,8	0,600	30,9	33,5	1,230	35,1	42,6	1,141	28,5

Примечание 1 — количество зерен в колосе; 2 — масса зерен колоса, г; 3 — масса одной зерновки, мг.

исходит, в основном, за счет новообразовавшихся ассимилятов в процессе текущего фотосинтеза. Саратовская 29 по этому показателю занимает промежуточное положение.

Следовательно, в наливе зерна участвуют два источника пластических веществ и растения могут отличаться по удельному вкладу каждого из них. С точки зрения системы источник — сток здесь речь шла о роли источника в формировании урожая зерна, его особенностей.

Однако, по крайней мере частично, источник контролируется стоком (аттрагирующим органом). Это следует из результатов исследований взаимосвязи между количеством зерновок в колосе и массой одной зерновки.

У полбы (*T. dicoccoides*) при увеличении количества зерновок в колосе отмечается тенденция к уменьшению массы отдельной зерновки. Это, очевидно, наблюдается в том случае, когда налив зерновок ограничен количеством ассимилятов. У сортов Харьковская 46, Харьковская 6, напротив, отмечается тенденция к уменьшению массы зерновки с уменьшением озерненности колос (см. рис. 5). Это явление названо групповым эффектом [36].

Таким образом, в продукционном процессе как интегральной функции целого организма, участвуют механизмы всех уровней организации. Иногда их функционирование носит альтернативный, компенсаторный, аддитивный характер. По-видимому, успешный поиск механизмов, ответственных за высокую продуктивность растений, возможен только на нескольких уровнях.

СОСТАВЛЯЮЩИЕ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Предложенная МакКри [178] концепция темнового дыхания растений как суммы двух составляющих — дыхания роста и дыхания поддержания — вызвала большой интерес у исследователей [33, 39, 75, 106, 179, 180, 205], которые значительно углубили понимание характера взаимосвязей темнового дыхания растений с другими физиологическими процессами на организменном уровне. Вместе в тем ни один из существующих методов разделения составляющих темнового дыхания нельзя считать безупречным [39, 106, 142, 165, 206]. Не уделяется пока должного внимания анализу причин большого разброса экспериментальных данных соотношения составляющих темнового дыхания. Известные значения коэффициента дыхания роста варьируют в пределах 0,18—0,35 г/г, а дыхания поддержания — 0,12—0,01 г/(г · сут) [39, 165, 205, 219]. Большинство выполненных работ посвящено изучению биохимического аспекта дыхания в связи с фотосинтезом и ростом. Однако для оценки роли затрат сухого вещества на дыхание в формировании продуктивности растений требуется знание сезонной динамики этого процесса. Дыхательный газообмен в онтогенетическом аспекте рассмотрен лишь в единичных работах [38, 51, 160]. Получены данные, показывающие, что значение коэффициента дыхания поддержания не является постоянным, как считают некоторые авторы, а существенно изменяется в онтогенезе [33, 160]. Установлено, что эти изменения во многом связаны с тем, что интенсивность дыхания поддержания на единицу сухой биомассы зависит от содержания белкового азота [92, 106, 160].

Концепция темнового дыхания растения, которую МакКри заимствовал из области микробиологии [208], нуждается в дальнейшем развитии, особенно при рассмотрении дыхательного газообмена как элемента продукционного процесса. Следует учитывать принципиальные различия между однородной массой бактерий и растительным организмом, который обычно содержит (исключая самые ранние периоды роста проростка) интенсивно растущие меристематические ткани и стареющие и отмирающие ткани некоторых органов.

Задачей настоящего раздела работы явилось изучение онтогенетического хода составляющих темнового дыхания отдельных органов яровой пшеницы как в оптимальных условиях, так и при засухе в связи с содержанием в биомассе белкового азота и углеводов, а также

оценка роли дыхательных затрат в детерминации сортовых различий в продуктивности растений.

Методика. Яровую пшеницу сортов Эритроспермум 841, Саратовская 29, Саратовская 52 и Мироновская яровая выращивали в вегетационном домике в сосудах (по 15 растений на сосуд), вмещавших по 8 кг абсолютно сухой почвы (луговой оподзоленный чернозем), в которую вносили по 2,85 г NH_4NO_3 , 1,91 г KH_2PO_4 и 0,33 г KCl . Растения яровой пшеницы Мироновская ранняя выращивали в сосудах на 11 кг абсолютно сухой почвы, в которые было внесено по 4,28 г NH_4NO_3 , 2,87 г KH_2PO_4 и 0,5 г KCl . В опытах с яровой пшеницей Эритроспермум 841, Саратовская 29, Саратовская 52 и Мироновская ранняя влажность почвы поддерживалась на уровне 60 % к полной ее влагоемкости. Растения пшеницы Мироновская яровая поливались до 70 %-й влажности почвы от полной влагсемкости (ПВ). Для определения темпового дыхания и накопления сухого вещества отдельными органами растений каждого сорта, во время уборки опыта — по 170—230 растений. Интенсивность дыхания срезанных листьев, стеблей, колосов и корней измеряли с помощью газоанализатора марки ОА-5501 при температуре $25 \pm 0,5$ °С [15]. Среднеквадратическая ошибка измерений — около 5 %. Относительную скорость роста отдельных органов яровой пшеницы рассчитывали по формуле

$$\mu = \frac{W_2 - W_1}{\Delta T_{2-1} \bar{W}_{1,2}}, \quad (6)$$

где W — масса органа; \bar{W} — средняя масса органа; 1 и 2 — индексы, выражающие сроки взятия проб (дни). Значения коэффициентов дыхания роста (a) и поддержания (m) определяли для небольших промежутков времени экстраполяционным методом согласно преобразованным уравнениям [86, 106, 165, 246]

$$R_y = a\mu + m \text{ и } R_y\mu^{-1} = a + m\mu^{-1}, \quad (7)$$

где R_y — удельная скорость темпового дыхания органа, (г/г · сут); μ — относительная скорость роста органа (г/г · сут). Определение коэффициента m (г сух. вещ./г сух. вещ. · сут) для каждых суток при постоянном значении a , равном 0,2 г/г, проводили по формуле

$$m = \frac{R_y\bar{W} - a\Delta W}{\bar{W}}, \quad (8)$$

где ΔW — суточный прирост биомассы органа (г); \bar{W} — средняя масса органа за сутки (г). Суммарные затраты на дыхание (при 25 °С) органа за сутки рассчитывали по формуле

$$R = R_y\bar{W} = a\Delta W + m\bar{W}. \quad (9)$$

Величина коэффициента дыхания поддержания в расчете на белковый азот, m_N (г сух. вещ./г белк. азота · сут), при постоянном значении коэффициента дыхания роста, равном 0,2 г/г, рассчитывали по формуле

$$m_N = \frac{R_y\bar{W} - a\Delta W}{N}, \quad (10)$$

где N — содержание белкового азота в средней массе органа за сутки, г. Количество белкового азота и углеводов определяли по методу Починка [64]. Влияние засухи в отдельные периоды вегетации на онтогенетический ход темнового дыхания изучали на сорте Мироновская яровая. При этом часть растений на десять дней переводили на 30 %-ю влажность почвы в одну из фаз их развития: выхода в трубку, колосения — цветения или налива зерна, после чего влажность почвы вновь повышали до уровня 70 % к волной ее влагоемкости.

3.1. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СОСТАВЛЯЮЩИХ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Дыхание является одним из важнейших элементов продукционного процесса растений, поэтому исследования сезонной динамики дыхания роста и поддержания яровой пшеницы важны в связи с поиском путей повышения ее продуктивности. Между тем работ в таком направлении выполнено очень мало. И. А. Куперман, Е. В. Хитрово и О. А. Семихатова [39] показали, что проростки пшеницы сорта Скала в возрасте 100—190 ч расходуют ежедневно на дыхание поддержания около 12 % биомассы. Эти данные завышены по сравнению с литературными и согласуются с результатами наших исследований [17], которые показывают, что у проростков коэффициент дыхания поддержания намного больше, чем у взрослых растений. Существенное снижение коэффициента дыхания поддержания у растений пшеницы наблюдали Н. Т. Ниловская и М. О. Смирнов [55]. Были проведены исследования различий интенсивности темнового дыхания между сортами различной продуктивности: Саратовская 49 и Саратовская 52, которые отмечались лишь при температуре 40 °С [42].

Таблица 12. Онтогенетические изменения интенсивности дыхания отдельных органов яровой пшеницы сортов Саратовская 29 (числитель) и Саратовская 52 (знаменатель) за 1982 г., мг $CO_2/(г \cdot ч)$

Время после всходов, сут	Листья	Стебель	Колос побега		Корни
			главного	бокового	
5	9,0	10,9			7,5
	10,1	12,7			7,4
10	7,8	9,5			7,2
	8,9	11,2			7,0
15	6,6	8,2			6,5
	7,7	9,1			6,7
20	5,8	6,9			6,4
	6,7	7,6			6,3
25	5,2	5,9			6,0
	5,8	6,4			5,9

Время после всхо- дов, сут	Листья	Стебель	Колос побега		Корни
			главного	бокового	
30	4,7	5,0			5,6
	5,0	5,5			5,5
35	4,3	4,3			5,3
	4,5	4,7			5,1
40	4,0	3,5			4,9
	4,1	3,9			4,8
45	3,8	2,9			4,5
	3,9	3,2			4,3
50	3,6	2,3	3,9		4,1
	3,8	2,7	3,2		4,0
55	3,5	1,7	3,5	4,3	3,7
	3,7	2,2	2,7	3,8	3,5
60	3,4	1,3	3,0	4,0	3,3
	3,6	1,8	2,3	3,2	3,2
65	3,2	1,1	2,6	3,4	3,0
	3,3	1,5	1,9	2,7	2,8
70	3,2	1,0	2,1	2,8	2,6
	2,8	1,2	1,5	2,2	2,4
75	2,9	1,0	1,6	2,3	2,2
	2,3	1,1	1,1	1,7	2,0
80	2,5	1,0	1,2	1,7	1,8
	1,6	0,9	0,8	1,3	1,7
85	1,8	1,0	0,7	1,1	1,5
	1,0	0,7	0,5	1,0	1,3

Выявлены изменения интенсивности темнового дыхания листьев, стеблей и колосьев яровой пшеницы сортов Эритроспермум 841 и Саратовская 52 за 1981 г. и Саратовская 29 и Саратовская 52 за 1982 г. (рис. 6, табл. 12). Максимальная дыхательная активность каждого органа наблюдалась в начальный период роста с последующим быстрым падением во времени. Наибольшая начальная интенсивность дыхания отмечалась у стебля (до 15 мг CO₂ на 1 г сухого вещества за 1 ч), в то время как соответствующие значения для листьев и колоса (в фазе цветения) составляли около 9,0 и 3,5 мг CO₂ на 1 г сухого вещества за 1 ч. На кривой онтогенетического хода дыхательной активности листьев и стебля существует участок, в пределах которого интенсивность дыхания этих органов остается практически постоянной во времени. Для

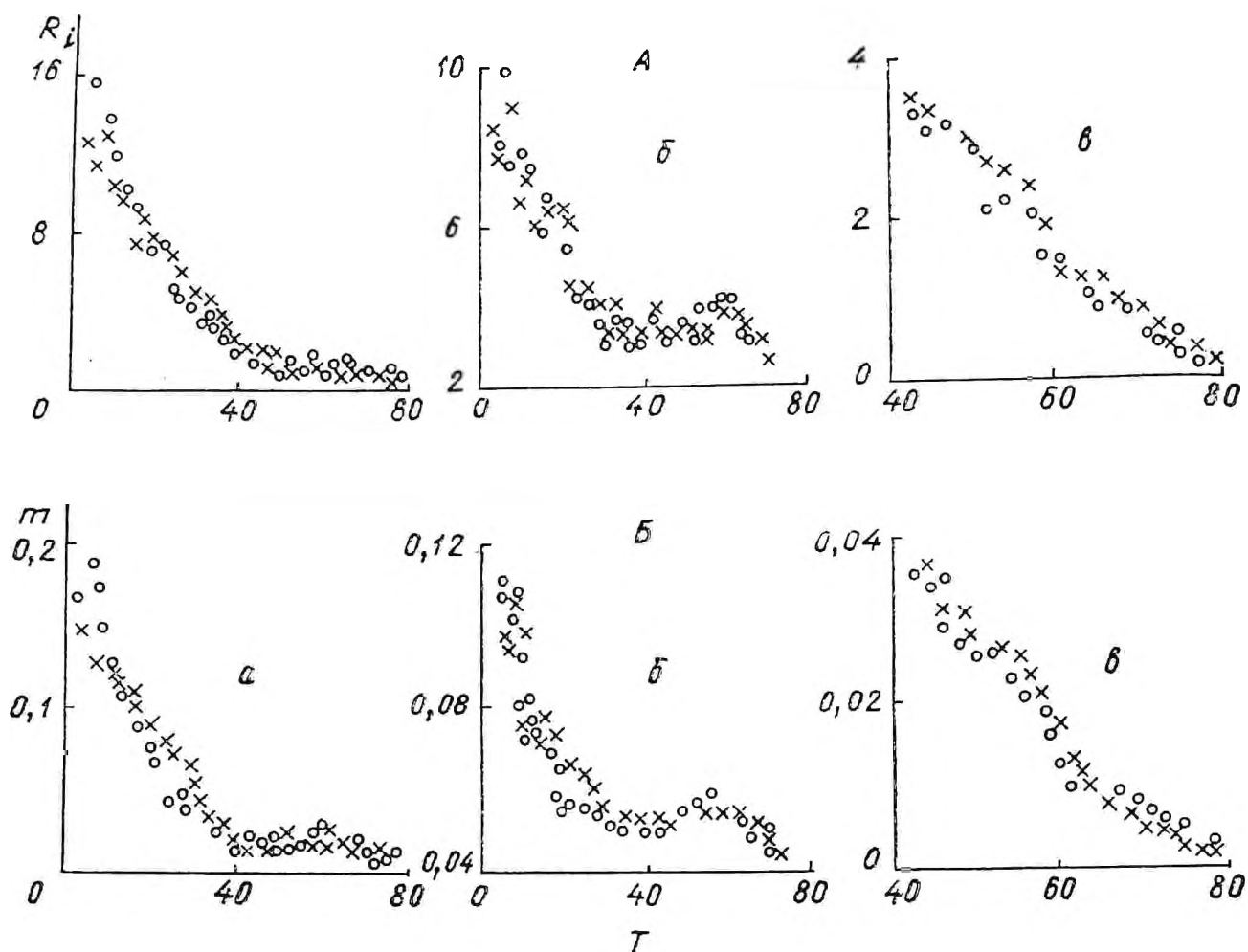


Рис. 6. Интенсивность дыхания R_i , мг CO_2 /(г сухого вещества · ч) (А), и коэффициенты дыхания поддержания m , г сухого вещества/(г сухого вещества · сут) (Б) стеблей (а), листьев (б) и колосьев (в) яровой пшеницы сортов Эритроспермум 841 (х) и Саратовская 52 (о), 1981 г.

T — время после всходов, сут

листьев этот промежуток времени составляет около 30 дней, для стебля — 20 дней, в то же время интенсивность дыхания колоса продолжает падать до конца вегетации. В период относительно стабильной дыхательной активности интенсивность дыхания листьев почти втрое выше, чем у стебля. В конце вегетации в связи с пожелтением стебля и постепенным отмиранием листьев интенсивность их дыхания вновь снижается. Кривые сезонной динамики дыхания листьев пшеницы сортов Эритроспермум 841, Саратовская 29 и Саратовская 52 сходны с кривой, полученной О. С. Юдиной с соавт. [95] для сортов Саратовская 41 и Саратовская 42. Несколько большая интенсивность дыхания колосьев сорта Саратовская 29 обусловлена тем, что у него колошение наступило на три дня позже, чем у сорта Саратовская 52. Подобные изменения в интенсивности дыхания наблюдались для отдельных органов бокового продуктивного побега, только в связи с более поздним его развитием и колошением величины этого показателя были несколько выше. Дыхательная активность корня в течение 25 дней вегетации удерживалась примерно на одном уровне и составляла около 6—7 мг CO_2 /(г · ч), а затем постепенно снижалась. Аналогично известным данным [42] между сортами существенных различий в интенсивности дыхания не наблюдалось.

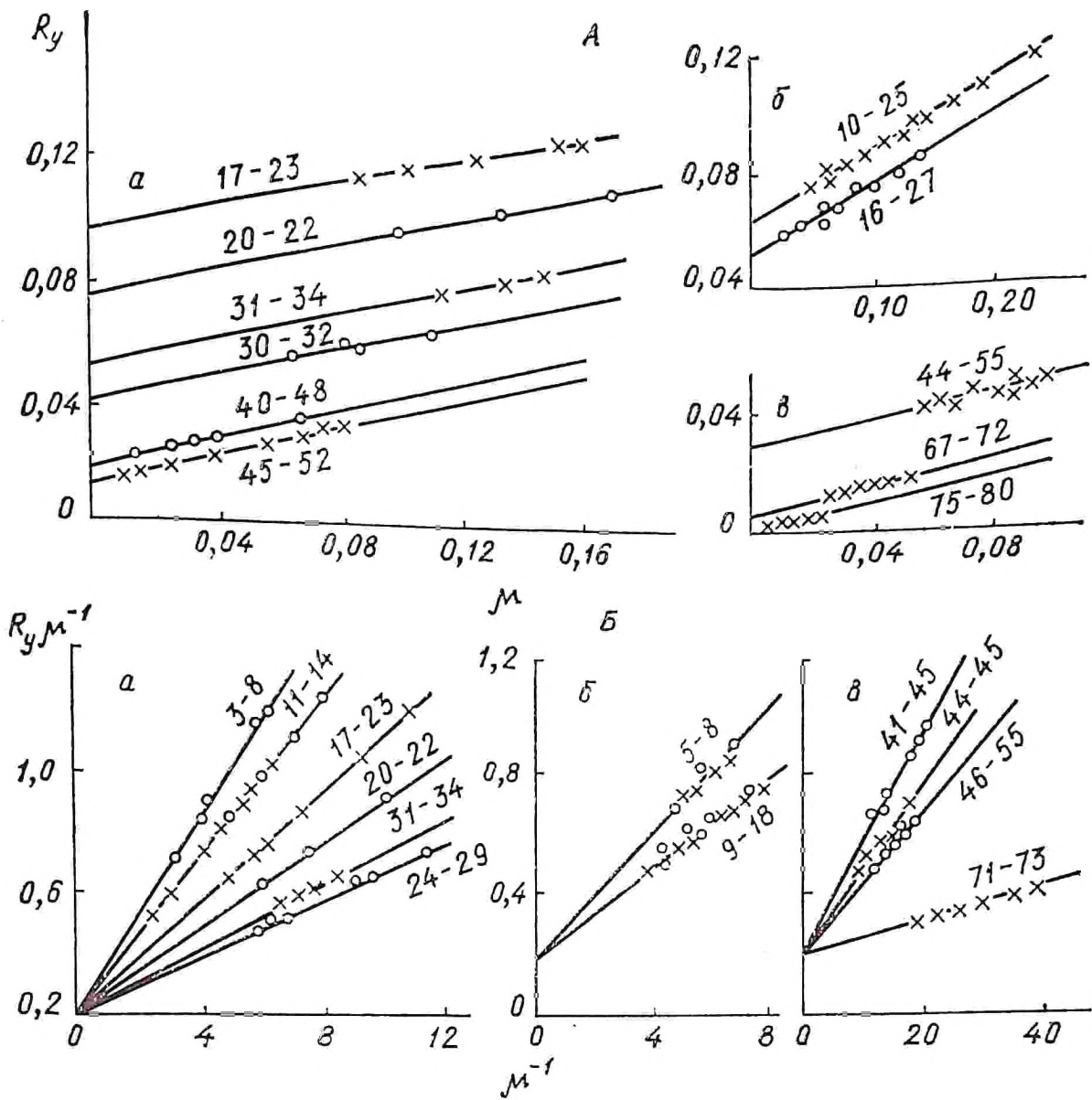


Рис. 7. Взаимосвязь между R_y и μ (А) и $R_y \cdot \mu^{-1}$ и μ^{-1} (Б) для стеблей (а), листьев (б) и колосьев (в) яровой пшеницы сортов Эритроспермум 841 (X) и Саратовская 52 (O). Здесь и на рис. 8 цифры у линий обозначают время после всходов, сут.

На рис. 7 приведены зависимости интенсивности дыхания листьев, стеблей и колосьев от значений их относительных скоростей роста. R_y измерено при температуре 25 °С, а μ — при переменной температуре вегетационного домика. Так как дыхание сильнее изменяется при небольших колебаниях температуры, чем интенсивность роста, а необходимо было сравнивать интенсивность дыхания в динамике, определения проводили при постоянной температуре. Установлено, что линейную зависимость R_y от μ можно построить лишь для отдельных периодов роста каждого из указанных органов. Постепенное снижение точки пересечения функции $R_y(\mu)$ с осью ординат, которая соответствует значению коэффициента m , указывает на то, что в онтогенезе происходит уменьшение коэффициента дыхания поддержания. Аналогичный результат дало изучение связи показателей $R_y \mu^{-1}$ и μ^{-1} (рис. 7, 8), в этом случае точки пересечения полученных прямых с осью ординат соответствуют значению a , а углы их наклона определяют значения m . Данные этих рисунков показывают, что коэффициент дыхания роста не изменяется

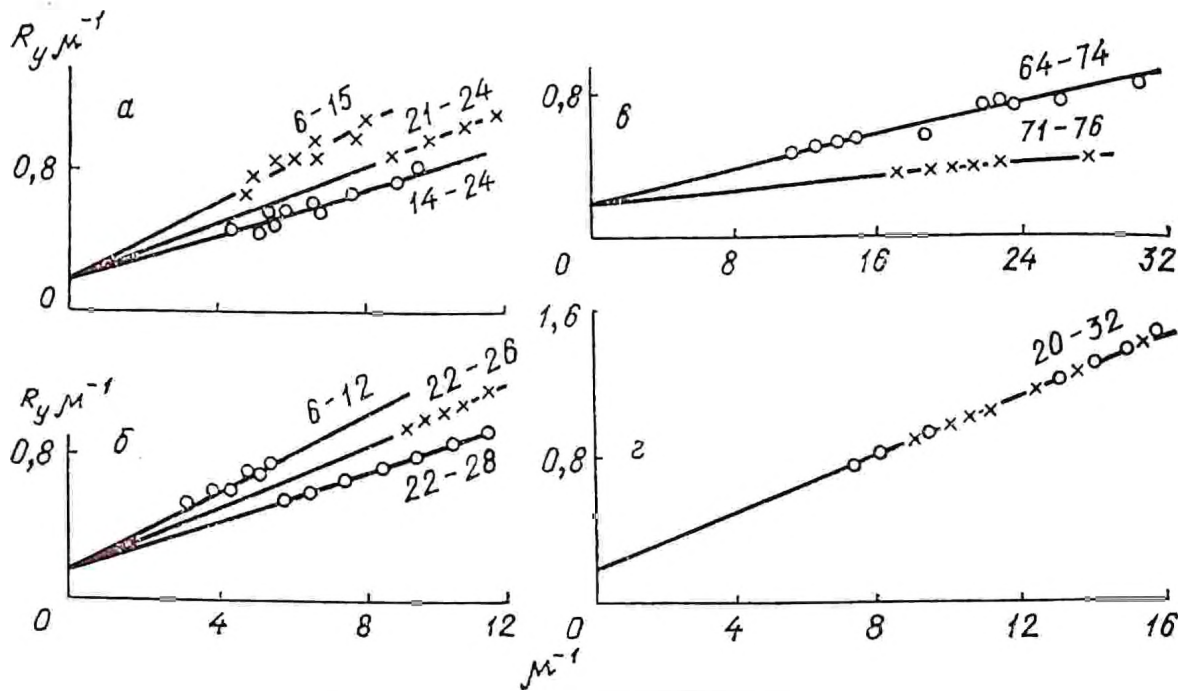


Рис. 8. Взаимосвязь между отношением $R_y \cdot \mu^{-1}$ и обратной величиной относительной скорости роста μ^{-1} для листьев (а), стеблей (б), колосьев (в) и корней (г) яровой пшеницы сортов Саратовская 29 (○) и Саратовская 52 (×)

в онтогенезе, он одинаков для всех органов и примерно равен 0,2 г/г. Коэффициенты дыхания поддержания для отдельных органов яровой пшеницы различны и существенно уменьшались в онтогенезе (см. рис. 6, табл. 13). Очень резкие онтогенетические изменения характерны для стеблей, листьев и колосьев, причем в начале роста органа значения коэффициента m максимальны и составляют при 25 °C соответственно 0,18—0,12, 0,11 и 0,05 г/(г · сут). У листьев и стебля после периода резкого снижения коэффициента m устанавливается относительно постоянное его значение, характеризующее дыхание поддержания этих органов после прекращения их роста (около 0,05 г/(г · сут) у листьев и 0,015 г/(г · сут) у стебля). Продолжительность периода, в течение которого коэффициент m остается на почти постоянном уровне, составляет для стебля около 20 дней, для листьев — около 30. У колоса в период от фазы колошения до полной спелости плавное снижение коэффициента продолжается почти до нуля. В конце вегетации падение m листьев и стеблей связано со старением и отмиранием этих органов. В течение первого месяца вегетации значения коэффициента m для листьев и стебля пшеницы сорта Саратовская 29 были немного ниже, чем для соответствующих органов сорта Саратовская 52, что обусловлено некоторыми различиями в интенсивности дыхания и относительной скорости роста в этот период. Меньшие величины этого показателя для колосьев сорта Саратовская 52 связаны с более ранним колошением этого сорта. Коэффициент дыхания поддержания корней в начале вегетации составлял около 0,08 г/(г · сут), после чего постепенно уменьшался. Характер изменений коэффициента m отдельных органов пшеницы сходен с изменениями в онтогенезе интенсивности дыхания. Коэффициент дыхания поддержания целых растений пшеницы от начала выхода в трубку до налива зерна уменьшается от 13 до 1,1 мг CO_2 /(г · сут) [55].

Таблица 13. Коэффициенты дыхания поддержания отдельных органов яровой пшеницы сортов Саратовская 29 (числитель) и Саратовская 52 (знаменатель) за 1982 г., г/(г · сут)

Время после всходов, сут	Листья	Стебель	Колос	Корни
5	$\frac{0,116}{0,111}$	$\frac{0,116}{0,140}$		$\frac{0,104}{0,107}$
10	$\frac{0,080}{0,079}$	$\frac{0,103}{0,139}$		$\frac{0,098}{0,086}$
15	$\frac{0,079}{0,089}$	$\frac{0,098}{0,119}$		$\frac{0,083}{0,084}$
20	$\frac{0,061}{0,080}$	$\frac{0,082}{0,093}$		$\frac{0,070}{0,067}$
25	$\frac{0,060}{0,075}$	$\frac{0,069}{0,078}$		$\frac{0,072}{0,061}$
30	$\frac{0,058}{0,075}$	$\frac{0,064}{0,074}$		$\frac{0,076}{0,071}$
35	$\frac{0,067}{0,065}$	$\frac{0,055}{0,060}$		$\frac{0,078}{0,072}$
40	$\frac{0,062}{0,064}$	$\frac{0,046}{0,057}$		$\frac{0,074}{0,066}$
45	$\frac{0,059}{0,060}$	$\frac{0,035}{0,051}$		$\frac{0,068}{0,063}$
50	$\frac{0,056}{0,058}$	$\frac{0,031}{0,040}$	$\frac{0,054}{0,044}$	$\frac{0,062}{0,058}$
55	$\frac{0,054}{0,058}$	$\frac{0,025}{0,035}$	$\frac{0,047}{0,032}$	$\frac{0,056}{0,054}$
60	$\frac{0,053}{0,055}$	$\frac{0,019}{0,028}$	$\frac{0,036}{0,025}$	$\frac{0,051}{0,049}$
65	$\frac{0,050}{0,050}$	$\frac{0,016}{0,024}$	$\frac{0,025}{0,021}$	$\frac{0,046}{0,043}$
70	$\frac{0,049}{0,044}$	$\frac{0,016}{0,020}$	$\frac{0,025}{0,017}$	$\frac{0,041}{0,037}$
75	$\frac{0,046}{0,034}$	$\frac{0,016}{0,016}$	$\frac{0,019}{0,008}$	$\frac{0,034}{0,030}$
85	$\frac{0,030}{0,015}$	$\frac{0,015}{0,011}$	$\frac{0,011}{0,007}$	$\frac{0,023}{0,019}$

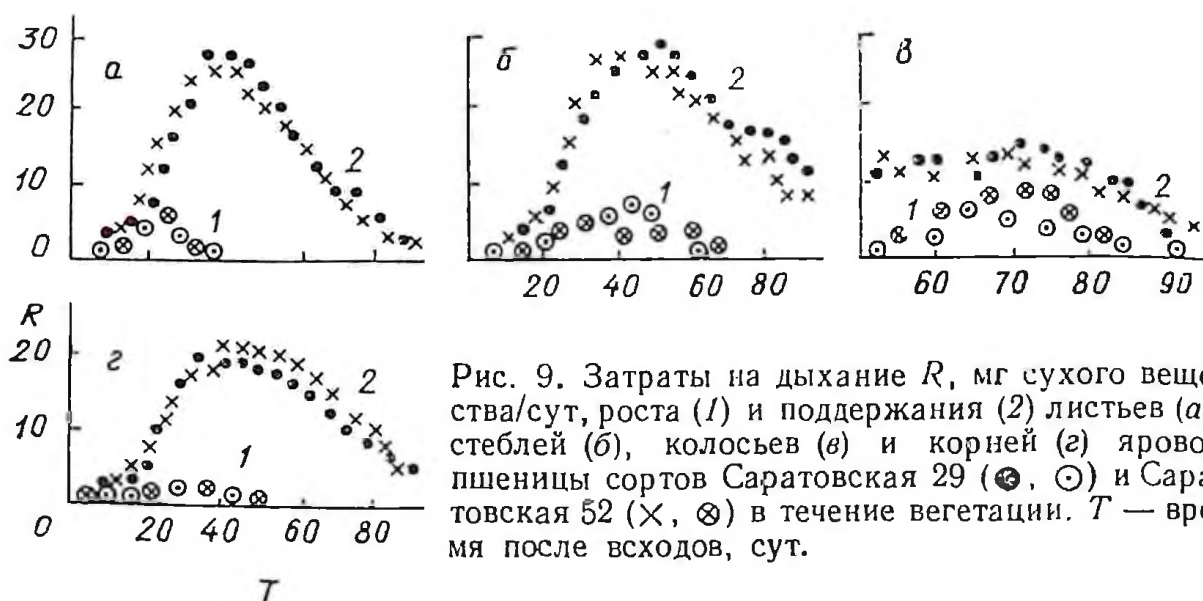


Рис. 9. Затраты на дыхание R , мг сухого вещества/сут, роста (1) и поддержания (2) листьев (а), стеблей (б), колосьев (в) и корней (г) яровой пшеницы сортов Саратовская 29 (⊙, ⊗) и Саратовская 52 (×, ⊕) в течение вегетации. T — время после всходов, сут.

Отдельные органы яровой пшеницы в течение вегетации значительно различались по затратам на дыхание роста и поддержания (рис. 9, табл. 14—16). В условиях жаркого сухого лета 1981 г. потенциально более урожайный сорт Саратовская 52 не показал преимущества по зерновой продуктивности перед сортом Эритроспермум 841: масса зерна с главного колоса составила соответственно 1,03 и 1,25 г. Лишь благодаря большей продуктивной кустистости масса зерна с одного растения у сорта Саратовская 52 была такого же порядка, как и у сорта Эритроспермум 841 (1,50 против 1,44). В таких условиях затраты на поддержание структур для листьев, стеблей и колосьев этих сортов составили соответственно 92, 78—80 и 55—64 % к общим дыхательным затратам.

Таблица 14. Суточные затраты на дыхание роста (а) и поддержания (б) листьев; стеблей и колосьев яровой пшеницы сортов Эритроспермум 841 (числитель) и Саратовская 52 (знаменатель), мг сухого вещества *

Время после всходов, сут	Листья		Стебель		Колос	
	а	б	а	б	а	б
15	3,5	6,4	0,6	3,5		
	2,5	5,0	1,5	4,5		
20	3,7	11,2	1,5	6,5		
	4,0	9,0	3,0	7,0		
25	3,5	14,5	3,3	10,0		
	2,8	13,2	0,5	11,0		
30	2,0	17,0	7,0	14,5		
	1,0	14,0	10,5	17,0		
35	0,5	18,0	15,0	22,5		
	0,4	14,5	11,5	20,0		
40		17,0	17,0	26,5		
		14,7	8,0	12,0		

Продолжение табл. 14.

Время после всхо- дов, сут	Листья		Стебель		Колос	
	а	б	а	б	а	б
45		16,5	15,0	11,0	5,0	9,5
		<u>14,7</u>	<u>4,0</u>	<u>13,5</u>	<u>6,0</u>	<u>10,5</u>
50		15,8	5,0	18,2	7,5	13,0
		<u>14,7</u>	<u>1,5</u>	<u>15,0</u>	<u>7,2</u>	<u>14,2</u>
55		15,2		21,5	8,0	16,0
		<u>14,5</u>		<u>15,0</u>	<u>7,5</u>	<u>15,0</u>
60		14,5		20,7	9,0	15,3
		<u>12,7</u>		<u>14,5</u>	<u>11,5</u>	<u>14,5</u>
65		11,5		18,0	11,5	12,0
		<u>8,0</u>		<u>11,5</u>	<u>7,5</u>	<u>12,5</u>
70		7,3		12,0	10,0	6,5
		<u>3,5</u>		<u>7,0</u>	<u>3,0</u>	<u>8,5</u>
75				7,2	6,0	3,3
				<u>4,0</u>	<u>1,0</u>	<u>5,0</u>
80				4,6	2,0	1,0
				<u>3,5</u>	<u>0,6</u>	<u>3,0</u>

* Колошение у сорта Саратовская 52 наступило на 38-е сутки после всходов, у сорта Эритроспермум 841 — на 44-е сутки.

Суммарные дыхательные расходы главного побега за вегетацию были немного больше у Эритроспермума 841 из-за большей его массы, чем у Саратовской 52. Отношение биомассы, израсходованной на дыхание главного побега за вегетацию, к массе зерна при уборке практически одинаково у этих сортов и составляет 2,2—2,3. В условиях же прохладного дождливого лета 1982 г. полная спелость пшеницы наступила на две недели позже, что привело к значительному увеличению затрат на дыхание поддержания по сравнению с 1981 г. Так, отношение биомассы, израсходованной на дыхание главного побега сорта Саратовская 52 за вегетацию, к массе его зерна при уборке в 1982 г. составляет 3,5 против 2,3 в 1981 г.

Таблица 15. Вегетационные затраты на дыхание роста и поддержания отдельных органов главного побега яровой пшеницы сортов Эритроспермум 841 (числитель) и Саратовская 52 (знаменатель), г сухого вещества

Затраты на дыхание	Листья	Стебель	Колос	Побег
Роста	0,066	0,267	0,284	0,617
	<u>0,059</u>	<u>0,197</u>	<u>0,239</u>	<u>0,496</u>
Поддержания	0,827	0,937	0,342	2,106
	<u>0,701</u>	<u>0,797</u>	<u>0,421</u>	<u>1,919</u>

Таблица 16. Вегетационные затраты (г сухого вещества) на дыхание роста и поддержания отдельных органов яровой пшеницы сортов Саратовская 29 (числитель) и Саратовская 52 (знаменатель) и процент к суммарным дыхательным расходам растений для каждого органа

Затраты на дыхание	Листья	Стебель	Колос побега		Побег		Корень	Целое растение
			главного	бокового	главный	боковой		
Роста	0,090	0,240	0,177	0,113	0,507	0,299	0,068	0,874
	0,084	0,172	0,206	0,121	0,462	0,274	0,079	0,815
Поддержания	1,187	1,548	0,528	0,226	3,263	1,441	1,074	5,778
	1,179	1,409	0,525	0,322	3,113	1,566	1,145	5,824
Процент к суммарным затратам растения	19,2	26,9	10,6	5,1	56,7	26,2	17,1	100
	19,0	23,8	11,0	6,7	53,8	27,7	18,5	100

По величине затрат сухого вещества (г) на дыхание роста за вегетационный период органы пшеницы сортов Саратовская 29 и Саратовская 52 можно разместить в таком порядке: корни (0,068—0,079), листья (0,090—0,084), колосья (0,177—0,206) и стебли (0,240—0,172).

У листьев самые большие расходы дыхательного субстрата на дыхание поддержания были с 36-го по 44-й день от начала всходов и составляли около 27 мг/сут. Максимальные затраты на дыхание роста (6—8 мг) и поддержания (27—30 мг) стебля отмечены перед колошением. У высокорослого сорта Саратовская 29, отличающегося большей массой стебля (табл. 17 и 18), затраты на дыхание этого органа больше, чем у сорта Саратовская 52. Последний сорт (из-за большей массы колосьев) расходует большее количество сухого вещества на дыхание колосьев. В суммарных дыхательных затратах отдельных органов пшеницы за вегетацию расходы на дыхание роста для листьев, стебля, колоса и корня составляют соответственно 7, 22, 27 и 6 %. Отношение сухой биомассы, затраченной на дыхание растения за вегетацию, к массе зерна у более продуктивного сорта Саратовская 52 на 12 % меньше, чем у сорта Саратовская 29. Это в значительной степени обусловлено большей массой стебля у последнего сорта, а в связи с этим и большими расходами на дыхание роста и поддержание этого органа.

Таблица 17. Накопление сухого вещества разными органами яровой пшеницы сортов Саратовская 29 (числитель) и Саратовская 52 (знаменатель), мг

Время после всходов, сут	Листья	Стебель	Колос	Корни	Время после всходов, сут	Листья	Стебель	Колос	Корни
	15	66 68	40 41			42 51	30	380 350	310 290
20	170 170	91 91		80 88	35	420 400	430 400		250 250
	25	300 270	200 180	150 140		40	450 420	580 420	

Время после всхо- дов, сут	Листья	Стебель	Колос	Корни	Время после всхо- дов, сут	Листья	Стебель	Колос	Корни
45	440	800			70				
	400	560		300		210	1200	700	340
50	420	1000	242	320	75	210	845	850	395
	370	640	320	370		180	1201	850	330
55	350	1090	280	330	80	180	860	1090	395
	320	710	390	380		140	1192	980	330
60	300	1140	370	340	85	170	850	1210	390
	270	780	520	390		110	1152	1050	320
65	250	1177	530	340	90	160	830	1270	370
	230	820	670	395		80	1093	1095	310
						160	780	1300	330

Таблица 18. Структура урожая яровой пшеницы сортов Саратовская 29 и Саратовская 52

Параметр	Саратовская 29	Саратовская 52
Масса, г		
растения	4,60	4,20
зерна с одного растения	1,54	1,74
непродуктивного бокового побега	0,40	0,20
колоса в фазе цветения	0,24	0,30
	0,11	0,16
колоса в фазе полной спелости	1,19	1,32
	0,66	0,73
зерна с колоса в фазе полной спелости	0,93	1,02
	0,50	0,52
стебля в фазе полной спелости	0,97	0,65
	0,63	0,39
1000 зерен	32,9	38,4
	26,8	29,3
Число зерен в колосе	28,0	26,0
	19,0	18,0
Отношение массы колоса к массе стебля в фазе полной спелости	1,23	2,03
	1,05	1,87
Отношение сухой биомассы, затраченной на дыха- ние растения, к массе зерна	4,32	3,82
Общая кустистость	2,47	2,66
Продуктивная кустистость	2,21	2,38

Примечание. В числителе приведены данные для главного побега, в знаменателе — для бокового продуктивного побега.

Таким образом, в процессе селекции на зерновую продуктивность произошло снижение дыхательных затрат на формирование урожая зерна, однако это связано не с уменьшением дыхательной активности, а с увеличением показателя хозяйственной эффективности. Так, процент зерна к общей массе растения у более продуктивного сорта Саратовская 52 (41 %) немного выше, чем у сорта Саратовская 29 (33 %). Так как в суммарных затратах на дыхание растения яровой пшеницы за вегетацию преобладают расходы на поддержание структур, то снизить эти расходы можно, прежде всего, за счет уменьшения массы вегетативных органов и периода вегетации до пределов, отрицательно не влияющих на зерновую продуктивность. Коэффициент дыхания роста листьев, стеблей, колосьев и корней яровой пшеницы сортов Эритроспермум 841, Саратовская 29 и Саратовская 52 в онтогенезе изменялся незначительно и составлял около 0,2 г/г, значения коэффициента дыхания поддержания были различны для отдельных органов и в течение вегетации постепенно уменьшались. От общих расходов на дыхание растения в онтогенезе затраты на дыхание листьев, стебля и колоса главного побега, колоса бокового продуктивного побега, главного побега, бокового продуктивного побега и корня составляли в среднем для сортов Саратовская 29 и Саратовская 52 соответственно 19,1, 25,4, 10,8, 5,9, 55,3, 27,0 и 17,8 %. Затраты на дыхание роста листьев, стебля, колоса и корня от суммарных затрат на дыхание этих органов за вегетационный период составляли 7, 22, 27 и 6 %.

3.2. ИНТЕНСИВНОСТЬ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ И СОДЕРЖАНИЕ В НИХ БЕЛКОВОГО АЗОТА И УГЛЕВОДОВ

Все органы растения пшеницы отличаются как по характеру онтогенетического хода коэффициентов дыхания поддержания, так и по его абсолютным значениям. Это указывает на чрезвычайную гетерогенность растительного организма по дыхательной способности отдельных тканей, претерпевающих сложные изменения в онтогенезе. Без учета этой гетерогенности невозможно адекватное описание онтогенетических изменений целого растения. Известно, что интенсивность темнового дыхания во многом зависит от содержания белка в фитомассе [55, 92, 106, 160]. Поэтому, чтобы в какой-то степени выяснить причины изменчивости коэффициента дыхания поддержания в онтогенезе, нами исследовались связи составляющих дыхания отдельных органов пшеницы с содержанием в фитомассе белкового азота и суммы сахаров.

Количество белкового азота в отдельных органах яровой пшеницы различное (табл.19). В листьях его содержание больше, чем в стебле. По мере нарастания зеленой массы происходит снижение процентного содержания белкового азота в листьях и стебле, причем в стебле оно происходило быстрее. В листьях содержание белкового азота уменьшилось от 5,5 до 2 %. К моменту прекращения роста у листьев всех ярусов оно составляло 4,8—4,4 %. Перед засыханием у листьев первого яруса количество белкового азота было большим (3,6 %), чем у листьев остальных ярусов (2 %). В стебле за вегетационный период содержание

Таблица 19. Изменение в онтогенезе содержания белкового азота в отдельных органах яровой пшеницы сорта Мироновская ранняя (% на сухое вещество)

Время после всходов, сут	Ярус листа							Стебель	Колос	Зерно
	I	II	III	IV	V	VI	VII			
5	5,4									
10	4,8	4,5	5,4				4,6			
15	3,8	4,8	4,8	4,7			3,7			
20	3,7	4,2	4,8	4,7	4,8		3,5			
25	3,6	3,9	4,4	4,4	4,5	4,5	2,9			
30	2,6	2,9	3,2	3,7	4,3	4,7	2,4			
35		2,0	2,7	3,2	4,0	4,7	2,0			
40			2,3	3,1	3,9	4,5	2,1			
45			2,1	2,8	4,0	4,5	1,9	2,3		
50			1,9	2,7	3,7	4,4	1,4	2,1		
55				2,1	3,3	4,1	1,4	1,8		
60				2,1	3,0	3,9	1,3	1,8		
65				2,1	2,9	3,6	1,0	1,8		
70					2,0	3,6	0,7	1,8		
75					1,7	2,8	0,8	1,8		2,1
80						2,2	0,8	1,7		2,0
85						3,0	0,7	1,8		2,0
90						1,7	0,7	1,9		2,1
95							0,6	2,0		2,2
99							0,4	2,0		2,3
								2,2		2,3

Таблица 20. Сезонная динамика дыхания отдельных органов яровой пшеницы сорта Мироновская ранняя, мг CO₂/(мг белк. азота · ч)

Время после всходов, сут	Ярус листа							Стебель	Колос	Зерно
	I	II	III	IV	V	VI	VII			
5	0,25	0,37						0,42		
10	0,14	0,20	0,23					0,41		
15	0,15	0,11	0,14	0,22				0,33		
20	0,15	0,11	0,11	0,14	0,14			0,31		
25	0,11	0,10	0,10	0,11	0,13	0,16		0,29		
30		0,12	0,13	0,12	0,11	0,10	0,19	0,28		
35		0,15	0,16	0,16	0,12	0,10	0,15	0,20		
40			0,18	0,16	0,12	0,10	0,11	0,17		
45			0,17	0,16	0,11	0,08	0,09	0,17	0,23	
50			0,14	0,15	0,11	0,08	0,08	0,11	0,18	
55				0,17	0,11	0,09	0,09	0,09	0,15	
60				0,15	0,12	0,09	0,09	0,11	0,13	
65					0,11	0,09	0,10	0,14	0,12	
70					0,08	0,08	0,07	0,13	0,09	0,11
75					0,08	0,09	0,08	0,13	0,07	0,07
80						0,09	0,10	0,13	0,06	0,04
85						0,08	0,14	0,13	0,04	0,03
90								0,11	0,03	0,02
95								0,08	0,01	0,01
99								0,03	0,01	0,01

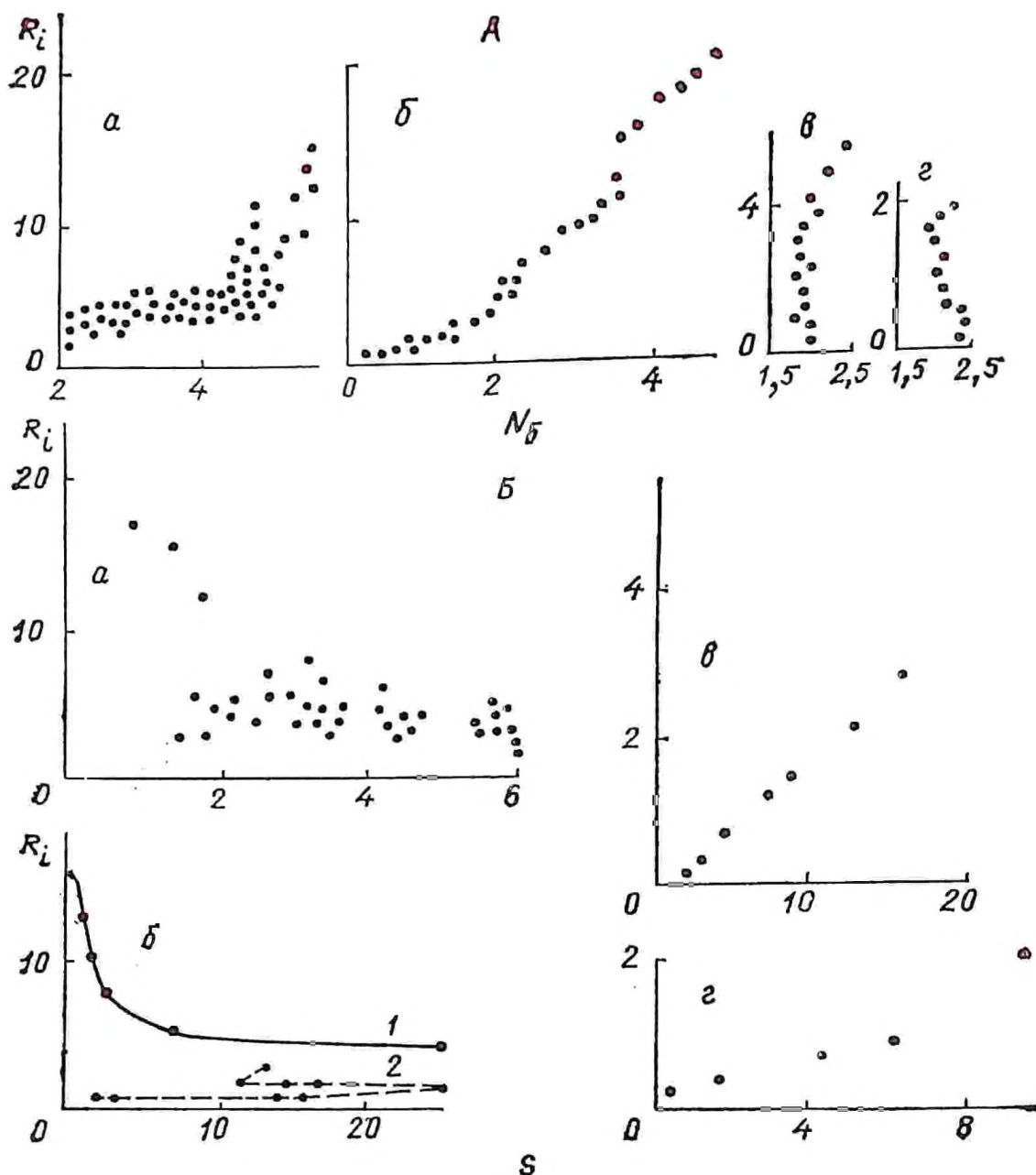


Рис. 10. Взаимосвязь между интенсивностью дыхания R_i , мг CO₂/(г сухого вещества · ч), и содержанием белкового азота N_b , % (А) и сахаров S , % (Б) для листьев (а), стебля (б), колоса (в) и зерна (г) яровой пшеницы сорта Мироновская ранняя:

1 — до наступления фазы колосения; 2 — после наступления фазы колосения

белкового азота снизилось от 4,8 до 0,3 %. Количество белкового азота в колосе с 44- по 52-е сутки вегетации упало от 2,3 до 1,8 % и оставалось на этом уровне примерно в течение месяца, а к концу вегетации возросло до 2,2 %, в зерне к моменту уборки оно составляло 2,3 %.

Интенсивность дыхания листьев в расчете на 1 мг белкового азота самой высокой была в первые дни роста (0,28 мг CO₂/(мг белкового азота · ч), чем моложе взят лист для определения, тем выше дыхание), затем быстро падала и удерживалась некоторое время (более продолжительное у листьев верхних ярусов) примерно на одном уровне, при пожелтении листьев иногда несколько возрастала и снижалась перед их засыханием (табл. 20). У закончивших рост листьев 6—7-го яруса интенсивность дыхания была немного ниже (0,09 мг CO₂), чем у аналогичных листьев предыдущих ярусов (0,15—0,10 мг CO₂). Дыхательная

активность стебля, колоса и зерна постепенно уменьшалась от 0,42, 0,23, 0,11 до 0,07, 0,005, 0,005 мг CO₂/(мг белкового азота · ч) соответственно.

На рис. 10 (А) построены зависимости интенсивности дыхания отдельных органов яровой пшеницы от содержания в них белкового азота. Обнаружена довольно тесная связь для листьев и стебля между этими показателями, однако она нелинейна, так как при высоких значениях содержания белкового азота в сухой биомассе цена поддержания структур белковых молекул, по-видимому, возрастает. Для колосов взаимосвязь указанных параметров отсутствует: постепенное снижение интенсивности темнового дыхания колоса и зерновок происходит при постоянном содержании белкового азота или при незначительном его уменьшении. Положительная корреляция между интенсивностью дыхания и содержанием белкового азота в фитомассе отмечена и в других работах [92, 239], однако наши данные уточняют ранее известные.

Изменения в течение вегетации коэффициента дыхания поддержания (табл. 21) в расчете на белковый азот (m_N) очень сходны с изменениями интенсивности дыхания на 1 мг белкового азота. Этот коэффициент составлял у листьев 2,8—1,2, а у стебля, колоса и зерна постепенно уменьшался в онтогенезе от 5,9, 3,5, 1,2 до 0,5, 0,08, 0,02 г

Таблица 21. Изменения в онтогенезе коэффициентов дыхания поддержания отдельных органов яровой пшеницы сорта Мироновская ранняя, мг сухого вещества/(г белкового азота · сут)

Время после всходов, сут	Ярус листа							Стебель	Колос	Зерно
	I	II	III	IV	V	VI	VII			
5	2,63							5,88		
10	2,17	2,16						5,26		
15	2,32	1,61	1,43					3,72		
20	2,32	1,70	1,70	1,52				4,18		
25	1,70	1,55	1,55	1,70	1,70			3,87		
30		1,86	2,01	1,86	1,70	1,25	2,11	3,25		
35		2,32	2,48	2,48	1,86	1,55	1,90	2,48		
40			2,79	2,48	1,86	1,55	1,70	2,57		
45			2,43	2,48	1,70	1,24	1,39	2,64	3,05	
50			2,17	2,32	1,70	1,24	1,24	1,88	1,84	
55				2,63	1,86	1,39	1,39	1,38	1,95	
60				2,32	1,86	1,39	1,39	1,65	1,79	
65					1,70	1,39	1,55	2,21	1,37	
70					1,24	1,24	1,08	1,94	1,11	1,16
75					1,24	1,39	1,24	1,94	0,50	0,64
80						1,39	1,55	1,99	0,68	0,26
85						1,24	2,17	2,05	0,45	0,28
90								1,69	0,36	0,30
95								1,08	0,23	0,13
99								0,52	0,08	0,02

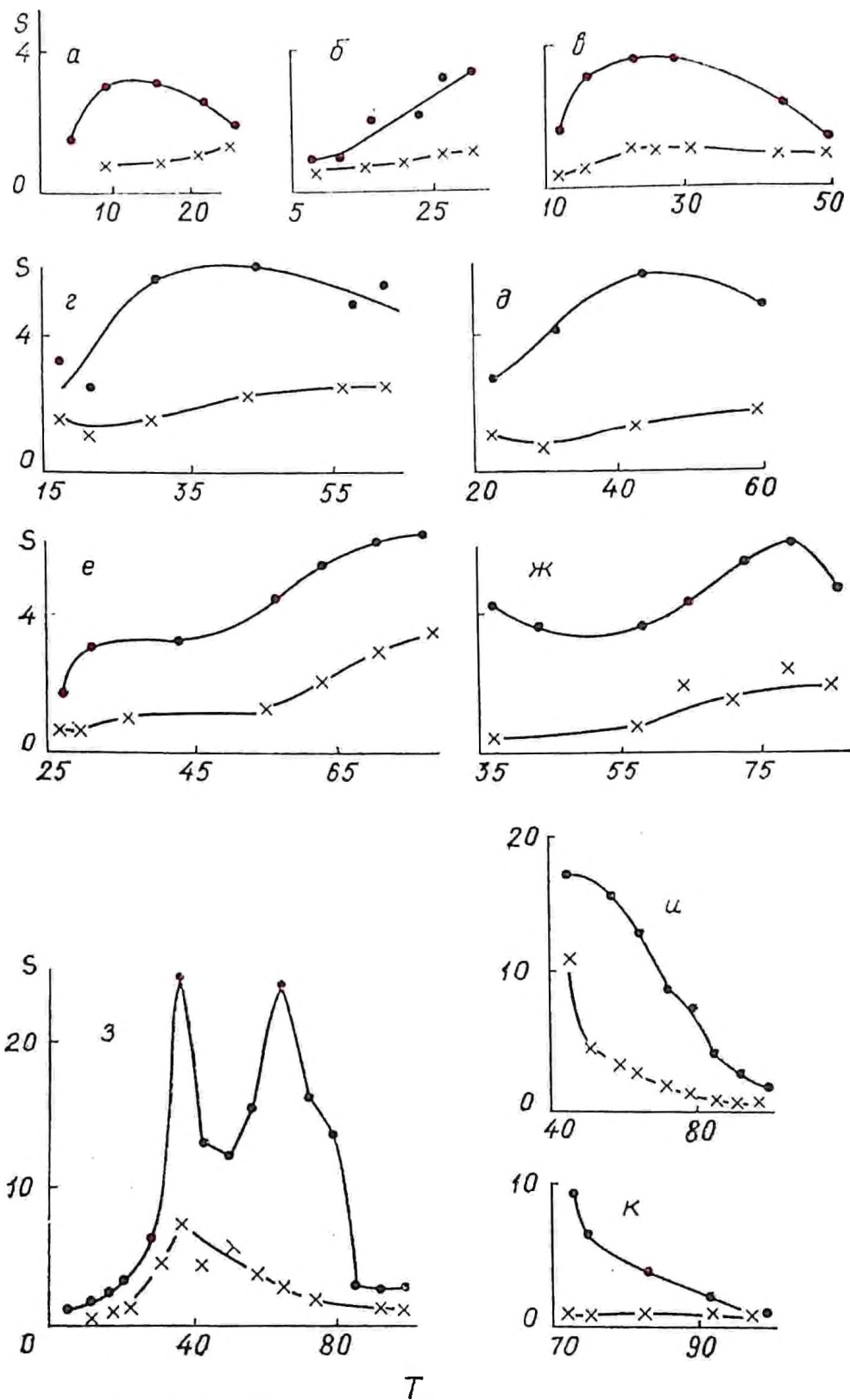


Рис. 11. Содержание моносахаридов (X) и суммы сахаров (●), S, % на сухое вещество, в листьях разных ярусов (а—ж), стебле (з), колосе (и) и зерне (к) яровой пшеницы сорта Мироновская ранняя.
 T — время после всходов, сут

сухого вещества/(г белк. азота · сут) соответственно. Таким образом, онтогенетические изменения коэффициента дыхания поддержания [17] сохраняются в случае расчета этого показателя на единицу белкового азота, причем характер этих изменений отличается у разных органов пшеницы. Так, у листьев m_N изменялся в меньших пре-

делах, чем у стебля и колоса. Самые высокие значения этого показателя отмечались в первые дни роста листа, затем снижались, перед окончанием роста иногда даже до уровня более низкого, чем у закончившего рост листа (что наблюдалось и для дыхания листьев при расчете на белковый азот). Закончившие рост листья верхних ярусов отличались несколько меньшими значениями m_n , чем листья нижних ярусов. У старых листьев иногда наблюдалось увеличение m_n .

В первые дни вегетации в листьях и стебле содержалось почти равное количество сахаров. В дальнейшем в листьях 1—3-го яруса оно увеличилось до 4 %, а 4—7-го — до 6 % (рис. 11). После 20-х суток вегетации содержание сахаров в стебле (куда до наступления фазы колошения входит развивающийся колос) быстро увеличивалось и перед колошением достигло 25 %. Во время цветения количество сахаров в стебле составляло около 12 %, затем по мере формирования зерна повысилось до 25 %, а к концу вегетационного периода упало до 2,5 %. В колосьях и зерне содержание сахаров постепенно уменьшалось от 17 и 10 до 2 и 0,5 % соответственно. Большую часть вегетационного периода во всех органах яровой пшеницы преобладали дисахариды, особенно большое количество их накапливалось в стебле и колосе. В дальнейшем содержание последних в этих органах уменьшилось за счет оттока и полимеризации их в крахмал, накапливающийся в зерновках пшеницы.

На рис. 10 (Б) показаны зависимости между интенсивностью дыхания отдельных органов яровой пшеницы и содержанием в них суммы сахаров. У молодых листьев при снижении интенсивности дыхания содержание сахаров увеличивалось до 4—6 %, в дальнейшем снижение дыхания у стареющих листьев сопровождалось уменьшением количества сахаров. При постепенном снижении интенсивности дыхания стебля в онтогенезе содержание сахаров в нем возрастало перед колошением и во время формирования и налива зерна с последующим снижением к концу вегетации. В колосьях и зерне этот процесс сопровождался уменьшением количества сахаров.

Таким образом, даже в расчете на белковый азот сохраняются онтогенетические изменения интенсивности дыхания отдельных органов пшеницы, связанные с онтогенетическими изменениями значения коэффициента дыхания поддержания в расчете на массу белкового азота. При этом важно отметить, что существует весьма тесная нелинейная зависимость интенсивности дыхания вегетативных органов пшеницы с содержанием в них белкового азота, однако она отсутствует для колоса и зерновок. Напротив, между интенсивностью дыхания вегетативных органов и содержанием в них суммы сахаров взаимосвязь довольно слабая: для начального периода роста вегетативных органов отмечается отрицательная корреляция; в то же время интенсивность дыхания колоса и зерновок тесно коррелирует с содержанием суммы сахаров. Из изложенного выше следует, что учет содержания белкового азота и суммы сахаров в фитомассе отдельных органов при математическом моделировании онтогенетического хода темнового дыхания растений пшеницы существенно не повышает точность количественного описания этого процесса в онтогенезе.

3.3. СОСТАВЛЯЮЩИЕ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ НЕДОСТАТОЧНОМ ВОДОБЕСПЕЧЕНИИ В РАЗНЫЕ ФАЗЫ РАЗВИТИЯ

Уровень продукционного процесса пшеницы в засушливых условиях в значительной степени зависит от интенсивности темнового дыхания, в частности его составляющих — дыхания роста и поддержания. Между тем влияние недостаточного водообеспечения растений на коэффициенты дыхания роста и поддержания недостаточно изучено [55]. Показано [48, 49], что при установившемся дефиците или при его медленном развитии линейная связь между суточными суммами фотосинтеза и дыхания соблюдается, коэффициенты эффективности синтеза и дыхания поддержания практически не отличаются от их значений при достаточном водоснабжении. При более быстром развитии водного дефицита линейность связи между фотосинтезом и дыханием нарушается, последнее уменьшается медленнее. Коэффициент эффективности синтеза при этом не меняется и наиболее вероятной причиной нарушения пропорциональности является увеличение затрат на дыхание поддержания в начальные фазы развития водного дефицита. В условиях атмосферной засухи [50] в фазе формирования зерновок у пшеницы дыхательные затраты обусловлены, в основном, дыханием поддержания.

Общее содержание воды в отдельных органах яровой пшеницы как опытных, так и контрольных растений в течение вегетации постепенно уменьшалось (табл. 22), что отмечалось также другими исследователями в полевых условиях [194]. Во время засухи в фазе выхода в

Таблица 22. Содержание воды, сухого вещества и доля дыхания от гросс — фотосинтеза в различных органах яровой пшеницы сорта Мироновская яровая во время действия засухи (I) и после возобновления полива (II) до 70 %-й влажности почвы (средние данные за 10 сут) *

Орган растения	Содержание воды, %		Содержание сухого вещества, г		Доля дыхания от гросс — фотосинтеза	
	I	II	I	II	I	II
Выход в трубку						
Листья	81	79	0,31	0,36	0,63	
	$\frac{77}{77}$	$\frac{76}{76}$	$\frac{0,28}{0,28}$	$\frac{0,29}{0,29}$	$\frac{0,75}{0,75}$	
Стебель	86	81	0,32	0,65	0,43	0,57
	$\frac{80}{80}$	$\frac{79}{79}$	$\frac{0,32}{0,32}$	$\frac{0,61}{0,61}$	$\frac{0,40}{0,40}$	$\frac{0,67}{0,67}$
Колошение — цветение						
Листья	77	76	0,33	0,27		
	$\frac{73}{73}$	$\frac{74}{74}$	$\frac{0,26}{0,26}$	$\frac{0,22}{0,22}$		
Стебель	78	74	0,91	1,09	0,59	0,71
	$\frac{75}{75}$	$\frac{73}{73}$	$\frac{0,81}{0,81}$	$\frac{0,90}{0,90}$	$\frac{0,59}{0,59}$	$\frac{0,82}{0,82}$
Колос	72	71	0,30	0,54	0,57	0,44
	$\frac{71}{71}$	$\frac{70}{70}$	$\frac{0,29}{0,29}$	$\frac{0,48}{0,48}$	$\frac{0,60}{0,60}$	$\frac{0,48}{0,48}$

Орган растения	Содержание воды, %		Содержание сухого вещества, г		Доля дыхания от gross-фотосинтеза	
	I	II	I	II	I	II
	Налив зерна					
Листья	74	72	0,23	0,10		
	68	64	0,15	0,05		
Стебель	72	69	1,12	1,07		
	68	65	0,97	0,91		
Колос	63	53	1,11	1,23	0,40	0,51
	62	46	1,10	1,14	0,36	0,66

* В числителе приведены данные контроля, в знаменателе — опыта

трубку или колошения — цветения в листьях опытных растений было в среднем на 4 % воды меньше, чем в контрольных, а в фазе налива зерна — на 6 %. А. М. Алексеев [2] отмечает, что при засухе с уменьшением количества воды в растении повышается структурированность остающейся в нем воды, снижается количество белкового азота и увеличивается количество небелкового азота, в листьях уменьшается содержание нуклеиновых кислот, в основном, за счет РНК и в меньшей степени (лишь при сильной засухе) за счет ДНК. После возобновления полива до оптимальной влажности почвы содержание воды в листьях опытных растений не достигло уровня контроля. В стебле при недостаточном водообеспечении количество воды в фазы выхода в трубку, колошения — цветения и налива зерна уменьшилось на 6,3 и 6 % соответственно, и так же как в листьях после полива до оптимальной влажности почвы, полного восстановления, не наблюдалось. Как и в исследованиях А. М. Алексеева [1, 2], чем больше физиологическая активность органа, тем меньше он обезвоживается во время засухи. Так, в колосьях засуха вызывала уменьшение воды по сравнению с контролем только на 1 %. После возобновления полива растений до 70 %-й влажности почвы в варианте с засухой в фазе колошения — цветения количество воды в колосе в течение десяти суток было по-прежнему меньшим на 1 %, а в варианте с засухой в фазе налива зерна оно даже снизилось на 7 % по отношению к контролю. При засухе в фазе выхода в трубку в среднем за десять суток сухая масса функционирующих листьев опытных растений была на 10 % меньше (за счет торможения роста), чем контрольных. Формирование верхних листьев меньшей площади при засухе в этот период наблюдалось и в других опытах [1, 117, 151]. В каждую последующую фазу вегетации недостаточное водообеспечение увеличивало потери массы листьев за счет их засыхания (на 22 и 33 %), которое продолжалось и после возобновления полива до оптимальной влажности. Выход зерна с растения под влиянием засухи в фазе выхода в трубку, колошения — цветения или налива зерна уменьшался на 19, 37 и 35 % соответственно (табл. 23). Это происходило, в основном, за счет уменьшения массы

Таблица 23. Структура урожая яровой пшеницы сорта Мироновская яровая при недостаточном водообеспечении (контроль — 70 %-я влажность почвы, засуха — растения переводились на десять суток на 30 %-ю влажность почвы) в различные фазы развития

Параметр	Контроль	Выход в трубку	Колошение — цветение	Налив зерна
Масса, г				
зерна с одного растения	1,73	1,36	1,10	1,04
листьев *	0,26	0,21	0,25	0,23
	<u>0,22</u>	<u>0,14</u>	<u>0,20</u>	<u>0,21</u>
стебля	0,82	0,71	0,65	0,76
	<u>0,59</u>	<u>0,40</u>	<u>0,48</u>	<u>0,53</u>
колоса	1,34	1,09	0,98	0,89
	<u>0,89</u>	<u>0,61</u>	<u>0,64</u>	<u>0,56</u>
зерна с колоса	1,05	0,84	0,76	0,66
	<u>0,67</u>	<u>0,44</u>	<u>0,49</u>	<u>0,38</u>
1000 зерен	37,5	32,2	34,0	25,4
	<u>32,0</u>	<u>23,3</u>	<u>32,5</u>	<u>21,1</u>
Число зерен в колосе	28,0	32,0	22,0	25,0
	<u>21,1</u>	<u>23,0</u>	<u>15,0</u>	<u>18,0</u>
Продуктивная кустистость	2,01	2,18	1,69	2,01
Отношение массы листьев и стебля к массе колоса	0,81	0,84	0,92	1,11
Отношение массы листьев и стебля к массе зерна	1,03	1,10	1,18	1,35
Отношение сухой биомассы, затраченной на дыхание главного побега, к массе зерна побега	3,35	3,49	4,24	5,05

Примечание. В числителе приведены параметры главного побега, в знаменателе — бокового продуктивного побега.

каждого зерна и его количества в колосе. Не было уменьшения количества зерен в колосе только при засухе в фазе выхода в трубку. Ф. Д. Сказкин отмечает [77, 78], что для яровых хлебных злаков критический период в отношении к недостатку влаги в почве начинается одновременно с микроспорогенезом у главного стебля и продолжается до окончания процесса оплодотворения у продуктивных побегов кущения. В критическом периоде есть момент, когда засуха действует наиболее губительно на урожай. Этим моментом является время образования мужского гаметофита, особенно первого деления микроспоры. О влиянии засухи в критический период на количество зерен в колосе и массу 1000 зерен пшеницы указывается в работе Брама [109]. Вызванное засухой уменьшение массы стебля и колоса продолжалось до конца вегетационного периода. При смещении засухи на более поздний период вегетации увеличивалось отношение массы листьев и стебля к массе колоса и зерна.

В течение вегетационного периода происходило снижение процентного содержания белкового азота в листьях и стебле, причем в

стебле быстрее (рис. 12). Существенное уменьшение белкового азота в листьях наблюдалось при засухе в фазе колошения — цветения. В стебле и колосе под влиянием засухи количество белкового азота в большинстве случаев увеличивалось.

Засуха в фазе выхода в трубку приводила к снижению интенсивности дыхания листьев, уровень которой был значительно ниже, чем у контроля, даже после возобновления полива до оптимальной влажности (рис. 13). Интенсивность дыхания стебля в эту фазу вегетации в первые дни засухи была чуть выше, чем у контрольных растений, а затем значительно снизилась. При достаточном водообеспечении дыхание стебля опытных растений очень быстро достигло уровня контроля. При засухе в фазе цветения интенсивность дыхания листьев сначала немного увеличилась, затем уменьшилась и даже после возобновления полива до 70 %-й влажности почвы она была ниже, чем у листьев контрольных растений. Дыхание стебля опытных растений значительно снизилось и достигло уровня контроля на шестые сутки после полива до оптимальной влажности почвы. Дыхательная активность колоса в первые дни засухи была ниже, чем у контроля, а затем увеличилась и оставалась более высокой почти до конца вегетации. Интенсивность дыхания листьев варианта с засухой в фазе налива зерна в первые дни недостаточного водообеспечения немного увеличилась, а затем снизилась и до конца вегетационного периода была ниже, чем в контроле. Дыхание стебля в течение шести суток засухи было ниже, а в дальнейшем таким же, как у контроля. Дыхательная активность колоса опытных растений только в течение первых четырех суток была такой, как у контрольных растений, а затем уменьшилась и была более низкой до конца онтогенеза. Таким образом, во все исследованные фазы развития пшеницы в первые дни засухи интенсивность дыхания листьев и стебля иногда немного увеличивалась, а затем уменьшалась. После возобновления полива до 70 %-й влажности почвы дыхание стебля опытных растений достигало уровня контроля, а у листьев так и оставалось более низким. У колосьев при засухе в фазе налива зерна дыхание уменьшалось сильнее, чем при засухе в фазе цветения. Подобные результаты были получены в опытах с яровой пшеницей

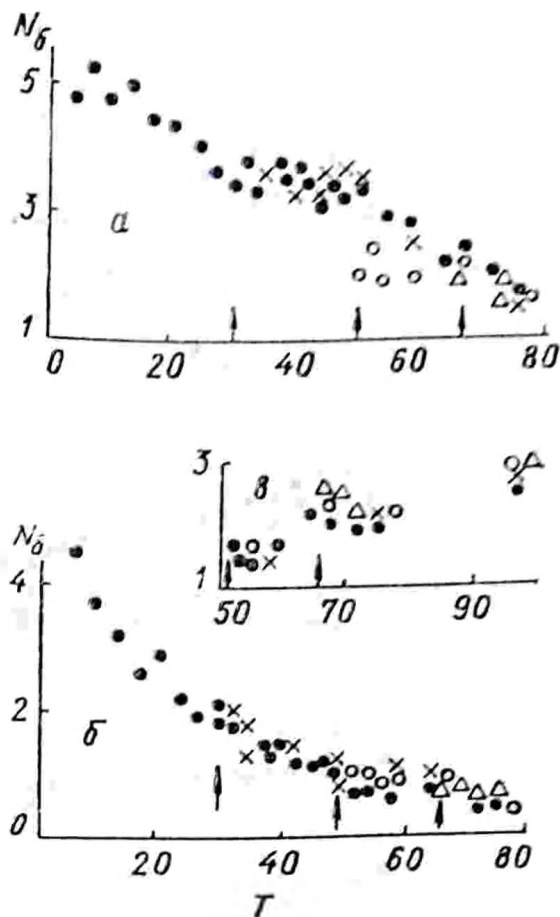


Рис. 12. Содержание белкового азота N_6 , % на сухое вещество, в листьях (а), стебле (б) и колосе (в) главного побега яровой пшеницы сорта Мироновская яровая у контрольных растений (●) и опытных растений при засухе в фазы выхода в трубку (×), колошения — цветения (○) и налива зерна (△). Т — время после всходов, сут. Стрелками отмечено начало засухи

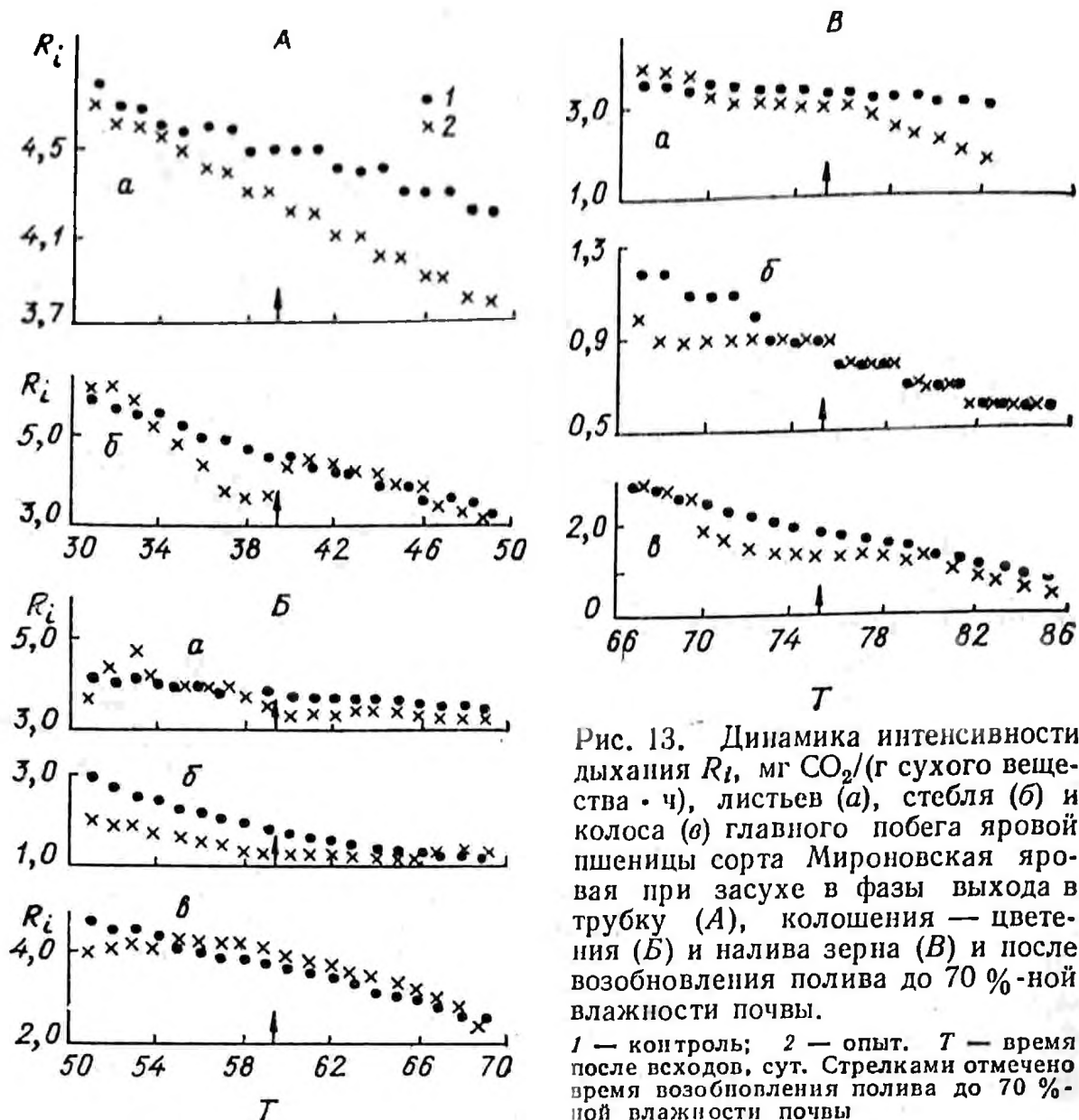


Рис. 13. Динамика интенсивности дыхания R_i , мг CO_2 /(г сухого вещества · ч), листьев (а), стебля (б) и колоса (в) главного побега яровой пшеницы сорта Мироновская яровая при засухе в фазы выхода в трубку (А), колошения — цветения (Б) и налива зерна (В) и после возобновления полива до 70 %-ной влажности почвы.
1 — контроль; 2 — опыт. T — время после всходов, сут. Стрелками отмечено время возобновления полива до 70 %-ной влажности почвы

А. М. Алексеевым [1], который указывает на небольшое повышение интенсивности дыхания при засухе и некоторое его снижение в конце засухи в фазе молочной спелости. Так же как и в нашем исследовании, в работе И. А. Купермана и Е. В. Хитрово [38] отмечается, что по мере старения и нарастающего обезвоживания интенсивность дыхания опытных растений снижалась значительно больше, чем контрольных. Усиление дыхания у надземных органов пшеницы в фазе кущения они наблюдали через два дня после прекращения полива.

На рис. 14, где представлена взаимосвязь между отношением удельной скорости темнового дыхания к относительной скорости роста ($R_y \mu^{-1}$) и обратной величиной относительной скорости роста (μ^{-1}) для отдельных органов растений яровой пшеницы, точки пересечения прямых с осью ординат соответствуют значению коэффициента дыхания роста, а углы их наклона определяют средние значения коэффициента дыхания поддержания для небольших промежутков времени. Коэффициент дыхания роста листьев, стебля и колоса главного побега яровой пшеницы сорта Мироновская яровая при засухе и после возобновления полива до 70 %-й влажности почвы составляет около

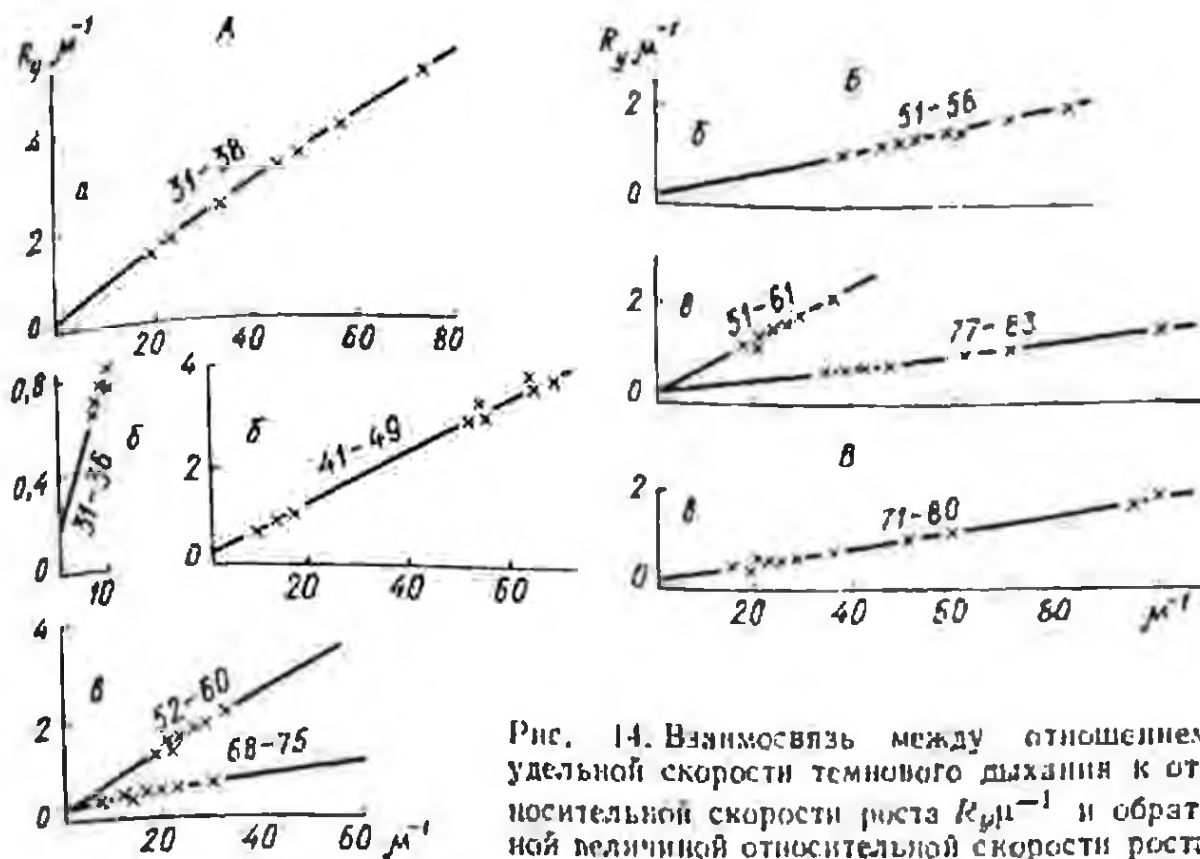


Рис. 14. Взаимосвязь между отношением удельной скорости темного дыхания к относительной скорости роста $R_y \mu^{-1}$ и обратной величиной относительной скорости роста μ^{-1} отдельных органов яровой пшеницы при засухе и после возобновления полива до оптимальной влажности почвы. Цифры у линий — время после исходоп. сут. Остальные обозначения те же, что и на рис. 13

0,2 г/г. Такое же значение этот показатель имел для всех органов пшеницы этого сорта при оптимальном водообеспечении в более ранних опытах [16] и у контрольных растений настоящего исследования.

Изменения значений коэффициента дыхания поддержания отдельных органов яровой пшеницы при засухе сходны с изменениями в интенсивности дыхания этих органов (рис. 15). Если вследствие преждевременного старения органа, названного засухой, снижается интенсивность дыхания, то уменьшается и значение коэффициента дыхания поддержания. Значения коэффициента дыхания поддержания листьев при засухе иногда вначале немного увеличивались, а затем уменьшались и даже после возобновления полива до 70 %-й влажности почвы были значительно ниже, чем в контроле. У стебля засуха также вызывала уменьшение этого показателя, но после наступления достаточного водообеспечения в фазы выхода в трубку и колошения — цветения он достигал уровня контроля, причем в первом варианте быстрее. При засухе в фазе цветения величины коэффициента дыхания поддержания колоса были меньшими, чем в контроле, только в первые четыре дня. Недостаточное же водообеспечение в фазе налива зерна привело к значительному уменьшению коэффициента дыхания поддержания колоса и в период засухи и после возобновления полива до 70 %-й влажности почвы, хотя некоторое восстановление все же происходило.

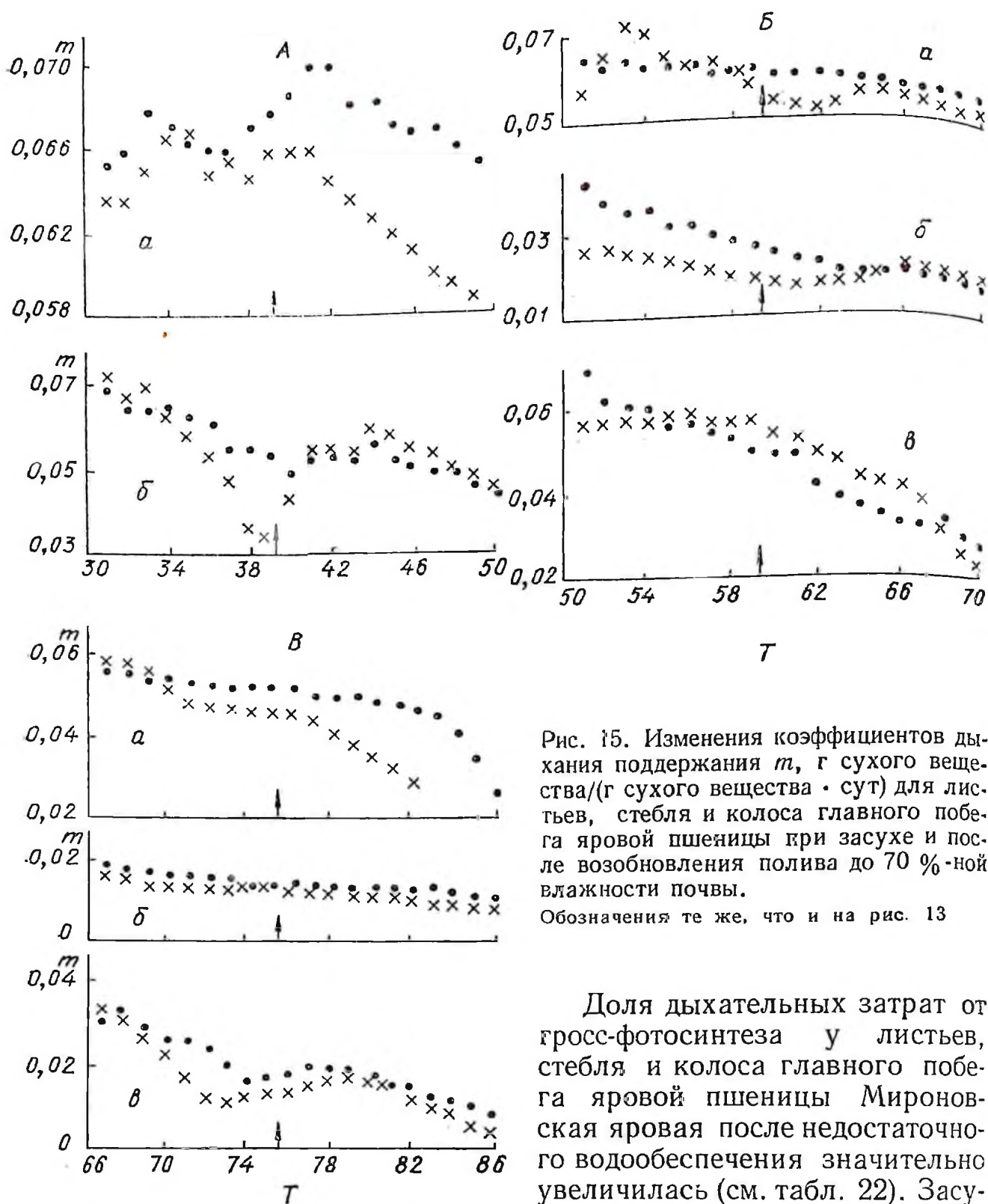


Рис. 15. Изменения коэффициентов дыхания поддержания m , г сухого вещества/(г сухого вещества · сут) для листьев, стебля и колоса главного побега яровой пшеницы при засухе и после возобновления полива до 70 %-ной влажности почвы. Обозначения те же, что и на рис. 13

Доля дыхательных затрат от gross-фотосинтеза у листьев, стебля и колоса главного побега яровой пшеницы Мироновская яровая после недостаточного водообеспечения значительно увеличилась (см. табл. 22). Засуха в фазе выхода в трубку по

сравнению с контролем вызвала уменьшение затрат на дыхание роста листьев, стебля и колоса главного побега пшеницы за вегетацию на 19, 32 и 23 %, а на дыхание поддержания — на 22, 14 и 5 % (табл. 24). При недостаточном водообеспечении в фазе цветения затраты на дыхание роста колоса уменьшились на 29 %. Затраты же на образование единицы зерна при засухе увеличились. Так, отношение сухой биомассы, затраченной на дыхание главного побега, к массе его зерна при засухе в фазе выхода в трубку, колошения — цветения или налива зерна составляло 3,49, 4,24, 5,03 соответственно против 3,35 у контрольных растений. Такой характер дыхательных затрат по различ-

Таблица 24. Затраты за вегетацию на дыхание роста (а) и поддержания (б) у растений пшеницы сорта Мироновская яровая при засухе в различные фазы развития (г сухого вещества)

Объект	Контроль		Фаза вегетации					
			Выход в трубку		Колошение — цветение		Налив зерна	
	а	б	а	б	а	б	а	б
Листья	0,07	1,05	0,06	0,82	0,07	0,96	0,07	0,98
Стебель	0,23	1,35	0,15	1,16	0,18	1,24	0,20	1,31
Колос	0,23	0,60	0,17	0,56	0,16	0,60	0,19	0,58
Побег	0,53	2,99	0,39	2,55	0,42	2,81	0,46	2,87

ным вариантам в значительной степени обусловлен различиями в накоплении сухого вещества в онтогенезе пшеницы, интенсивностью дыхания и отношением массы вегетативных органов к массе зерна. При недостаточном водообеспечении в фазе выхода в трубку меньшая масса листьев, стебля и колоса связана с формированием верхних листьев меньшей площади, более низкого и тонкого стебля, меньшего колоса, а в фазы колошения — цветения и налива зерна — с уменьшением массы уже сформировавшихся листьев и стебля (рис. 16). Так как в вариантах с недостаточным водообеспечением в фазы колошения — цветения и налива зерна, листья, стебли и колосья более продолжительное время вегетации отличались большей массой (а следовательно-

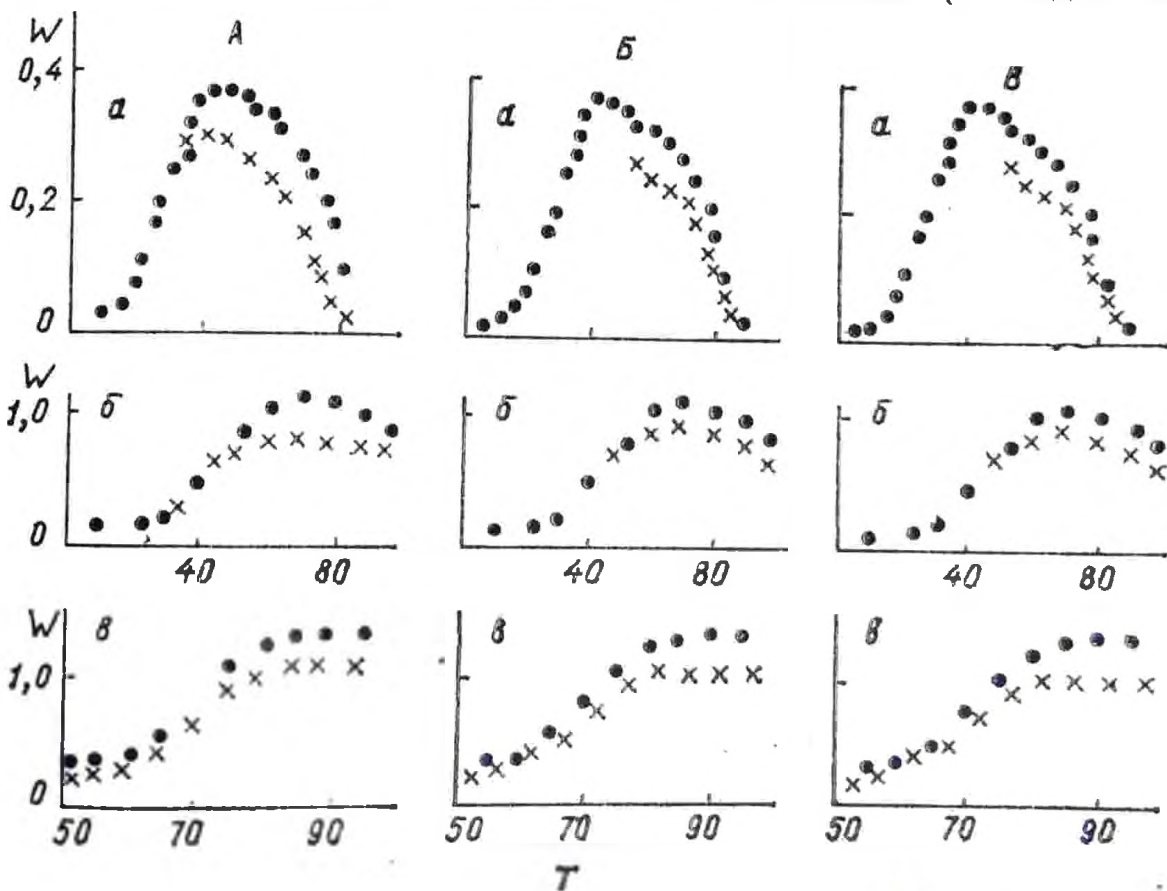


Рис. 16. Влияние засухи на накопление сухого вещества W , г, отдельными органами яровой пшеницы в онтогенезе.

Обозначения те же, что и на рис. 13

но, и больше расходовали субстрата на дыхание) при значительно меньшем выходе зерна с растения, чем в варианте с засухой в фазе выхода в трубку, то и затраты на образование 1 г зерна у них значительно больше.

Таким образом, недостаточное водообеспечение в одну из фаз развития растений яровой пшеницы сорта Мироновская яровая — выхода в трубку, колошения — цветения или налива зерна — не оказывало существенного влияния на коэффициент дыхания роста листьев, стебля и колоса, который у опытных и контрольных растений составлял около 0,2 г/г. Значения коэффициентов дыхания поддержания этих органов большую часть периода засухи были ниже, чем у контрольных растений. Увеличение отношения массы вегетативных органов к репродуктивным, вызванное засухой, приводило к возрастанию дыхательных затрат на образование единицы зерна.

ФОТОСИНТЕЗ, РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ В СВЯЗИ С ЦЕНОТИЧЕСКИМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕМ РАСТЕНИЙ

Изучение физиологических основ продукционного процесса агроценозов является одним из важных звеньев развития теории фотосинтетической продуктивности и базой для совершенствования технологий выращивания сельскохозяйственных культур.

Агроценоз, формируясь в результате ассимиляционной деятельности растений, их роста и развития, одновременно сам оказывает влияние на параметры слагающих его особей. Это влияние чаще всего характеризуют терминами «ценотическое действие» или «ценотическое взаимодействие растений» (ЦВР). Из числа возможных видов взаимодействия растений в агроценозах монокультур наиболее существенны трансбиотические [66], выражающиеся в изменении среды обитания: состояния атмосферы внутри растительного покрова (режимов ФАР, температуры, влажности воздуха, коэффициентов турбулентного переноса), корнеобитаемого слоя почвы (его температуры, влажности, урбозней прижизненных выделений корневых систем и веществ, образующихся в результате разложения отмершей биомассы).

Предметом настоящего исследования является изучение влияния ЦВР кукурузы на фотосинтез, рост, развитие и продуктивность растений, выявление характеристик устойчивости гибридов кукурузы к повышенной плотности посевов. В качестве критерия интенсивности ЦВР использовали максимальный в онтогенезе листовой индекс посева $L \text{ м}^2/\text{м}^2$. Кроме того, для этой цели может служить средняя обеспеченность ФАР единицы площади листьев. Показано [84], что образующаяся в каждом единичном слое листьев масса сухого вещества пропорциональна поглощенной этим слоем ФАР. Отсюда возможно предположение, что обеспеченность поглощенной ФАР определяет фотосинтетическую продуктивность. При затруднениях в получении данных о приходе ФАР, вместо абсолютного поглощения может быть использована его относительная величина $a_{\text{п}}$. А средняя для растительного покрова (РП) характеристика поглощения ФАР в этом случае принимается в виде отношения $a_{\text{п}}$ к L .

Основной объем экспериментальных данных получен в полевых опытах со среднеспелым гибридом кукурузы Буковинский 3ТВ (БЗ)

и раннеспелым Коллективный 210 АТВ (К210) в 1981—1985 гг. в Опытном сельскохозяйственном производстве АН УССР (Киевская обл.). Оба гибрида районированы в зоне проведения опытов. Изучали посевы с густотой (n) от 1 до 120 растений на 1 м^2 . Дозы минеральных удобрений рассчитывали балансовым методом [34]. Способ сева пунктирный. С целью равномерного размещения семян на площади в рамках существующих возможностей сева кукурузы изменяли ширину междурядий (0,70, 0,35 и 0,15 м) для различных интервалов густот стояния растений (6—7, 16—20 и более 20 растений на 1 м^2). Почвы опытного поля светло-серые, лесные оподзоленные, повторность четырехкратная, площадь одной делянки 100—150 м^2 .

Для решения отдельных вопросов использовали, кроме того, данные ранее проведенных полевых опытов (1976—1978 гг.) в условиях орошения на полях учхоза Приозерный (совместно с кафедрой физиологии растений Херсонского сельскохозяйственного института) со среднепоздними гибридами (Таврия, ЗПСК 755, ЗПСК 46, ЗПСК 1, Краснодарский 440, Краснодарский ПГ 303 ТВ, Днепровский ПГ 50). Почвенный покров в учхозе 'Приозерный' представлен темно-каштановыми почвами. Густота посевов составляла 5—6 растений на 1 м^2 . Поливы проводили при снижении влажности почвы до 75 % НВ.

Характеристики фотосинтетической продуктивности (высоту растений, массы сырого и сухого вещества отдельных органов, площадь листьев) определяли один раз в декаду по выборкам из 10—20 средних растений. Для установления параметров таких растений в период листообразования использовали гистограммы распределения по высотам. Отмечалось [13], что зависимость массы растений от высоты (H) неоднозначна для ценозов с различными условиями произрастания. Однако для конкретного посева определена довольно тесная зависимость ($\eta = 0,720—0,860$). После наступления репродуктивного периода вариабельность масс при одной и той же высоте возрастает. Ввиду этого в данный период отбор средних по массе растений производился с учетом их распределения по наибольшим диаметрам стеблей, а затем — по диаметрам початков. Объемы выборок для построения гистограмм составляли 100—200 вариант. Динамику массы корней изучали на двух крайних по интенсивности ЦВР вариантах опытов по методу, описанному М. Г. Тарановской [83].

Содержание суммы сахаров, крахмала, общего азота определяли по методике Х. Н. Починка [64] с интервалом 10 дней. Густоту посевов подсчитывали через каждые 20—25 дней. Наблюдения за фазами развития проводили через день [53]. В последующем тексте допускались сокращения названий фаз развития кукурузы: выметывание и цветение метелки — ВМ и ЦМ; цветение початка — ЦП; молочная, молочнo-восковая, восковая и полная спелость — МС, МВС, ВС, ПС соответственно. Температуру почвы измеряли термометрами Савинова и датчиками сопротивления, температуру и влажность воздуха — электропсихрометрами конструкции Агрофизического института. Поток фотосинтетически активной радиации измеряли фотоинтеграторами Б. И. Гуляева.

Интенсивность газообмена участков посева, заключенных в спе-

циальные камеры, определяли с помощью оптико-акустического газоанализатора ОА-5501. Газоанализатор вместе с системой самописцев (для регистрации интенсивности фотосинтеза и дыхания, температуры воздуха и почвы на различных уровнях, влажности воздуха, причинной сетевым электрическим напряжением. Системы камер для измерения газообмена включают по три секции, каждая из которых имеет размеры $60 \times 80 \times 100 \text{ см}^3$. Они состоят из металлических картеров, обтянутых полиэтиленом. Секции наращивали по мере увеличения высоты растений. Верхняя секция имеет крышку, изготовленную из плексиглаза. На ней крепят штуцера для протяжки воздуха в системе и отбора проб, вентилятор. Снизу камера открыта и на 5—8 см приподнята над поверхностью почвы. Продолжительность измерений изменяли от нескольких часов до суток. По окончании работ измеряли площадь листьев и массу растений, заключенных в камерах.

Функции вегетативного α и репродуктивного β роста рассчитывали в соответствии с [70, 71]: $\alpha = \Delta m_i (\Delta M)^{-1}$; $\beta = \Delta m_i (M)^{-1} (\Delta T)^{-1}$, где Δm_i — прирост масс отдельных органов; ΔM — прирост массы целого растения. Относительную скорость роста μ [22] вычисляли по формуле $\mu (T_{1-2}) = (\Delta T_{1-2})^{-1} (\ln m_{i,2} - \ln m_{i,1})$, где $m_{i,1}$ и $m_{i,2}$ — начальная и конечная массы i -го органа; T — продолжительность периода, (сут). Массу опавших листьев определяли как произведение их удельной поверхностной плотности (УППЛ) на площадь. Величины УППЛ вычислялись ежедекадно по фитометрическим данным о площади и массе листьев. Количество и ярус отмерших листьев устанавливались по данным фенологических наблюдений. Площади отмерших листьев определяли по разности между интегральной и фактической площадью листовой поверхности [21]. Массы средних отмерших растений вычислялись с помощью графиков связи масс растений с их высотой и гистограмм распределения растений по высотам.

Вегетационные периоды 1981—1982 гг., а также первая их половина (до середины июля) в 1983—1985 гг. характеризовались достаточной влагообеспеченностью метрового слоя почвы, составлявшей 75—80 % НВ на вариантах с густотой 1—16 растений на 1 м^2 и 70—75 % НВ при загущении (70 растений/ м^2). В августе 1983—1985 гг. отмечалось снижение влажности почвы до 50—60 % НВ. Температурный режим был благоприятным для роста и развития кукурузы. Угнетение при загущении вызывалось, главным образом, недостаточной освещенностью листьев средних и нижних ярусов.

4.1. ЦЕНОТИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ РАСТЕНИЙ И СОСТОЯНИЕ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Изучалось изменение состояния среды обитания растений в связи с интенсивностью ЦВР [27, 29, 72]. В настоящем исследовании будут затронуты лишь отдельные стороны этого вопроса, касающиеся режимов ФАР и температуры воздуха в РП.

В качестве основных показателей режима фотосинтетически активной радиации использовали средние взвешенные за день значения

коэффициентов пропускания a_T и поглощения a_n [14], которые определяются, главным образом, такими интегральными показателями продуктивности, как надземная фитомасса (сырая M_z и сухая M_c), листовой индекс посевов. Связь a_T и a_n с площадью листьев, как и у других авторов, аппроксимируется экспонентой

$$a_T = \exp(-0,54L), \quad (11)$$

$$a_n = a_{n,\max} [1 - \exp(-0,57L)]. \quad (12)$$

Здесь $a_{n,\max}$ — максимально возможное значение коэффициента поглощения, равное 0,95.

Зависимость a_T от M_c и M_z описывается уравнением, аналогичным уравнению Торнквиста:

$$a_T = 1 - M_c (1,26 + 0,96M_c)^{-1}, \quad (13)$$

$$a_T = 1 - M_z (9,5 + 0,93M_z)^{-1}. \quad (14)$$

Из этой аппроксимации следует, что a_T достигает нулевого значения не при $M \rightarrow \infty$, а при определенных критических величинах $M_{c,\text{кр}}$ и $M_{z,\text{кр}}$, при которых вся ФАР, за вычетом отраженной, поглощается растениями. Из уравнений (13) и (14) следует, что $M_{c,\text{кр}} = 32$ т/га, $M_{z,\text{кр}} = 136$ т/га. При значениях надземной массы больше критических $a_T = 0$.

Уравнения связи a_n с M_c и M_z имеют аналогичный вид:

$$a_n = M_c (1,0 + 1,05M_c)^{-1}, \quad (15)$$

$$a_n = M_z (8,2 + 1,02M_z)^{-1}. \quad (16)$$

Корреляционный и дисперсионный анализы связей a_T и a_n с M_c и M_z показали, что они достоверны, существенно криволинейны и характеризуются корреляционными отношениями: $\eta_{L,a_T} = 0,980$; $\eta_{L,a_n} = 0,905$; $\eta_{M_c,a_T} = 0,920$; $\eta_{M_c,a_n} = 0,890$; $\eta_{M_z,a_T} = 0,962$; $\eta_{M_z,a_n} = 0,905$; при вероятности $\beta = 0,99$ влияние показателей L , M_c и M_z на радиационные характеристики посевов a_T и a_n составляет не менее 77 и не более 98 %.

Исследовалось влияние ЦВР кукурузы на температурный режим [12]. Показано, что в зависимости от L температура воздуха ($t^\circ\text{C}$) на уровне деятельной поверхности ($2/3$ высоты РП) может отличаться на несколько градусов от $t^\circ\text{C}$, измеренной на метеорологической площадке. При $L \leq 1$ температура в посевах выше, чем вне его. Это объясняется уменьшением турбулентного перемешивания воздуха с более высокими слоями атмосферы при значительном пропускании интегральной радиации к почве под РП. Дальнейшее увеличение плотности посевов до $L = 3$ приводит к снижению температуры на 2°C по сравнению с метеоплощадкой. Основные различия наблюдаются в нижней части РП в припочвенном слое воздуха [67]. В табл. 25 представлены данные о различии в температурном режиме ценозов с $L \leq 2$ и $L \geq 8$ в зависимости от прихода интегральной радиации. Установлено, что максимальные значения градиентов температуры среды возникают в условиях больших дневных сумм ФАР. Влияние ценотического взаимодействия на $t^\circ\text{C}$ более сильно проявляется на уровне 0,2 м над

Таблица 25. Влияние прихода ФАР и листового индекса L на разность среднесуточных температур воздуха в посевах кукурузы

Уровень измерения	Разность температур ($^{\circ}\text{C}$) при приходе ФАР, Вт/м ²		
	200—300	301—400	401—500
Вариант с $L \leq 2$ и $L \geq 8$ на уровнях 0,2 м над поверхностью почвы			
$2/3$ высоты растительного покрова	0,2	1,3	3,7
Уровень 0,2 м над поверхностью почвы и $2/3$ высоты растительного покрова	0,2	0,5	1,2
при $L \geq 8$	0,0	-1,0	-2,1
при $L \leq 2$	0,0	-0,8	0,4

поверхностью почвы, где среднесуточная разность температур воздуха между изреженным и густым посевом достигает 3,7 $^{\circ}\text{C}$. При $L \geq 8$ внутри РП наблюдается постоянная инверсия температуры, что свидетельствует об ослабленном потоке тепла в почву.

Понижение температуры среды обитания растений приводит к замедлению их развития.

4.2. ПАРАМЕТРЫ РАСТЕНИЯ КУКУРУЗЫ В УСЛОВИЯХ ЦЕНОТИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Высота растений (H) — наиболее доступная для измерений характеристика. В то же время она находится во взаимосвязи с другими фитометрическими параметрами, изменение которых не представляется возможным без срезания растений (массами отдельных органов и всего растения в целом). Исследовались [13] различия в динамике H гибридов кукурузы на основе параметров уравнения логистической функции, с помощью которого она удовлетворительно описывается. Большое варьирование густот посевов в наших опытах позволило выявить некоторые особенности их влияния на динамику H гибридов кукурузы (табл. 26).

Таблица 26. Зависимость высоты растений гибридов кукурузы от листового индекса L и продолжительности вегетации T

L	Высота (м) при T (сут) после всходов						
	20	30	40	50	60	70	80
К 210							
1—2	0,47	0,68	0,98	1,23	1,84	2,06	2,14
5—6	0,53	0,80	1,07	1,38	1,96	2,20	2,25
18—19	0,53	0,80	1,07	1,27	1,82	—	—
Б 3							
1—2	0,40	0,60	1,03	1,50	2,10	2,30	2,35
5—6	0,42	0,70	1,00	1,30	1,75	2,00	2,13
7—10	0,42	0,67	0,90	1,14	1,30	1,45	1,72

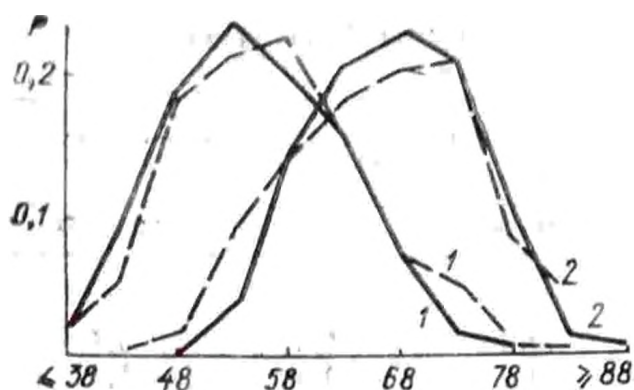


Рис. 17. Гистограммы распределения P растений гибридов кукурузы БЗ (сплошные линии) и К210 (штриховые линии) по высотам, см, на 27-е сутки после всходов в зависимости от листового индекса посевов L : 2 (1) и 6 (2). Значения высот соответствуют серединам классов, имеющих размеры 5 см

Прежде всего, обращает на себя внимание то, что наибольшая высота растений К210 формируется не в редком посеве ($L = 1-2$), а при значительном его загущении ($L = 5-6$). Даже сверхвысокое уплотнение ценоза ($L = 18-19$) приводит к торможению ростовых процессов только по истечении 50 дней после всходов. В течение 40 дней растения плотных ценозов растут быстрее. У гибрида БЗ преимущества плотных посевов отмечаются в течение 30 дней после всходов, а максимальная высота наблюдается в наименее плотном ценозе ($L = 1-2$).

В качестве примера положительного влияния ЦВР на начальную скорость роста кукурузы могут служить кривые распределения растений по высотам на 27-й день после всходов (рис. 17). Высота модалного растения при $L = 6$ на 15 см больше, чем в посеве с $L = 2$.

Показано [46], что положительное влияние ЦВР на рост растений в начальный период вегетации имеет физическую и химическую природу. Оно связано с улучшением теплового режима почвы (наши данные о повышении t °С припочвенного слоя воздуха подтверждают это), большей ее насыщенностью микроорганизмами и полезными для растений продуктами их жизнедеятельности, лучшей устойчивостью популяции к физическому повреждению. Совокупность элементов положительного взаимовлияния растений называют эффектом группы. Согласно табл. 27 отставание в росте гибрида БЗ в загущенных посевах после 30—40 дней вегетации связано с укорочением междоузлий (нумерация снизу) той части стебля, которая находится над уровнем заложения початка (9—10-й лист). Возможно, что отсутствие репродуктивного органа у этого гибрида при $L = 10$ служат причиной ингибирования роста верхней части стебля. Девять нижних междоузлий стебля гибрида БЗ на IX этапе органогенеза початка мало различаются между собой при изменении L . Наблюдается несколько большая их длина в условиях плотного посева.

Таблица 27. Зависимость длины междоузлий гибрида кукурузы БЗ от листового индекса L и этапа органогенеза початка (VIII—IX)

Номер междоузлия	Длина междоузлия (см) при L				Номер междоузлия	Длина междоузлия (см) при L			
	1 (VIII)	10 (VIII)	1 (IX)	10 (IX)		1 (VIII)	10 (VIII)	1 (IX)	10 (IX)
1	0,9	0,6	1,5	1,5	9	9,0	7,5	18,5	18,8
3	6,0	6,0	6,9	6,9	11	6,4	3,5	18,6	15,0
5	14,2	12,6	14,3	14,6	13	2,8	0,7	18,5	11,0
7	13,0	11,6	18,0	18,4	15	—	—	18,0	10,0

Таблица 28. Зависимость массы сухого вещества одного растения гибрида кукурузы БЗ от его высоты и листового индекса L

L	Масса сухого вещества (г) при высоте, см							
	80	100	120	140	160	180	200	220
1	16	30	40	60	80	110	170	300
1—2	12	20	30	35	50	75	113	200
4—5	8	12	20	25	35	50	70	100
6—7	—	10	15	17	25	35	55	80
9—10	—	10	12	15	20	25	35	—

Интенсивность ЦВР оказывает влияние не только на высоту растений, но и на параметры ее взаимосвязи с массами (табл. 28). При увеличении L от 1 до 10 масса растений уменьшается в 2—3 раза при одинаковой H . Это необходимо иметь в виду при использовании H для расчетов массы растения.

Важным параметром растений является удельная поверхностная плотность листьев (УППЛ), рассчитываемая в виде отношения сухой массы листовой пластинки к ее площади. Установлена связь интенсивности фотосинтеза листа с его УПП, поэтому в целом ряде работ этот показатель изучался как признак, используемый в селекции растений на повышенную интенсивность фотосинтеза [122, 126, 202]. Величину УППЛ можно считать показателем эффективности использования ассимилятов, идущих на рост листьев для формирования площади ассимиляционной поверхности: при неизменном количестве ассимилятов, расходуемых на рост листьев, с ее уменьшением площадь листьев растения возрастает. В тех случаях, когда площадь ассимиляционной поверхности лимитирует рост и продуктивность в большей мере, чем интенсивность фотосинтеза, снижение УППЛ растения благоприятствует повышению продуктивности растений. Х. Г. Тооминг показал [85], что существуют оптимальные значения этого показателя, зависящие от светового режима выращивания растений, и увеличению продуктивности может способствовать лишь повышение интенсивности фотосинтеза единицы сухой массы листа, а не его площади.

Точность количественного описания динамики площади листьев в онтогенезе в значительной мере определяется временной и пространственной изменчивостью УППЛ, как очень варибельного физиологического параметра, лежащего в основе адаптивных реакций растений, в особенности к условиям светового режима.

В нашу задачу входило изучение и количественное описание средней для растительного покрова УППЛ кукурузы в зависимости от генотипа, этапа онтогенеза и интенсивности ЦВР. Различия УППЛ по отдельным гибридам оказались весьма существенными (рис. 18). Что-

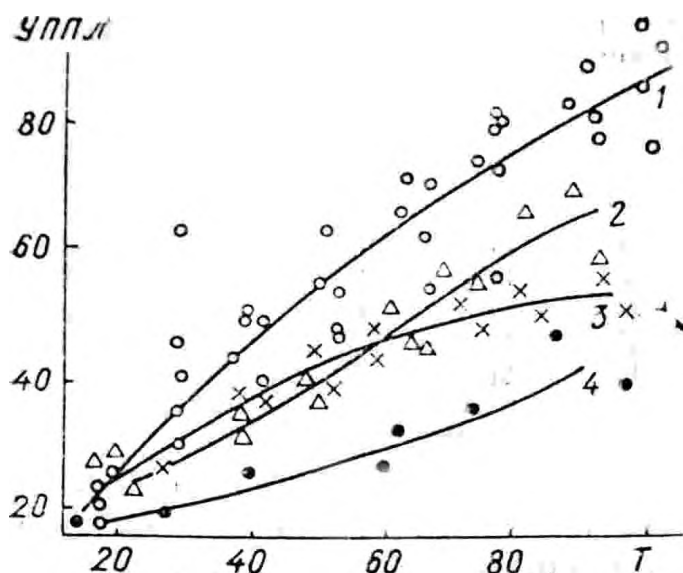


Рис. 18. Динамика УППЛ, г/м², гибридов кукурузы:

1 — Таврия, 2 — К210, 3 (x) — БЗ, 4 — ЗПСК-1

группы югославских гибридов ЗПСК1 и ЗПСК755, причем максимальные различия между ними достигают 1,8—2 раза. Физиологическое значение генетических различий этого показателя у гибридов одной группы спелости требует специального изучения. По-видимому, необходим учет этого обстоятельства в математических моделях продукционного процесса. Динамика УППЛ гибридов описывается уравнением логистической функции

$$\begin{aligned} \text{УППЛ} &= (\text{УППЛ})_{\text{макс}} = \\ &= (1 + 10^{a-bT})^{-1}, \quad (17) \end{aligned}$$

где a и b — параметры, значения которых для различных гибридов изменяются в пределах $44-77 \cdot 10^{-2}$ и $11-18 \cdot 10^{-3}$ соответственно; T — время в днях после всходов. Попытка найти связь УППЛ с фитометрическими характеристиками растений не привела к положительным результатам. Установлена лишь тенденция уменьшения УППЛ в фазу молочной спелости от 115 до 55 г/м² при увеличении максимальной высоты растений от 2,2 до 2,8 м.

Как уже отмечалось, в исследованиях ряда авторов установлена положительная связь с УППЛ интенсивности фотосинтеза листа при световом насыщении. По нашим данным, существует положительная линейная корреляция между УППЛ и показателем чистой продуктивности фотосинтеза $\Phi_{\text{чп}}$, осредненным за период всходы — молочная спелость (рис. 19). Коэффициент корреляции составляет $0,77 \pm 0,19$. Линейность не нарушается, если вместо средних величин использовать значения $\Phi_{\text{чп}}$ и УППЛ по отдельным межфазным периодам. Изменяется лишь угол наклона кривой и несколько уменьшается теснота зависимости (η). Последнее вызвано ошибками в определении приростов фитомассы, связанными со значительной вариабельностью масс отдельных растений в посевах. На рис. 20 представлены зависимости показателя хозяйственной эффективности $K_{\text{хоз}}$ и урожая зерна $У_3$ от УППЛ в фазу выметывания метелки. Видно, что $K_{\text{хоз}}$ возрастает

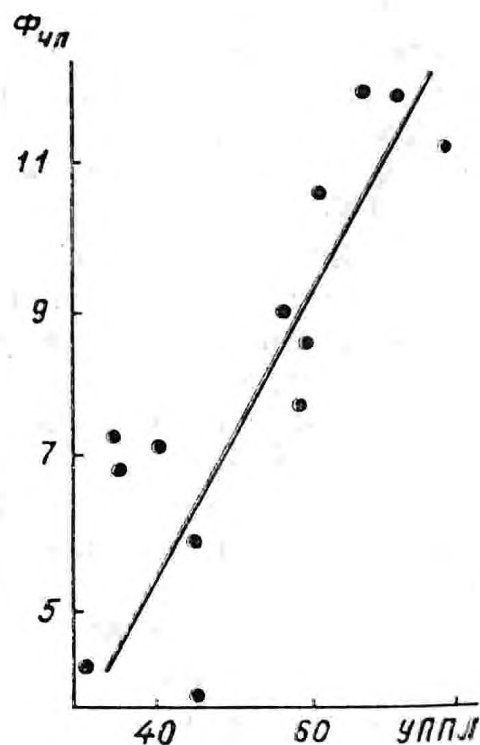


Рис. 19. Связь между чистой продуктивностью фотосинтеза $\Phi_{\text{чп}}$, г/(м² · сут), гибридов кукурузы и средними за период всходы — МС значениями УППЛ, г/м²

падает с увеличением УППЛ от 30 до 40—50 г/м², а при УППЛ > 50 — падает. Вследствие этого урожай зерна существенно повышается с увеличением УППЛ от 30 до 50—60 г/м², а затем остается практически на постоянном уровне. Таким образом, добываясь селекционным путем увеличения УППЛ от 30 до 50 г/м², можно создавать гибриды с более высокой урожайностью зерна.

В онтогенезе большинства культур УППЛ при оптимальных условиях выращивания увеличивается. Исключение составляют данные по картофелю [85]. В табл. 29 представлен онтогенетический ход УППЛ гибридов БЗ и К210

при значительно изменяющемся листовом индексе посевов. В течение 90 дней после всходов (до фазы молочной спелости) отмечается существенное увеличение УППЛ. У гибрида К210 при листовом индексе 2 м²/м² УППЛ возрастает в 4,1 раза.

Величина УППЛ связана с уровнем фонда ассимилятов в системе целого растения. В первые 20 дней после всходов основным органом, потребляющим ассимиляты, является корневая система. При этом соотношение фотосинтез/рост минимальное вследствие небольшой площади ассимиляционной поверхности и преобладания на растениях меристематических тканей. После появления 7-го листа (20—25-й день после начала вегетации) важнейшим потребителем ассимилятов становится листовой аппарат. Площадь ассимиляционной поверхности и, следовательно, фотосинтез растения возрастают, приводя к повышению

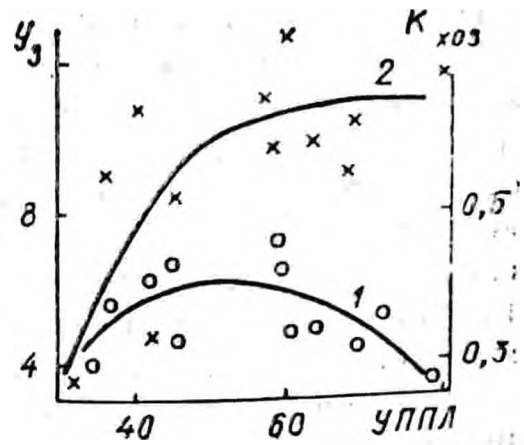


Рис. 20. Связь коэффициента хозяйственной эффективности $K_{хоз}$ (1) и урожая зерна гибридов кукурузы Y_z , т/га (2) с УППЛ, г/м²

Таблица 29. Зависимость средней удельной поверхности плотности листьев (г/м²) гибридов кукурузы от фаз развития, продолжительности вегетации, сут (указано в скобках), листового индекса L

L	4-й лист (10)	8-й лист (30)	12-й лист (50)	ЦП (70)	МС (90)	ВС (110)
БЗ						
1	—	40	53	65	73	79
2	—	39	50	59	62	64
4—5	—	34	42	49	50	45
5—6	—	34	42	46	46	40
9—10	—	32	39	42	44	34
НСР _{0,05} = 8,4 г/м ²						
К210						
2	17	32	48	62	70	75
6	—	29	40	52	63	68
19—20	15	23	29	32	—	—
НСР _{0,05} = 3,3 г/м ²						

соотношения источник — сток. В результате этого УППЛ начинает увеличиваться. После появления 11—12-го листа рост их площади замедляется. Снижение чистой продуктивности посева и появление новых потребителей ассимилятов в виде зачаточных репродуктивных органов вызывают замедление дальнейшего увеличения УППЛ. Однако у генотипов с высоким соотношением источник — сток, обусловливающим большой фонд ассимилятов (например, у растений гибридов БЗ при $L \leq 2$ и К210 при $L \leq 6$), повышение УППЛ продолжается в репродуктивный период.

В условиях повышенной плотности посевов ($L \geq 7$) и более напряженных донорно-акцепторных взаимоотношений, по сравнению с редким посевом, к концу вегетационного периода у гибрида БЗ УППЛ снижается. Время начала снижения, а также его скорость зависят от интенсивности ЦВР. В посевах с $L = 4—5$ и $9—10$ уменьшение УППЛ начинается после фаз молочной спелости и цветения початка соответственно.

Величина УППЛ гибрида БЗ к концу вегетации снижается в большей степени, чем гибрида К210. Это свидетельствует о большей напряженности донорно-акцепторных отношений у первого из них. Этим его особенностью можно объяснить то, что оптимальный листовый индекс ценозов, формирующих максимальный урожай зерна и фитомассы гибрида БЗ оказывается меньше, урожайность ниже, а интенсивность радиации приспособления (среднедневное значение поглощенной посевом ФАР, при котором отмечается максимальный КПД его фотосинтеза) — больше, чем у гибрида К210.

Из изложенного выше следует, что при создании новых гибридов кукурузы значения УППЛ следует обязательно принимать во внимание как важный селекционный признак. Согласно полученным данным наибольшей зерновой продуктивностью отличаются гибриды, имеющие УППЛ в фазе выметывания метелки $50—60$ г/м² при листовом индексе посева $3—4$.

Изучение закономерностей изменения площади листьев l , м² одного растения в онтогенезе и в зависимости от ЦВР важно для оценки интегрального газообмена посевов, их фотосинтетической продуктивности, для определения оптимумов листового индекса при различной целенаправленности выращивания кукурузы.

Динамика l в онтогенезе изучалась в системе наших опытов Г. А. Прядкиной и Н. И. Гулиевым. Получено, что гибрид К210 по сравнению с БЗ имеет меньшую продолжительность лаг-фазы. На 30-й день после всходов величина l этого гибрида при $n = 4—6$ растений на 1 м² в два раза больше, чем гибрида БЗ. При этом скорость развития обоих гибридов практически не различается. Причиной более быстрого нарастания l у гибрида К210 служит большая площадь листовых пластинок 5—10-го листа. В отдельных случаях различия достигают 20 %. Максимальные значения l обоих гибридов мало различаются, так как площади 11—12-го листа у них одинаковы, а в дальнейшем листовые пластинки БЗ — больше, чем у гибрида К210. После достижения l_{\max} (период ЦМ — ЦП) площадь листьев гибрида БЗ довольно быстро снижается. В фазу молочной спелости потери ассимиляционной

поверхности этого гибрида составляет около 25 %, в то время как у К210 — на порядок меньше. Аналогичные результаты дает сравнение гибридов и при повышенной плотности посевов ($n = 12-15$ растений на 1 м^2).

Ранее нами рассмотрена зависимость площади листьев одного растения l от густоты посева. Получено, что данная зависимость выражается показательной функцией

$$l = an^b, \quad (18)$$

где a и b — параметры, зависящие от облиственности гибрида. При $a = 2,265$, $b = -0,783$ функцией (18) удовлетворительно описывается изменение l БЗ по мере повышения плотности ценоза. Аналитическое выражение для описания зависимости площади листьев одного растения К210 от густоты стояния отличается от (18) и имеет вид

$$l = -3,2 \cdot 10^{-3}n + 0,45. \quad (19)$$

В целом с увеличением n площадь листьев одного растения БЗ уменьшается значительно быстрее, чем К210, что является одним из признаков меньшей устойчивости БЗ к загущению. Подобные результаты получены при исследовании связи l обоих гибридов с листовым индексом посевов (рис. 21). При увеличении L от 3 до $8 \text{ м}^2/\text{м}^2$ величина l БЗ уменьшается в 2,1 раза. В таких же условиях снижение l К210 составляет 1,1 раза. В связи с этим зависимость l от L является также неоднозначной для исследуемых гибридов (рис. 21).

$$y = x(a + bx)^{-1}. \quad (20)$$

Коэффициенты a и b составляют 1,96 и 0,75 (БЗ) и 2,2 и 0,038 (К210).

Онтогенетические изменения масс растений кукурузы достаточно изучены, однако преимущественно в посевах с густотой 3—7 растений/ м^2 [28, 31, 87, 88]. Наши данные позволяют рассмотреть онтогенетический ход массы кукурузы на органном, организменном и ценотическом уровнях в условиях более широкого диапазона ЦВ растений.

Таблица 30. Зависимость средней массы*, г, надземных органов одного растения гибридов кукурузы от продолжительности вегетации, густоты посева n , растений/ м^2 , и листового индекса L

Орган растения	Средняя масса, г, органа растения при продолжительности вегетации, сут. после всходов										
	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120
БЗ ($n = 4,7-5,6$; $L = 1,9-2,1$; $У_3 = 5-6$; $K_{хоз} = 0,50$)											
Листья	2	5	8	13	20	22	23	22	18	15	13
Стебли	1	3	8	18	40	72	76	70	63	53	50
Початки	—	—	—	—	3	25	70	95	107	120	120
Сумма	3	8	16	31	63	119	169	187	188	188	183

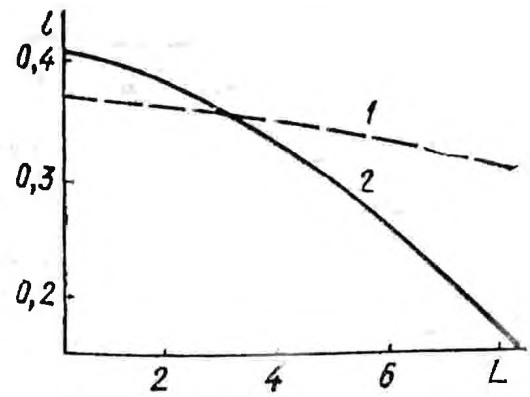


Рис. 21. Связь площади листьев одного растения l , м^2 , гибридов кукурузы К210 (1) и БЗ (2) с листовым индексом посевов L

Орган растения	Средняя масса, г. органа растения при продолжительности вегетации, сут. после всходов										
	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120
БЗ ($n = 21,2-25,0$; $L = 5,8-6,8$; $Y_3 = 4,2$; $K_{хоз} = 0,33$)											
Листья	0	2	4	7	10	12	13	12	10	7	4
Стебли	0	3	4	7	15	30	35	36	34	30	24
Початки	—	—	—	—	5	8	16	25	28	28	28
Сумма	—	5	8	14	30	50	64	73	72	65	56
К210 ($n = 4,2-6,5$; $L = 2,0-2,8$; $Y_3 = 5,6$; $K_{хоз} = 0,40$)											
Листья	2	5	8	13	20	22	24	24	25	25	25
Стебли	—	—	5	12	25	44	60	74	79	79	77
Початки	—	—	—	—	3	20	54	88	120	125	125
Сумма	2	5	13	25	48	86	138	186	224	229	227
К210 ($n = 13,5-16,0$; $L = 5,8-6,4$; $Y_3 = 10,6$; $K_{хоз} = 0,36$)											
Листья	—	3	6	8	12	15	18	22	23	23	21
Стебли	—	3	5	7	13	24	30	60	75	75	71
Початки	—	—	—	—	3	5	20	46	60	68	70
Сумма	—	6	11	15	28	44	68	128	158	166	162

• НСР 0,05; листья 3,1 г/растение, стебли 11,5 г/растение, початки 28,7 г/растение.
 Примечание. Y_3 — урожай сухого зерна, т/га, $K_{хоз}$ — коэффициент хозяйственной эффективности.

В табл. 30 даны массы отдельных органов кукурузы в онтогенезе при различных листовых индексах и густотах посева, полученные методом графического усреднения.

При густоте стояния 4—6 растений/м² посева гибридов БЗ и К210 формируют близкие по значению листовые индексы (1,9—2,1 и 2,0—2,8). Как уже отмечалось (рис. 21), загущение оказывает различное влияние на рост площади листьев этих гибридов. Вследствие этого листовому индексу 5,8—6,8 соответствует густота 21,2—24,0 растений/м² БЗ и 13,5—16,0 — К210. Масса отдельных органов и всей надземной части растения значительно уменьшается при повышении n и L . При этом БЗ подвержен более сильному влиянию ЦВ растений. В условиях указанного в табл. 30 увеличения n и L надземная масса растения этого гибрида (после 50 дней вегетации), конечный урожай сухого зерна с единицы площади и $K_{хоз}$ уменьшаются в 2,4—3,1 и 1,3 — и 1,8 раза соответственно.

Уменьшение надземной массы гибрида К210 в подобных условиях составляет 28—51 %. Урожай зерна, в отличие от сравниваемого гибрида, не снижается, а увеличивается в 1,8 раза при незначительном уменьшении $K_{хоз}$.

В условиях хорошей освещенности внутри РП ($L = 2$) динамика массы листьев m_L обоих гибридов в течение 80 дней после всходов совпадает. Величина m_L гибрида К210, в дальнейшем слабо увеличиваясь, приближается к максимуму. Масса листьев гибрида БЗ достигает мак-

симальных значениях на 70—90-й день, после чего уменьшается. На 110—120-й день после всходов она становится такой же, как и на 50-й день, т. е. на 44—70 % ниже максимальных значений.

При увеличении листового индекса посевов до $6 \text{ м}^2/\text{м}^2$ гибрида БЗ отстает от сравниваемого гибрида, начиная уже с 40—50-го дня после всходов. Кроме того, возрастает величина потерь массы листьев этого гибрида к концу вегетации.

Сравнительные характеристики динамики масс стеблей m_s обоих гибридов, в основном, такие же, как и листьев, но у гибрида БЗ происходит более быстрый начальный рост массы стеблей, особенно при меньшей плотности посевов. На 70—80-й день после всходов m_s этого гибрида в 1,5—1,2 раза больше, чем у К210. В то же время и масса его початков m_c нарастает несколько быстрее, чем у гибрида К210. К концу вегетации m_c обоих гибридов мало отличаются между собой при $L = 2$. В более плотных посевах ($L = 6$) m_c гибрида К210 в 2,3 раза больше, чем БЗ.

Отмеченные особенности онтогенетического хода массы листьев и стеблей позволяют сделать вывод о двух путях снабжения ассимилятами репродуктивного органа: 1 — за счет вновь образованных продуктов фотосинтеза, как у гибрида К210. Вегетативные органы этого гибрида практически не теряют запасных веществ в репродуктивный период; 2 — с использованием запасных продуктов фотосинтеза, как у гибрида БЗ. Перемещение ассимилятов из вегетативных органов в репродуктивный приводит к увеличению относительной массы початка (m_c/M , где M — масса растения). Ввиду этого гибрид БЗ и подобные ему по высокому относительному вкладу реутилизации в формирование репродуктивного органа отличаются более высокими коэффициентами хозяйственной эффективности при оптимальных условиях выращивания.

Интенсивный рост масс стеблей и початков гибрида БЗ на 70—80-й день после всходов согласуется с несколько большей интенсивностью фотосинтеза. В отмеченный период при $L = 2$ концентрация суммы сахаров и крахмала в стеблях БЗ становится на 5—6 % выше, чем К210 (рис. 22). Затем она снижается от 32 % на 70—80-й день до 26 % — на 100-й. Концентрация неструктурных углеводов в стеблях гибрида К210 увеличивается в онтогенезе и в конце вегетации составляет 35—36 %.

Особого внимания заслуживает онтогенетический ход содержания сахаров в стеблях гибридов кукурузы при $L = 6$. У гибрида К210 он подобен описанному при $L = 2$. Однако с 50-го дня и до конца вегетации

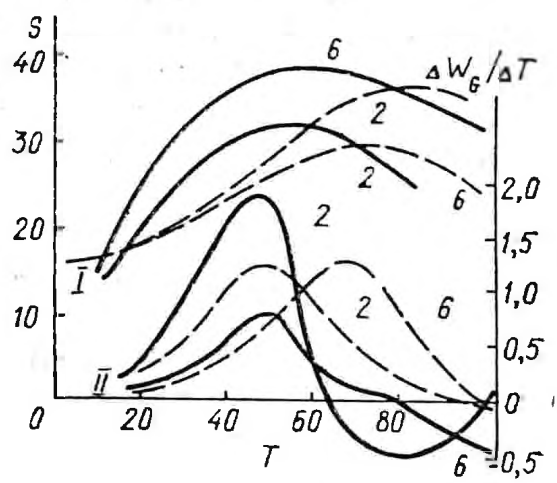


Рис. 22. Динамика содержания суммы сахаров и крахмала S , % в сухом веществе стеблей кукурузы (I) и суточных приростов структурной массы стеблей $\Delta W_G/\Delta T$ г/(сут, растение) (II) в онтогенезе гибридов БЗ (сплошные линии) и К210 (штриховые линии) при разных листовых индексах посевов. T — время после всходов, сут

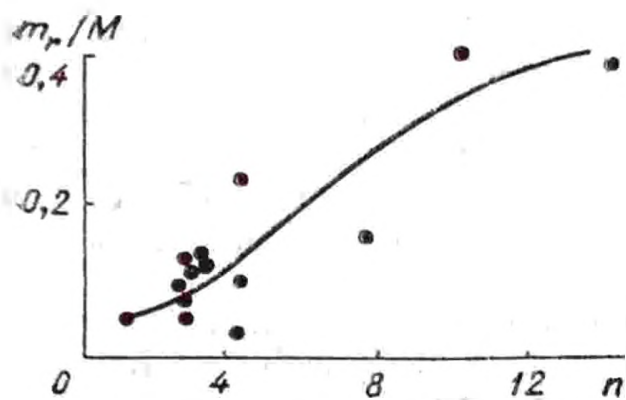


Рис. 23. Зависимость отношения m_r/M массы корневой системы к надземной фитомассе растения от густоты посевов n , растений на 1 м^2

ное. Использование продуктов фотосинтеза на ростовые процессы у гибрида БЗ при загущении блокируются пока неизученными механизмами. В подобных случаях не оправдывается теория о функциональной зависимости скорости роста от фондов неструктурных углеводов [86]. Концентрация сахаров в стеблях после 50—60-го дня вегетации может, по-видимому, служить одной из тестовых характеристик на устойчивость гибридов кукурузы к загущению.

Для изучения динамики массы корней m_r при разном ЦВР не получено достаточного количества экспериментальных данных. Поэтому по результатам наших измерений и литературных данных [30, 45, 68, 79, 176] исследована зависимость отношения массы корней к надземной массе растения среднеранних и раннеспелых гибридов кукурузы в фазу молочно-восковой спелости от густоты стояния растений (рис. 23). Оказалось, что с увеличением плотности посевов возрастает соотношение масс корней и надземных органов. В условиях затенения наблюдается обратная закономерность [181]. Следовательно, ЦВ растений и их затенение вне ценоза характеризуются различными механизмами воздействия на рост кукурузы.

Исследование динамики масс органов кукурузы позволяет сделать вывод о двух возможных путях снабжения ассимилятами початка: за счет первичных продуктов фотосинтеза и значительного использования запасных веществ из стеблей и листьев. Второй путь характерен для гибридов, неустойчивых к загущению. При невысоком листовом индексе ($L = 2$) в посевах с традиционной густотой (5—6 растений/ м^2) эти гибриды отличаются большими коэффициентами хозяйственной эффективности.

Повышение листового индекса неустойчивого к загущению гибрида БЗ до $L = 6$ приводит к снижению зерновой и общей биологической продуктивности. Одновременно отмечается повышение уровня неструктурных углеводов в листостебельной массе, что свидетельствует о наличии ограничений теории обусловленности роста фондами ассимилятов.

концентрация неструктурных углеводов в стеблях этого гибрида ниже, чем при $L = 2$. После 100-го дня ее значения уменьшаются, что свидетельствует о напряженности взаимоотношений источник — сток. Иной результат вызывает ухудшение освещенности в посевах гибрида БЗ. Прирост структурной массы его стебля резко уменьшается, в то же время в нем накапливаются углеводы. Их количество больше, чем при $L = 2$, а снижение к концу вегетации менее интенсив-

4.3. ФОТОСИНТЕЗ ПОСЕВОВ КУКУРУЗЫ, ХАРАКТЕРИСТИКИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ГИБРИДОВ

Важнейшая роль в изменении скорости ассимиляции принадлежит приходу и поглощению ФАР [105, 145, 195, 196, 237]. Значительно изменяется интенсивность фотосинтеза в онтогенезе растений кукурузы [237]. Генотипическая изменчивость скорости ассимиляции невелика. Установлено [127], что только современные гибриды первого поколения имеют более высокую интенсивность фотосинтеза. Большая часть изменений в ассимиляции CO_2 в пределах вида и между видами связана [145] с изменениями транспирации и проводимости для диффундирующей CO_2 .

Наши экспериментальные данные позволяют рассмотреть некоторые аспекты изменчивости скорости ассимиляции углекислого газа посевами кукурузы. На рис. 24 представлена зависимость интенсивности фотосинтеза средней в посевах единицы площади листа от поглощенной ФАР в различные периоды онтогенеза. Наиболее высокое плато имеют графики этих зависимостей в период 13-го листа — ЦП. Тогда же достигают наибольших значений и дыхательные затраты: углекислотный компенсационный пункт отмечается при поглощенной ФАР более 20 Вт/м^2 , в то время как в период налива — созревания зерна (МВС —

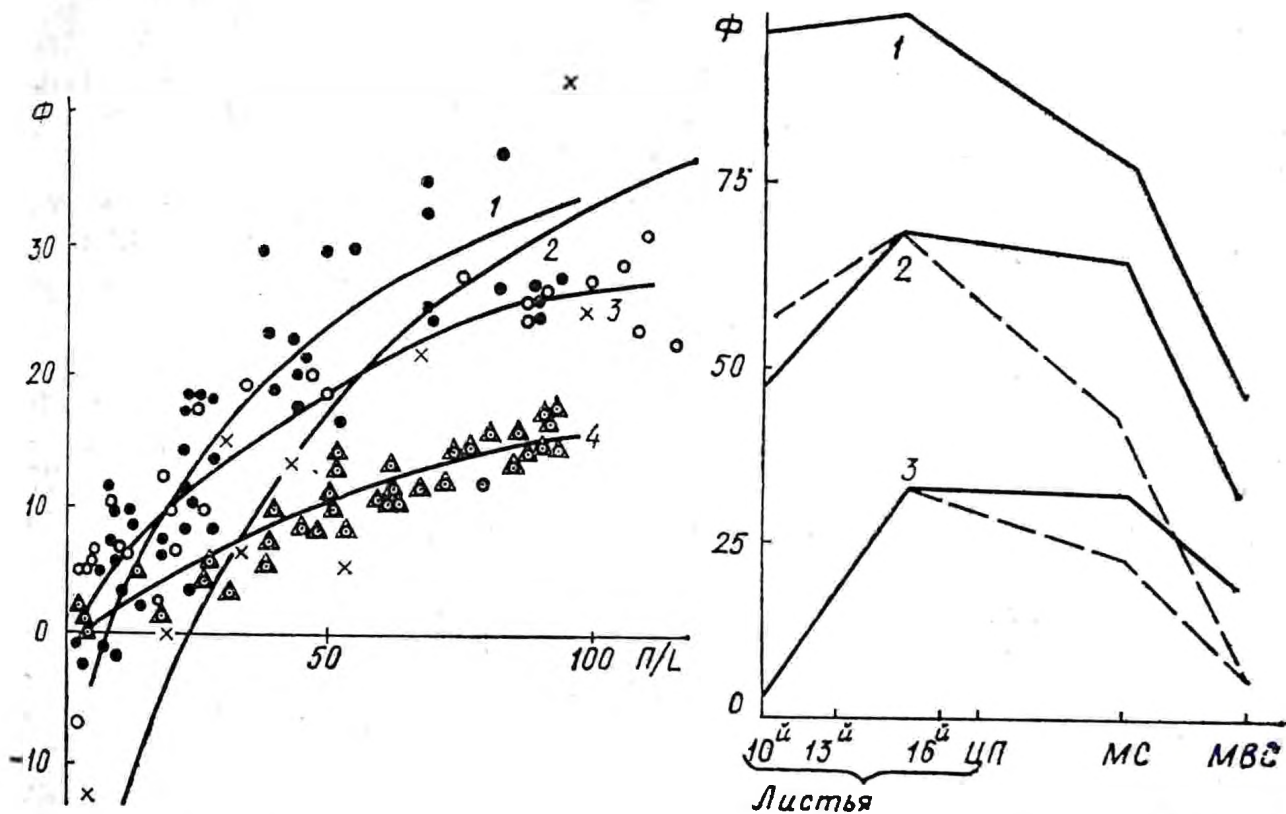


Рис. 24. Зависимость интенсивности фотосинтеза Φ , $\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{ч})$, средней в растительном покрове единицы площади листьев гибрида кукурузы K210 от поглощенной ФАР, П/Л , Вт/м^2 ; в периоды и фазы вегетации:
1 — 13-й лист — ЦП; 2 — 9—11-й] листья; 3 — МС; 4 — МВС—ВГ

Рис. 25. Динамика интенсивности фотосинтеза единицы площади посева Φ , $\text{кг CO}_2/(\text{га} \cdot \text{ч})$, в онтогенезе гибридов кукурузы K210 (сплошные линии) и БЗ (штриховые линии) при различных величинах поглощенной ФАР:
1—3 — 100, 50, 25 Вт/м^2 соответственно

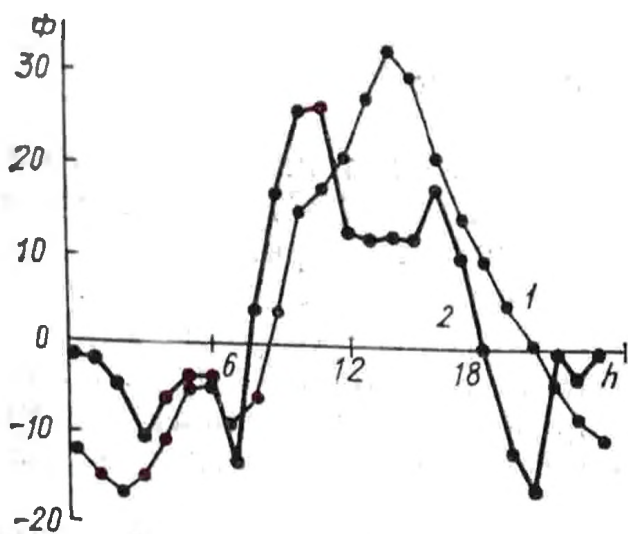


Рис. 26. Суточный ход интенсивности газообмена Φ , кг CO_2 /(га · ч), посевов гибрида кукурузы К210 при влажности почвы:

1 — оптимальной (80 % НВ); 2 — пониженной (68—70 % НВ); h — время суток, ч

ВС) значение ФАР в компенсационном пункте равно 3—4 Вт/м². В период 13-го листа — ЦП обе компоненты дыхания (роста и поддержания) достигают высоких значений ввиду повышенного содержания белка в структурной массе молодых растений кукурузы и больших скоростей ее нарастания. По данным графического усреднения результатов измерений построены графики онтогенетического хода интенсивности фотосинтеза при трех уровнях поглощенной ФАР (25, 50, 100 Вт/м²). Оказалось, что листья молодых растений имеют более сильную реакцию на обеспеченность ассимилирующей поверхности фотосинтетически активной радиацией (рис. 25). В период налива — созревания зерна эта реакция уменьшается более чем в три раза, что согласуется с известными результатами [65, 237]. Интенсивности фотосинтеза гибридов К210 и БЗ мало различаются между собой в течение листообразования. В репродуктивный период фотосинтез гибрида БЗ снижается значительно быстрее. Ввиду этого продукты текущего фотосинтеза гибрида БЗ являются недостаточным источником ассимилятов для налива зерна.

Суточный ход газообмена посевов К210, представленный на рис. 26, построен по данным при оптимальной (80 % НВ) и пониженной (68—70 % НВ) влажности почвы. В последнем случае в околополуденное время отмечается депрессия Φ .

При формировании сверхплотных посевов, выращиваемых на зеленую массу, важно выяснить, какой листовой индекс является максимальным. Достижение посевом L_{max} свидетельствует о примерном равенстве в нем суточных величин фотосинтеза и дыхания. На рис. 27 представлена зависимость суточных величин газообмена от листового индекса. Поскольку при этом использованы данные, полученные при различных условиях влагообеспеченности, температурного режима среды и растений, то теснота связи указанных характеристик низкая ($\eta = 0,54 \pm 0,20$). Однако графики, ограничивающие верхний и нижний пределы поля точек, позволяют сделать предположение о крайних максимальном и оптимальном значениях листовых индексов. Последнее составляет 4—6 в благоприятных условиях произрастания и 3—5 — при лимите одного или нескольких факторов. Соответствующие значения L_{max} находятся в пределах 13—14 и 8—9. Данные от L_{max} , а также закономерностях изменения площади листьев отдельного растения в условиях различного ЦВР позволяют производить расчеты оптимальной густоты стояния растений в посевах, выращиваемых на зеленый корм в сокращенные сроки.

Изменения ростовых процессов при загущении посевов изучены

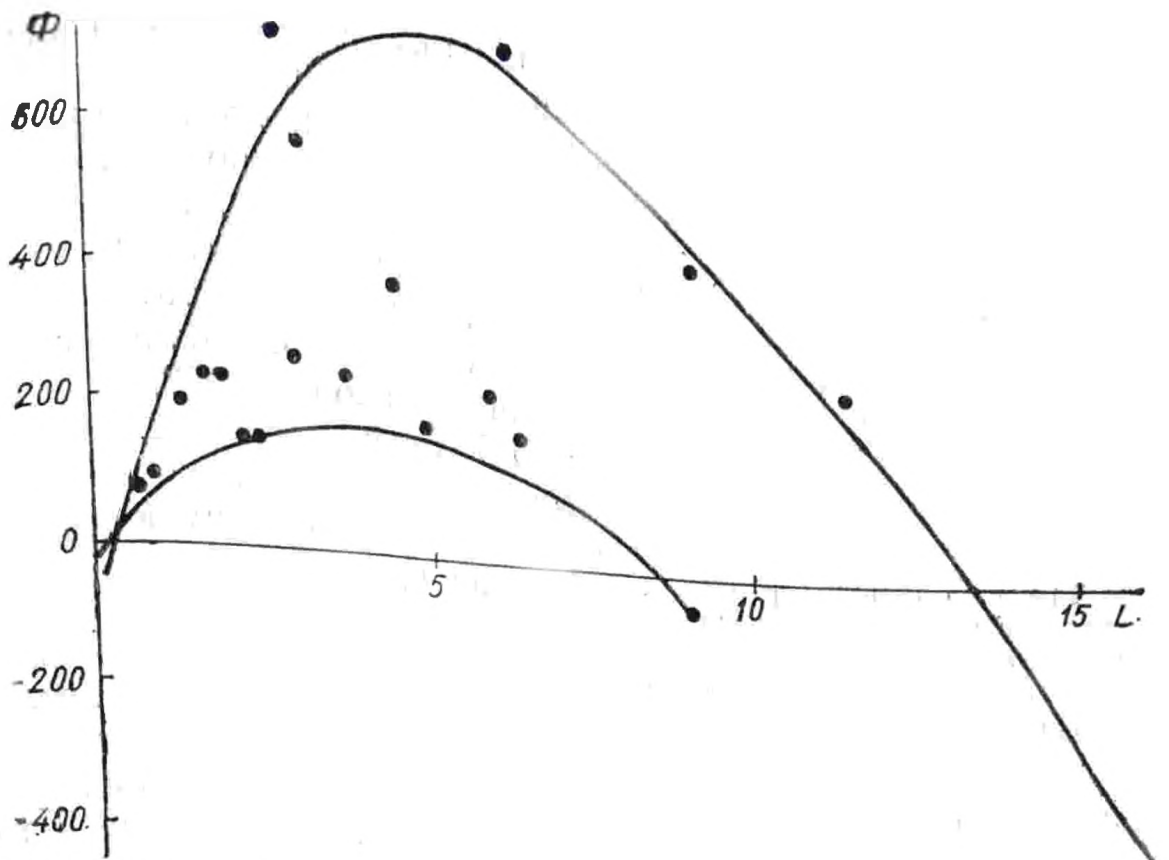


Рис. 27. Связь суточного газообмена Φ , кг $\text{CO}_2/\text{га}$, посевов кукурузы с листовым индексом L в межфазный период 10—12-го листьев. Верхняя и нижняя кривые — пределы варьирования суточного газообмена в зависимости от условий внешней среды

недостаточно. Учитывая их важность для развития теории фотосинтетической продуктивности, совершенствования математических моделей продукционного процесса (ПП), оптимизации структуры посевов кукурузы различного целевого назначения, нами предпринята попытка оценить влияние ЦВР кукурузы на ростовые функции вегетативного и репродуктивного роста надземных органов, скорость отмирания фитомассы, самоизреживание посевов, относительную скорость роста отдельных органов растений. Для описания параметров роста использовали физическое и биологическое время. В первом случае его представляли числом дней после всходов T , во втором — относительными величинами τ , выражающими долю периода (в днях или суммах эффективных температур) от всходов до даты измерения фитометрических характеристик в общей продолжительности вегетации от всходов до фазы молочной спелости зерна. Существенных различий в дисперсии связей параметров роста с биологическим временем, за основу которого брали дни или суммы эффективных температур, не отмечалось.

В математических моделях ПП широкое применение нашли ростовые функции Ю. К. Росса [71]. Они отличаются устойчивостью, ввиду чего иногда относятся к паспортным характеристикам культур. Правомерность этого подтверждается результатами изучения влияния на них ЦВР. Практически такое влияние в пределах $1 \leq L \leq 10$ не обнаружено. Однако обращает на себя внимание некоторые особенности динамики ростовых функций листьев α_L и стеблей α_s в онтогенезе и их различия по гибридам (рис. 28). Величины α_L гибрида БЗ имеют

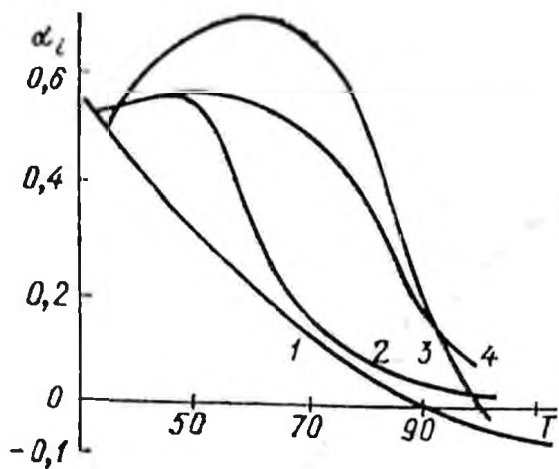


Рис. 28. Динамика ростовых функций α_L листьев и стеблей гибридов БЗ (1 и 3 соответственно) и К210 (2 и 4 соответственно). T — время после всходов, сут

максимальные значения в начале вегетации (до 30 дня после всходов). На 90-й день величина α_L , а на 100-й — α_s этого гибрида становятся отрицательными, что подтверждает сделанный ранее вывод о реутилизации запасных веществ из вегетативных органов гибрида БЗ. Максимальные значения α_L гибрида К210 отмечаются на 50-й день после всходов. Ростовые функции листьев и стеблей этого гибрида не принимают отрицательных значений.

Многие авторы при описании роста початков ограничиваются функциями их вегетативного роста α_c , что не вполне оправдано. При этом рас-

считывают прирост початков, происходящий за счет свежих и реутилизированных ассимилятов, по отношению к приросту массы всего растения, осуществляющемуся за счет продуктов текущего фотосинтеза. В условиях ЦВР расчет функций вегетативного роста початков вообще теряет смысл, когда общий прирост сухого вещества прекращается или даже становится отрицательным (из-за опада листьев), а масса початков продолжает увеличиваться за счет реутилизации органических веществ из вегетативных органов. При $L \geq 6$ и влажности почвы $< 70\%$ НВ это наблюдается уже в фазу цветения початка.

Онтогенетические изменения функций вегетативного α_c и репродуктивного β_c роста початков представлены в табл. 31. Увеличение L от 2 до 6 мало сказывается на параметрах роста початков гибрида К210. В то же время α_c и β_c гибрида БЗ резко снижаются при этом в период $\tau \geq 0,8$.

Следует отметить, что определение прироста отдельных органов и растений в целом, необходимое для расчета ростовых функций, не

Таблица 31. Динамика ростовых функций вегетативного α_c и репродуктивного $\beta_c \cdot 10^{-1}$ роста початков кукурузы при различных листовом индексе посевов L , фазах развития и биологическом времени (в скобках)

L	ЦП (0,6)		ЦП (0,8)		МС (1,0)		ВС (1,2)	
	α_c	β_c	α_c	β_c	α_c	β_c	α_c	β_c
БЗ								
2	0,055	0,05	0,22	0,20	0,60	0,28	1,30	0,25
6	0,05	0,04	0,30	0,13	-0,01	0,16	—	0,08
К210								
2	0,03	0,03	0,22	0,13	0,60	0,20	1,30	0,10
6	0,03	0,03	0,20	0,08	0,47	0,20	0,60	0,10

отличается высокой точностью ввиду трудоемкости установления характеристик среднего растения по массе. При довольно тщательном учете неоднородности посевов ошибки определения массы сухого вещества в нашем опыте составляли в среднем около 10%. В случаях, когда ошибки двух последовательных определений имели различные знаки, точность значений приростов резко уменьшалась. Ввиду этого данные о ростовых функциях отдельных органов отличаются большей дисперсией, чем относительные массы отдельных органов.

Учитывая это, исследована связь ростовых функций с относительными массами $\gamma_i = m_i/M$. Получено, что функции вегетативного роста листьев можно выражать относительными массами этих органов посредством уравнения

$$\alpha_L = 1,25\gamma_L - 0,17. \quad (21)$$

Коэффициент корреляции указанной связи составляет 0,93—0,014. Зависимости α_s от γ_s оказались неоднозначными и сложными для аналитического описания.

Спрос на ассимиляты различных органов растений оценивается с помощью относительных скоростей роста (ОСР) их масс [23]. Как и ростовые функции, ОСР имеют устойчивые отличительные особенности для различных культур и исследуемых гибридов (рис. 29).

Величины ОСР вегетативных органов гибрида БЗ ввиду реутилизации запасных веществ из них на рост початков после 70-го дня вегетации при $L = 6$ и 85-го дня при $L = 2$ становятся отрицательными. Общий вид зависимости ОСР (μ) листьев и стеблей от времени T выражается

$$\mu_i = \mu_0 - k \lg T, \quad (22)$$

где μ_0 — начальное значение ОСР; для листьев и стеблей его величина составляет 0,51 и 0,64 (при $L \approx 2$, 0,47 и 0,60 (при $L \approx 6$). Константа k не зависит от ЦВР. В уравнениях для ОСР листьев и стеблей ее величина равна соответственно 0,11 и 0,14. Уравнение (22) справедливо при $T \geq 15$ —20 дней для ОСР листьев и при $T \geq 40$ дней для ОСР стеблей гибрида БЗ. Значение начальной ОСР вегетативных органов близко к 0,2.

ОСР вегетативных органов гибрида К210 описывается уравнением

$$\mu_i = k\mu_0 T^{-1}, \quad (23)$$

где k и μ_0 для листьев и стеблей составляют соответственно 15,6 и 13,6; 0,22 и 0,24. Параметры роста листьев и стеблей не зависят от ЦВР.

Относительная скорость роста початков в большей степени связана ($\eta = 0,86$ —0,01) с биологическими τ ,

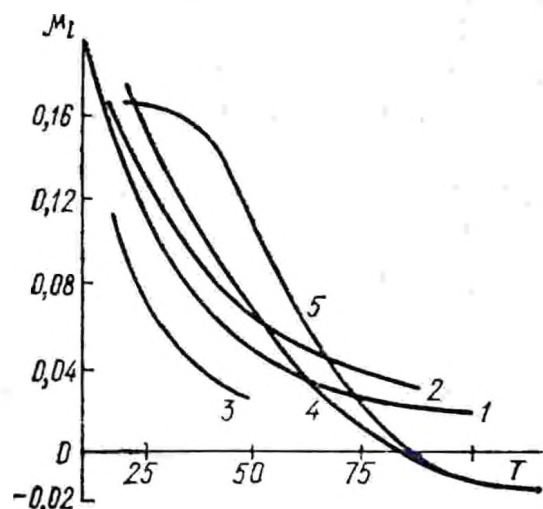


Рис. 29. Динамика относительных скоростей роста μ_i листьев, стеблей и початков гибридов кукурузы К210 (1, 2 и 3 соответственно) и БЗ (4 и 5 соответственно). T — время после всходов, сут

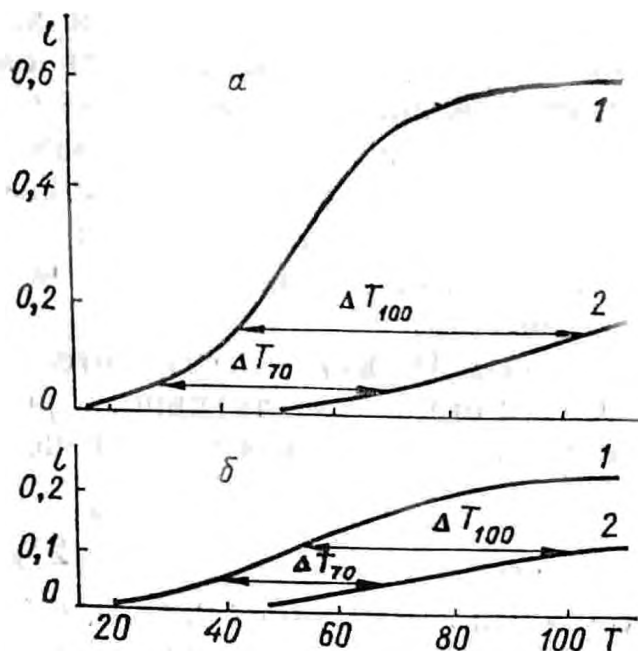


Рис. 30. Динамика интегральной (1) и отмершей (2) площади листьев одного растения l , m^2 , гибрида кукурузы БЗ при листовых индексах L :

1 (а) и 10 (б). T — время после всходов, сут; ΔT_{70} и ΔT_{100} — продолжительности жизни листьев, отмерших на 70- и 100-сутки

нирования листовой поверхности кукурузы существенно изменяется в онтогенезе и практически не зависит от ЦВР. Связь продолжительности жизни ΔT_L ассимиляционной поверхности с T_i -м днем, на который приходится отмирание, выражается уравнением прямой

$$y = a + bx. \quad (25)$$

Коэффициенты a и b для гибридов БЗ и К210 составляют соответственно 13,2 и 0,50; 8,5 и 0,75. Начало отмирания листьев для первого гибрида приходится на 35-й, для второго — на 50-й день вегетации.

В условиях ценотического взаимодействия растений потери сухого вещества происходят, кроме опада листьев, из-за самоизреживания посевов [46, 96]. Согласно нашим экспериментальным данным, число n выпавших растений на $1 m^2$ в зависимости от начальной n_{max} и конечной n_{min} густоты посевов, а также от нормированного времени вегетации $\tau_L = T/120$, где T выражено в днях после всходов, описывается уравнением

$$n = (n_{max} - n_{min}) \exp(-4\tau_L^4) + n_{min}. \quad (26)$$

Связь между n_{min} и n_{max} аппроксимируется уравнением

$$y = 2,19x^{0,63}. \quad (27)$$

С учетом данных об изменении густоты, гистограмм распределения растений по высотам и зависимости массы одного растения от его высоты оценивались потери массы на единице площади посева из-за отмирания целых растений. Согласно этим данным при выращивании кукурузы в течение 100—120 дней после всходов (до наступления фаз молочная — полная спелость) нецелесообразно формировать густоту

чем с физическим ($\eta = 0,58—0,02$) T временем. Аналитически зависимость ОСР початков от τ описывается следующим уравнением:

$$\mu_c = a \exp(-k\tau), \quad (24)$$

где a и k для БЗ и К210 равны соответственно 13,9 и 5,5; 1,5 и —3,0.

При исследовании потерь биомассы за счет опада листьев в основу был положен вывод [21] об идентичности закономерностей роста и отмирания листовой поверхности на примере сахарной свеклы и ячменя. В связи с этим изучались кривые нарастания интегральной площади новых и отмерших листьев одного растения в посевах с различным ценотическим взаимодействием растений (рис. 30). Однако оказалось, что продолжительность ΔT_L функцио-

посевов выше 50—70 растений на 1 м². При больших начальных плотностях к указанному периоду вегетации происходит снижение их до 40 растений.

Таким образом, количественные параметры роста устойчивого к онтогенезу и при ценотическом взаимодействии растений. Рост листьев и стеблей гибрида К210 и неустойчивого гибрида БЗ отличаются в течение всего вегетационного цикла, в то время как БЗ — только до начала репродуктивного периода. Относительные скорости роста вегетативных органов этих гибридов имеют различное математическое описание ввиду уменьшения масс листьев и стеблей гибрида БЗ в репродуктивный период.

Самоизреживание ценозов гибридов БЗ и К210 отмечается при плотности свыше 15 и 25 растений на 1 м² соответственно и возрастает по мере ее увеличения, достигая 60 % при начальной густоте 100 растений/м².

Скорость развития генотипов кукурузы зависит от многих характеристик влияния среды (температуры, длины дня, интенсивности и спектрального состава света, влажности почвы). Из их совокупности определяющая роль принадлежит температуре [9, 93] как фактору, регулирующему скорость деления клеток. Ввиду этого продолжительность межфазных периодов и всего вегетационного цикла часто характеризуют не числом дней, а суммами активных (суммы средних суточных температур воздуха за период, ограниченный датами их весеннего и осеннего переходов через биологический нуль) или эффективных температур $\Sigma t_{эф}$ (сумма разностей между суточной температурой и биологическим нулем, равным для кукурузы 10 °С). В табл. 32 представлены $\Sigma t_{эф}$ по отдельным периодам вегетации гибридов кукурузы, имеющих 14—17 листьев и произрастающих в условиях $L \leq 2,5$.

Различия в $\Sigma t_{эф}$ связаны, с облиственностью гибридов (табл. 32). Ее увеличение способствует повышению $\Sigma t_{эф}$ за период (всходы — ВМ). Также отмечается тенденция к удлинению периода ВМ — МС. Продолжительность периода молочная — полная спелость напротив, характеризуется тенденцией к сокращению при увеличении

Таблица 32. Суммы эффективных температур за отдельные периоды вегетации ($\Sigma t_{эф}$) и их доли (%) от сумм периода всходы — полная спелость

Гибрид	Количество листьев на растении	Всходы — выметывание метелки		Выметывание метелки — молочная спелость		Молочная спелость — полная спелость	
		$\Sigma t_{эф}$	%	$\Sigma t_{эф}$	%	$\Sigma t_{эф}$	%
Днепропетровский 203	14	382	43,9	156	17,9	333	38,2
Коллективный 210 АТВ	15	473	54,9	124	14,4	265	30,7
Буковинский 3 ТВ	16	524	53,4	184	18,7	274	27,9
Молдавский 215 СВ	17	560	58,2	189	19,6	214	22,2
НСР _{0,95}	—	149	—	63	—	82	—

Таблица 33. Зависимость продолжительности (сут) отдельных периодов вегетации гибрида БЗ от листового индекса L

L	Всходы — ВМ	ВМ — МС	Приrost массы листьев
1	61	20	93
3	62	25	87
5	64	34	82
7	68	38	79
9	71	38	76

облиственности. Суммы эффективных температур, необходимые для появления каждого очередного листа, не зависят от скороспелости гибрида и составляют в среднем около 30°C .

Следует отметить, что $\Sigma t_{\text{эф}}$ рассчитываются по данным метеорологических станций, т. е. без учета влияния ЦВР на температуру воздуха в ценозе. Поэтому с повышением $L > 3$ $\Sigma t_{\text{эф}}$ за один межлиственный период увеличивается в соответствии с уравнением

$$\Sigma t_{\text{эф}} = 29 + 12,4 \lg L. \quad (28)$$

Температура воздуха оказывает влияние на продолжительность развития независимо от ЦВР. Так, снижение ее средних значений за период всходы — ЦМ в 1982 г. на $2,6^{\circ}\text{C}$, по сравнению с тем же периодом в другие годы исследований, привело к замедлению развития листьев примерно на 12 дней в вариантах опыта с различной плотностью стеблестоя.

В условиях интенсивного ЦВР скорость развития замедляется. Это характерно для различных периодов вегетационного цикла (табл. 33). В большей мере, почти в два раза, возрастает продолжительность репродуктивного периода (ВМ — МС) при увеличении L до 9.

Причиной замедленного развития может служить недостаток ассимилятов, вызванный лимитом солнечной радиации в загущенных посевах. Однако в таких посевах фонды ассимилятов даже больше, чем в изреженных. В условиях интенсивного ЦВР ограничение роста и развития могут быть также связаны с недостатком основных элементов питания, вызванным либо их быстрым расходом в корнеобитаемом слое, либо слабым усвоением при относительно пониженной температуре этого слоя в загущенных посевах. Доказуемого влияния ЦВР на содержание фосфора и калия в растениях кукурузы не отмечено. Приводятся данные о концентрации общего азота в растениях гибрида БЗ (табл. 34). При $L > 9$ содержание N в 1,5—2 раза меньше, чем при $L = 1—2$. Особенно большие различия отмечаются в период интенсивного вегетативного роста (11—15 лист).

Таблица 34. Зависимость содержания, %, общего азота в биомассе кукурузы от листового индекса L и фаз развития

L	7-й лист	11-й лист	15-й лист	ЦП	МС
1—2	3,8	4,4	2,5	1,5	1,3
6—7	3,8	3,2	1,7	1,0	0,9
9	3,8	2,3	1,2	0,9	0,8

В уменьшении концентрации азота в растениях определенная роль принадлежит пониженному фону температуры почвы и воздуха в выскоплотных ценозах, хотя этот фактор непосредственно влияет на развитие растений.

Известный интерес представляет исследование влияния ЦВР на продолжительность периода $\Delta T_{\text{цм-цп}}$. Осуществление фаз цветения метелки и цветения початка в один день обеспечивает высокую озерненность початков. Увеличение промежутков времени между ЦМ и ЦП приводит к появлению череззерницы, снижению зерновой продуктивности. Ввиду этого величина $\Delta T_{\text{цм-цп}}$ принята в качестве одной из характеристик идеотипа растения кукурузы [125, 190]. Продолжительность периода ЦМ — ЦП связана с интенсивностью ЦВР. При увеличении L от 2 до 6 $\Delta T_{\text{цм-цп}}$ гибрида БЗ изменяется от 0 до 4 сут. Меньшие изменения $\Delta T_{\text{цм-цп}}$ гибрида К210 при повышении ЦВР характеризуют его как более устойчивого к загущению [190].

Таким образом, загущение посевов и связанное с ним снижение температуры среды произрастания растений, быстрое использование ресурсов азота в корнеобитаемом слое почвы приводят к замедлению развития. В плотных ценозах ($L > 3$) суммы температур, необходимые для прохождения вегетационного цикла, увеличиваются. Для появления очередного листа кукурузы требуется 29—41 °С при увеличении L от 3 до 9. Продолжительность периода ВМ — МС при тех же условиях возрастает в 1,5 раза.

4.4. ПРОДУКТИВНОСТЬ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ

Исследования параметров индивидуального растения кукурузы в условиях ЦВР, динамики масс и скорости роста отдельных органов, самоизреживания и опада отмершей массы характеризуют влияние загущения посевов на продуктивность кукурузы. Интегральные показатели роли ЦВР в формировании урожая этой культуры можно получить, изучая связь общей надземной массы, чистой продуктивности фотосинтеза, коэффициентов хозяйственной эффективности с плотностью ценозов.

В настоящее время количественные подходы к изучению влияния ЦВР на урожай чаще всего ограничиваются описанием зависимости общей надземной массы M или хозяйственно ценной ее части от густоты стояния растений. При этом используется уравнение

$$M = n \cdot (a + b_n)^{-1}, \quad (29)$$

где a и b — константы. Оно получено по данным зависимости общей надземной фитомассы ценозов овощных культур от густоты стояния. Наши расчеты показали возможность использования этого уравнения для описания связи фитомассы и густоты посевов кукурузы. Значения a и b применительно к гибридам К210 и БЗ в фазе молочная спелость составляют соответственно $2,7 \cdot 10^{-2}$ и $3,7 \cdot 10^{-3}$ и $3,6 \cdot 10^{-2}$ и $5,6 \cdot 10^{-3}$. Урожай фитомассы кукурузы при одинаковых значениях n больше у гибрида К210.

Закономерности изменения M при загущении посевов томатов [52] и картофеля [85] не полностью подтверждаются результатами наших исследований. Ценогический коэффициент (tg угла наклона зависимости сухой массы растений M г/м² от ее недобора, т. е. разности между $M_{6/11}$ растений, не испытывающих влияния ценоза и M в условиях ценогического взаимодействия, по нашим данным, не является константой, а изменяется в онтогенезе кукурузы от 1,7 (9—11-й лист) до 1,0 (МС). Взаимодействие растений в ценозе наступает не при одной и той же массе [52], а при увеличивающихся в течение вегетации ее значениях от 20 до 100 г/м². Это связано с понижением отношения площади (или массы) листьев к общей надземной массе. Соотношение масс, соответствующих концу и началу линейного участка указанной зависимости M от ее недобора, уменьшается в течение вегетации в 1,4 раза.

Примеры динамики фактической и интегральной надземной массы на 1 га, ее потери за счет опада листьев и из-за самоизреживания посевов при различном ЦВР представлены на рис. 31. В сверхплотных ценозах ($L = 18$) потери биомассы начинаются уже на 50-й день после всходов (межфазный период 10—12 лист) и преимущественно за счет опада листьев. Однако к этому моменту сухая биомасса посева достигает 9—10 т/га и может быть использована на зеленый корм. Дальнейшая жизнедеятельность таких ценозов связана с большими потерями ранее созданного сухого вещества, которые на 80-й день приближаются к биомассе, сформированной на 50-й день. При $L = 10$ максимальная фитомасса формируется на 90-й день после всходов, а на 120-й — из-за интенсивного отмирания листьев растений — она становится меньше, чем в посевах с $L = 2$.

На рис. 32 представлены суточные приросты сухого вещества в онтогенезе исследуемых гибридов при различном ЦВР. Следует отме-

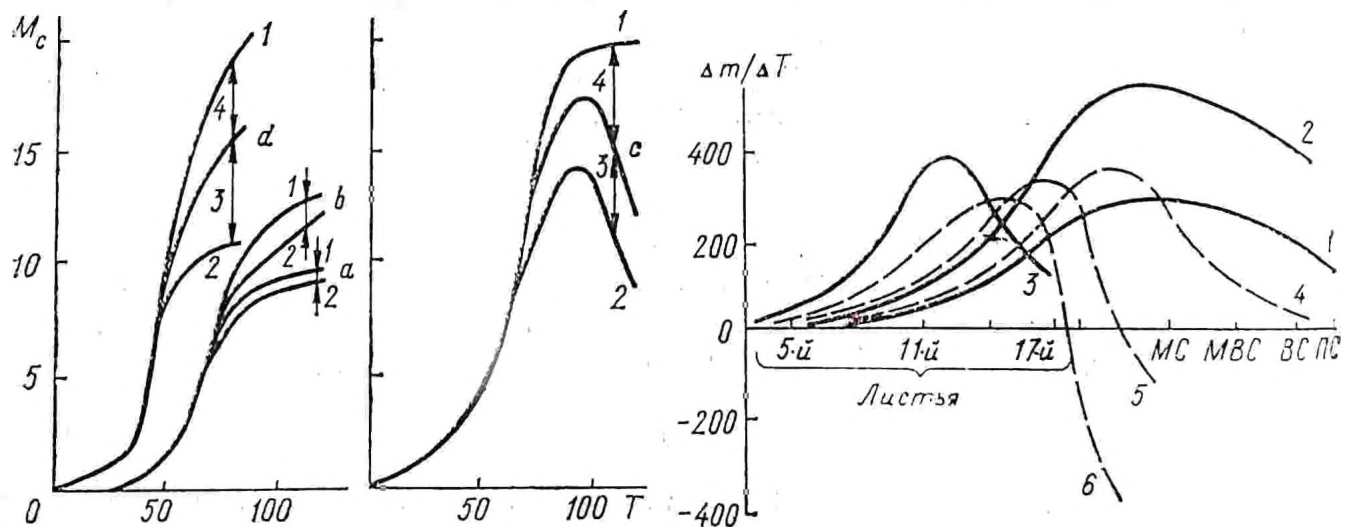


Рис. 31. Динамика интегральной (1) и фактической (2) надземных масс M_c , т/га, сухого вещества в посевах с листовыми индексами L :

2 (a); 4 (b); 10 (c); 18 (d); 3 и 4 — потери сухого вещества за счет отмирания листьев и самоизреживания посевов соответственно. T — время после всходов, сут

Рис. 32. Динамика суточных приростов сухого вещества $\Delta m/\Delta T$, кг/га, в онтогенезе растений гибридов кукурузы К210 (сплошные линии) и БЗ (штриховые линии) при листовых индексах L :

1—2 (1 и 4); 5—6 (2 и 5); 7—10 (6); 15—20 (3)

Таблица 35. Зависимость чистой продуктивности фотосинтеза, г/(м²·сут), гибридов кукурузы К210 и Б3 от фаз развития и листового индекса посевов L

L	5-й лист	8-й лист	11-й лист	14-й лист	ВМ	ЦП	МС	ВС	ПС
К210									
1—3	4,0	2,8	3,3	8,0	10,7	12,4	13,8	10,5	10,2
5—6	2,8	3,5	3,0	4,0	7,5	10,5	11,0	9,5	9,0
15—12	3,4	2,5	1,6	0,9	—	—	—	—	—
Б3									
1—3	2,0	4,0	5,3	9,6	11,0	13,0	12,0	4,2	2,0
5—6	2,3	4,2	4,5	5,4	5,0	4,0	3,3	—	—
7—10	2,6	3,0	3,6	3,8	3,2	2,5	—	—	—

туть, что максимальная скорость накопления надземной массы у гибрида Б3 реализуется при невысоких L (1—3). В этих условиях в фазу ЦП и в течение 6—10 дней после ее наступления интенсивность накопления сухого вещества гибрида Б3 больше, чем у К210. В последующий период (МС—ПС) приросты массы Б3 резко снижаются. В фазу МВС они в 2,5 раза меньше, чем у гибрида К210. Это согласуется с рассмотренной выше динамикой отдельных органов обоих гибридов. Максимальная продуктивность единицы площади посева гибрида К210 отмечается при L = 5—6. В этих условиях приросты массы этого гибрида в период ЦП—МС достигают 500—550 кг/(га · сут), что сопоставимо с интенсивностью накопления массы среднепоздних гибридов в условиях орошения Юга Украины [13].

Увеличение густоты состояния растений приводит к повышению скорости формирования биомассы на ранних стадиях вегетации. Суточные приросты сухой биомассы можно повысить в три раза при увеличении L от 5—6 до 15—20. Однако высокая эффективность сверхзагущенных посевов непродолжительна. В конце листообразования она снижается до уровня в менее плотных ценозах (L = 5—6). В начале репродуктивного периода в связи с потерями биомассы путем самоизреживания и отмирания листьев в высокоплотных ценозах гибрида Б3 прирост биомассы прекращается. В дальнейшем потери превосходят прирост новой массы.

Данные о фотосинтетической продуктивности единицы площади листьев (табл. 35) подтверждают отмеченные особенности продуктивности на рис. 33. До наступления фазы ЦП при L = 1—3 чистая продуктивность фотосинтеза $\Phi_{\text{чп}}$ обоих гибридов высокая и различия между ними по этому показателю не достоверны. Затем $\Phi_{\text{чп}}$ гибрида Б3 быстро снижается, а у К210 остается на высоком уровне вплоть до полной спелости зерна. Высокая $\Phi_{\text{чп}}$ в репродуктивный период гибрида К210, как уже было отмечено, свидетельствует о формировании и наливе зерна за счет продуктов текущего фотосинтеза. При L = 5—6 величины $\Phi_{\text{чп}}$ гибрида К210 после наступления репродуктивного периода также остаются высокими. У Б3 в это время потери массы начинают преобладать над ее образованием в процессе фотосинтеза.

В высокоплотных ценозах обоих гибридов максимальные значения $\Phi_{\text{чп}}$ отмечаются в период листообразования. В связи с имеющимися место в практике сокращенными сроками выращивания кукурузы (в зеленых конвейерах) была оценена средняя за 30, 45 и 60 дней после всходов чистая продуктивность фотосинтеза (рис. 33). Ее зависимость от L оказалась существенно различной для обоих гибридов. Средняя за 30 и 45 дней $\Phi_{\text{чп}}$ гибрида К210 мало изменяется при варьировании L от 1 до 8. Урожай биомассы, выращенной за указанный период, почти линейно увеличивается с повышением листового индекса посевов. Средние $\Phi_{\text{чп}}$ за 60 дней вегетации уменьшаются от 10 г/(м² · сут) при $L = 1$ до 2,5 при $L = 18$. Урожай биомассы за такой период достигает насыщения при $L \geq 16$. Величина $\Phi_{\text{чп}}$ гибрида БЗ резко снижается при увеличении L . Это наиболее характерно для 60-дневного срока выращивания. Максимальный урожай биомассы в этом случае достигается при $L \geq 4$. Для более коротких периодов выращивания кривая нарастания биомассы БЗ не достигает насыщения.

Нашими исследованиями установлен общий характер зависимости зерновой продуктивности гибридов К210 и БЗ листового индекса (рис. 34). При $L < 2,5$ большие урожаи зерна обеспечивает БЗ. Преимущества гибрида К210 проявляются при существенном повышении плотности ценозов. Максимальный урожай зерна этого гибрида формируется в посевах с $L = 5-6$.

Описание роста зерна кукурузы сложно из-за трудностей получения экспериментальных данных. До наступления фазы восковой спелости отделение зерновок от стержня часто приво-

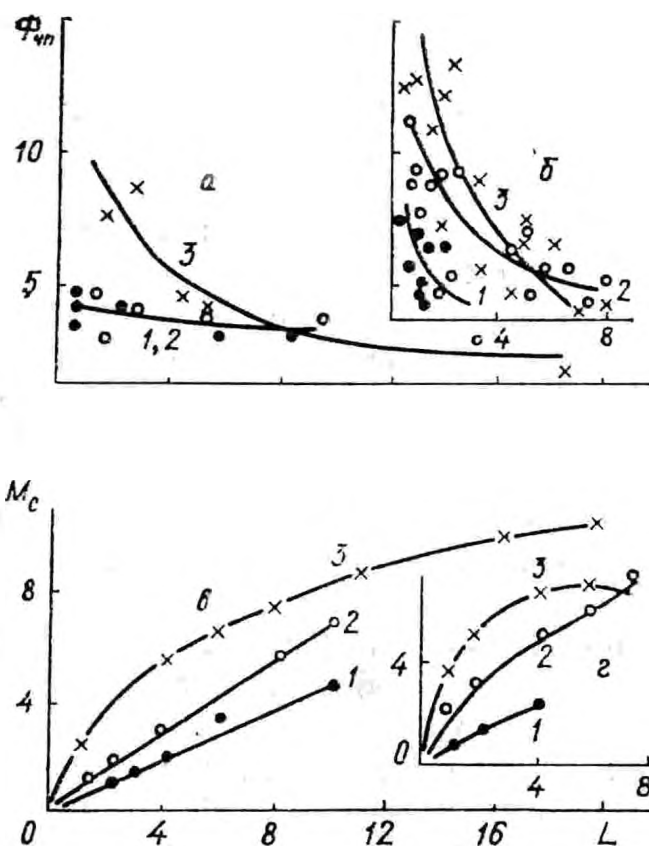


Рис. 33. Зависимость средней за периоды вегетации ΔT чистой продуктивности фотосинтеза $\Phi_{\text{чп}}$ и урожая сухой надземной массы M , т/га, от листового индекса L , сформированного на конец периода $\Delta T = 30$ сут после всходов (1, ●), 45 сут (2, ○), 60 сут (3, ×); а, в — гибрид К210; б, г — гибрид БЗ

Рис. 34. Зависимость урожаев зерна U_3 , т/га, гибридов кукурузы К210 (1, ●) и БЗ (2, ×) от листового индекса посевов L

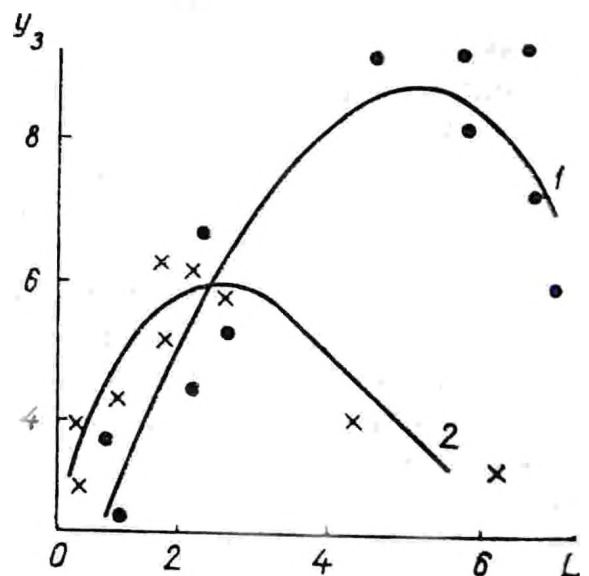


Таблица 36. Зависимость элементов структуры урожая гибридов К210 и Б3 от листового индекса посевов L

L	Число верев в початке		Масса 1000 зерен, г		$K_{хоз}$	
	Б3	К210			Б3	К210
			Б3	К210		
1	420	400	300	270	—	—
2	410	380	250	240	0,50	0,40
3	360	370	210	220	0,46	0,38
4	280	370	170	200	0,42	0,36
5	240	370	140	190	0,38	0,36
6	200	360	110	180	0,27	0,36
$НСР_{0,05}$	109,6		10,2		0,03	

дит к их повреждению. В связи с этим рассматриваются зависимости некоторых элементов структуры урожая гибридов кукурузы от интенсивности ЦВ растений (табл. 36).

В целом элементы зерновой продуктивности гибрида Б3 сильнее регулируются ценотическим взаимодействием растений, чем К210. Корреляционные отношения связей озерненности початка массы 1000 зерен, величины $K_{хоз}$ с L у гибрида Б3 выше в среднем в 1,2—1,5 раза. При увеличении L от 1 до 6 (см. табл. 36) характеристики зерновой продуктивности Б3 уменьшаются в 1,4—2,7 раза, К210 — в 1,1—1,5 раза. Резкое снижение их у первого гибрида так же, как и ранее отмеченные признаки, свидетельствует о его меньшей устойчивости к загущению.

Азотный индекс продуктивности (отношение количества азота в зерне в фазе полной спелости кукурузы к общему его количеству в растении) составлял в среднем для обоих гибридов 0,54—0,65. Он ниже, чем у пшеницы (0,74—0,82) [228] ввиду меньшего содержания белка в зерне кукурузы. Не установлена зависимость азотного индекса продуктивности от интенсивности ЦВР, что свидетельствует о достаточной обеспеченности растений азотом и влагой в опыте при различной плотности посевов зерновой кукурузы.

Спозиции донорно-акцепторных отношений резерв запасных веществ, накопленных растением гибрида Б3 к началу репродуктивного периода, можно рассматривать в качестве важного источника (донора) ассимилятов для формирования и налива зерна. Об этом свидетельствуют приведенные выше данные динамики вегетативных органов растений этого гибрида, а также зависимость массы зерна одного растения m_z от его сухой надземной массы в фазу ЦП (рис. 35). Коэффициент корреляции

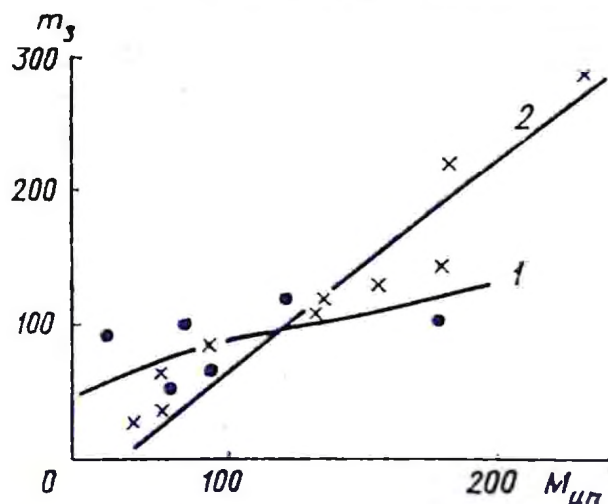


Рис. 35. Зависимость массы зерна с одного растения m_z , г, от надземной массы растений в фазу цветения початка $M_{цп}$:
1 (●) — гибрид К210; 2 (x) — гибрид Б3

Характеризуется зависимостью — $r = 0,89 \pm 0,09$. Увеличение $M_{\text{цп}}$ гибрида БЗ сопровождается повышением m_3 в отношении 1 : 1,5 (для К210 — 1 : 0,5). Для налива зерна этого гибрида используются и продукты текущего фотосинтеза. Однако зависимость m_3 от них (суточных приростов сухого вещества, интенсивности фотосинтеза в период от молочной до восковой спелости) значительно слабее, а коэффициенты корреляции менее 0,7. Фонд новообразующихся ассимилятов является основным для налива зерна гибрида К210.

4.5. УСТОЙЧИВОСТЬ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ К ЗАГУЩЕНИЮ

Выявление параметров устойчивости растений кукурузы к повышенной плотности посевов при оптимальной обеспеченности минеральным питанием и влагой является одной из актуальных задач физиологических исследований этой культуры. Ее решение имеет важное значение для раскрытия механизмов ценотического взаимодействия растений, развития теории устойчивости к загущению как стрессовому воздействию на организменном и ценотическом уровнях. Выведение гибридов с повышенной устойчивостью к загущению приближает к созданию идеального типа растения кукурузы. Многие известные характеристики такого растения (высокая фертильность при повышенной густоте стояния, вертикально ориентированные листья, высокая фотосинтетическая активность и коэффициент хозяйственной эффективности $K_{\text{хоз}}$, короткий интервал между фазами ЦМ и ЦП, малые размеры метелки, медленное старение листьев) являются также показателями устойчивости к загущению [189]. Известно, что устойчивые к загущению гибриды кукурузы отличаются меньшей высотой растений, более низким заложением початка на растении, повышенным соотношением хлорофиллов b/a .

Устойчивость к загущению оценивалась на основе взаимосвязей средней величины поглощенной единицей площади листьев фотосинтетически активной радиации Π , листового индекса L , а также густоты посевов с характеристиками продуктивности (чистой продуктивностью фотосинтеза, КПД поглощенной ФАР, коэффициентом хозяйственной эффективности $K_{\text{хоз}}$), удельной поверхностной плотностью листьев, продолжительностью жизни листьев и концентрацией хлорофилла в них.

При изучении зависимости чистой продуктивности фотосинтеза от поглощенной ФАР обнаружена ее неоднозначность для исследуемых гибридов. Различия возрастают по мере уменьшения Π при загущении. Угол наклона графика этой зависимости для посевов К210 в 1,4 раза выше, а интенсивность радиации приспособления (ИРП) во столько же ниже, чем для гибрида БЗ. Данные о соотношении ИРП у гибридов К210 и БЗ подтвердились при исследовании зависимости КПД поглощенной ФАР от ее средних за вегетацию величин. При поглощенной ФАР 50—80 Вт/м² УППЛ гибрида К 210 выше, чем БЗ в среднем в 1,3 раза. Листья гибрида К210 имеют большую продолжительность жизни. Получена зависимость продолжительности

жизни $\Delta t_{ч}$ четвертого листа исследуемых гибридов от листового индекса L (табл. 37). Листья более высоких ярусов у гибрида К210 оставались живыми до полной спелости початков. При $L = 4$ величина $\Delta t_{ч}$ гибрида К 210 в 1,14—1,45 раза больше, чем БЗ ТВ. Своеобразен характер зависимости $K_{хоз}$ от L (см. табл. 36). При $L < 5$ значения $K_{хоз}$ БЗ либо не отличается, либо выше, чем у К210. Дальнейшее увеличение L до 6 приводит к резкому снижению $K_{хоз}$ у гибрида БЗ и незначительному у К210. Это обстоятельство связано с существенным уменьшением числа зерен в початке и их массы у БЗ. По количеству стерильных растений при высоких L оба гибрида мало различаются.

К числу важных параметров фотосинтетического аппарата относится концентрация хлорофилла в листьях [56]. Получено, что содержание хлорофилла в период 3—4-й лист может, кроме того, служить тестом на устойчивость к загущению [89].

По нашим данным, связь концентраций хлорофилла a с суммарным хлорофиллом для гибридов К210 и ВИР 25 [94] близка к функциональной. Доля хлорофилла a от его общей концентрации составляет 0,83 по гибриду К 210 и 0,75 — по ВИР 25. В последнем случае хлорофилл a соотносился с суммой хлорофилла ($a + b$), а не с его интегральной величиной.

Отношение хлорофиллов b/a уменьшается в онтогенезе. На величину b/a как и на долю каждой из этих форм хлорофилла в его суммарной концентрации ценотическое взаимодействие растений не влияет. Соотношение хлорофиллов b/a не зависит также и от доз минеральных удобрений [80].

Исследование онтогенетического хода абсолютных значений хлорофиллов a и b показало, что вне ценотического взаимодействия растений максимальные значения концентрации обеих форм хлорофилла отмечаются в период ЦМ — ЦП, а при $L \geq 8$ в период 14-й лист — ЦМ. В первом случае максимальная концентрация хлорофилла a в 1,5 раза

Таблица 37. Зависимость продолжительности жизни 4-го листа $\Delta t_{ч}$, сут и величины ее отношения к периоду всходы-МС, %, от листового индекса посевов гибридов кукурузы L

L	$\Delta t_{ч}$	%	$\Delta t_{ч}$	%
	БЗ		К210	
1	60	74	66	81
3	51	58	64	73
5	45	46	60	61
7	42	40	59	56
9	40	37	58	53

Таблица 38. Зависимость концентрации хлорофилла (мг/дм²) в листьях 3-го яруса (сверху) гибридов кукурузы от густоты посевов и периодов вегетации

Период вегетации	Густота посевов, растений/м ²											
	10	20	30	40	50	60	10	20	30	40	50	60
	БЗ						К210					
13-й лист — ВМ:	4,5	3,4	2,3	1,7	1,4	1,3	4,8	4,7	4,7	4,7	4,6	4,6
ЦМ — ЦП	3,0	2,2	1,6	1,3	1,0	0,7	3,7	3,7	3,6	3,5	3,4	3,3
МС — ВС	1,7	1,1	0,6	0,4	0,2	0,1	1,2	1,1	1,1	1,0	1,0	0,9

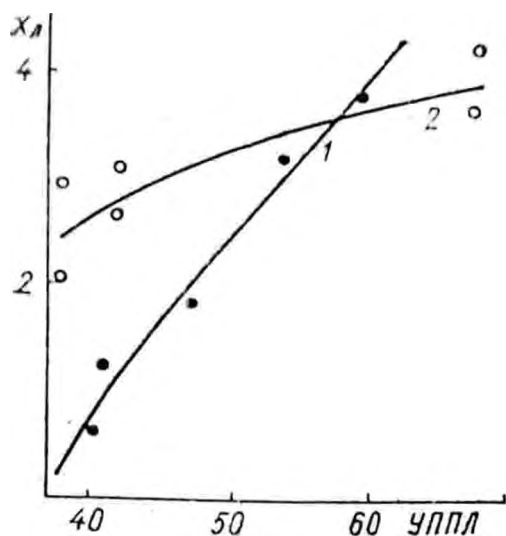


Рис. 36. Зависимость содержания хлорофилла X_l , мг/дм², от УППЛ, г/м², в период 13-й лист — ВМ:

1 — БЗ; 2 — К210

больше, чем во втором. Содержание хлорофилла b изменяется в онтогенезе в меньшей мере.

Исследована зависимость содержания суммарного хлорофилла в листьях гибридов БЗ и К210 от густоты стояния растений и фаз вегетации (табл. 38). При увеличении густоты от 10 до 60 растений/м² содержание хлорофилла в листьях К210 уменьшается в 1,04—1,34 раза, в то время как в листьях БЗ — в 3,45—17,0 раз. Данными табл. 38 подтверждается возможность описания подобных зависимостей дробно-рациональной функцией [81]

$$y_i = \frac{n}{\beta_{0i} + \beta_{1i}n}, \quad (30)$$

где y_i — содержание хлорофилла в листе; β_{0i} и β_{1i} — параметры уравнения в i -ю фазу вегетации, n — густота посева.

Отмечаются существенные различия по концентрации хлорофилла в листьях сравниваемых гибридов при одинаковой УППЛ в условиях высокой оптической плотности посева (рис. 36). Так, при удельной поверхностной плотности листьев, равной 50 и 40 г/м², содержание хлорофилла в листьях гибрида К210 в 1,3 и 1,6 раза больше, чем у БЗ. Уменьшение УППЛ связано с повышением плотности стеблестоя. Следовательно, на увеличение загущения гибрид К210 отвечает меньшим, по сравнению с БЗТВ, снижением концентрации хлорофилла в листьях.

Таким образом, характеристиками устойчивости к загущению гибридов кукурузы могут служить:

1. Интенсивность радиации приспособления ИРП 50 Вт/м².
2. Удельная поверхностная плотность листьев в фазу молочной спелости 60 г/м² в посеве с оптимальным $L = 5$.
3. Продолжительность жизни 4-го листа в посеве с $L = 5—60$ дней.
4. Снижение концентрации хлорофилла в период 13-го листа — выметывание метелки со скоростью не более 0,08 мг/дм² при увеличении густоты на каждые 10 растений/м².

ФОТОСИНТЕЗ, РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Морфогенез растений сахарной свеклы в первый год вегетации, включает, в основном, рост листьев и корнеплода. Знакомство с существующими в литературе данными убеждает в том, что из-за малочисленности работ системного характера продукционный процесс этой культуры в первый год вегетации изучен слабо, еще недостаточно ясны механизмы взаимосвязи процессов роста листьев и корнеплода, механизмы сахаронакопления, факторы, определяющие физиологические пределы сахаристости корнеплода и большие ее фенотипические вариации. В процессе селекции созданы сорта и гибриды сахарной свеклы урожайного, сахаристого и совмещенного направлений. Однако имеющиеся в настоящее время данные сравнительного изучения физиологических особенностей различных сортов сахарной свеклы не позволяют объяснить суть различий между ними по физиологическим параметрам на организменном уровне. Вне обсуждения остается вопрос о взаимосвязи продуктивности отдельного растения и посева, параметрах идеального типа растения сахарной свеклы для формирования высокопродуктивного ценоза, хотя вполне очевидно, что увеличение массы отдельного растения вряд ли может быть генеральным направлением селекции этой культуры. Поэтому на основе существующих данных могут быть сделаны лишь предварительные выводы о путях повышения потенциальной продуктивности посевов сахарной свеклы.

Однако наиболее узким местом в проблеме свекловодства в нашей стране является не уровень потенциальной продуктивности культуры сахарной свеклы, который достаточно высок, а существующий на протяжении всего послевоенного периода огромный разрыв между потенциальной и фактической продуктивностью ее в производстве, усиливающийся в течение последних десятилетий. Очевидно, что пока не будет существенно уменьшена величина этого разрыва, усилия, направленные на повышение потенциала продуктивности данной культуры, будут малоэффективны.

5.1. ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ И ДЕЙСТВИТЕЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Сахарная свекла относится к наиболее высокопродуктивным сельскохозяйственным культурам с C_3 -механизмом усвоения CO_2 , возделываемым в умеренных широтах, что объясняется, прежде всего, большой продолжительностью первого года вегетации (свыше 150 дней от всходов до уборки).

В зоне свеклосеяния европейской части СССР в условиях достаточной влагообеспеченности можно получать урожаи корнеплодов от 500 до 900 ц/га в том случае, если для фотосинтеза растений используется весь период со среднесуточной температурой воздуха выше $5^\circ C$ [25]. Однако даже при этом наблюдаются колебания уровней потенциальной урожайности в связи с тем, что существуют колебания по годам возможной продолжительности вегетации в пределах $\pm 12-14$ дней.

Урожаи, наиболее близкие к потенциально возможным, получают на Госсортоучастках. Эти данные за период 1955—1986 гг. для разных зон свеклосеяния приведены в табл. 39, откуда видно, что за период с 1955—1975 гг. до 1984—1986 гг. в среднем по СССР произошло увеличение урожая корнеплодов на 42 ц/га, но вместе с тем снизилась их сахаристость в среднем на 0,8 %. В результате сбор сахара за указанный срок возрос всего на 4 ц/га. Нельзя не отметить тенденцию к заметному снижению урожайности и сбора сахара в среднем по СССР за период от 1976—1980 гг. до 1984—1986 гг. соответственно на

Таблица 39. Площади посева сахарной свеклы в союзных республиках и показатели ее продуктивности на Госсортоучастках

Союзная республика	Год	Площадь посева, млн га	Урожай корнеплодов, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га
СССР	1955—1975	3,64	39,2	18,0	7,1
	1976—1980		45,2	17,2	7,8
	1984—1986	3,44	43,4	17,2	7,5
РСФСР	1955—1975		34,4	18,2	6,3
	1976—1980	1,62	41,2	17,1	7,1
	1984—1986	1,52	37,6	17,8	6,7
УССР	1955—1975		39,9	18,6	7,4
	1976—1980	1,78	47,4	17,5	8,3
	1984—1986	1,60	45,9	17,5	8,0
БССР	1955—1975		38,7	17,5	6,8
	1976—1980	0,05	42,8	16,6	7,1
	1984—1986	0,05	44,9	16,5	7,4
КазССР	1955—1975		57,1	16,9	9,6
	1976—1980	0,08	48,6	14,8	7,2
	1984—1986	0,07	45,1	15,0	6,7
МССР	1955—1975		40,6	18,3	7,4
	1976—1980	0,11	45,3	17,5	8,0
	1984—1986	0,10	45,5	17,9	8,1
Другие республики	1984—1986	0,10	41,5	15,5	6,4

Таблица 40. Урожайность сахарной свеклы, сахаристость и сбор сахара, на Госсортоучастках и в производстве в основных свеклосеющих республиках (средние данные за 1976—1985 гг.)

Союзная республика	Год	Госсортоучасток			Производство			Разности		
		$Y_{\text{к}}$ т/га	$C, \%$	$Y_{\text{с}}$ т/га	$Y_{\text{к}}$ т/га	$C, \%$	$Y_{\text{св}}$ т/га	$\Delta Y_{\text{к}}$ т/га	$\Delta C, \%$	$\Delta Y_{\text{с}}$ т/га
РСФСР	1976—1980	41,2	17,1	7,1	15,8	15,5	1,3	25,4	1,6	5,8
	1981—1985	37,6	17,8	6,7	16,6	16,7	1,4	21,0	1,1	5,3
УССР	1976—1980	47,4	17,5	8,3	30,0	15,8	2,5	17,4	1,7	5,8
	1981—1985	45,9	17,5	8,0	25,9	15,7	2,6	20,0	1,8	5,4
БССР	1976—1980	42,8	16,6	7,1	24,6	16,1	2,2	18,2	0,5	4,9
	1981—1985	44,8	16,5	7,4	25,4	15,2	2,6	19,4	1,3	4,8
КазССР	1976—1980	48,6	14,8	7,2	28,7	12,7	2,0	19,9	2,1	5,2
	1981—1985	45,1	15,0	6,7	25,6	12,6	1,9	19,5	2,4	4,8
МССР	1976—1980	45,3	17,5	8,0	27,8	16,2	2,4	17,5	1,3	5,6
	1981—1985	45,5	17,9	8,1	24,2	16,4	2,5	21,3	1,5	5,6
Среднее		—	—	7,5	—	—	2,1	20,0	1,5	5,4

Примечания: $Y_{\text{к}}$ — урожай корнеплодов, C — сахаристость, $Y_{\text{с}}$ — сбор сахара, $Y_{\text{св}}$ — выработка сахара, $\Delta Y_{\text{к}}$, ΔC , $\Delta Y_{\text{с}}$ — разности.

18 и 3 ц/га. В целом достигнутые на Госсортоучастках уровни урожайности сахарной свеклы довольно близки к потенциально возможным.

В течение всего рассматриваемого времени шла интенсивная работа по созданию новых сортов и гибридов сахарной свеклы. По данным на 1984 г. в СССР районирован 41 сорт и гибрид, в том числе односемянных 29 и многосемянных 12, которые отличаются высокой лабораторной всхожестью семян (в пределах 82—88 %), незначительной цветущностью, устойчивостью к заболеваниям, высокой продуктивностью. Выведены и внедряются в производство высокопродуктивные сорта односемянной сахарной свеклы: Веселоподольская 29, Ялтушковская 30, Рамонская 32, Уладовская 35, Северо-Кавказская 42, Белоцерковская 40 и 45, гибриды Юбилейный, Межотненский 18, Уладовский МС 5 и др., созданные на стерильной основе. Можно полагать, что практически весь прирост продуктивности сахарной свеклы произошел за счет селекции. Вместе с тем средний прирост показателей продуктивности этой культуры даже на Госсортоучастках не столь значителен, поэтому очень актуален вопрос о перспективах селекции.

Проведено сравнение показателей продуктивности сахарной свеклы на Госсортоучастках и в производстве по данным для главных свеклосеющих республик страны за период 1976—1985 гг. (табл. 40). По всем показателям (урожайности и сахаристости корнеплодов, сбору сахара с 1 га) во всех республиках существует разрыв между потенциальной и фактической урожайностью в производстве. При этом обращает на себя внимание то, что разности между урожайностью, сахаристостью и сборам сахара на Госсортоучастках и в производстве очень близки по величине для разных республик и не изменились за рассматриваемый период. В среднем по СССР выработка сахара с 1 га составляет 2,1 т, а на Госсортоучастках сбор сахара составляет в среднем 7,5 т. Таким образом, в производстве используется менее

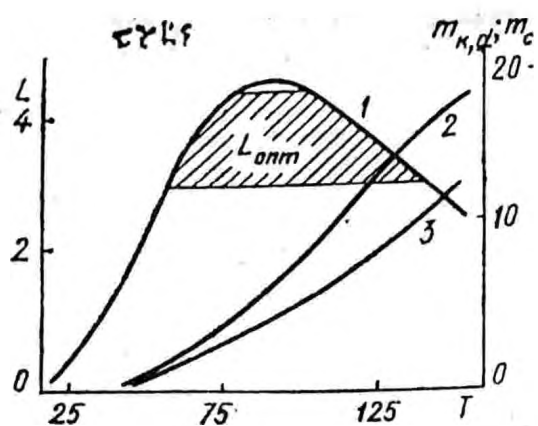


Рис. 37. Динамика площади листьев L , $\text{м}^2/\text{м}^2$ (1), нарастание сухой массы корнеплодов $m_{к,д}$, т/га (2) и массы сахара m_c , т/га (3) в посевах сахарной свеклы.

$L_{\text{опт}}$ — оптимальная площадь листовой поверхности (заштрихована). T — время после всходов, сут

30 % существующего потенциала продуктивности сахарной свеклы. Рассматривая этот вопрос в более дальней ретроспективе, отметим, что за 8—10-ю пятилетки (1966—1980 гг.) по сравнению с периодом 1951—1965 гг. урожай корнеплодов возросли на 32,7 %, заготовки корнеплодов — на 26,2 %, однако из-за снижения сахаристости корнеплодов на 1,2 % выработка сахара с каждого гектара за этот период увеличилась всего на 9,5 % (с 2,0 до 2,19 т/га, т. е. на 0,19 т/га). Значительное снижение урожайности сахарной свеклы произошло за период 1976—1980 гг. когда выход сахара в процентах к массе перерабатываемого сырья сни-

зился с 15,6 до 10,3 %, а выход сахара при средней урожайности 23,7 т/га составил всего 2,0 т/га. За период 1981—1985 гг. положение несколько улучшилось и выход сахара вновь увеличился до 2,1 т/га.

Одной из главных причин большого разрыва между возможной и производственной урожайностью является неполное использование в производственных условиях всего термически благоприятного периода года для фотосинтетической деятельности сахарной свеклы. Из рис. 37 видно, что в начале вегетации от времени посева существу-

Таблица 41. Влияние сроков уборки на продуктивность и технологические качества сахарной свеклы

Дата уборки	Урожай корнеплодов, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га	Выход сахара при переработке		Потери сахара в мелассе, %
				%	т/га	
Ялтушковская опытно-селекционная станция (1977—1978 гг.)						
22.08	27,0	16,2	4,4	12,6	3,4	2,7
22.09	30,8	17,8	5,3	14,0	4,3	2,4
15.09	36,2	17,5	6,3	14,3	5,2	2,3
01.10	39,3	18,2	7,1	15,1	5,9	2,2
Агрономическая опытная станция УСХА (с. Мытница Киевской обл., 1979—1981 гг.)						
25.08	39,0	14,2	5,5	11,0	4,3	2,3
08.09	41,7	15,1	6,3	12,1	5,0	2,1
26.09	46,8	15,9	7,4	13,0	6,1	2,0
14.10	49,7	17,2	8,5	14,4	7,2	1,9
28.10	51,6	18,1	9,3	15,4	7,9	1,8
ВНИИСС г. Рамонь Воронежской обл. (1974—1976 гг.)						
01.09	34,2	17,4	5,9	14,3	4,9	2,2
15.09	38,2	17,4	6,6	14,7	5,6	1,8
01.10	39,7	18,6	7,4	15,8	6,3	1,9

Дата уборки	Урожай корнеплодов, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га	Выход сахара при переработке		Потери сахара в мелассе, %
				%	т/га	
Северо-Кавказский филиал ВНИС (Краснодарский край, 1973—1977 гг.)						
25.08	43,9	15,4	6,7	12,2	5,3	2,3
01.09	45,5	15,2	6,9	12,0	5,5	2,3
15.09	48,3	14,9	7,2	11,6	5,6	2,4
01.10	52,3	14,8	7,7	11,3	5,9	2,6
15.10	54,4	15,0	8,2	11,5	6,3	2,6

ет длительный период до формирования листового индекса, обеспечивающего достаточно эффективное функционирование ценоза как фотосинтезирующей оптико-биологической системы. Так, продолжительность времени от момента сева до формирования листового индекса, равного 2,0, составляет 60—70 дней. В производственных же условиях сев чаще всего проводится с большим запозданием и сроки его проведения растягиваются на 15—20 дней. Другая причина сокращения продолжительности вегетационного периода в производственных условиях — ранние сроки уборки, которую начинают в третьей декаде августа. Из табл. 41 видно, что разница в сборе сахара при уборке в конце октября и в третьей декаде августа достигает 3,8 т/га — эта величина почти вдвое выше средней величины сбора сахара по стране. Велики потери сахара при хранении убранных корнеплодов на заводах, особенно при ранних сроках уборки в южных зонах свеклосеяния, где температура воздуха в сентябре нередко бывает около 25—35 °С. При таких температурах потери сахара обусловлены интенсивным дыханием и загниванием корнеплодов.

По данным измерения интенсивности дыхания отдельных органов сахарной свеклы на инфракрасном газоанализаторе нами установлены следующие значения коэффициента дыхания поддержания при температуре 20 °С: 0,030, 0,014 и 0,005 г/(г × × сут) соответственно для листьев, черешков и корнеплода. Влияние температуры на значение этих коэффициентов учитывалось по формуле

$$b = b_0 \exp(0,076t), \quad (31)$$

где b_0 — значение коэффициента b при $t = 0$ °С, равное для листьев, черешков и корнеплода соответственно 0,003, 0,0014 и 0,0005 г/(г · сут).

С помощью этой формулы рассчитывалось влияние длительности послеуборочного хранения сахарной свеклы при различных температурах на сахаристость корнеплодов (табл. 42).

Таблица 42. Снижение сахаристости корнеплодов сахарной свеклы (%) при послеуборочном хранении за счет расходов сахарозы на темновое дыхание (расчетные данные)

Срок хранения, сут	10 °С	20 °С	30 °С
2	18,0	18,0	18,0
4	17,8	17,5	17,1
6	17,6	17,1	16,3
8	17,1	16,3	14,7
10	16,7	15,5	13,3
20	15,5	13,3	9,9

Таблица 43. Прирост массы корнеплодов, г, в июле — сентябре в основных свеклосеющих республиках (средние данные за 1966—1980 гг.)

Союзная республика	Июль			Август			Сентябрь		M _{кп}
	I	II	III	I	II	III	I	II	
РСФСР	32	44	54	54	49	45	35	26	366
УССР	37	46	52	50	48	43	34	26	367
БССР	24	40	57	60	56	57	49	35	388
КазССР	48	61	66	66	58	63	46	38	528
МССР	39	46	52	49	57	41	31	25	382

Примечания: I—III — декады, M_{кп} — средняя масса корнеплодов при уборке

При этом принималось что, в процессе дыхания поддержания используется только сахара.

Кривые нарастания сухой массы корнеплодов и массы сахара не га, а также значения листового индекса показаны на рис. 37. Примерно в течение 50 дней после всходов существует лаг-фаза, в течение которой только формируется листовая аппарат ценоза и не накапливается сухое вещество корнеплодов и сахара в значительных количествах. В дальнейшем наблюдается почти линейное нарастание сухого вещества корнеплодов и массы сахара, этот процесс нарушается лишь понижением температуры и ухудшением радиационного режима в осенний период. Это подтверждают и среднемноголетние данные о приростах сырой массы корнеплодов в главных свеклосеющих республиках страны (табл. 43). Видно, что сокращение продолжительности вегетации за счет ранней уборки на 10 дней приводит к недобору урожая корнеплодов на 26—35 ц/га, а при уборке с третьей декады августа потери могут достигать 100—150 ц/га по сравнению с теми урожаями, которые можно получать при уборке в октябре. Поскольку в этот период отмечается довольно интенсивный прирост сахаристости корнеплодов (табл. 44), то сокращение вегетации на 10 дней вызывает снижение сахаристости корнеплодов на 0,4—0,8 %. Потери в сборе сахара в этом случае составляют 3—4 ц/га, а при уборке в августе 15—20 ц/га. Запоздание с севом сдвигает время начала линейного роста массы корнеплодов и сахара на более поздние сроки и оказывает в конечном счете, одинаковый с ранней уборкой отрицательный эффект на урожай.

Таблица 44. Динамика сахаристости корнеплодов (%) в течение вегетации в основных свеклосеющих республиках (средние данные за 1966—1980 гг.)

Союзная республика	20.07	01.08	10.08	20.08	01.09	10.09	20.09
РСФСР	9,3	11,0	12,4	13,6	14,6	15,3	15,8
УССР	10,3	11,5	12,7	13,8	14,6	15,3	16,0
БССР	8,2	9,7	11,1	12,4	13,6	14,4	15,2
КазССР	8,6	9,7	10,6	11,3	12,1	12,7	13,3
МССР	11,9	12,9	14,2	15,2	15,7	16,4	16,7

Важной причиной, обуславливающей низкую урожайность сахарной свеклы, является также изреженность посевов. При принятой в настоящее время в производстве ширине междурядий 45 см для существующих сортов и гибридов оптимальная густота стояния составляет 80—100 тыс./га. Фактическая густота в производственных условиях на больших площадях составляет всего 55—60 тыс. Изреженность посева, кроме снижения общей урожайности корнеплодов, приводит к снижению их сахаристости, так как содержание сахара в корнеплоде при уборке отрицательно коррелирует с его массой. Указанная величина изреженности посева может приводить к снижению урожайности сахарной свеклы на 30—40 %. Наряду с изреженностью снижению продуктивности посевов сахарной свеклы способствует неравномерность размещения растений по площади посева. В производственных посевах всего 15—25 % растений находится на оптимальном расстоянии друг от друга (имеют заданную площадь питания около $18-20 \times 45$ см), остальные размещены или слишком близко, или отделены друг от друга большими пропусками, благоприятствующими развитию сорной растительности. Одной из главных причин изреженности посевов является низкая полевая всхожесть семян, которая обычно составляет всего лишь 40—60 % при лабораторной всхожести не менее 80—85 %. Это обуславливается, прежде всего, некачественной обработкой почвы перед посевом. Высокая требовательность сахарной свеклы к качеству предпосевной обработки почвы связана с тем, что масса запасных веществ в семени, используемых для роста проростка, ничтожно мала по сравнению с другими полевыми культурами (3—4 мг против 30—40 мг у пшеницы и 200—250 мг у кукурузы), соответственно мала продолжительность времени, в течение которого проросток способен существовать и выжить от момента прорастания семени до включения процесса фотосинтеза. Поэтому излишнее заглубление семени в почву, образование корки, очень длительный период пониженных температур или затопление после начала прорастания могут вызывать гибель проростка. По этой же причине проростки уязвимы к действию вредителей и болезней. Тщательное выравнивание и уплотнение верхнего слоя почвы перед посевом являются необходимым условием повышения полевой всхожести семян.

Плохая полевая всхожесть семян вынуждает увеличивать многократно норму высева семян и производить последующее вдольрядное прореживание посевов, что предопределяет очень большую неравномерность размещения растений по площади. При механизированном уходе за посевами изреживанию их способствует непрямолинейность рядков, отклонения от середины междурядий почвообрабатывающих агрегатов.

Свою специфику имеет режим минерального питания сахарной свеклы, который заключается в том, что наиболее положительное влияние на продуктивность оказывает внесение 80—85 % нормы NPK осенью под глубокую вспашку. Принятые нормы удобрений (в кг/га) составляют азота 80—120, фосфора 85—115 и калия 85—125. Однако существует необходимость перехода на внесение расчетных доз удобрений с учетом содержания их в почве и выноса с урожаем.

Таблица 45. Значения параметров в формуле (32) для посевов сахарной свеклы, по данным работы [34]

Элемент питания	B_j , кг/ц	k_{nj}	G_{nj} , кг/га	k_{nj} (в год внесения)	k_{mj}
N	6,00	0,15	5,00	0,25	0,50
P ₂ O ₅	1,80	0,11	2,50	0,35	0,20
K ₂ O	7,50	0,27	6,00	0,55	0,80

Наиболее простым способом расчета доз удобрений для получения планируемого урожая является балансовый. При этом доза азота, фосфора и калия рассчитывается по формуле [34]

$$D_j = (k_{mj}G_{Tj})^{-1} \cdot (Y_0B_j - G_{nj}k_{nj} - NG_{nj}k_{nj}), \quad (32)$$

где индекс «j» обозначает N, P₂O₅ и K₂O; Y_0 — урожай биомассы ц/га; B_j — вынос удобрений с 1 ц урожая корнеплодов (включая расходы на образование ботвы), кг/ц; G_{nj} — содержание в почве доступного питательного вещества, кг/га в слое почвы 0—40 см; k_{nj} — коэффициент использования доступных питательных веществ почвы; N — количество органического удобрения, т/га; G_{nj} — содержание питательного вещества в 1 т навоза, кг/га; k_{nj} — коэффициент использования питательных веществ органического удобрения; k_{mj} — коэффициент использования действующего вещества минерального удобрения; G_{Tj} — содержание в туке действующего вещества удобрения. Значения основных параметров в этой формуле для сахарной свеклы приведены в табл. 45 [34].

Для повышения точности расчетов необходимы дополнительные исследования значений указанных параметров. При внесении только минерального удобрения значение k_{mj} рассчитывается по формуле

$$k_{mj} = \frac{(Y_{ко} - Y_{кк}) B_j}{D_j G_{Tj}}, \quad (33)$$

где $Y_{ко}$ и $Y_{кк}$ — урожай корнеплодов с внесением и без внесения удобрений соответственно. Аналогично можно определить значение k_{nj} при внесении только органических удобрений.

Значение k_{nj} равно $k_{nj} = \frac{Y_{кк} \cdot B_j}{G_{nj}}.$ (34)

Сложность точного определения величин параметров k_{nj} , k_{mj} , k_{nj} связана с тем, что коэффициент использования минеральных веществ из каждого источника зависит от общего уровня их содержания в доступной форме. Это следует учитывать при совершенствовании методики расчетов.

В УССР — основной свеклосеющей республике СССР — около 75 % посевов сахарной свеклы размещено в зоне неустойчивого или недостаточного увлажнения. В этих зонах засушливые годы бывают 3—4 и 5—6 раз за десятилетие. При этом наиболее отрицательное влияние на продуктивность и сахаристость оказывают засухи в сере-

дние вегетации (в июле). В районах с достаточным и неустойчивым увлажнением посевы свеклы лучше всего размещать после озимой пшеницы, высеваемой после многолетних трав на один укос или по чистым парам, а также после озимых культур на зеленый корм.

Однако по стране по плохим предшественникам высевают ежегодно 0,8—1,0 млн га свеклы, в отдельных случаях — повторно на одном и том же поле свыше трех лет, что является причиной резкого снижения продуктивности вследствие развития корневой гнили.

Причиной низкой урожайности сахарной свеклы в ряде случаев является повышенная кислотность почв, их засоление. Резкое снижение продуктивности вызывают также болезни и вредители растений. Эффективным средством борьбы с почвообитающими и наземными вредителями является предпосевное внесение в рядки гранулированных инсектицидов на основе суперфосфата (1,0 гранулированный фосфамид и 2 % гамма-изомер гексахлорана). Для защиты растений от церкоспороза производится опрыскивание их фундозолом, БМК, купрозоном, от пероноспороза — цинебом, поликарбоцином, полихомом. Появление вирусной желтухи предупреждается ранним уничтожением переносчика этой болезни — черной свекловичной тли — при обработке растений растворами фосфамида или рогора. Во избежание развития корневой гнили необходимо строгое соблюдение севооборота.

Общие потери урожая сахарной свеклы на пути от поля до получения белого сахара на сахарных заводах складываются из потерь при уборке, хранении убранных корнеплодов и их переработке. Только при уборке в свеклосеющих республиках теряется 16—30 ц/га корнеплодов, а общие потери сахара от поля до получения белого сахара в 1981—1985 гг. в РСФСР составили в среднем 13,2 ц/га

Таблица 46. Показатели продуктивности сахарной свеклы и общие потери сахара в основных свеклосеющих республиках в период 1976—1985 гг. (в среднем за один сезон)

Союзная республика,	Год	Площадь посева, млн га	Урожайность корнеплодов, т/га	Заготовки, т/га	Потери при уборке, т/га	Сахаристость при приемке, %	Выработано сахара, т/га	Общие потери сахара, т/га
РСФСР	1976—1980	1,62	15,8	13,9	1,9	15,5	1,27	1,18
	1981—1985	1,52	16,6	15,0	1,6	16,7	1,44	1,32
УССР	1976—1980	1,78	30,0	25,7	4,3	15,8	2,52	2,22
	1981—1985	1,60	25,9	22,8	3,1	15,7	2,62	1,45
БССР	1976—1980	0,05	24,6	21,4	3,2	16,0	2,25	1,69
	1981—1985	0,05	25,4	22,9	2,5	16,1	2,61	1,48
КазССР	1976—1980	0,08	28,7	27,0	1,7	12,7	1,99	1,65
	1981—1985	0,07	25,6	24,1	1,5	12,6	1,89	1,34
МССР	1976—1980	0,11	27,8	25,7	2,1	16,2	2,40	2,10
	1981—1985	0,10	24,2	22,2	2,0	16,4	2,49	1,48
Другие республики	1976—1980	0,06	28,6	26,3	5,3	15,3	2,42	1,96
	1981—1985	0,10	32,4	30,0	2,4	15,2	2,69	2,24

с каждого гектара (табл. 46) Таким образом, только за счет совершенствования свеклоуборочных комбайнов, сокращения периода хранения убранных корнеплодов путем наращивания мощностей сахароперерабатывающей индустрии, улучшения технологии переработки сырья валовое производство сахара в нашей стране могло бы быть значительно увеличено даже при нынешних уровнях урожайности этой культуры.

5.2. ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРЫ ПОСЕВА НА ПРОДУКТИВНОСТЬ. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ РАСТЕНИЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ И СВОЙСТВА СУЩЕСТВУЮЩИХ СОРТОВ И ГИБРИДОВ

Приведенный ниже экспериментальный материал преимущественно получен в полевых опытах на Белоцерковской опытной селекционной станции ВНИС (БЦОСС) в 1981—1985 гг. Опыты выполнены с использованием современных высокопродуктивных сортов и гибридов сахарной свеклы при варьировании уровня минерального питания, густоты стояния растений, ширины междурядий. Посевы размещались в десятипольном зерносвекловичном севообороте по озимой пшенице, идущей по занятому пару. Почвы — мощный малогумусный крупнопылеватый чернозем с содержанием 3,8 % гумуса, 12 мг P_2O_5 , 6 мг K_2O , 20 мг/экв CaO на 100 г почвы. Размер посевной делянки 120 м², учетной — 100 м² в четырехкратной повторности. Под предпо-

Т а б л и ц а 47. Среднесуточные температуры, сумма осадков, относительная влажность

Показатель	Год	Май			Июнь		
		I	II	III	I	II	III
Температура воздуха, °С	1980	11,2	9,9	12,5	15,3	16,4	18,2
	1981	12,8	15,7	17,7	22,0	18,1	21,7
	1982	12,8	15,4	17,0	18,1	14,2	17,5
	1983	11,8	20,2	20,0	17,7	18,4	18,1
	1984	14,3	16,0	18,0	17,0	13,4	16,6
	1985	14,5	19,4	16,9	18,1	14,3	17,7
	1986	12,6	17,2	19,8	19,2	23,2	15,5
Осадки, мм	1980	15	2	16	34	22	31
	1981	62	2	3	2	5	60
	1982	5	0	12	8	49	33
	1983	25	1	25	8	74	8
	1984	4	56	28	57	15	67
	1985	9	38	48	17	53	13
	1986	2	3	1	31	13	51
Влажность воз- духа, %	1980	81	63	66	79	76	76
	1981	77	59	59	57	69	74
	1982	63	54	71	64	77	79
	1983	77	56	73	67	72	67
	1984	51	79	68	77	67	78
	1985	65	72	72	72	74	75
	1986	51	56	51	73	59	76

севную культивацию вносились смесь гербицидов ТХА 8 кг/га против злаковых и 1,2 кг/га ленацил — против двудольных. Метеорологические данные за годы проведения опытов приведены в табл. 47.

5.2.1. Структура посева и продуктивность сахарной свеклы

Возможности повышения продуктивности посевов сахарной свеклы за счет оптимизации густоты стояния растений и размещения их по площади изучены недостаточно. В связи с этим в 1985 г. были проведены опыты с варьированием густоты стояния растений в пределах от 23 до 1017 тыс. га при равномерном (гексогональном) размещении их по площади поля. В опытах использовали Белоцерковский полигибрид 2, гибриды Юбилейный, Примахилл, сорта Веселоподолянская 29 и Северокавказская 42. Изучали варианты размещения растений на расстоянии 10, 15, 20, 25, 30, 40, 45 и 70 см (рис. 38). Из рисунка видно, что колебания густоты стояния растений в довольно широких пределах от 60 до 130 тыс/га незначительно влияют на урожайность корнеплодов. Однако с повышением густоты посева с 23 до 130—150 тыс/га происходит резкое уменьшение средней массы корнеплодов (от 1500 до 300—400 г) и небольшое увеличение содержания сахара в корнеплодах. По этим данным построена зависимость сахаристости корнеплода от его массы при уборке.

воздуха в районе БЦОСС в 1980—1986 гг.

Июль			Август			Сентябрь		
I	II	III	I	II	III	I	II	III
17,7	18,0	19,8	20,6	16,6	14,6	16,0	13,1	10,9
17,8	21,5	21,6	20,7	18,5	14,7	14,5	10,9	16,3
15,6	20,1	19,0	19,7	19,2	18,1	18,7	14,5	13,4
20,1	20,5	16,3	20,4	17,7	16,1	16,9	17,9	12,6
15,1	20,6	16,4	20,6	17,1	16,0	18,3	13,8	14,3
15,7	20,6	18,2	19,8	21,3	21,0	15,1	12,0	11,3
21,7	18,1	18,2	24,2	21,1	17,0	14,7	16,6	9,4
34	53	81	23	47	9	2	28	4
79	0	4	0	69	5	8	20	0
73	2	7	20	15	29	9	0	6
23	28	33	26	36	7	17	2	2
26	23	20	0	11	1	16	6	26
102	101	19	3	2	0	14	7	16
2	1	75	0	10	68	3	5	9
74	74	82	77	73	75	76	85	82
83	67	65	66	66	76	74	82	76
82	77	71	76	73	84	76	70	72
74	75	80	69	76	67	64	63	66
78	74	76	67	69	64	66	71	80
81	72	76	73	62	61	74	79	77
64	62	76	64	61	75	73	76	67

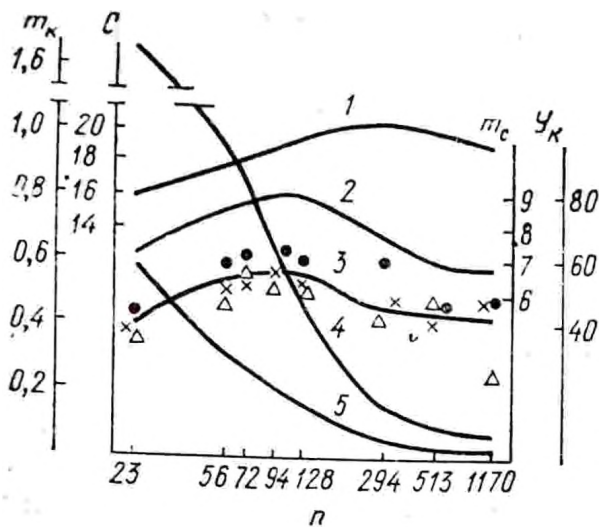


Рис. 38. Влияние равномерного размещения растений и различной густоты посева (n — тыс. раст./га) на урожай и сахаристость сахарной свеклы. Веселоподольская опытная станция, 1983 г. Средние данные по сортам: Белоцерковская полигибрид 2 (Δ), Веселоподольская 29 (\times), Северокавказская 42 (\odot), где:

1 — содержание сахара C , % 2 — сбор сахара m_c , т/га, 3 — урожай корнеплодов $У_k$, т/га, 4 — средний вес одного корнеплода m_k , кг, 5 — то же, ботвы

Масса корнеплода, г	Сахаристость, %
250	19,9
410	19,5
690	17,6
1480	16,1

Максимальные значения урожайности корнеплодов в этих опытах составляли 550 ц/га, сбора сахара — 90 ц/га. Заметных генотипических различий в реакции растений сахарной свеклы на загущение при этом не обнаружено.

Таким образом, при высоком уровне технологии выращивания сахарной свеклы урожаи, близкие к потенциально возможным, могут быть получены при сравнительно небольших густотах стояния растений — 70—80 тыс/га. Однако при невысоких уровнях технологии предпочтение следует отдавать верхним значениям оптимума густоты стояния растений — до 120—130 тыс/га, так как продуктивность

фитоценоза сахарной свеклы повышенной густоты менее зависит от случайных явлений гибели части растений в течение вегетации и угнетающего действия сорной растительности. В этих условиях предпочтение следует отдавать также наиболее равномерному размещению растений по площади поля. Приводятся результаты сравнительного изучения показателей продуктивности гибридов Юбилейный и Примахилл при ширине междурядий 22,5 и 45 см и густотах 60—70, 100—110 и 140—150 тыс/га (табл. 48). Прежде всего, следует отметить, что на всех вариантах опытов показатели продуктивности гибрида Примахилл были выше, чем у гибрида Юбилейный. В среднем во всем ва-

Таблица 48. Зависимость урожая корнеплодов, сахаристости и сбор сахара у гибридов Юбилейный и Примахилл от ширины междурядий и густоты посева

Показатель	Междурядья 22,5 см			Междурядья 45 см			
	1985	1986	Среднее	1985	1986	Среднее	Разность урожаев и сахаристость
Юбилейный, густота 60—70 тыс/га							
Урожай, ц/га	421	420	420	383	413	398	22
Сахар, %	15,58	14,35	15,0	15,77	14,3	15,0	0,0
Сбор сахара, ц/га	65,6	60,9	63,2	60,4	58,4	59,4	3,8

Показатель	Междурядья 22,5 см			Междурядья 45 см			Разность урожая и сахаристость
	1985	1986	Среднее	1985	1986	Среднее	
Примахилл, 60—70 тыс/га							
Урожай, ц/га	475	499	487	446	478	462	25
Сахар, %	15,45	13,7	14,6	15,14	13,7	14,4	0,2
Сбор сахара, ц/га	73,4	67,9	70,6	67,6	65,1	56,3	4,3
Юбилейный, 100—110 тыс/га							
Урожай, ц/га	421	413	417	401	383	392	25
Сахар, %	16,04	14,5	15,3	15,65	14,2	14,9	0,4
Сбор сахара, ц/га	67,6	58,0	62,8	62,8	55,9	59,3	3,5
Примахилл, 100—110 тыс/га							
Урожай, ц/га	455	479	467	476	450	463	4
Сахар, %	15,76	14,5	15,1	15,63	14,15	14,9	0,2
Сбор сахара, ц/га	71,7	70,6	71,1	72,95	63,1	68,0	3,1
Юбилейный, 140—150 тыс/га							
Урожай, ц/га	438	411	424	396	392	394	30
Сахар, %	16,53	15,1	15,8	16,26	14,2	15,2	0,6
Сбор сахара, ц/га	72,5	62,3	67,4	63,6	54,8	59,2	8,2
Примахилл, 140—150 тыс/га							
Урожай, ц/га	471	468	469	459	454	456	13
Сахар, %	16,01	14,6	15,3	15,22	13,7	14,5	0,8
Сбор сахара, ц/га	75,8	70,5	73,1	68,4	62,3	65,3	7,8

Примечание. Средние данные по двум фонам питания: 135 и 180 кг NPK на 1 га ВЦОСС, 1985—1986 гг.

риантам по урожайности корнеплодов этот гибрид превосходил Юбилейный на 60 ц/га, по сбору сахара — на 7,3 ц/га, несмотря на то что сахаристость его корнеплодов была в среднем ниже на 0,4 %. Сужение междурядий от 45 до 22,5 см привело к повышению урожайности первого гибрида в среднем на 14 ц/га, второго — на 26 ц/га, сбора сахара соответственно на 5,1 и 5,2 ц/га.

Для снижения трудоемкости возделывания сахарной свеклы очень важна разработка способов ее посева на конечную густоту. Норма высева семян в шт. на м² при этом рассчитывается по формуле

$$N_c = 100N_p/kp, \quad (35)$$

где N_p — требуемое количество растений на м²; k — полевая всхожесть семян, %, p — вероятный процент гибели проростков при

Таблица 49. Расчетные расстояния между растениями в рядке при посеве на конечную густоту в зависимости от ширины междурядий и всхожести семян

Ширина междурядий, см	Густота посева, тыс. раст/га	Расстояние между растениями, см				
		среднее	максимальное	минимальное при всхожести, %		
				40	50	60
45	90	25	50	10	12	15
	120	18	36	7	9	11
	150	15	30	6	7	9
30	90	37	74	15	18	22
	120	28	56	11	14	17
	150	22	44	9	11	13
22,5	90	49	98	20	25	30
	120	37	72	15	18	22
	150	30	60	12	15	18

культивации, от болезней, вредителей. Расстояние между семенами в рядке a в см при заданной ширине междурядий c рассчитывается по формуле

$$a = 1 \cdot 10^4 / N_c c. \quad (36)$$

Существует два главных фактора, осложняющих практическую реализацию способа сева сахарной свеклы на конечную густоту: низкое качество сеялок и низкая полевая всхожесть семян. Для этой цели необходимы высокоточные пневматические сеялки. Полевая всхожесть семян во многом зависит от тщательности механической обработки почвы. Мы провели расчет средних, максимальных и минимальных расстояний между растениями при различной полевой всхожести семян (табл. 49). При этом принималось, что заданные расстояния между семенами при посеве выдерживаются точно, максимальные расстояния принимали равными удвоенному значению среднего расстояния между растениями. Хотя расчет дает идеализированную картину размещения растений по площади, однако некоторые выводы все же можно сделать, а именно, что ширина междурядий, равная 30 см, предпочтительна при густоте посева 120—150, а при густотах свыше 150 тыс/га лучше сеять с шириной междурядий 22,5 см.

5.2.2. Сравнительные характеристики сортов и гибридов сахарной свеклы

На сети опытно-селекционной станции ВНИС проводится интенсивная селекционная работа, направленная на получение новых высокопродуктивных сортов и гибридов сахарной свеклы. Несмотря на достигнутые успехи селекционеров, о чем было сказано в начале данной главы, внедрение новых сортов и гибридов пока не привело к повышению среднего уровня урожайности сахарной свеклы ни по отдельным свеклосеющим республикам, ни в целом по стране. Требуется,

очевидно, разработка физиологических критериев отбора новых форм растений, создание принципиально новых типов сортов и гибридов для снижения до минимума потерь продуктивности, связанных с несовершенствами существующей технологии выращивания сахарной свеклы.

В связи с недостаточной изученностью физиологических особенностей существующих сортов и гибридов сахарной свеклы важно, прежде всего, выяснить различия в их потенциальной продуктивности. Для этого использовались данные многофакторных экспериментов, выполненных в 1981—1986 гг. на Белоцерковской опытно-селекционной станции. В этих экспериментах изучалось влияние на показатели продуктивности уровней минерального питания при варьировании доз NPK от 0 до 225 кг/га, густоты стояния растений 80—150 тыс га и ширины междурядий. Большая пространственная неоднородность посевов сахарной свеклы обуславливает значительную вариабельность данных и довольно высокую погрешность результатов. Достоверность различий по урожайности корнеплодов в опытах 1981—1982 гг. составляла ± 18 ц/га, по сахаристости 0,6 % в 1983 г. соответственно 21 ц/га и 0,2 % в 1985 г. — 15 ц/га и 0,12 %. Различия по продуктивности на вариантах без внесения удобрений и с различными дозами удобрений, а также при различных густотах стояния растений находились преимущественно в пределах погрешностей опытов. Поэтому для выявления генотипических различий нами рассчитаны средние по всем вариантам показатели продуктивности исследованных сортов и гибридов. Показано, что по потенциальной продуктивности генотипы сахарной свеклы отечественной селекции при сравнении за разные годы вегетации отличаются незначительно (табл. 50). Сравне-

Таблица 50. Сравнительная характеристика некоторых сортов и гибридов сахарной свеклы (БЦОСС, 1981—1985 гг.)

Сорт, гибрид	Урожай корнеплодов, т/га	Сахаристость, %	Сбор сахара, т/га	Отношение массы ботвы к корнеплоду		Масса отмершей ботвы, т/га
				на 50-й день после всходов	при уборке	
Ялтушковская 30 *1	45,3	16,6	7,52	—	0,88	—
Белоцерковская 34 *1	45,6	16,9	7,71	—	0,84	—
Белоцерковский полигибрид 19 *1	45,6	16,4	7,48	—	0,82	—
Северокавказская 42 *2	43,9	18,4	8,08	7,4	0,51	56
	<u>39,7</u>	<u>18,5</u>	<u>7,34</u>		<u>0,70</u>	
Белоцерковская 45 *2	45,6	18,7	8,53	6,2	0,45	56
	<u>42,8</u>	<u>18,3</u>	<u>7,83</u>		<u>0,65</u>	
Юбилейный *3	40,8	15,0	6,12	5,5	1,02	35
Примахилл *3	46,7	14,8	6,91	4,0	0,60	26

Примечания *1 1981—1982 гг.; *2 в числителе 1983 г., в знаменателе 1981 г.; *3 1985—1986 гг.

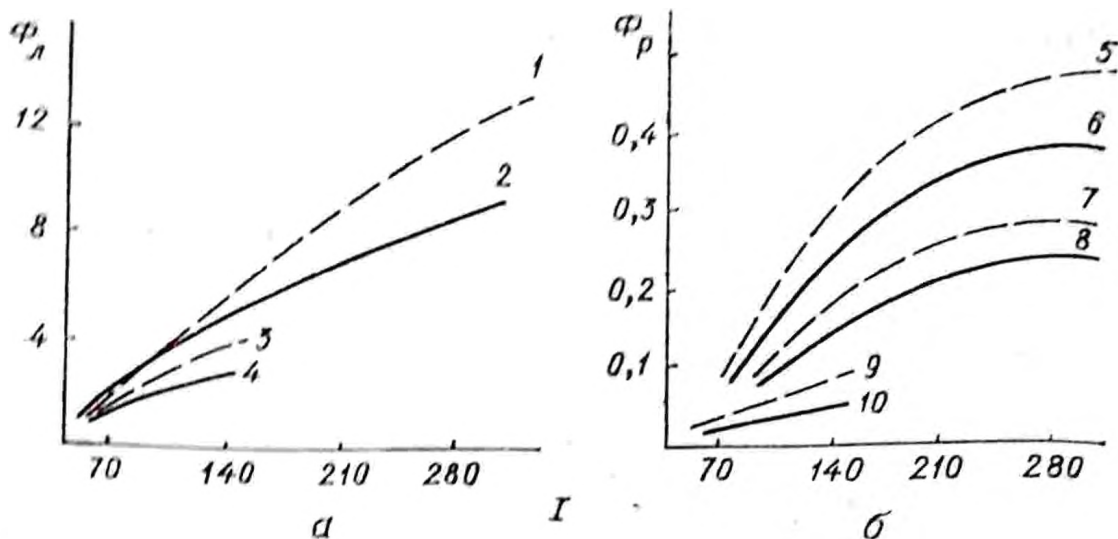


Рис. 39. Световые кривые фотосинтеза гибридов сахарной свеклы Юбилейный (пунктир) и Примахилл (сплошная линия):

a — средних листьев в посеве Φ_L , $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}$; 1, 2 — данные за 1—30.VII, 3, 4 — за 11—12.IX, *b* — целые растения свеклы Φ_P , $\text{мг CO}_2/\text{раст. ч}$; 5, 6 — за 18—30.VII; 7, 8 — за 1—17.VII, 9, 10 — за 11—12.IX 1985 г. P — интенсивность ФАР, Вт/м^2

ние гибридов отечественной селекции Юбилейный и шведской селекции Примахилл в 1985—1986 гг. позволило установить, что шведский гибрид имеет достоверно более высокий уровень продуктивности. В связи с этим сравнительное изучение физиологических особенностей этой пары гибридов представляет особый интерес.

При исследовании сортов Белоцерковская 34, Алтушковская 30, Белоцерковская 45 и Северокавказская 42 нами не обнаружено достоверных различий по интенсивности фотосинтеза листьев. Четкие различия по интенсивности фотосинтеза листьев как на молодых, так и на стареющих растениях были установлены при сравнении гибридов Юбилейный и Примахилл, однако не в пользу последнего гибрида (рис. 39). Более низкая интенсивность фотосинтеза листьев гибрида Примахилл можно объяснить тем, что, как показали наши измерения, этот гибрид отличается существенно (примерно на 30 %) более низкой удельной поверхностной плотностью листьев. Таким образом, здесь мы наблюдаем случай, когда интенсивность фотосинтеза у генотипа имеет отрицательную связь с продуктивностью, и важно выяснить причины этого.

Изменение удельной поверхностной плотности листьев гибридов сахарной свеклы (сухая масса, мг/дм^2), БОСС, 1985 г.

Дата	Юбилейный	Примахилл
03.07	432	353
08.07	492	456
11.07	459	400
17.07	515	416
25.07	427	405
29.07	497	394
11.09	599	458
Среднее	499	401

Прежде всего оказалось, что у Примахилла, в отличие от Юбилейного, гораздо более низкое значение отношения сухой массы ботвы к сухой массе корнеплода на протяжении всей вегетации, тогда как остальные гибриды имеют близкие величины этого отношения (рис. 40). Чтобы оценить потери биомассы на отмирание ботвы, мы построили (рис. 41) кривые нарастания суммированной массы растущей и отмершей ботвы по собственному способу [21]. Видно, что за вегетацию в посевах гибрида Юбилейный на отмирание ботвы теряется около 50 ц/га, а в посевах гибрида Примахилл около 37 ц/га сухого вещества. Разница этих потерь, равная 13 ц/га сухого вещества, или 60 ц/га сырой массы корнеплодов, примерно соответствует разнице в урожае сухой массы корнеплодов.

До сих пор не обращалось сколь-нибудь серьезного внимания на отбор форм растений по показателям соотношения масса ботвы/масса корнеплода. В последние десятилетия селекция была направлена на повышение продуктивности отдельного растения, в результате его биомасса возросла почти на 300 г, однако средняя масса корнеплода при этом увеличилась всего на 18 г, что привело к еще большему ухудшению соотношения массы ботвы к массе корнеплода. Этот показатель у гибрида Примахилл, по-видимому, близок к оптимальному значению, хотя нельзя исключить целесообразность дальнейшего его снижения. Очевидно, что этот путь селекции позволит повысить продуктивность сахарной свеклы за счет снижения потерь биомассы на отмирание ботвы. Поскольку оптически более плотный ценоз более надежен как фотосинтезирующая оптико-биологическая система, необходимо обратить внимание на получение форм растений сахарной свеклы, устойчивых к загущению в посевах, пригодных для формирования высокопродуктивных посевов с густотой 120—150 тыс/га, с максимальной площадью листьев растений не более 50 дм². Для уменьшения

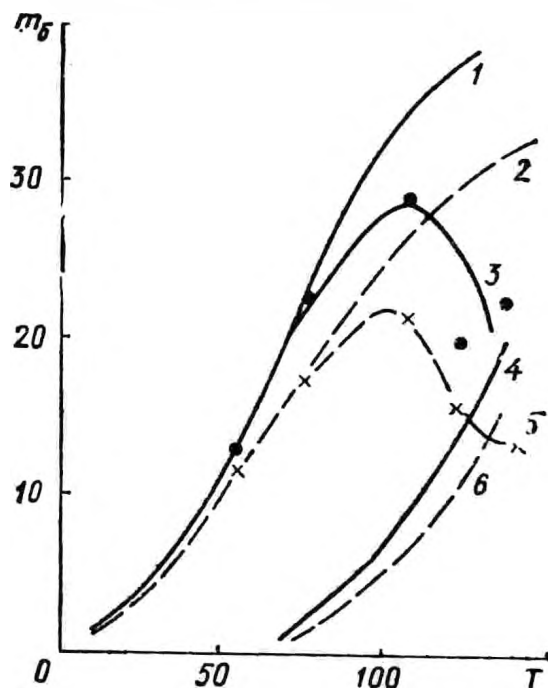
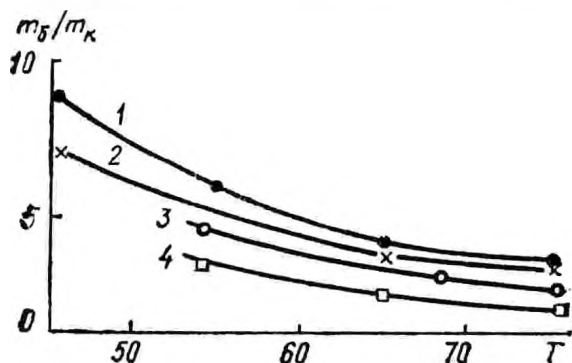


Рис. 40. Изменение в течение вегетации отношения сырой массы ботвы и корнеплода у сортов Северокавказская 42 (1), Белоцерковская 45 (2) в 1983 г. и у гибридов Юбилейный (3) и Примахилл в 1985 г. T — время после всходов, сут

Рис. 41. Изменение в онтогенезе наблюдаемых (3, 5) и суммированных значений живой (1, 2) и отмершей ботвы (4, 6) $m_б$ сухая, г/растение. Данные для гибридов Юбилейный (1, 3, 4) и Примахилл (2, 5, 6), БЦОСС, 1985 г. T — время после всходов, сут.

потерь сбора сахара, связанных с ранней уборкой, необходимо получение скороспелых сортов и гибридов сахарной свеклы с максимумом сахаристости корнеплодов в третьей декаде августа. Эти генотипы, по-видимому, уступают обычным генотипам по продуктивности и сбору сахара при поздних сроках уборки, поэтому испытание их на Госсортоучастках следует организовать по специальной программе. Испытание сортов и гибридов, устойчивых к загущению в посевах, следует проводить только в загущенных посевах. Корнеплод по сравнению с надземной частью растения обладает слабой аттрагирующей способностью в расчете на единицу массы сухого вещества. Поэтому для выявления биотипов, обладающих повышенной аттрагирующей способностью корнеплодов, целесообразно рекомендовать способ отбора растений при значительном (до пяти раз) затенении. Представляет интерес выделение биотипов, образующих за вегетацию минимальное количество листьев, с низкой долей массы черешков в массе листьев, низким отношением масса ботвы/масса корнеплода, но высокой удельной поверхностной плотностью листьев и высокой интенсивностью фотосинтеза.

5.2.3. Изменения фитометрических характеристик растений сахарной свеклы в онтогенезе и их количественное описание

К важнейшим фитометрическим характеристикам растений сахарной свеклы, заслуживающим изучения при проведении физиологических опытов, являются динамика массы сухого вещества листьев, черешков и корнеплода, содержания сухого вещества в этих органах, площади и удельной поверхностной плотности листьев, сахаристости корнеплодов и др. Физиологические эксперименты важно, конечно,

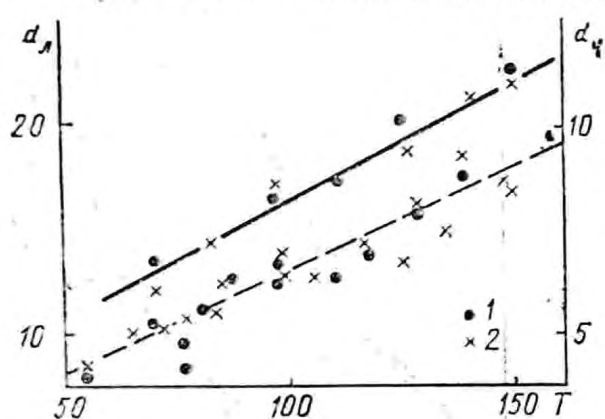


Рис. 42. Изменение в течение вегетации содержания сухого вещества в черешках d_n , % (сплошная линия) и в листовых пластинках d_l , % (штриховая линия) сахарной свеклы сортов Северокавказская 42 (1) и Белоцерковская 45 (2) БЦОСС, 1979—1982 гг. T — время после всходов, сут.

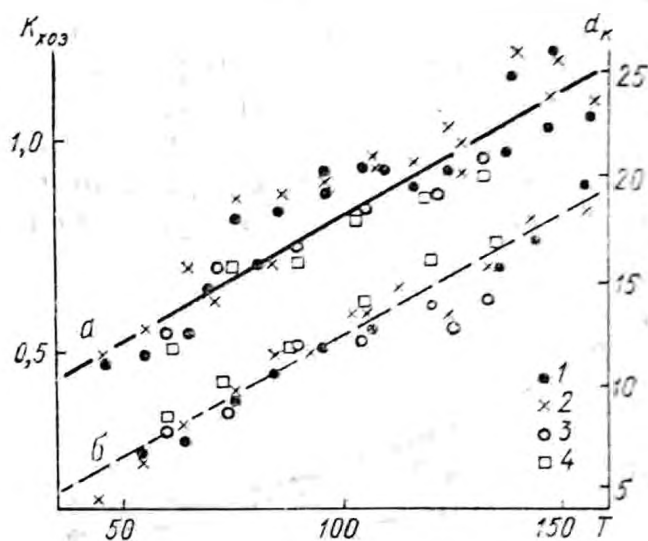


Рис. 43. Изменение в онтогенезе сахарной свеклы отношения сухой массы корнеплода к сухой массе растений $K_{хоз}$ (а) и содержания сухого вещества в корнеплодах d_k , % (б). Сорта Северокавказская 42 (1), Белоцерковская 45 (2) и гибриды Юбилейный (3) и Примахилл (4). БЦОСС, данные (а) за 1979—1982 гг., (б) — за 1983—1984 гг., для гибридов — за 1985 г. T — время после всходов, сут

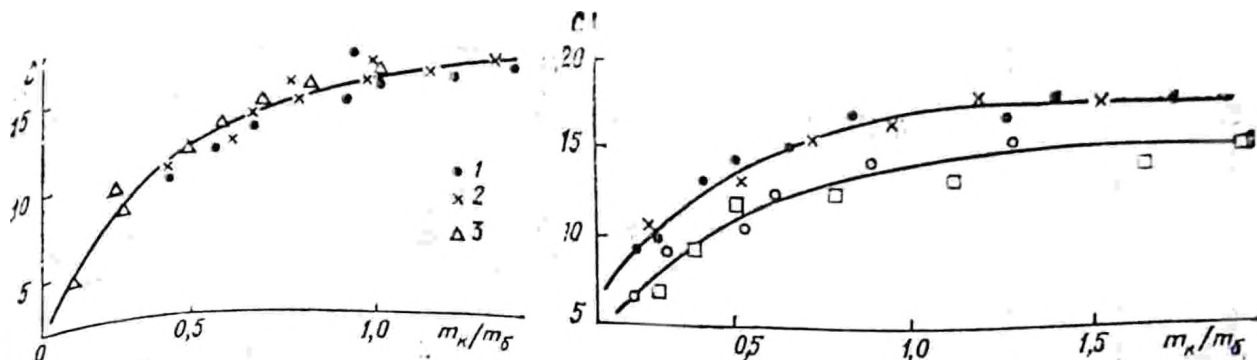


Рис. 44. Зависимость сахаристости корнеплодов С, % сахарной свеклы от отношения сырой массы корнеплодов к сырой массе ботвы m_k/m_l по среднестатистическим данным за 1965—1980 гг.:
1 — РСФСР 2 — УССР, 3 — БССР

Рис. 45. Зависимость сахаристости корнеплодов С, % сахарной свеклы от отношения сырой массы корнеплодов к сырой массе ботвы m_k/m_l . Для гибридов Юбилейный (○) и Примахилл (□) по данным за 1985 г. и для сортов Северокавказская 42 (□) и Белоцерковская 45 (×) — за 1983—1984 гг., БЦОСС

сопровождать также и измерениями газообмена листьев, содержания в них пигментов, изучением биохимического состава сухой биомассы органов и, прежде всего, соотношений азот/углерод, фосфор/углерод, калий/углерод. В качестве масштаба времени очень важно использовать время от момента всходов (дни).

Мы остановимся здесь только на первой группе показателей (табл. 51, 52, 53, рис. 42, 43).

Изменения процентного содержания сухого вещества в листовых пластинках, черешках и корнеплодах, в онтогенезе в соответствии с зависимостями, установленными на рис. 44—46, с достаточной точностью описываются следующими простыми уравнениями регрессии:

$$d_l = 0,10n + 3, \quad (37)$$

$$d_c = 0,057n + 2,5, \quad (38)$$

$$d_k = 0,12n + 6, \quad (39)$$

где d_l , d_c , d_k — процентное содержание сухого вещества в листьях, черешках и корнеплоде соответственно; n — дни после всходов.

Изменение показателя хозяйственной эффективности урожая как отношения сухой массы корнеплода к сухой массе растения выражается формулой (см. рис. 43)

$$K_{хоз} = 0,0058n - 0,05. \quad (40)$$

На основании уравнения (4) в гл. I получали выражение для расчетов урожайности корнеплодов, их масса будет равна

$$U_{kf} = (0,12n + 6)^{-1} (0,58n - 5) \times (uL_m Gn)^{1,43}, \quad (41)$$

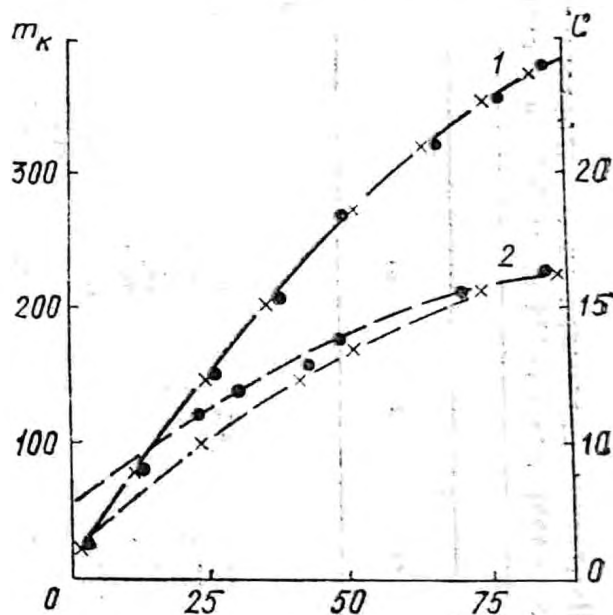


Рис. 46. Кривые нарастания средней массы корнеплодов m_k , г (1) и их сахаристости С, % (2) по среднестатистическим данным для УССР (точки) и РСФСР (крестики).

По оси абсцисс — дни вегетации начиная с 1-го июля

Таблица 51. Изменение фитометрических характеристик сортов сахарной свеклы Северокавказская 42 и Белоцерковская 45 (средние вариантов удобрений 0—225 кг/га NPK и густот посева 60—150 тыс. растений на га), 1983 г., БЦОСС

Показатель	Дни после всходов											
	44	54	64	75	85	95	106	114	125	136	144	156
Северокавказская 42												
$m_{лf}$, г	39	168	310	340	278	295	316	295	236	170	96	81
$d_{л}$, %	10,4	7,9	9,1	9,7	12,4	13,1	10,8	13,8	15,5	17,2	15,7	19,2
$m_{лд}$, г	4,1	13,3	28,2	33,0	34,5	38,6	34,1	40,7	36,6	29,2	15,1	15,5
A_p , дм ²	4,5	14,3	26,4	30,9	38,5	32,4	31,9	35,8	17,1	11,7	14,3	9,7
УППЛ, мг/дм ²	911	930	1068	1069	896	1191	1072	1137	2140	2496	1056	1650
$m_{чf}$, г	17,8	45	252	318	369	368	461	418	365	228	178	81
$d_{ч}$, %	7,4	5,4	5,5	8,3	8,6	10,2	9,3	7,8	10,0	8,0	8,4	8,0
$m_{чд}$, г	1,3	2,4	13,9	26,4	31,7	37,5	42,9	32,6	36,5	18,2	14,9	6,5
$m_{6д}$, г	5,4	15,4	42,1	59,4	66,2	76,1	77,0	73,3	73,1	47,4	30,0	22,0
m_{kf} , г	6,6	43,5	124	208	280	367	482	579	510	522	499	493
d_k , %	12,4	12,6	13,8	18,1	19,5	21,6	20,9	19,5	18,1	21,1	22,6	23,8
m_{kd} , г	0,8	5,5	17	38	55	79	100	—	92	110	113	117
m_{kd}/m_{pd}	0,13	0,26	0,28	0,33	0,45	0,51	0,56	—	0,56	0,70	0,79	0,91
$m_{чд}/m_{6д}$	0,24	0,15	0,33	0,44	0,48	0,49	0,56	0,44	0,50	0,44	0,49	—
Белоцерковская 45												
$m_{лf}$, г	38	184	303	367	253	247	286	210	216	169	83	82
$d_{л}$, %	10,8	8,4	10,0	10,5	12,4	13,7	11,2	13,7	16,0	18,4	17,3	20,8
$m_{лд}$, г	4,1	15,4	30,3	38,6	31,4	33,8	32,0	28,8	34,6	31,1	14,4	17,0
A_p , дм ²	5,4	13,3	27,6	30,1	27,0	29,4	24,8	27,4	14,0	12,5	9,0	6,0
УППЛ, мг/дм ²	759	1159	1098	1282	1163	1150	1290	1051	2471	2488	1600	—
$m_{чf}$, г	14,9	80,2	256	318	309	312	348	259	293	242	132	83
$d_{ч}$, %	8,1	6,2	6,3	8,6	9,7	10,3	9,9	8,2	10,9	8,6	9,3	8,5
$m_{чд}$, г	1,2	5,0	16,1	27,3	30,0	32,1	34,4	21,2	32,0	20,8	12,3	7,9

$m_{\text{бд}}$, г	5,3	20,4	46,4	65,9	61,4	65,9	66,4	50,0	66,6	51,9	26,7	24,9
$m_{\text{кф}}$, г	7,8	45,7	145	239	291	296	467	500	491	590	506	567
$d_{\text{к}}$, %	11,8	12,9	15,8	19,2	20,4	22,7	21,0	20,7	19,1	21,5	24,0	23,6
$m_{\text{кд}}$, г	0,9	6,0	22,9	46,0	59,4	67,2	98,1	103,5	93,8	127	121	134
$m_{\text{кд}}/m_{\text{рд}}$	0,145	0,23	0,33	0,41	0,49	0,50	0,60	0,67	0,58	0,71	0,82	0,89
$m_{\text{чд}}/m_{\text{бд}}$	0,23	0,24	0,35	0,41	0,49	0,49	0,52	0,42	0,48	0,40	0,46	0,32

Примечания: $m_{\text{лф}}$, $m_{\text{чф}}$, $m_{\text{кф}}$ — сырая масса листьев черешков, корнеплодов соответственно. $m_{\text{лд}}$, $m_{\text{чд}}$, $m_{\text{кд}}$ — сухая масса указанных органов. $d_{\text{л}}$, $d_{\text{ч}}$, $d_{\text{к}}$ — процент сухого вещества в органах $m_{\text{бф}}$, $m_{\text{бд}}$ — сырая и сухая масса ботвы. $A_{\text{р}}$ — площадь листьев растения.

Таблица 52. Фитометрические характеристики гибридов сахарной свеклы БЦОСС, 1985 г.

Параметр	Дни после всходов											
	60	72	90	105	127	131	60	72	90	105	127	131
	Юбилейный						Примахилл					
LAR см ² /г	89,1	57,9	39,3	39,4	30,4	24,0	74,7	55,7	40,9	32,5	23,2	16,3
$m_{\text{л}}$, г	12,8	20,8	22,0	28,4	19,6	22,0	11,9	15,7	25,4	21,3	15,7	14,1
$m_{\text{ч}}$, г	10,6	19,7	25,6	28,0	23,6	34,2	10,7	14,2	26,4	23,1	18,5	18,5
$m_{\text{ч}}/m_{\text{л}}$	0,83	0,95	1,16	0,99	1,20	1,55	0,90	0,90	1,03	1,08	1,18	1,31
$A_{\text{р}}$, дм ²	30,2	36,8	39,0	48,5	36,5	35,3	26,0	29,6	43,8	38,6	29,7	21,6
УППЛ, мг/дм ²	423	565	565	585	536	623	457	530	580	551	528	650
$(m_{\text{б}}/m_{\text{к}})_{\text{сыр}}$	4,52	3,22	1,93	1,58	1,11	1,02	3,48	2,55	1,94	1,26	0,80	0,60
$m_{\text{к}}$	10,5	23,1	51,6	66,8	78,3	90,7	12,2	23,2	55,1	74,5	93,5	99,3
$m_{\text{л}} + m_{\text{ч}}$	23,4	40,5	47,6	56,4	43,2	56,2	22,6	29,9	51,8	44,4	34,2	32,6
$(m_{\text{б}}/m_{\text{к}})_{\text{сух}}$	2,23	1,75	0,92	0,84	0,65	0,62	1,85	1,29	0,94	0,60	0,37	0,33
$K_{\text{хоз}}$	0,31	0,36	0,52	0,54	0,61	0,62	0,35	0,44	0,52	0,62	0,73	0,75

Примечание. LAR — отношение площади листьев к сухой массе всего растения.

где n — параметр, определяющий уровень потенциальной продуктивности сахарной свеклы; по данным на БЦОСС примем его равным 0,055. Подставляя в это выражение формулу (39), получим формулу для расчетов урожайности сырой биомассы корнеплодов как функции продолжительности вегетации и максимального листового индекса ценоза. Полученное выражение адекватно описывает урожайность корнеплодов как функцию n и L_m при продолжительности вегетации не менее 100 дней после всходов.

Изменение сахаристости корнеплодов в онтогенезе довольно четко коррелирует с отношением сырой массы корнеплода к сырой массе ботвы. Эти зависимости построены по среднегодовым данным (см. рис. 44) для главных свеклосеющих республик страны и по данным, полученным на БЦОСС (рис. 45). Хотя абсолютные величины сахаристости в данный момент вегетации еще зависят от других факторов, форма кривых зависимости обладает достаточным постоянством. На них можно выделить две фазы: начальную фазу быстрого повышения сахаристости (примерно до значения $m_k/m_b = 0,8$) и фазу медленного практически линейного повышения сахаристости с увеличением m_k/m_b . Рост сахаристости корнеплодов в эти периоды можно выразить следующими формулами:

$$C = (C' + 1,5) (1 - e^{-3,15X}), \text{ при } \frac{m_k}{m_b} \leq 0,8 \quad (42)$$

$$C = 2,67X + C', \text{ при } \frac{m_k}{m_b} > 0,8 \quad (42a)$$

Таблица 53. Изменение в течение вегетации содержания сухих веществ у растений сахарной свеклы (в среднем по посевам с густотой от 60 до 150 тыс/га при ширине междурядий 22,5—45 см и уровне минерального питания НРК от 90 до 225 кг/га), БЦОСС, 1985 г.

Дата	Время после всходов	Содержание сухого вещества, %			Дата	Время после всходов	Содержание сухого вещества, %		
		в листьях	в черешках	в корнеплодах			в листьях	в черешках	в корнеплодах
Юбилейный					Ялтушковская односемянная 30				
06.07	60	7,9	6,0	12,8	12.07	11,5	9,3	16,7	
19.07	72	10,1	7,3	15,8	23.08	10,6	7,9	19,5	
05.08	90	10,6	7,8	16,7	02.09	10,2	7,8	19,6	
20.08	105	12,9	8,5	18,6	11.10	17,2	11,6	22,4	
05.09	121	14,1	8,9	19,1	Белоцерковская односемянная 34				
18.09	134	15,1	9,8	20,9	12.07	12,0	8,1	16,5	
Примахилл					23.08	10,3	8,6	19,9	
06.07	60	7,9	6,1	13,0	02.09	10,2	8,3	20,3	
19.07	72	9,8	6,8	15,7	11.10	17,1	12,7	22,4	
05.08	90	10,9	7,4	16,1	Белоцерковский полигибрид 19				
20.08	105	12,4	8,6	18,3	12.07	10,6	6,9	15,4	
05.09	121	14,0	8,5	19,0	23.08	9,9	8,0	19,4	
18.09	134	15,0	9,4	19,9	02.09	9,6	8,0	18,7	
					11.10	16,6	10,9	22,1	

Таблица 54. Содержание N, P и K в органах растений сахарной свеклы (% на сухое вещество) и вынос этих элементов при урожае 450 ц/га корнеплодов

Орган	Содержание элемента, %			Вынос элемента, кг/га		
	N	P	K	N	P	K
Листья	3,54	0,48	3,02	118	15	174
Черешки	1,40	0,36	2,56	27	5	47
Корнеплод	0,73	0,15	0,82	116	19	76

где C' — сахаристость корнеплодов при $\frac{m_k}{m_6} = 0,8$, X — отношение $\frac{m_k}{m_6}$.

Отношение сухой массы черешков к сухой массе листовых пластинок является практически постоянной величиной, спустя 50 дней после всходов независящей от генетических вариаций, и составляет в среднем $0,50 \pm 0,05$.

На рис. 46 по среднестатистическим данным за 20 лет (1960—1980 гг.) построены зависимости массы корнеплодов и их сахаристости от времени в течение вегетационного периода для УССР и РСФСР, где время выражено в днях, начиная с 1 июля. Эта зависимость для массы корнеплодов (г) функция времени линейна и практически одинакова для обеих республик. Она выражается формулой

$$m_k = 4,87n_m - 9,37 \cdot 10^{-3}n_m^2 + 30. \quad (43)$$

Это выражение можно использовать для приближенного прогнозирования урожайности сахарной свеклы. При этом изменение сахаристости корнеплодов лучше прогнозировать с учетом фактического хода онтогенеза отношения m_k/m_6 по формулам (40, 41).

С помощью уравнений (40) и (41) можно производить более точный расчет выноса элементов минерального питания с урожаем, зная процентное содержание N, P и K в сухом веществе отдельных органов. Эти данные, полученные в полевых опытах на Белоцерковской опытной селекционной станции, приведены в табл. 54.

При изучении влияния различных факторов на сахаристость корнеплодов сахарной свеклы исследователи почему-то ограничиваются определением содержания сахара на сырую массу корнеплода. Выведена зависимость содержания сахара в сырой массе корнеплода от содержания в нем сухого вещества (рис. 47), которую можно аппроксимировать следующими формулами:

$$C = d_k - 6,8, \text{ при } d_k < 26\%; \quad (44)$$

$$C = d_k - [6,8 + (d_k - 19,8)^2 \cdot 0,026] \text{ при } d_k \geq 26\%, \quad (44a)$$

где C — сахаристость корнеплода; d_k — содержание в нем сухих веществ, %.

Полученные формулы можно использовать для простой оценки сахаристости корнеплода. Наличие тесной связи между сахаристостью

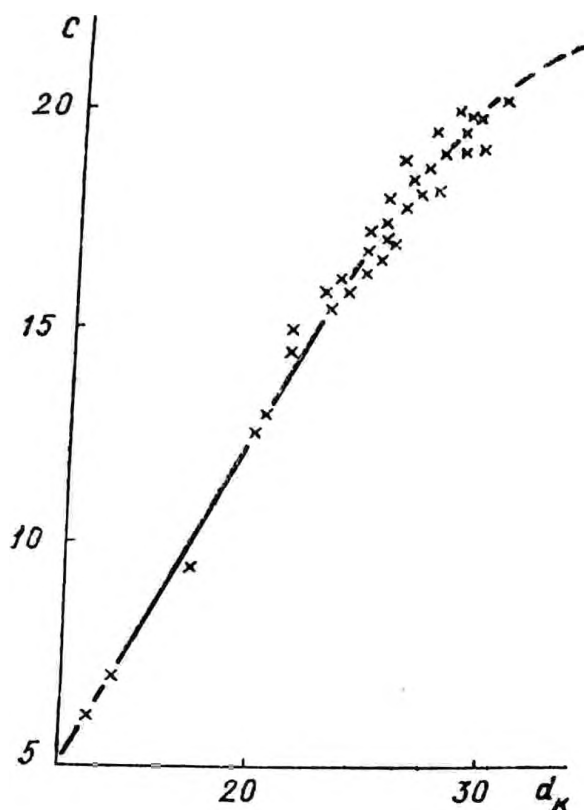


Рис. 47. Зависимость сахаристости корнеплодов C , % содержания в них сухого вещества d_k , %.

Аппроксимированные результаты показаны пунктиром. Данные для различных сортов и гибридов, БЦОСС, 1981—1985 гг

корнеплода и содержанием в нем сухого вещества не является неожиданным. Вместе с тем ее анализ позволяет сделать ряд выводов: 1) условия выращивания незначительно влияют на тесноту связи между указанными показателями, но существуют генотипические различия; 2) данные для кормовой свеклы Эккендорф, отличающейся низким содержанием сухого вещества в корнеплоде и низкой сахаристостью, укладываются в пределы зависимости сахаристости от содержания сухого вещества в корнеплоде для сахарной свеклы; это означает, что предельное значение содержания сахара в сухом веществе определяется содержанием сухого вещества в корнеплоде; 3) зависимость концентрации сахара в сырой массе корнеплода от содержания в нем сухого вещества имеет нелинейный характер.

Путем экстраполяции кривой на рис. 47 можно оценить физиологический предел сахаристости корнеплода сахарной свеклы, что составляет 22—24 %. Интересные данные о содержании сахара в сырой и сухой биомассе корнеплода у различных видов и сортов свеклы получил В. А. Борисюк с соавт. [4] (табл. 55). Видно, что содержание сахара в сухом веществе корнеплода весьма существенно различается даже среди различных сортов и гибридов сахарной свеклы, не говоря о различии между кормовой и сахарной свеклой. Примечательно то, что ультрасахаристый сорт Янаш I по содержанию сахара в сухом веществе уступает среднесахаристому сорту Ялтушковская односе-

Таблица 55. Характеристика корнеплодов сахарной и кормовой (сорт Эккендорф) свеклы [4]

Генотип	Содержание сахара, %		Сухая масса корнеплода, %
	в сырой массе	в сухой массе	
Янаш I	20,4	70,1	29,1
Ялтушковская односемянная 37	19,9	71,2	28,0
Уладовская односемянная 20	18,6	68,6	27,2
Серена гера	19,5	67,3	29,0
US 201	16,6	63,7	26,0
Эккендорф	9,8	58,5	16,8

мянная 37. По-видимому, селекцию на сахаристость следует вести с учетом содержания сахара в сырой и сухой массе корнеплода. Ценным селекционным признаком сахарной свеклы является способность сохранения уровня сахаристости в различных условиях выращивания; этим свойством, судя по всему, обладает сорт Янаш 1 и корнеплода и мелкоклеточностью его тканей.

Таким образом, существующие сорта и гибриды сахарной свеклы обладают большим потенциалом продуктивности, не реализуемым в производстве из-за целого ряда причин, многие из которых являются селекцией этой культуры, позволяющие повысить ее урожайность при отличающемся меньшим, чем у современных сортов и гибридов, отношением массы ботвы к массе корнеплода в период максимальной площади листовой поверхности, позволяющие создавать оптически плотные посевы, менее подверженные действию сорной растительности и изреживанию. Очень важно повысить устойчивость сахаристости корнеплодов к варьированию условий выращивания. Для этого следует обратить внимание на такие показатели, как содержание сухого вещества в корнеплоде и содержание сахара в сухом веществе корнеплода, представляющие, несомненно, важные селекционные признаки, так же как и число листьев на растении, отношение массы листовых пластинок к массе черешков в конце вегетации, отношение массы отмершей ботвы к сухой массе корнеплода и др. Сочетание скороспелых и позднеспелых форм сахарной свеклы в севообороте позволило бы уменьшить потери, связанные с неоптимальными сроками уборки, а получение холодостойких форм свеклы — повысить потенциальную продуктивность за счет увеличения продолжительности возможного вегетационного периода. Для уменьшения разрыва между возможной и действительной урожайностью важно выведение сортов и гибридов, устойчивых к заболеваниям, среди которых наибольшую опасность представляет ризомания. Требуется внимания и вопрос, связанный с улучшением технологических качеств корнеплодов сахарной свеклы. Необходимо повысить однородность гетерозиготной популяции по массе корнеплодов и уменьшить долю головки и боковых бороздок к массе корнеплода и т. д.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексеев А. М.* Физиологические основы влияния засухи на растения.— Казань, 1937.— 264 с.— (Учен. зап. Казан. ун-та; 97, кн. 5/6).
2. *Алексеев А. М.* Водный режим клеток растения в связи с обменом веществ и структурированностью цитоплазмы.— М. : Наука, 1969.— 36 с.— (XXVIII Тимирязев. чтения).
3. *Андреева Т. Ф., Строганова Л. Е., Степаненко С. Ю. и др.* Зависимость активности фотосинтетического аппарата и ростовых процессов от интенсивности света и концентрации CO_2 при длительном воздействии факторов // Физиология растений.— 1979.— 26, вып. 6.— С. 1156—1162.
4. *Борисюк В. А., Лещенко Е. В., Третьяк Т. В.* Физиолого-биохимические особенности роста и сахаронакопления у различных видов и сортов сахарной свеклы // С.-х. биология.— 1983.— № 1.— С. 58—62.
5. *Быков О. Д., Кошкин В. А., Продехина А. К.* Газообмен флагового листа и элементы продуктивности видов пшеницы и эгилопса // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции / ВНИИ растениеводства.— 1980.— 67, вып. 2.— С. 12—21.
6. *Вержук В. Г.* Сравнительный анализ современных и стародавних сортов яровой пшеницы по показателям фотосинтеза и продуктивности // Там же.— С. 22—29.
7. *Витола А. К.* Роль звена углеводного метаболизма растворимых углеводов — крахмал в адаптации растения к меняющейся интенсивности света // Адаптация физиолого-биохимических систем раст. к перемене освещения.— Рига, 1980.— Сб. 2.— С. 34—35.
8. *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений.— М. ; Л. : Наука, 1965.— 305 с.
9. *Володарский Н. И.* Биологические основы возделывания кукурузы.— М. : Колос, 1975.— 256 с.
10. *Володарский Н. И., Быстрых Е. Е., Николаева Е. К.* Фотосинтетическая активность верхнего листа пшеницы у сортов различной продуктивности // С.-х биология.— 1978.— 13, № 5.— С. 703—710.
11. *Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В.* Сравнительный анализ энергообразующих систем хлоропластов пшеницы различной продуктивности // Биол. науки.— 1980.— № 1.— С. 5—14.
12. *Гойса Н. И., Бибик В. В.* О механизме формирования термического режима посева кукурузы // Тр. УкрНИГМИ.— М. : Погода и урожай. Гидрометеоиздат, 1975.— С. 40—51.
13. *Гойса Н. И., Олейник Р. Н., Рогаченко А. Д.* Гидрометеорологический режим и продуктивность орошаемой кукурузы.— Л. : Гидрометеоиздат, 1983.— 230 с.
14. *Гойса Н. И., Рогаченко А. Д.* Параметризация режима фотосинтетически активной радиации в посева кукурузы // Физиология и биохимия культ. растений.— 1983.— 15, № 6.— С. 600—603.
15. *Голик К. Н.* Камера для определения интенсивности дыхания растений с помощью газоанализатора // Там же.— 1984.— 16, № 4.— С. 401—403.
16. *Голик К. Н.* Коэффициенты дыхания роста и поддержания растений яровой пшеницы в онтогенезе // С.-х. биология.— 1984.— № 8.— С. 57—62.

17. Голик К. Н., Гуляев Б. И. Сезонная динамика составляющих темнового дыхания яровой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений.— 1984.— 16, № 1.— С. 56—61.
18. Гоманюк Д. Г. Исследование химического состава и технологических свойств сахарной свеклы различных районов Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1971.— 24 с.
19. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений.— М.: Мир, 1986.— Т. 1.— 388 с.
20. Гуляев Б. И. Фотосинтез и потенциальная продуктивность сельскохозяйственных культур // Физиология и биохимия культ. растений, 1979.— 11, № 6.— С. 527—536.
21. Гуляев Б. И. Динамика площади листьев и вопросы моделирования продукционного процесса // Там же.— 1980.— 12, № 3.— С. 238—251.
22. Гуляев Б. И. Вопросы количественного описания ростовых функций растений // Там же.— 1981.— 13, № 3.— С. 227—238.
23. Гуляев Б. И. Количественные основы взаимосвязи фотосинтеза, роста и продуктивности растений: Дис. ... д-ра биол. наук.— Киев, 1983.— 449 с.
24. Гуляев Б. И. Очерк направлений экофизиологии.— М., 1984.— 123 с.— (Итоги науки и техники. Ботаника / ВИНТИ).
25. Гуляев Б. И., Оканенко А. С. Фотосинтез и потенциальная продуктивность растений с C_3 - и C_4 -путями фиксации CO_2 в различных климатических условиях // С.-х. биология — 1974.— 9, № 4.— С. 513—523.
26. Гуляев Б. И., Шалин Ю. П., Шалин А. Ю. Условия выращивания и показатели продуктивности сортов яровой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений.— 1983.— 15, № 1.— С. 65—72.
27. Дональд С. Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений // Механизмы биологической конкуренции.— М.: Мир, 1964.— С. 355—394.
28. Дранищев Н. И. Влияние густоты растений на продуктивность гибридов кукурузы различной скороспелости // Бюл. ВНИИ кукурузы — 1974.— № 34/35.— С. 29—31.
29. Ефимова Н. А. Некоторые особенности метеорологического режима внутри растительного покрова озимой пшеницы и кукурузы // Тр. ГГО.— 1965.— Вып. 179.— С. 131—143.
30. Задонцев А. И., Бондаренко В. И. Влияние условий выращивания на развитие корневой системы и продуктивность кукурузы // Агробиология.— 1965.— № 2.— С. 216—224.
31. Золотов В. И., Февралев В. С. Продуктивность фотосинтеза гибридов кукурузы в связи с удобрением и густотой растений // Бюл. ВНИИ кукурузы.— 1972.— № 25.— С. 29—32.
32. Казаков Е. А., Казакова С. М., Гуляев Б. И. Действие и последствие засухи на фотосинтез листьев в онтогенезе сахарной свеклы // Физиология и биохимия культ. растений.— 1986.— 18, № 5 — С. 459—467.
33. Каллис А., Оя В., Лайск А. Возможная изменчивость составляющих темнового дыхания в течение вегетационного периода у ячменя // Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений: Тез. докл. Всесоюз. совещ., Тарту — Тыравере, 11—15 мая 1976 г.— Тарту: Б. и., 1976.— С. 54—56.
34. Каюмов М. К. Справочник по программированию урожаев.— М.: Россельхозиздат, 1977.— 187 с.
35. Кершанская О. И., Уразалиев Р. А., Беденко В. П. Показатели фотосинтеза как тест на высокую продуктивность гетерозисных гибридов пшеницы // С.-х. биология.— 1979.— 14, № 5.— С. 593—596.
36. Коновалов Ю. Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя.— М.: Колос, 1981.— 174 с.
37. Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы — М., 1980 — 207 с
38. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений.— Новосибирск: Наука, 1977 — 181 с.
39. Куперман И. А., Хитрово Е. В., Семихатова О. А. Сопоставление методов разделения дыхания на составляющие // Физиология и биохимия культ. растений.— 1981.— 13, № 6.— С. 563—576.
40. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях.— М.: Наука, 1976.— 646 с.

41. Ламан Н. А., Янушкевич Н. А., Жмурец К. И. Потенциал продуктивности хлебных злаков.— Минск : Наука и техника, 1987.— 223 с.
42. Лейна Г. Д., Юдина О. С. Дыхание и его роль в продукционном процессе двух сортов яровой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений.— 1982.— 14, № 5.— С. 491—497.
43. Ляшенко О. М. Особливості фотосинтезу цукрових буряків залежно від азотно-го живлення / Вісн. с.-г. науки.— 1977.— № 7.— С. 32—34.
44. Максимович А. Е. Химия сахарной свеклы в первый год жизни // Физиология сельскохозяйственных растений.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1968.— Т. 7.— С. 328—377.
45. Мансуров Я. А. Влияние густоты стояния и фона питания на накопление корневой массы кукурузы // Науч. тр. Таш. с.-х. ин-т.— 1975.— Вып. 66а.— С. 53—58.
46. Марков М. В. Популяционная биология растений.— Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986.— 108 с.
47. Мокронос А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза.— М. : Наука, 1981.— 194 с.
48. Молдау Х. А. Авторегуляция продукционного процесса растений при водном дефиците: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М., 1984.— 44 с.
49. Молдау Х. А., Сыбер Я. Х., Рахи М. О. Компоненты темнового дыхания фа-соли при дефиците воды // Физиология растений.— 1980.— 27, № 1.— С. 5—11.
50. Муравьева А. С., Газизова Н. И. Особенности дыхательного обмена и роста пшеницы в условиях атмосферной засухи // Устойчивость к неблагоприятным факторам среды и продуктивность растений.— Иркутск : Б. и., 1984.— С. 98.
51. Мурей И. А. Затраты на дыхание в период вегетативной фазы роста томатов // Физиология растений.— 1976.— 23, вып. 5.— С. 964—971.
52. Мурей И. А., Ничипорович А. А. Зависимость общего сухого веса растений посе-вов от величины ценотического действия (математическое описание действия загущенности в посевах) // Там же.— 1974.— 21, вып. 1.— С. 12—21.
53. Наставление гидрометеорологическим станциям и постам.— Л. : Гидрометеоиз-дат, 1985.— Вып. 2, ч. 1.— 316 с.
54. Натрова З., Смочек Я. Продуктивность колоса зерновых культур.— М. : Колос, 1983.— 44 с.
55. Ниловская Н. Т., Смирнов М. О. Влияние факторов среды на компоненты тем-нового дыхания пшеницы // Физиология растений.— 1983.— 30, вып. 6.— С. 1077—1082.
56. Нечипорович А. А. Хлорофилл и фотосинтетическая продуктивность расте-ний // Хлорофилл.— Минск : Наука и техника, 1974.— С. 49—62.
57. Нечипорович А. А. Энергетическая эффективность и продуктивность фотосинте-зирующих систем как интегральная проблема // Физиология растений.— 1978.— 25, вып. 5.— С. 922—937.
58. Ничип розич А. А. Фотосинтез и рост в эволюции растений и в их продуктивно-сти // Там же.— 1980.— 27, вып. 5.— С. 942—961.
59. Оканенко А. С., Кекух А. М., Митрофанов Б. А. и др. Фотосинтез сахарной свеклы в условиях орошения на юге Украины // Физиология и биохимия культ. растений.— 1969.— 1, вып. 2.— С. 202—210.
60. Оканенко А. С., Починок Х. Н., Митрофанов Б. А., Гуляев Б. И. Использо-вание солнечной энергии посевами сельскохозяйственных культур // Там же.— 1971.— 3, вып. 3.— С. 241—251.
61. Оканенко А. С., Починок Х. Н., Митрофанов Б. А., Гуляев Б. И. и др. Интен-сивность и продуктивность фотосинтеза и использование солнечной радиации посевами сельскохозяйственных растений // Фотосинтез, рост и устойчивость растений.— Киев : Наук. думка, 1971.— С. 28—84.
62. Орловский Н. И. Рост сахарной свеклы // Биология и селекция сахарной свек-лы.— М. : Колос, 1968.— С. 206—227.
63. Починок Х. Н. Интенсивность фотосинтеза и дыхания кукурузы, сахарной свек-лы и яблони в связи с водным дефицитом листа // Фотосинтез и продуктивность растений.— Киев : Наук. думка, 1965.— С. 153—175.
64. Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений.— Киев : Наук. дум-ка, 1976.— 334 с.
65. Починок Х. Н., Гуляев Б. И., Оканенко А. С. и др. Интенсивность и продуктив-ность фотосинтеза и использование солнечной энергии кукурузой при различной

- густоте посева и уровне питания // Фотосинтез и пигменты как факторы урожая.— Киев : Наук. думка, 1965.— С. 21—47.
66. *Работнов Т. А.* Фитоценология.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983.— 290 с.
 67. *Радченко С. И.* Температурные градиенты среды и растения.— М. ; Л. : Наука, 1966.— 386 с.
 68. *Ронсаль Г. А., Новицкий Е. В.* Влияние способов орошения на рост растений и физиолого-биохимические процессы в листьях кукурузы // Тр. УкрНИГМИ.— 1966.— Вып. 63: Комплексные исследования орошаемого земледелия.— С. 49—60.
 69. *Росс В. А.* Продуктивность и ростовые функции некоторых сельскохозяйственных культур // Фотосинтез и продуктивность растительного покрова.— Тарту : ИФА АН ЭССР, 1968.— С. 111—130.
 70. *Росс Ю. К.* К математическому описанию роста растений // Докл. АН СССР.— 1966.— 171, № 2.— С. 481—483.
 71. *Росс Ю. К.* Система уравнений для описания количественного роста растений // Фитоактинометрические исследования растительного покрова.— Тарту : ИФААН ЭССР, 1967.— С. 64—68.
 72. *Росс Ю. К.* Радиационный режим и архитектура растительного покрова.— Л. : Гидрометеиздат, 1975.— 342 с.
 73. *Сахарная свекла : Основы агротехники* // Под ред. В. Ф. Зубенко.— Киев : Урожай, 1979.— 414 с.
 74. *Сахарова О. В.* Особенности фотофосфорилирования хлоропластов в онтогенезе разных видов пшеницы в связи с их продуктивностью // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции / ВНИИ растениеводства.— 1980.— 67, вып. 2.— С. 135—146.
 75. *Семихатова О. А.* Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении // Физиология растений.— 1980.— 27, вып. 5.— С. 1005—1017.
 76. *Синягин И. И.* Площади питания растений.— М. : Россельхозиздат, 1975.— 383 с.
 77. *Сказкин Ф. Д.* К физиологии критического периода к недостатку влаги в почве // Докл. АН СССР.— 1938.— 18, № 45.— С. 303—306.
 78. *Сказкин Ф. Д.* Критический период у растений к недостаточному водоснабжению.— М. : Изд-во АН СССР, 1961.— 51 с.— (XXI Тимирязев. чтения).
 79. *Соколов В. В.* Развитие корневой системы кукурузы в зависимости от густоты состояний растений // Вестн. с.-х. науки.— 1962.— № 8.— С. 31—33.
 80. *Стоянов П.* Влияние на нарастающие дозы на торене върху съдържанието на фотосинтетични пигменти в листата и продуктивността на царевичката // Физиология на растенията.— 1983.— 9, № 3.— С. 17—25.
 81. *Стоянов П., Клевцов А., Мисова Л.* Влияние на гъстотата на посева върху изменението на съдържанието на хлорофил и каротиноиди в листата на различни царевични хибриди // Там же.— 1982.— 8, № 6.— С. 576—579.
 82. *Сычев И. Е.* Изменчивость и наследуемость критерия взаимовлияния растений подсолнечника в посевах различной густоты // С.-х. биология.— 1984.— № 5.— С. 5—8.
 83. *Тарановская М. Г.* Методы изучения корневых систем.— М. : Сельхозгиз, 1957.— 216 с.
 84. *Тооминг Х. Г.* Оптимальная фотосинтетическая деятельность посевов при ценотическом взаимодействии растений // Физиология растений.— 1982.— 29, вып. 5.— С. 964—971.
 85. *Тооминг Х. Г.* Экологические принципы максимальной продуктивности посевов.— Л. : Гидрометеиздат, 1984.— 263 с.
 86. *Торнли Дж. Г. М.* Математические модели в физиологии растений.— Киев : Наук. думка, 1982.— 310 с.
 87. *Устенко Г. П.* Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования высоких урожаев // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений.— М. : Изд-во АН СССР, 1963.— С. 37—70.
 88. *Филев Д. С., Евстафьев Д. К.* Продуктивность простых гибридов при орошении в зависимости от густоты растений и удобрений // Бюл. ВНИИ кукурузы.— 1979.— № 53.— С. 7—11.
 89. *Филиппов Г. Л., Вишневский Н. В.* Оптимизация и регулирование комплекса факторов при выращивании кукурузы // Докл. ВАСХНИЛ.— 1982.— № 7.— С. 15—18.

90. *Фотосинтез и продукционный процесс* // Под общ. ред. Б. И. Гуляева.— Киев : Наук. думка, 1983.— 142 с.
91. Харди Р. Гомеостаз.— М. : Мир, 1986.— 80 с.
92. Хитрово Е. В., Куперман И. А. Влияние минерального питания на соотношение между характеристиками дыхательного газообмена растений, рассчитанными на основе белкового азота и сухой биомассы // Физиология и биохимия культ. растений.— 1980.— 12, № 3.— С. 269—279.
93. Чирков Ю. И. Агрометеорологические условия и продуктивность кукурузы.— Л. : Гидрометеониздат, 1969.— 250 с.
94. Шульгин И. А., Куперман Ф. М., Щербина И. П. О связи содержания хлорофилла с этапами органогенеза у кукурузы // Физиология растений.— 1962.— 9, вып. 3.— С. 347—352.
95. Юдина О. С., Леина Г. Д., Березин Б. В. Температурная зависимость дыхания некоторых сортов яровой пшеницы среднего Поволжья // Физиология и биохимия культ. растений.— 1983.— 15, № 4.— С. 315—321.
96. Aikman D. P., Watkinson A. R. A model for growth and selfthinning in even-aged monocultures of plant // Ann. Bot.— 1980.— 45, N 4.— P. 419—427.
97. Albedra Th., Louwerse W., Laar H. H. von et al. Crop photosynthesis methods and compilation of data obtained with a mobile field equipment.— Wageningen: S. n., 1977.— 46 p.
98. Allen C. V., Vu L. H. (jr), Bowes C. Effects of light and elevated atmospheric CO₂ on the ribulosebiphosphate carboxylase activity and ribulosebiphosphate levels of soybean leaves // Plant Physiol.— 1983.— 73, N 3.— P. 729—734.
99. Allen L. U. (jr). Potentials for carbon dioxide enrichment // Modelling the aerial environment of plants.— 1979.— P. 509—519. (Monogr. Amer. Soc. Agric. Eng.)
100. Ammerlaan A. W. S., Joosten M. H. A. J., Grange R. J. The starch content of tomato leaves grown under glass // Sci. hort.— 1986.— 28, N 1/2— P. 1—9.
101. Antos M., Wiebold W. J. Abscission, total soluble sugars and starch profiles within a soybean canopy // Agron. J.— 1984.— 76, N 5.— P. 715—719.
102. Aoki M., Yabuki K. Studies on the carbon dioxide enrichment for plant growth. 7. Changes in dry matter production and photosynthetic rates of cucumber during carbon dioxide enrichment // Agr. Meteorol.— 1977.— 18, N 4.— P. 475—485.
103. Ariovich D., Cresswell C. F. The effect of nitrogen and phosphorus on starch accumulation and net photosynthesis in two variants of *Panicum maximum* Jacq. // Plant, Cell and Environ.— 1983.— 6, N 8.— P. 657—664.
104. Baes G. J., Coeller H. E., Olson J. S., Rotty R. M. Global carbon dioxide problem ORNL-5194, Oak Ridge, TN, 1972.— 72 p.
105. Baker D. N., Musgrave R. B. Photosynthesis under field conditions. 5. Further plant chamber studies of the effects of light on corn (*Zea mays* L.) // Crop Sci.— 1964.— 4, N 2.— P. 127—131.
106. Barnes A., Hole C. C. A theoretical basis of growth and maintenance respiration // Ann. Bot.— 1978.— 42, N 181.— P. 1217—1221.
107. Baysdorfer C., Robinson J. M. Sucrose and starch synthesis in spinach plants grown under long and short photosynthetic periods // Plant Physiol.— 1985.— 79, N 3.— P. 838—842.
108. Becker T. W., Hoppe M., Fock H. P. Evidence for the participation of dissimilatory processes in maintaining high carbon fluxes through the photosynthetic carbon reduction and oxidation cycles in water stressed *Phaseolus* leaves // Photosynthetica.— 1986.— 20, N 2.— P. 153—157.
109. Bramm A. Zur Ertragsbildung des Getreides unter Berücksichtigung der Wasserversorgung // Z. Bewässerungswirt.— 1981.— 16, N 2.— S. 79—87.
110. Buringh P. The land resource for agriculture // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B.— 1985.— 310.— P. 151—159.
111. Buttrose M. S., Hale C. R. Effect of temperature on accumulation of starch of lipid in chloroplasts of Grapevine // Planta.— 1971.— 101, N 2.— P. 166—170.
112. Caspar T., Huber S. C., Somerville Ch. Alterations in growth, photosynthesis and respiration in starchless mutant of *Arabidopsis thaliana* (L.) deficient in chloroplast phosphoglucomutase activity // Plant Physiol.— 1985.— 79, N 1.— P. 11—17.

113. *Cattolico R. A.* Variation of plastid number // *Ibid.*— 1978.— 62, N 4.— P. 558—562.
114. *Cave G. H., Tolley L., Strain B. R.* Effect of carbon enrichment on chlorophyll content, starch content and starch grain structure in *Trifolium subterraneum* leaves // *Physiol. plant.*— 1981.— 51, N 2.— P. 171—174.
115. *Chatterton N. J., Silvins J. E.* Photosynthate partitioning into starch in soybean leaves. I. Effects of photoperiod versus photosynthetic period duration // *Plant Physiol.*— 1979.— 64, N 5.— P. 749—753.
116. *Chatterton N. J., Silvins J. E.* Photosynthate partitioning into leaf starch as affected by daily photosynthetic period duration in six species // *Physiol. Plant.*— 1980.— 49, N 2.— P. 141—144.
117. *Chaturvedi G. S., Aggarwal P. K., Sinha S. K.* Effect of irrigation of the stability of leaf size of wheat, triticale and barley // *Indian J. Agr. Sci.*— 1981.— 51, N 10.— P. 738—745.
118. *Claussen W., Lenz F.* Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen der Aktivität der Saccharose-6-Phosphat-Synthetase und den Nettphotosyntheseraten sowie den Saccharose- und Stärkegehalten der Blätter von *Solanum melongena* L. // *Z. Pflanzenphysiol.*— 1983.— 109, N 5.— S. 459—468.
119. CO₂ and plants response of plant to rising levels of atmospheric carbon dioxide // Ed. E. R. Lemon.— Boulder: Westview press, 1983.— 200 p.
120. *Cooper R. L., Brun W. A.* Response of soybean to a carbon dioxide enriched atmosphere // *Crop. Sci.*— 1967.— 7, N 4.— P. 455—457.
121. *Corradi M. G., Fioretti L. L.* Amilolisi durante la nictofase in connessione all'attività del filocromo (Nota preliminare) // *Ateneo parm. Sez. 2.*— 1983.— 19, N 3.— P. 87—88.
122. *Criswell J. G., Shibles R. M.* Physiological basis for genotypic variation in net photosynthesis of oat leaves // *Crop Sci.*— 1971.— 11, N 1.— P. 550—553.
123. *Dahlman R. C., Strain B. R., Rogers H. H.* Research on the response of vegetation to elevated atmospheric carbon dioxide // *J. Environ. Quality.*— 1985.— 14, N 1.— P. 1—15.
124. *Davey J. E., Van Staden J.* Cytokinins in spinach chloroplasts // *Ann. Bot.*— 1981.— 48, N 2.— P. 243—246.
125. *Daynard T. B., Muldoon J. F.* Plant-to-plant variability of maize plants growth at different densities // *Can. J. Plant. Sci.*— 1983.— 63, N 1.— P. 45—59.
126. *Delaney R. H., Dobrenz A. K.* Morphological and anatomical features of alfalfa leaves as related to CO₂ exchange // *Crop Sci.*— 1974.— 14, N 3.— P. 444—447.
127. *Duncan W. G., Hesketh J. D.* Net photosynthesis rates, relative leaf growth rates, and leaf numbers of 22 rates of maize grown at eight temperatures // *Ibid.*— 1968.— 8, N 6.— P. 670—674.
128. *Evans L. I., Dunstone R. L.* Some physiological aspects of evolution in wheat / *Austral. J. Biol. Sci.*, 1970.— 23, N 4.— P. 725—741.
129. *Farquhar G. D., Caemmer S. von, Berry J. A.* A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ plants // *Planta.*— 1980.— 149, N 1.— P. 78—90.
130. *Fick G. W., Williams W. A., Loomis R. S.* Computer simulation system of dry matter distribution during sugar beet growth // *Crop. Sci.*— 1973.— 13, N 3.— P. 413—417.
131. *Fischer F. J. F., Fisher P. M.* Differential starch deposition: a «memory» hypothesis for nocturnal leaf movements in the sun-tracking species *Lavatera cretica* L. // *New Phytol.*— 1983.— 94, N 4.— P. 531—536.
132. *Giaquinta R. T., Quebedeaux B., Wittenbach V.* Alterations in photosynthesis and assimilate partitioning between starch and sucrose in soybean leaves during seed filling // 5th Intern. Congr. Photosynth.— 1980., Abstr.— S. 1., s. a.— P. 206.
133. *Gifford R. M.* A comparison of potential photosynthesis, productivity and yield of plants species with differing photosynthetic metabolism // *Austral. J. Plant Physiol.*— 1974.— 1, N 1.— P. 107—117.
134. *Gifford R. M.* Growth pattern, carbon dioxide exchange and dry weight distribution in wheat growing under differing photosynthetic environments // *Ibid.*— 1977.— 4, N 1.— P. 99—100.
135. *Gifford R. M., Evans L. T.* Photosynthesis carbon partitioning, and yield // *Annu. Rev. Plant Physiol.*— 1982.— 32.— P. 485—509.

136. Goudriaan J., Laar H. H. van, Keulen H. van, Louwerse W. Simulation of the effect of increased atmospheric CO₂ assimilation and transpiration of closed crop canopy // *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin.*— 1984.— 33, N 4.— P. 352—356
137. Grange R. I. The extent of starch turnover in mature pepper leaves in the light // *Ann. Bot.*— 1984.— 54, N 2.— P. 289—291.
138. Hajibagheri M. A., Flowers T. J. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum. The influence of salinity of the culture solution on leaf starch and phosphate content // *Plant, Cell and Environ.*— 1985.— 8, N 4.— P. 261—267.
139. Hamilton W. J., Blaxter K. L. Effect of different concentration CO₂ on growth and yield components of wheat // *J. Agr. Sci.*— 1984.— 74, N 3.— P. 335—339.
140. Hammond J. B. W., Burton K. S. Leaf starch metabolism during the growth of pepper (*Capsicum annuum*) plants // *Plant Physiol.*— 1983.— 73, N 1.— P. 61—65.
141. Hand D. W. CO₂ enrichment, the benefits and problems.— *Sci. Hort.*— 1982.— 33, N 1.— P. 14—43.
142. Hansen G. K., Jensen C. R. Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum* // *Physiol. plant.*— 1977.— 39, N 2.— P. 155—164.
143. Hardy R. W. F., Havelka U. D. Nitrogen fixation research a key to world food // *Science.*— 1975.— 186.— P. 633—643.
144. Hardy R. W. F., Havelka U. D., Quebedeaux B. Increasing crop productivity: the problem, strategies, approach, and selected rate, limitations related to photosynthesis // *Proc. Fourth intern. congr. on photosynthesis, 1977.*— P. 695—719.
145. Hesketh J. D. Effects of light and temperature during plant growth on subsequent leaf CO₂ assimilation rates under standard condition // *Austral. J. Biol. Sci.*— 1968.— 21, N 2.— P. 235—241.
146. Hesketh J. D., Hellmers H. Floral initiation in four plants species growing in CO₂ enriched air // *Environ. Contr. Biol.*— 1973.— 11, N 1.— P. 51—53.
147. Hickelton P. R., Joliffe P. A. Alterations in the physiology of CO₂ exchange in tomato plants grown in CO₂-enriched atmospheres // *Can. J. Bot.*— 1980.— 58, N 20.— P. 2181—2189.
148. Hickelton P. R., Joliffe P. A. Carbon dioxide and flowering in *Pharbitis* // *Plant Physiol.*— 1980.— 66, N 1.— P. 13—17.
149. Hiscox J. D., Israelstam J. F. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration // *Can. J. Bot.*— 1979.— 57, N 12.— P. 1332—1334.
150. Ho L. C. Effects of CO₂ enrichment on the rate of photosynthesis and translocation of tomato leaves // *Ann. Appl. Biol.*— 1977.— 87, N 2.— P. 191—200.
151. Hochman Z. W. Effect of water stress with phasic development on yield of wheat grown in a semi-arid environment // *Field Crops Res.*— 1982.— 5, N 1.— P. 55—67.
152. Hofstra G., Hesketh J. D. The effect of temperature and CO₂ enrichment on photosynthesis in soybean // *Environmental and biological control of photosynthesis* // Ed. R. Marcell.— 1975.— P. 71—80.
153. Holliday E. Plant population and crop yield // *Nature.*— 1960.— 186, N 4718.— P. 22—24.
154. Huber S. C. Interspecific variation in activity and regulation of leaf sucrose phosphate synthetase // *Z. Pflanzenphysiol.*— 1981.— 102, N 5.— P. 443—450.
155. Idso S. B. Carbon dioxide: friend and foe?— *Arizona* : IBR press, 1982.— 92 p.
156. Idso S. B. Atmospheric CO₂ variability: a cause for concern in the reconstruction of past climates // *Speculation in Sci. and Technol.*— 1984.— 7, N 1.— P. 37—40.
157. Imai K., Murata Y. Effect of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants. 1. Effect on leaf area, dry matter tillering, dry matter distribution ratio and transpiration // *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.*— 1976.— 45, N 4.— P. 598—606.
158. Imai K., Murata Y. Effects of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants. 2. Specific and varietal differences in the response of dry production // *Jap. J. Crop Sci.*— 1977.— 46, N 2.— P. 291—297.
159. Jones P., Allen L. H., Jones J. W., Valle R. Photosynthesis and transpiration responses of soybean canopies to short- and long term CO₂ treatments // *Agron. J.*— 1985.— 77, N 2.— P. 119—126.

160. Jones M. B., Leoje E. L., Stiles W., Collett B. Pattern of respiration of a perennial ryegrass crop in the field // *Ann. Bot.*— 1978.— 42, N 179.— P. 693—703.
161. Kendall A. C., Turner J. C., Thomas S. H. Effects of CO₂ enrichment at different irradiances on growth and yield of wheat // *J. Exp. Bot.*— 1985.— 36, N 2.— P. 252—263.
162. Kerr Ph. S., Rufty J. W. I., Huber S. C. Changes in nonstructural carbohydrates in different parts of soybean (*Glycine max* L., Merr) plants during a light/dark cycle and in extended darkness // *Plant Physiol.*— 1985.— 78, N 3.— P. 576—581.
163. Khan M. A., Tsunoda S. Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characters among cultivated wheat species and its wild relatives // *Jap. J. Breeding.*— 1970.— 20, N 3.— P. 133—140.
164. Kimball B. A. Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations // *Agron. J.*— 1981.— 75, N 6.— P. 779—787.
165. Kimura M., Yokoi Y., Hogetsu K. Quantitative relationships between growth and respiration. 2. Evaluation of constructive and maintenance respiration in growing *Helianthus tuberosus* leaves // *Bot. Mag. Tokyo.*— 1978.— 91, N 1021.— P. 43—56.
166. Kluge M. Zur Analyse des CO₂-Austausches von Bryophyllum. 2. Hemmung des nächtlichen Stärkeabbau in CO₂ verarmter Atmosphäre // *Planta.*— 1969.— 86, H. 2.— S. 142—150.
167. Körner Ch., Scheel J. A., Bauer H. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants // *Photosynthetica.*— 1979.— 13, N 1.— P. 45—82.
168. Kramer P. M. Carbon dioxide concentration, photosynthesis and dry matter production // *Bioscience.*— 1981.— 31, N 1.— P. 29—33.
169. Krenzer E. G. (jr), Moss D. N. Carbon dioxide enrichment effects upon yield and yield Components in wheat // *Crop Sci.*— 1975.— 15, N 1.— P. 71—74.
170. Kriedemann P. E., Sward P. J., Downton W. Y. S. Vine response to carbon dioxide enrichment during heat therapy // *Austral. J. Plant Physiol.*— 1976.— 3, N 5.— P. 605—618.
171. Lamppa G. K., Elliot L. V., Bendich A. J. Changes in chloroplast number during pea leaf development: An analysis of a protoplast population // *Planta.*— 1980.— 148, N 5.— P. 437—443.
172. Levi C., Gibbs M. Starch degradation in isolated spinach chloroplasts // *Plant Physiol.*— 1976.— 57, N 6.— P. 933—935.
173. Loomis R. S., Ng E., Hunt W. F. Dynamics of development in crop production systems // CO₂ metabolism and productivity of plants.— Baltimore: Univ. Park press, 1976.— P. 269—286.
174. Loomis R. S., Rabbinge R., Ng E. Explanatory models in crop physiology // *Annu. Rev. Plant Physiol.*— 1979.— 30.— P. 339—367.
175. Loveys B. R., Kriedemann P. E. Internal control of stomatal physiology and photosynthesis // *Austral. J. Plant Physiol.*— 1974.— 1, N 3.— P. 407—415.
176. Lubet E., Christian Ch. Jr. Cinetique de la production matiere seche et de prelevement d'elemente nitritifs par un culture irrigue de mais a haute potentialite de rendement // *Agronomie.*— 1985.— 5, N 3.— P. 239—251.
177. Lucas E. O., Rencison S. I. Effect of population density on yield and dry matter partition of maize varieties in Nigeria // *Indian J. Agr. Sci.*— 1984.— 54, N 4.— P. 284—290.
178. McCree K. J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions // *Prediction and measurement of photosynthetic productivity* / Ed. J. Setlik.— Wageningen: Pudoc, 1970.— P. 221—229.
179. McCree K. J. Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum as functions of dry weight, photosynthetic rate and temperature // *Crop. Sci.*— 1974.— 14, N 4.— P. 509—514.
180. McCree K. J., Van Bavel C. H. M. Respiration and crop production: a case study with two crops under water stress // *Environmental effects on crop physiology* / Ed. J. J. Landsberg, C. V. Cutting.— London: Acad. press, 1976.— P. 199—216.
181. Macdowall F. D. H. Growth kinetics of Marquis wheat. 1. Light dependence // *Can. J. Bot.*— 1972.— 50, N 1.— P. 89—99.
182. Macdowall F. D. H. Growth kinetics of Marquis wheat. 2. Carbon dioxide dependence // *Ibid.*— N 2.— P. 883—893.

183. *Macdowell F. D. H.* Effect of light intensity and CO₂ concentration on the kinetics of 1st month growth and nitrogen fixation of alfalfa // *Ibid.*— 1983.— 61, N 3.— P. 731—740.
184. *Madsen E.* Effect of CO₂-concentration on morphological, histological, cytological and physiological processes in tomato plants.— Lyndby, 1976.— 246 p.
185. *Marc J., Gifford R.* Floral initiation in wheat, sunflower and sorghum under carbon dioxide enrichment // *Can. J. Bot.*— 1984.— 62, N 1.— P. 9—14.
186. *Massacci A., Giard M. T., Tricoli D., Di Marco G.* Net photosynthesis, carbon dioxide compensation point, dark respiration, and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in wheat // *Crop Sci.*— 1986.— 26, N 3.— P. 557—563.
187. *Mauney J. R., Fry K. E., Guinn G.* Relationship of photosynthetic rate to growth and fruiting of cotton, soybeans, sorghum and sunflower // *Ibid.*— 1978.— 18, N 2.— P. 259—263.
188. *Mauney J. R., Guinn G., Fry K. E., Hesketh D.* Correlation of photosynthetic rate and carbohydrate accumulation in cotton, soybean, sunflower and sorghum // *Photosynthetica.*— 1979.— 13, N 3.— P. 260—266.
189. *Milford G. E. J., Pearman J.* The relationship between photosynthesis and concentration of carbohydrate in the leaves of sugar beet // *Photosynthetica.*— 1975.— 9, N 1.— P. 78—83.
190. *Mock J. J., Pearce R. B.* An ideotype of maize // *Euphytica.*— 1975.— 24, N 3.— P. 613—623.
191. *Monteith J. L.* Reassessment of maximum growth rates for C₃ and C₄ crops / *Exp. Agr.*— 1978.— N 1.— P. 1—5.
192. *Morison J. I. L., Gifford R. M.* Plant growth and water use with limited water supply in high CO₂ concentrations // *Austral. J. Plant Physiol.*— 1984.— 11, N 5.— P. 361—384.
193. *Moss D. N., Musgrave R. B.* Photosynthesis underfield conditions. 4. Light studies with individual corn leaves // *Crop. Sci.*— 1962.— 2.— P. 311—315.
194. *Moursi M. A., Noureldin N. A., Farahat R. M. K.* Physiological response of wheat plant to drought stress during different stages of growth // *Egypt. J. Agron.*— 1979.— 4, N 2.— P. 243—250.
195. *Murata Y.* Dependence of potential productivity and efficiency for solar energy utilization on leaf photosynthetic capacity in crop species // *Jap. J. Crop Sci.*— 1981.— 50, N 2.— P. 223—232.
196. *Murata Y., Jyama J.* Studies on photosynthesis in upland field crops. 1. Diurnal changes in the photosynthesis of eight summer crops growing in the field // *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.*— 1960.— 29.— L. 151—154.
197. *Nafziger E. D., Koller H. R.* Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean // *Plant Physiol.*— 1976.— 57, N 4.— P. 560—563.
198. *Neales T. F., Incoll L. D.* The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis // *Bot. Rev.*— 1968.— 34, N 2.— P. 107—127.
199. *Neales T. F., Nichols A. O.* Growth responses of young wheat plants to a range of ambient CO₂ levels // *Austral. J. Plant Physiol.*— 1978.— 5, N 1.— P. 45—59.
200. *Paez A., Hellmers H., Strain B. R.* CO₂ effects on apical dominance // *Physiol. plant.*— 1980.— 50, N 1.— P. 43—46.
201. *Patterson D. T., Flint E. P.* Potential effects of global atmospheric CO₂ enrichment on the growth and competitiveness C₃ and C₄ weed and crop plants // *Weed Sci.*— 1980.— 28, N 1.— P. 71—75.
202. *Pearce R. B.* Specific leaf weight and photosynthesis in alfalfa // *Crop Sci.*— 1969.— 9, N 4.— P. 423—426.
203. *Pearcy R. W., Björkman O. et al.* Physiological effects // CO₂ and plant: The response of plant to rising levels of atmospheric carbon dioxide / Ed. E. R. Lemon.— Boulder: Westview press, 1983.— B. 65—105.
204. *Peet M., Huber S. C., Patterson D. T.* Acclimation to high CO₂ in monoecious cucumbers. 2. Carbon exchange rates, enzyme activities, and starch and nutrient concentrations // *Plant Physiol.*— 1986.— 80, N 1.— P. 63—67.
205. *Penning de Vries F. W. T.* The cost maintenance processes in plant cells // *Ann. Bot.*— 1975.— 39, N 1.— P. 77—92.
206. *Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., Laar H. H. van.* Products, re-

- quirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach // *J. Theor. Biol.*— 1974.— 45, N 3.— P. 339—377.
207. *Photosynthesis*. V. Z. Development. Carbon metabolism and plant productivity / Ed. J. T. Govindill, 1982.— 30, N 2.— P. 126—131.
 208. *Pirt S. T.* The maintenance energy of bacteria in growing cultures // *Proc. Roy. Soc. London. B.*— 1965.— 163, N 992.— P. 224—232.
 209. *Pongratz P., Beek E.* Diurnal oscillation of amyloplastic activity in spinach chloroplasts // *Plant Physiol.*— 1978.— 62, N 5.— P. 687—689.
 210. *Portis A. R. J.* Effects of the relative extrachloroplastic concentrations of inorganic phosphate, 3-phosphoglycerate, and dihydroxyacetone phosphate on the rate of starch synthesis in isolated spinach chloroplasts // *Ibid.*— 1982.— 70, N 2.— P. 393—396.
 211. *Potter A., Grodzinsky B.* Acclimation to high CO₂ in bean: Carbonic anhydrase and ribulose biphosphate carboxylase // *Ibid.*— 184.— 74, N 2.— P. 413—416.
 212. *Potvin G., Strain B. R.* Effects of CO₂ enrichment and temperature on growth in two C₄ weeds *Echinochloa crus-galli* and *Eleusine indica* // *Can. J. Bot.*— 1985.— 63, N 9.— P. 1495—1499.
 213. *Raper C. D. (jr), Feedin G. F.* Photosynthesis during steady-state growth as influenced by carbon dioxide concentration // *Bot. Gas.*— 1978.— 136, N 2.— P. 147—149.
 214. *Rogers H. H., Cure J. D., Thomas J. E., Smith J. M.* Influence of elevated CO₂ on growth of soybean plants // *Crop. Sci.*— 1984.— 24, N 2.— P. 361—366.
 215. *Rogers H. H., Thomas J. F., Bingham G. E.* Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide // *Science.*— 1983.— 220.— P. 45—95.
 216. *Rufty J. W. I., Huber S. C.* Changes in starch formation and activities of sucrose phosphate synthase and cytoplasmic fructose-1,5-phosphatase in response to source-sink alterations // *Plant Physiol.*— 1983.— 72, N 2.— P. 474—480.
 217. *Rufty J. W., Kerr Phillip S., Huber S.* Characterization of diurnal changes in activities of enzymes involved in sucrose biosynthesis // *Ibid.*— 1983 — 73, N 2.— P. 375—386.
 218. *Russell W. A.* Evaluations for plants ear, and grain traits of maize cultivars representing seven eras of breeding // *Maydica.*— 1985.— 30, N 1.— P. 86—96.
 219. *Ryle G. J. A., Cobby J. M., Pcwel C. E.* Synthetic and maintenance respiratory losses of ¹⁴CO₂ in unicum barley and maize // *Ann. Bot.*— 1976.— 40, N 167.— P. 571—586.
 220. *Scheidegger U. S., Nösberger J.* Influence of carbon dioxide concentration on growth, carbohydrate content, translocation and photosynthesis of white clover // *Ibid.*— 1984.— 54, N 6.— P. 735—742.
 221. *Scott N., Steele L., Possingham J. V.* Changes in chloroplast DNA levels during growth of spinach leaves // *J. Exp. Bot.* 1983.— 34, N 19.— P. 1746—1767.
 222. *Setter T. L., Brenner M. L., Brun W. A.* Abscisic acid translocation and metabolism in soybeans following depodding and petiole girdling treatments // *Plant Physiol.*— 1981.— 67, N 4.— P. 774—779.
 223. *Shugart H. H., Emanuel W. R.* Carbon dioxide increase : the implication at the ecosystem level // *Plant, Cell and Environ.*— 1985.— 8, N 6.— P. 381—386.
 224. *Sicher R. C., Harris W. G., Kremer D. F., Chatterton N. J.* Effect of shortened day length upon translocation and starch accumulatum by maize, wheat, and pangola grass leaves // *Can. J. Bot.*— 1982.— 60, N 8.— P. 1304—1309.
 225. *Sicher R. C., Kremer D. F., Harris W. G.* Diurnal carbohydrate metabolism of barley primary leaves // *Plant Physiol.*— 1984.— 76, N 1.— P. 165—169.
 226. *Sionit N., Hellmers H., Strain B. R.* Growth and yield of wheat under CO₂ enrichment and water stress // *Crop Sci.*— 1980.— 20, N 6.— P. 687—690.
 227. *Sionit N., Strain B. R., Hellmers H.* Interaction of atmospheric CO₂ enrichment and irradiance on plant growth // *Agron. J.*— 1982.— 74, N 6.— P. 721—725.
 228. *Spiertz J. H. J.* The influence of temperature and light intensity on grain growth in relation to the carbohydrate and nitrogen economy of wheat plant // *Neth. J. Agr. Sci.*— 1977.— 25.— P. 182—197.
 229. *Stitt M., Gerhardt R., Wilke J., Heldt H. W.* The contribution of fructose-2,6-bisphosphate to the regulation of sucrose synthesis during photosynthesis // *Physiol. plant.*— 1987.— 69, N 2.— P. 377—386.

230. *Stitt M., Herzog B., Heldt H. W.* Control of photosynthetic sucrose synthesis by fructose-2,6-bisphosphate. 1. Coordination of CO₂ fixation and sucrose synthesis // *Plant Physiol.*— 1984.— 75, N 3.— P. 548—553.
231. *Stitt M., Kürzel B., Heldt H. W.* Control of photosynthetic sucrose synthesis by fructose-2,6-bisphosphate. 2. Partitioning between sucrose and starch // *Ibid.*— P. 554—560.
232. *Strain B. R.* Report of the workshop on anticipated plant responses to global carbon dioxide enrichment.— Durham (N. C.) : Duke Environmental Center, 1983.— 91 p.
233. *Szasz K., Borsi E. Sz.* Stimulatory effect of red light on the polysaccharide accumulation in leaves // *Photosynthetica.*— 1971.— 5, N 1.— P. 71—73.
234. *Thomas J. E., Raper C. D., Anderson C. E., Downs R. J.* Growth of young tobacco plants as affected by carbon dioxide and nutrient variables // *Agron. J.*— 1975.— 67, N 6.— P. 685—689.
235. *U. S. Department of Energy.* Vegetation response to carbon research plan DOE/ER—0187. Office of Energy Res. in Washington, DC, Available from NTIS, Springfield, VA, 1984.
236. *Upmeyer D. J., Koller H. R.* Diurnal trend in net photosynthetic rate and carbohydrate levels of soybean leaves // *Plant Physiol.*— 1973.— 51, N 5.— P. 871—874.
237. *Van Laar H. H., Kremer D., De Wit C. T.* Crop photosynthesis: methods and compilation of data obtained with a mobile field equipment // *Maize.*— Wageningen, 1977.— P. 12—21.
238. *Vieweg G. H., Fekete M. A. R.* Tagesgang der Amylasenaktivität im Blatt von *Kalanchoe doigremontiana* // *Z. Pflanzenphysiol.*— 1977.— 81, H. 1.— S. 74—79.
239. *Volenc J. J., Nelson C. J., Sleper D. A.* Influence of temperature on leaf dark respiration of diverse tall fescue genotypes // *Crop Sci.*— 1984.— 24, N 5.— P. 907.
240. *Wardley T. M., Bhala P. L., Dalling M. J.* Changes in the number and composition of chloroplasts during senescence of mesophyll cells of attached and detached primary leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plant Physiol.*— 1984.— 75, N 2.— P. 421—424.
241. *Wittwer S. H.* Future technological advances in agriculture and their impact on the regulatory environment // *BioScience.*— 1979.— 26, N 6.— P. 603—610.
242. *Witwer S. H.* Rising atmospheric CO₂ and crop productivity.— *HortScience*, 1983.— 18, N 5.— P. 667—673.
243. *Woodwell G. M.* The carbon dioxide question // *Scientific American.*— 1978.— 238, N 1.— P. 34—43.
244. *Wulj R. D., Strain B. R.* Effects of CO₂ enrichment on growth and photosynthesis in *Desmodium paniculatum* // *Can. J. Bot.*— 1982.— 60, N 7.— P. 1084—1091.
245. *Yamashita A.* Inheritance of photosynthetic rate and its solution for crop improvement // *Selection in Mutation Breeding.*— 1984.— N 8.— P. 67—83.
246. *Yokoi Y., Kimura M., Hogetsu K.* Quantitative relationships between growth and respiration. 1. Components of respiratory loss and growth efficiencies of etiolated red bean seedlings // *Bot. Mag. Tokyo.*— 1978.— 91, N 1021.— P. 31—41.
247. *Zelitch I.* The close relationship between net photosynthesis and crop yield // *BioScience.*— 1982.— 32, N 10.— P. 796—802.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АМФ	— аденозинмонофосфат
АТФ	— аденозинтрифосфат
БЗ	— гибрид кукурузы Буковинский ЗТВ
ВМ	— выметывание метелки
ВС	— восковая спелость
Всх	— всходы
ДГАФ	— дигидрооксиацетонфосфат
ИРП	— интенсивность радиации приспособления
К 210	— гибрид кукурузы Коллективный 210 АТВ
КПД	— коэффициент полезного действия
МВС	— молочно-восковая спелость
МС	— молочная спелость
НВ	— наименьшая влагоемкость
ОСР	— относительная скорость роста
ПП	— продукционный процесс
ПС	— полная спелость
РП	— растительный покров
СДФ	— сахародифосфатаза
СМФ	— сахаромонофосфаты
УППЛ	— удельная поверхностная плотность листьев
ФАР	— фотосинтетически активная радиация
3-ФГК	— 3-фосфоглицериновая кислота
Ф _н	— фосфор неорганический
ЦВР	— ценотическое взаимодействие растений
ЦМ	— цветение метелки
ЦП	— цветение початка

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. Особенности взаимосвязи фотосинтеза, роста и продуктивности растений и агрофитоценозов	5
1.1. Показатели фотосинтеза, роста и продуктивности	6
1.2. Генотипические различия в интенсивности фотосинтеза видов и сортов сельскохозяйственных культур	11
1.3. Взаимосвязь фотосинтеза и продуктивности у C_3 - и C_4 -растений	13
1.4. Влияние повышенных концентраций CO_2 в атмосфере на активность фотосинтетического аппарата, рост и продуктивность растений и фитоценозов	15
1.5. Характер влияния стрессовых факторов на фотосинтез, рост и развитие растений	32
Глава 2. Фотосинтез и фотосинтетический метаболизм растений различной продуктивности	34
2.1. Метаболический уровень	34
2.2. Интенсивность фотосинтеза	34
2.3. Количество хлоропластов в листьях	38
2.4. Содержание крахмала в листьях и хлоропластах	41
2.5. Содержание сахаров в листьях	48
2.6. Свободные протеногенные аминокислоты в листьях	51
2.7. Организменный уровень	54
Глава 3. Составляющие темнового дыхания яровой пшеницы в онтогенезе	56
3.1. Сезонная динамика составляющих темнового дыхания отдельных органов яровой пшеницы	58
3.2. Интенсивность темнового дыхания отдельных органов яровой пшеницы в онтогенезе и содержание в них белкового азота и углеводов	68
3.3. Составляющие темнового дыхания яровой пшеницы при недостаточном водообеспечении в разные фазы развития	74
Глава 4. Фотосинтез, рост и продуктивность гибридов кукурузы в связи с цено- тическим взаимодействием растений	83
4.1. Цено- тическое взаимодействие растений и состояние внешней среды	85
4.2. Параметры растения кукурузы в условиях цено- тического взаимодействия	87
4.3. Фотосинтез посевов кукурузы, характеристики роста и развития гибридов	97
4.4. Продуктивность гибридов кукурузы	105
4.5. Устойчивость гибридов кукурузы к загущению	110

Глава 3. Фотосинтез, рост и продуктивность сахарной свеклы	113
3.1. Потенциальная и действительная продуктивность сахарной свеклы	114
3.2. Влияние структуры посева на продуктивность. Закономерности онтогенетических изменений физиологических параметров растений сахарной свеклы и свойства существующих сортов и гибридов	122
3.2.1. Структура посева и продуктивность сахарной свеклы	123
3.2.2. Сравнительные характеристики сортов и гибридов сахарной свеклы	126
3.2.3. Изменения фитометрических характеристик растений сахарной свеклы в онтогенезе и их количественное описание	130
Список литературы	138
Список сокращений	148

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ГУЛЯЕВ Борис Иванович
РОЖКО Иван Ильич
РОГАЧЕНКО Алла Дмитриевна и др.

**Фотосинтез,
продукционный процесс
и продуктивность
растений**

Художественный редактор *А. Я. Вишневский*
Технический редактор *Б. М. Кричевская*
Корректоры *Л. Я. Постолова, Е. С. Мирзамухамедова,*
И. В. Точаненко

ИБ № 10359

Сдано в набор 23.12.88. Подп. в печ. 05.06.89. БФ 02074. Формат 60×90/16. Бум. тип. № 1. Лит. гарн. Выс. печ. Усл. печ. л. 9,5. Усл. кр.-отт. 9,5. Уч.-изд. л. 10,87. Тираж 1000 экз. Зак. № 2963
Цена 2 р. 50 к.

Издательство «Наукова думка». 252601 Киев 4. ул. Репина, 3.

Отпечатано с матриц Головного предприятия республиканского производственного объединения «Полиграфкнига» 252057, Киев, ул. Довженко, 3 в областной книжной типографии, 290000, Львов, ул. Стефаника, 11.