

УДК 633.11:541.144

РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИХ ОРГАНОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В УСВОЕНИИ И НАКОПЛЕНИИ CO_2 ПОСЕВОМ

И. С. ШАТИЛОВ, А. Ф. ШАРОВ

(Кафедра растениеводства)

В полевых опытах на дерново-подзолистой почве установлена доля участия фотосинтезирующих органов в усвоении («истинный» фотосинтез) и накоплении (нетто-ассимиляция) CO_2 за вегетацию и в отдельные фазы роста и развития озимой пшеницы сорта Мироновская 808. Основное количество CO_2 накапливают листья, особенно листья верхнего яруса. В период формирования и налива зерна возрастает вклад стеблей в суммарное значение суточной продуктивности посева. Колосья накапливают около 6 % CO_2 к общему его поглощению.

Широкое освоение интенсивных технологий служит надежной основой для получения программируемого урожая полевых культур, активного управления продукционным процессом у растений. Ведущую роль в питании играет фотосинтез — процесс усвоения потенциальной энергии и материальной основы для метаболизма [5]. В этой связи при изучении продукционного процесса многие исследователи стараются оценить вклад надземных органов растений в формирование урожая, используя при этом самые разные методы работы [1, 3, 4, 6, 7, 9—11].

В настоящее время установлено [2, 8, 9], что наиболее точное представление о роли тех или иных органов можно получить, если учитывать изменение ассимилирующей поверхности и фотосинтетической активности в течение всего периода их жизнедеятельности.

В данной работе поставлена цель определить роль органов озимой пшеницы в формировании урожая по фазам развития растений.

Методика

Экспериментальная работа велась на полях учебно-опытного хозяйства «Михайловское» Тимирязевской академии в 1974—1977 гг. Озимую пшеницу сорта Мироновская 808 возделывали на среднеокультуренной суглинистой дерново-подзолистой почве в полевом севообороте интенсивного типа в вариантах: 1 — без удобрений (в таблицах условно 0); 2 — внесение расчетных норм минеральных удобрений (в среднем 183N40P138K), при которых планируется формирование посева, способного усваивать 3% ФАР и давать 55 ц сухого зерна с 1 га.

В программу эксперимента были включены следующие исследования.

1. Фенологические наблюдения за развитием растений, временем появления и отмирания органов.

2. Фитометрические измерения. При этом ассимилирующую поверхность определяли отдельно по каждому органу на основании анализа 50 растений в начальные фазы развития и 20 растений — в последующие; площадь листьев измеряли методом «высечек», площадь стеблей рассчитывали по формуле усеченного конуса, а колоса —

как площадь поверхности параллелепипеда [4].

3. Газометрическая регистрация интенсивности CO_2 -обмена органов растений. Для этих целей использовали отечественные газоанализаторы ГИП-7 и ГИП-10. Их градуировку проводили с применением поверочных газовых смесей. Ассимиляционные камеры собственной конструкции изготавливали из обычного стекла. Камеры фиксировали без нарушения естественной ориентации органа, смену которого производили ежесуточно. Для одновременной регистрации фотосинтеза нескольких органов использовали 8-канальный газовый переключатель.

Видимый фотосинтез (ВФ) рассчитывали на единицу ассимилирующей поверхности органа, на один побег, на единицу площади посева. Количество CO_2 , приходящееся на 1 м² поверхности почвы, определяли умножением интенсивности фотосинтеза на фотосинтетическую мощность.

Нетто-ассимиляцию (Н—А) определяли расчетным путем по разнице значений ВФ и ночного дыхания (НД), поэтому в тех случаях, когда скорость ВФ невысока, а

Динамика ассимилирующей поверхности у озимой пшеницы
в течение вегетации 1976/77 г. (в числителе — ИЛП, в знаменателе —
% к общей площади данного органа)

Орган растения	Период наблюдений							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Без удобрений								
Лист:								
1-й	<u>0,073</u> 51,4	<u>0,071</u> 21,5	—	—	—	—	—	—
2-й	<u>0,069</u> 48,6	<u>0,093</u> 28,0	—	—	—	—	—	—
3-й	—	<u>0,082</u> 24,6	—	—	—	—	—	—
4-й	—	<u>0,065</u> 19,7	<u>0,070</u> 52,2	—	—	—	—	—
5-й	—	<u>0,021</u> 6,2	<u>0,064</u> 47,8	<u>0,286</u> 9,8	—	—	—	—
6-й	—	—	—	<u>0,792</u> 27,2	<u>0,300</u> 9,3	—	—	—
7-й	—	—	—	<u>0,843</u> 28,9	<u>0,780</u> 24,3	<u>0,277</u> 11,1	—	—
8-й	—	—	—	<u>0,815</u> 17,7	<u>0,804</u> 25,1	<u>0,579</u> 23,2	<u>0,467</u> 21,9	—
9-й	—	—	—	<u>0,476</u> 16,4	<u>0,920</u> 28,7	<u>0,686</u> 27,6	<u>0,570</u> 26,8	—
10-й	—	—	—	—	<u>0,404</u> 12,6	<u>0,949</u> 38,1	<u>1,094</u> 51,3	<u>0,820</u> 100,0
Итого листья (100 %)	0,142	0,332	0,134	2,912	3,208	2,491	2,131	0,820
Стебель с влага- лищем листьев:								
6-го	—	—	—	—	<u>0,218</u> 13,9	—	—	—
7-го	—	—	—	—	<u>0,305</u> 19,5	<u>0,367</u> 14,8	<u>0,377</u> 10,9	<u>0,258</u> 8,9
8-го	—	—	—	—	<u>0,421</u> 26,8	<u>0,434</u> 17,5	<u>0,460</u> 13,3	<u>0,420</u> 14,4
9-го	—	—	—	—	<u>0,403</u> 25,7	<u>0,543</u> 21,9	<u>0,845</u> 24,4	<u>0,656</u> 19,1
10-го	—	—	—	—	<u>0,221</u> 14,1	<u>1,019</u> 41,1	<u>1,154</u> 33,4	<u>0,878</u> 30,2
Соломина под колосом	—	—	—	—	—	<u>0,144</u> 4,7	<u>0,622</u> 18,0	<u>0,794</u> 27,3
Итого стебли (100 %)	—	—	—	0,319	1,568	2,477	3,458	2,906
Колос	—	—	—	—	—	0,728	0,916	1,231
Все растение	0,142	0,332	0,134	3,231	4,776	5,696	6,505	4,957
в т. ч. (%):								
листья	100,0	100,0	100,0	90,1	67,1	43,7	32,7	16,5
стебли	—	—	—	9,9	32,9	43,5	53,2	58,7
колос	—	—	—	—	—	12,8	14,1	24,8
NPK								
Лист:								
1-й	<u>0,094</u> 47,0	<u>0,092</u> 19,0	—	—	—	—	—	—
2-й	<u>0,106</u> 53,0	<u>0,146</u> 29,8	—	—	—	—	—	—
3-й	—	<u>0,115</u> 21,1	—	—	—	—	—	—

Орган растения	Период наблюдений							
	1	2	3	4	5	6	7	8
4-й	—	0,103 23,7	0,109 52,5	—	—	—	—	—
5-й	—	0,031 6,4	0,099 47,5	0,299 8,8	—	—	—	—
6-й	—	—	—	0,874 25,8	0,567 12,3	—	—	—
7-й	—	—	—	0,980 28,9	1,057 22,8	0,594 17,3	—	—
8-й	—	—	—	0,636 18,8	1,098 23,7	0,784 22,9	0,612 22,3	—
9-й	—	—	—	0,598 17,7	1,260 27,2	0,929 27,2	0,812 29,6	—
10-й	—	—	—	—	0,647 14,0	1,115 32,6	1,323 48,1	1,104 100,0
Итого листья (100 %)	0,200	0,487	0,208	3,387	4,629	3,422	2,747	1,104
Стебель с влага- лицем листьев:								
6-го	—	—	—	—	0,388 12,6	—	—	—
7-го	—	—	—	—	0,607 19,8	0,644 14,7	0,659 11,7	0,379 7,0
8-го	—	—	—	—	0,793 25,8	0,847 19,4	0,885 15,8	0,812 15,2
9-го	—	—	—	—	0,835 27,2	1,384 31,6	1,440 25,6	1,327 24,6
10-го	—	—	—	—	0,448 14,6	1,450 33,1	2,108 37,4	1,926 35,8
Соломина под колосом	—	—	—	—	—	0,050 0,1	0,537 9,5	0,939 17,4
Итого стебли (100 %)	—	—	—	0,662	3,071	4,375	5,629	5,383
Колос	—	—	—	—	—	0,996	1,486	1,612
Все растение	0,200	0,487	0,208	4,049	7,700	8,793	9,862	8,099
в т. ч., %:								
листья	100,0	100,0	100,0	83,7	60,1	39,0	27,8	13,6
стебли	—	—	—	16,3	39,9	49,7	57,1	66,4
колос	—	—	—	—	—	11,3	15,1	20,0

НД значительно, Н—А может принимать отрицательное значение.

«Истинный» фотосинтез вычисляли путем сложения ВФ и темнового дыхания (ТД), наблюдаемого в течение дневного времени.

4. Биометрические измерения: определение сырой и сухой массы растений, конечного урожая и его структуры.

За время наблюдений в течение вегетации озимой пшеницы приход ФАР составил 12,1 кДж/га (2,89 млрд. ккал/га); среднегодовое количество осадков, выпавших за апрель — август, равнялось 358 мм

(в 1975 г. — 290 мм, в 1976 г. — 455, в 1977 г. — 309 мм); температура воздуха в 1975 и 1977 гг. была выше средней многолетней соответственно на 2,8 и 1,5 °С, а в 1976 г. — ниже ее на 1,1°; запасы продуктивной влаги в метровом слое почвы на начало весенней вегетации 180—220 мм.

Наблюдения выполнены в следующие периоды роста и развития растений: 1 — всходы; 2 — осеннее кушение; 3 — весеннее кушение; 4 — начало трубкования; 5 — конец трубкования; 6 — колошение; 7 — цветение; 8 — молочная спелость.

Результаты

В наших исследованиях размеры листовой поверхности посевов озимой пшеницы варьировали от 21,7 до 58,0 тыс. м²/га. Обеспеченность доступными формами питательных элементов при достаточной влажности почвы является основным фактором, определяющим раз-

Продолжительность жизни листьев озимой пшеницы в течение вегетации 1976/77 г.

Номер листа снизу вверх	Появление				Отмирание		Продолжитель- ность жизни, сут	
	1976 г.		1977 г.		0	NPK	0	NPK
	0	NPK	0	NPK				
1-й	3/IX	3/IX	—	—	В течение зимы			
2-й	8/IX	8/IX	—	—	»			
3-й	13/IX	13/IX	—	—	»			
4-й	18/IX	18/IX	—	—	8/V	8/V	51	51
5-й	23/IX	23/IX	—	—	26/V	25/V	63	63
6-й	—	—	19/IV	19/IV	5/VI	5/VI	47	47
7-й	—	—	23/IV	23/IV	11/VI	11/VI	49	50
8-й	—	—	1/V	30/IV	26/VI	26/VI	55	57
9-й	—	—	7/V	6/V	30/VI	1/VII	54	56
10-й	—	—	17/V	15/V	17/VII	19/VII	61	65

меры фотосинтетической мощности посева озимой пшеницы. Так, внесение минеральных удобрений в 1975 г. увеличивало площадь листьев с 21 до 35 тыс. м²/га, во влажном 1976 г. — соответственно с 40 до 58 тыс. м²/га. Более интенсивное увеличение ассимилирующей поверхности в варианте с расчетными нормами удобрений определялось как ускоренным ростом органов, так и лучшим общим развитием растений, особенно в период кущения.

В начале вегетации (всходы — кущение) поверхность листьев всех ярусов была практически одинаковой, в период трубкования общая листовая поверхность формируется на 50—54 % за счет листьев 2-го и 3-го ярусов, считая сверху. Начиная с фазы колошения наиболее развит верхний лист, доля которого в листовой поверхности увеличивается с 32 до 100 %. В посевах пшеницы одновременно фотосинтезирует не более 5 листьев на одном стебле. Максимальное развитие листовой поверхности приходится на конец фазы выхода в трубку. В этот период площадь листьев составляет 60—67 % общей фотосинтезирующей поверхности растений (табл. 1). С фазы колошения она начинает уменьшаться в результате отмирания нижних листьев, причем темпы ее сокращения примерно одинаковые в обоих вариантах опыта. Внесение удобрений увеличивало продолжительность жизни листьев, особенно верхних ярусов (табл. 2), поэтому на удобренных полях фотосинтетическая мощность листьев в период после колошения была в 1,4—1,7 раза выше, чем на неудобренных.

С фазы выхода в трубку в образовании ассимилирующей поверхности большую роль начинают играть листовые влагалища, стебли, а с фазы колошения — колос. Так, в фазу молочной спелости на долю стеблей приходится около 60 % общей фотосинтезирующей площади, на долю колоса — около 20 %. Максимальная ассимилирующая поверхность растений отмечена в фазу цветения, когда растения достигали максимальной высоты. За годы опыта ее значения колебались по вариантам опыта от 7 до 20 тыс. м²/м² и были в 2—3 раза выше соответствующих значений площади листьев.

Фотосинтезирующая мощность листьев в нашем опыте в течение вегетации колебалась от 93 до 246 м²•дн/м², а целых растений — от 275 до 1071. Среднее значение фотосинтетического потенциала (ФП) в варианте с удобрениями было в 1,5 раза выше, чем без их применения. Независимо от погодных условий и уровня минерального питания максимальное значение листового ФП приходилось на период трубкования, что обусловлено большой продолжительностью этого периода и значительной листовой поверхностью. Наибольшее же значение общего ФП отмечалось в период формирования максимальной площади ассимилирующей поверхности.

Структура фотосинтетического потенциала ($\text{м}^2 \cdot \text{дн}/\text{м}^2$) посевов озимой пшеницы

Орган растения	1974/75 г.		1975/76 г.		1976/77 г.	
	0	NPK	0	NPK	0	NPK
Лист:						
1-й	3,53	4,20	2,15	2,52	1,94	2,52
2-й	3,76	4,77	3,28	4,66	2,33	3,62
3-й	1,80	2,18	2,12	2,49	0,90	1,27
4-й	4,40	6,33	3,07	3,51	0,72	1,14
5-й	10,66	15,64	2,18	3,35	5,83	6,71
6-й	15,32	20,86	3,06	10,72	12,01	15,85
7-й	16,30	23,30	8,32	15,97	22,08	29,01
8-й	16,61	22,98	18,44	30,22	23,19	30,80
9-й	39,75	39,35	34,70	50,32	25,56	34,43
10-й	—	—	34,91	58,22	29,73	37,42
11-й	—	—	35,34	65,00	—	—
Стебель с влагалищем листьев:						
5-го	3,66	5,43	—	—	—	—
6-го	31,63	36,31	—	—	2,39	4,27
7-го	32,93	40,42	5,48	16,38	14,32	25,46
8-го	29,72	43,33	59,46	118,97	19,09	36,61
9-го	36,50	46,36	78,17	140,49	25,70	52,82
10-го	—	—	95,20	160,00	33,21	61,52
11-го	—	—	115,50	194,36	—	—
Соломина под колосом	17,00	23,73	54,87	66,61	15,66	15,78
Колос	50,89	68,72	80,17	127,58	45,03	62,69
Целое растение	304,46	403,91	636,42	1071,37	279,69	421,92
в т. ч. листья	102,13	139,61	147,57	246,98	124,29	162,77

Изучение ФП отдельных органов показало, что он возрастает от нижних ярусов к верхним, что связано с увеличением размеров органов в этом же направлении и более продолжительным периодом их жизни (табл. 3). Среди листьев решающее значение в формировании ФП имели верхние 3—4 яруса при наибольшем участии листа-флага (6—11 %). Доля всех листьев по годам опыта составила соответственно 34, 23 и около 40 %, участие колоса оценивалось в 12—17 %, на долю стеблей приходилось от 40 до 65 % общего ФП. Динамику формирования ФП листьев в течение вегетации можно представить следующим образом: осенняя вегетация — 8,5 %; кушение — выход в трубку — 5,5, выход в трубку — колошение 55,0; колошение — цветение — 16,5; цветение — молочная спелость — 14,5 % к итоговому значению.

Решающим условием получения высоких урожаев является создание не только большой, но и максимально работоспособной фотосинтезирующей поверхности. В естественных условиях наблюдаются значительные колебания интенсивности фотосинтеза (табл. 4). Она возрастает, как правило, от листьев нижнего яруса к верхним. Интенсивность поглощения CO_2 листьями нижнего яруса в момент развития максимальной листовой поверхности и до конца их вегетации колебалась от 2,3 до 28,3 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{день}$. Паразитизм нижних листьев в годы опыта не отмечен. У молодых, еще полностью не развившихся листьев фотосинтез был несколько понижен; наиболее фотосинтетически активными оказались полностью развитые листья (с фазы трубкования — листья верхних трех ярусов).

Максимальным поглощением CO_2 среди отдельных органов отличались в 1975 г. 7-й лист в варианте NPK (214,7 $\text{мг}/\text{дм}^2 \cdot \text{день}$), в 1976 г. — 9-й лист в контроле (216,9) в 1977 г. — 10-й лист (131,9) в варианте NPK.

Фотосинтетическая активность стеблей в значительной степени зависела от количества ФАР, поступающей к отдельным частям растений. Например, при площади листьев свыше 40 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$ види-

Динамика видимого фотосинтеза ($\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{день}$) органов озимой пшеницы в течение вегетации 1976/77 г.

Орган растения	Период наблюдений							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Лист:								
1-й	72,0	41,8	—	—	—	—	—	—
	87,0	36,6						
2-й	57,6	57,3	—	—	—	—	—	—
	70,6	35,4						
3-й	—	61,9	—	—	—	—	—	—
		48,5						
4-й	—	41,4	6,7	—	—	—	—	—
		42,9	8,8					
5-й	—	—	8,3	12,9	—	—	—	—
			11,5	18,2				
6-й	—	—	—	35,9	16,6	—	—	—
				28,7	18,6			
7-й	—	—	—	76,3	30,2	15,3	—	—
				63,0	37,1	19,0		
8-й	—	—	—	79,6	45,3	34,1	16,1	—
				86,6	43,2	32,0	16,3	
9-й	—	—	—	78,4	89,6	81,1	60,2	—
				72,4	61,8	96,4	73,2	
10-й	—	—	—	—	130,1	101,3	119,1	104,0
					131,9	112,0	126,2	111,6
Стебель с вла- глицем листьев:					0	—	—	—
6-го	—	—	—	—	0	—	—	—
7-го	—	—	—	—	0	1,5	2,4	3,0
					0	1,1	1,1	0
8-го	—	—	—	—	3,3	2,6	9,5	10,7
					0,7	1,2	7,7	8,0
9-го	—	—	—	—	4,3	5,1	12,2	13,5
					2,1	2,1	9,4	11,5
10-го	—	—	—	—	10,9	16,4	24,2	13,2
					13,5	18,5	28,0	15,3
Соломина под ко- лосом	—	—	—	—	—	63,6	53,4	53,3
						74,7	58,2	46,9
Колос	—	—	—	—	—	72,6	43,0	18,7

мый фотосинтез (ВФ) нижних междоузлий не отмечен. Интенсивность ФАР в зоне их расположения составляла около 10 % прихода ее на верхнюю часть посева. Нелистовым органам, расположенным в верхней части растения, свойственна и большая фотосинтетическая активность. Так, ассимиляция CO_2 соломиной под колосом достигала $3,2 \pm 0,7 \text{ мг/дм}^2 \cdot \text{ч}$. В ходе вегетации интенсивность фотосинтеза нелистных органов возрастает благодаря освещению посевов.

Значение ВФ колоса выше, чем нижних листьев. При влажности зерна около 51 % фотосинтеза у колоса не наблюдалось, хотя дыхательный газообмен сохранялся до фазы начала восковой спелости. Повышение фотосинтеза у колоса положительно влияло на урожай.

Интенсивность ФВ в среднем была равна: у листьев — $4,04 \pm 0,31$; стеблей — $1,54 \pm 0,38$; колоса — $2,10 \pm 0,35 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

У верхнего междоузлия стебля дневное усвоение CO_2 достигало 137 мг/дм^2 , а у колоса не превышало 72 мг/дм^2 . За годы исследований максимальное дневное усвоение CO_2 листьями отмечалось в фазу выхода в трубку.

Продолжительность дневного усвоения CO₂ (ч) органами озимой пшеницы в сезоне 1975/76 г. в варианте NPK

Орган растения	Период наблюдений							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Лист:								
1-й	11,10	10,25	—	—	—	—	—	—
2-й	11,10	10,25	—	—	—	—	—	—
3-й	—	10,25	—	—	—	—	—	—
4-й	—	9,55	12,10	—	—	—	—	—
5-й	—	9,55	12,55	—	—	—	—	—
6-й	—	—	12,05	11,30	—	—	—	—
7-й	—	—	—	13,05	12,00	—	—	—
8-й	—	—	—	13,10	14,20	—	—	—
9-й	—	—	—	15,20	16,15	15,15	14,15	—
10-й	—	—	—	16,00	16,20	15,40	15,15	—
11-й	—	—	—	—	16,50	16,30	16,00	15,25
Стебель с влагалыщем листьев:								
7-го	—	—	—	—	—	—	—	—
8-го	—	—	—	—	2,15	—	—	—
9-го	—	—	—	—	2,15	1,15	6,40	—
10-го	—	—	—	—	6,05	8,20	12,10	12,40
11-го	—	—	—	—	12,10	9,20	12,55	15,25
Соломина под колосом								
Колос	—	—	—	—	—	15,45	15,00	15,25
	—	—	—	—	—	15,00	14,20	11,00

Определение продолжительности дневного усвоения CO₂ показало (табл. 5), что в момент, когда посев сформирован полностью, у нижних листьев она на 3—5 ч меньше. Видимое поглощение CO₂ междуузлиями стебля 7—8-го листьев наблюдалось примерно 2 ч. Расположенные выше органы фотосинтезируют более продолжительное время, лист-флаг усваивает CO₂ практически от восхода до захода солнца.

Длительное измерение фотосинтетической активности и мощности каждого органа растения дало возможность оценить роль того или иного фотосинтезирующего элемента в формировании урожая. Принципиально важно, на наш взгляд, уточнить понятия «истинный» фотосинтез и нетто-ассимиляция. По нашему мнению, при оценке фотосинтетической способности органа следует использовать значения «истинного» фотосинтеза, характеризующие усвоение CO₂, тогда как нетто-ассимиляция в большей степени подходит для объяснения закономерностей накопления сухого вещества отдельными органами.

Если характеризовать фотосинтетическую деятельность нижних междуузлий стебля по ВФ, то можно заключить: поглощение отсутствует. Введение поправки на темновое дыхание в значение ВФ позволяет сделать более правильный вывод об усвоении CO₂ данным органом. В среднем за годы опыта наибольшее значение интенсивности «истинного» фотосинтеза у листьев было равно 233,2; стеблей — 149,3, колоса — 110,6 мг CO₂/дм²·день. «Истинная» ассимиляция CO₂ растениями при расчетных нормах удобрений выше, чем в контроле. Так, «истинное» поглощение CO₂ надземной массой растений в варианте NPK достигало 460—628, в контроле — 377—446 кг/га в день. Суммарные значения «истинного» фотосинтеза превосходили соответствующие показатели накопления CO₂ в 1,1—1,5 раза.

Данные табл. 6 позволяют оценить вклад отдельных органов озимой пшеницы в фотосинтез целого посева на протяжении вегетации. Если ограничиваться исследованиями только в конкретный период, можно получить неправильное представление об участии органа в суммарной ассимиляции посева. Наивысшая продуктивность фотосинтеза листьев наблюдалась в конце фазы выхода в трубку, когда у стебля отмечается только начало фотосинтетической деятельности и затраты на дыхание могут превышать видимый фотосинтез. Вклад отдельных

Продуктивность фотосинтеза органов озимой пшеницы в варианте NPK
в течение вегетации 1976/77 г. (в числителе — «истинный» фотосинтез,
в знаменателе — Н—А, кг CO₂/га•день)

Орган растения	Период наблюдений							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Лист:								
1-й	8,92 <u>7,82</u>	3,98 <u>2,96</u>	—	—	—	—	—	—
2-й	8,38 <u>6,98</u>	5,75 <u>4,72</u>	—	—	—	—	—	—
3-й	—	6,08 <u>5,22</u>	—	—	—	—	—	—
4-й	—	4,90 <u>4,02</u>	1,25 <u>0,82</u>	—	—	—	—	—
5-й	—	—	1,46 <u>1,00</u>	5,75 <u>4,65</u>	—	—	—	—
6-й	—	—	—	31,29 <u>22,06</u>	16,05 <u>8,54</u>	—	—	—
7-й	—	—	—	67,65 <u>59,36</u>	48,53 <u>35,98</u>	14,17 <u>10,10</u>	—	—
8-й	—	—	—	58,96 <u>53,12</u>	57,17 <u>44,74</u>	31,85 <u>23,55</u>	12,77 <u>8,68</u>	—
9-й	—	—	—	48,55 <u>41,31</u>	88,89 <u>74,62</u>	103,30 <u>88,06</u>	63,50 <u>57,91</u>	—
10-й	—	—	—	—	95,29 <u>83,81</u>	142,63 <u>122,76</u>	181,80 <u>164,81</u>	142,16 <u>128,40</u>
Стебель с вла- галищем листьев:								
7-го	—	—	—	—	—	2,67 <u>-2,43</u>	4,25 <u>-2,27</u>	—
8-го	—	—	—	—	2,84 <u>-2,50</u>	3,38 <u>-1,87</u>	15,47 <u>3,09</u>	14,14 <u>3,39</u>
9-го	—	—	—	—	8,06 <u>-2,98</u>	8,61 <u>-3,45</u>	29,04 <u>5,32</u>	25,13 <u>11,48</u>
10-го	—	—	—	—	10,94 <u>2,68</u>	39,36 <u>13,41</u>	82,21 <u>50,05</u>	53,34 <u>24,58</u>
Соломина под колосом	—	—	—	—	—	4,54 <u>3,68</u>	36,31 <u>29,78</u>	52,75 <u>41,38</u>
Колос	—	—	—	—	—	110,15 <u>66,18</u>	120,24 <u>54,29</u>	83,84 <u>26,36</u>
Итого:								
листьев	17,30 <u>14,79</u>	20,71 <u>16,92</u>	2,71 <u>1,82</u>	213,96 <u>180,50</u>	305,93 <u>247,69</u>	291,95 <u>244,47</u>	258,07 <u>231,40</u>	142,16 <u>128,40</u>
других ор- ганов	—	—	—	—	21,84 <u>-2,80</u>	168,71 <u>75,52</u>	287,52 <u>140,26</u>	229,20 <u>107,19</u>
Всего	17,30 <u>14,79</u>	20,71 <u>16,92</u>	2,71 <u>1,82</u>	213,96 <u>180,50</u>	327,77 <u>244,89</u>	460,66 <u>319,99</u>	545,59 <u>371,66</u>	371,36 <u>235,59</u>

листьев в фотосинтез целого растения возрастает от листьев нижнего яруса к верхним с 5 до 33 %. Вклад трех первых листьев наиболее существенный и достигает около 80 % CO₂, усвоенного и накопленного посевом.

В период колошение — цветение различия между листьями по продуктивности фотосинтеза более существенны. Так, продуктивность нижних листьев составляла лишь 5 % «истинного» поглощения CO₂ (4 % к Н — А) листьями, тогда как верхним листом усваивалось и на-

Роль органов озимой пшеницы в усвоении и накоплении CO_2 ($\text{г}/\text{м}^2$)
в вариантах без удобрений (0) и с NPK (1974—1977 гг.)

Орган растения					NPK			
	Н—А		«истинный» фотосинтез		Н—А		«истинный» фотосинтез	
	CO_2	%	CO_2	%	CO_2	%	CO_2	%
Листья сверху:								
1-й	405,9	25,9	549,0	25,2	600,4	28,8	669,1	23,0
2-й	299,7	19,1	344,3	15,8	392,1	18,8	455,5	25,6
3-й	283,2	18,0	323,4	14,9	345,4	16,6	394,1	13,5
4-й	138,8	8,9	164,9	7,6	167,6	8,0	202,8	7,0
5-й	52,3	3,3	68,7	3,2	68,8	3,3	91,8	3,1
остальные	70,9	4,5	89,5	4,1	106,6	5,1	135,3	4,7
Стебель с влагалищем листьев:								
1-го	90,2	5,8	161,3	7,4	150,4	7,2	279,9	9,6
2-го	12,1	0,8	63,0	2,9	22,5	1,2	102,0	3,5
3-го	—6,2	—0,4	28,2	1,3	—39,0	—1,9	34,2	1,2
4-го	—9,0	—0,5	15,1	0,7	—28,5	—1,3	9,6	0,3
5-го	—1,8	—0,1	1,5	0,1	—4,7	—0,2	2,0	0,2
Соломина под колосом	143,9	9,2	178,8	8,2	154,3	7,4	193,0	6,6
Колос	86,0	5,5	184,6	8,6	145,4	7,0	339,6	11,7
Целое растение	1566,0	100,0	2172,3	100,0	2081,3	100,0	2908,9	100,0
в т. ч. листья	1250,8	79,7	1539,8	70,8	1680,9	80,6	1948,6	66,9

капливалось в начале периода 50 %, а в конце — 70 % CO_2 . Вклад листьев в суммарную ассимиляцию CO_2 уменьшался с 63 до 47 % «истинного» фотосинтеза и с 76 до 62 % Н—А.

В фазу молочной спелости доля верхнего листа в суточной продуктивности посева достигала 38 % «истинного» фотосинтеза и 54 % Н—А CO_2 . Таким образом, в накоплении CO_2 листьям принадлежит доминирующая роль на всем протяжении вегетации. Вместе с тем значительная разница в оценке их усвояющей способности указывает на возрастание в конце вегетации роли нелистовых органов. Так, если в начале фотосинтетической деятельности стеблей их активность невелика и составляет 7 % «истинного» фотосинтеза посева, то в период колошения — цветение их доля увеличивается соответственно до 13 %, а затем 30 %. На долю колосьев в период налива зерна приходится около 40 % ассимилятов, синтезированных всем растением. По нашим данным, динамика накопления CO_2 стеблями имела следующий ход: конец трубкования — 1 %, колошение — 3, цветение — 23, молочная спелость — 34 % суммарной суточной продуктивности посева. В начале восковой спелости положительный газообмен CO_2 отмечался лишь в верхнем еще зеленом узле. Среди стеблевых органов наиболее продуктивными были: в фазу цветения — междоузлие верхнего листа (около 15 %), в фазу налива зерна — соломина под колосом (10—14 % CO_2 , усвоенного посевом).

Табл. 6 показывает, что удельное значение «истинного» фотосинтеза колоса на протяжении указанных периодов мало изменяется и составляет около 22 %, тогда как доля CO_2 , накапливаемого генеративными органами от появления до созревания, постоянно снижается с 20 % в фазу колошения до 14 % в фазу цветения и до 11 % в фазу молочной спелости. Это связано с тем, что в период формирования и налива зерна колосья интенсивно расходуют накопленные ассимиляты на дыхание. Следует отметить, что полностью остистые колосья усваивают CO_2 более интенсивно, чем безостые.

Определение роли органа в формировании урожая по количеству поглощенного за вегетацию CO_2 (табл. 7) показало, что листья значительно превосходят другие зеленые органы растений по усвоению CO_2 : они дают 67—70 % суммарной ассимиляции посева, ими форми-

руется около 80 % сухого вещества. Особенно заметна роль верхних трех листьев, которые создают более 60 % урожая зерна. Из общего количества накопленного CO_2 около 6 % приходится на долю колоса, остальная же часть — влагалища и зеленые части стебля, среди которых особенно выделяются соломина под колосом и междуузлия верхнего листа (около 7 % общего количества CO_2).

Таким образом, для получения высоких урожаев необходимо добиваться формирования крупных верхних трех листьев, обеспечивать длительный период их жизнедеятельности, не допускать поражения болезнями. Вот почему в порядке профилактики следует за 40—50 дней до уборки пшеницы обрабатывать ее посеы байлетоном или тилтом.

Сравнение органов по их участию в образовании общей ассимилирующей поверхности и поглощении углекислоты свидетельствует о несоответствии между результатами, полученными с помощью этих методов. Реальное представление о роли органов в формировании урожая можно составить лишь при условии учета поглощения CO_2 .

Продуктивность отдельного нормально развитого органа и всего посева при расчетных нормах удобрений была всегда более высокой. В любую фазу за дневное время наибольшее количество CO_2 поглощалось верхним полностью сформировавшимся листом.

Выводы

1. Фотосинтетическая мощность растений в варианте NPK в период после колошения в 1,4—1,7 раза выше, чем в контрольном (без удобрений).

2. Доля пластинок листьев в формировании общего ФП растений составляет около 30 %. колоса — 15 %, остальная часть приходится на долю влагалища листьев и зеленой части стебля.

3. Наивысшей дневной продуктивностью фотосинтеза характеризуются листья верхнего яруса. Продолжительность продуктивной работы нижних листьев в сформировавшемся посеве на 3—5 ч меньше.

4. Листья превосходят другие органы растений по усвоению и накоплению CO_2 . Их вклад в суммарную ассимиляцию CO_2 посевом составляет 80 %.

5. В ходе вегетации усвоение CO_2 стеблями возрастает до 40 %. За вегетацию они формируют около 14 % накопленных ассимилятов. Удельное значение фотосинтеза колоса составляет 6 %.

6. Фотосинтетическая продуктивность отдельных органов растений и всего посева на полях, где применяются удобрения, выше в течение всей вегетации.

7. Флаговый лист обеспечивает формирование 29 % урожая, 2-й лист сверху — около 19, 3-й — около 17, колос — 6, соломина под колосом — 7 %.

8. На полях, где озимую пшеницу выращивают по интенсивной технологии, необходимо добиваться формирования крупных верхних листьев, обеспечивать их длительную жизнедеятельность (не менее 55 дней), не допускать поражения болезнями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Горшков П. А., Макаренко В. М. О роли отдельных органов озимой пшеницы в наливе зерна и изменении его качества. — Науч. тр. Укр. с.-х. акад., 1979, вып. 180, с. 77—85. — 2. Гуляев Б. И. Фотосинтез и продукционный процесс. — Киев: Наукова думка, 1983. — 3. Игошин А. П., Синяк В. М. Фотосинтез верхнего листа, междуузлия и колоса разных сортов яровой пшеницы. — В кн.: Физиол. и основы продуктив. с.-х. раст. на

Юго-Востоке. — Саратов, 1983, с. 50—54. — 4. Кумаков В. А. Фотосинтетическая деятельность растений в аспекте селекции. — В кн.: Физиол. фотосинтеза. — М.: Наука, 1982, с. 362—368. — 5. Ничипорович А. А. Фотосинтез, азотное и минеральное питание как целостная система питания растений и основа их продуктивности. — В кн.: Проблемы почвоведения и агрохимии. — М.: Агропромиздат, 1986, с. 153—173. — 6. Салатен-

ко В. Н. Фотосинтез и роль листьев разных ярусов в формировании урожая и качества семян клешевины в посевах. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1977, вып. 9, № 1, с. 86—92. — 7. Четверикова Н. Н., Жемчугова В. П. Относительная роль листьев и плодов как фотосинтезирующих органов в метаболизме созревающих семян гороха. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1982, вып. 14, № 1, с. 63—69. — 8. Ш а т и л о в И. С., Ваулин А. В. Динамика ассимилирующей поверхности и роль отдельных органов в фор-

мировании урожая ячменя. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 1, с. 21—30. — 9. Nalborczyk E., Nalborczyk T., Wawronawska B. — 5th Int. Congr. Photosynth., Halkidiki, 1980, Abstr., SL, s. a., p. 410. — 10. Sharen A. L., Krupinski J. M., Reid D. A. — Can. J. Plant. Sci., 1983, vol. 63, N 2, p. 349—355. — 11. Thorne Y. N. — Ann. Bot., 1965, vol. 29, N 115, p. 317—329.

Статья поступила 17 мая 1988 г.

SUMMARY

In field experiments on soddy-podzolic soil the share of participation of photosynthetic organs in assimilating ("true" photosynthesis) and accumulating (netto-assimilation) CO₂ during vegetation and in certain stages of growth and development of Mironovskaja 808 variety of winter wheat has been established. The main amount of CO₂ is accumulated in leaves, especially in leaves of the upper layer. During grain formation and filling the contribution of stems into total value of daily productivity of the plantation increases. Ears accumulated about 6 % of CO₂ of the total amount accumulated.