

УДК 633.11:541.144.7

ЗНАЧЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ И ОТТОКА ПЛАСТИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ИЗ РАЗНЫХ ОРГАНОВ ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ УРОЖАЯ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

И. С. ШАТИЛОВ, А. Д. СИЛИН, Н. А. ПОЛЕВ, А. Ф. ШАРОВ
(Кафедра растениеводства)

В результате изучения фотосинтетической продуктивности озимой пшеницы и распределения ассимилятов по органам растения подробно проанализирован ход накопления сухой биомассы, оценена связь его с фотосинтезом. Составлен баланс CO_2 , после уточнения которого определена доля участия органов растения в формировании урожая. По оттоку пластических веществ из органов растения в колос дана оценка их участия в создании урожая.

Среди факторов, от которых зависят продуктивность и урожайность растений, фотосинтезу принадлежит ведущая роль [18]. В настоящее время основное внимание при исследовании процесса фотосинтеза уделяется его взаимосвязи с процессами роста и развития, передвижением веществ и отложением их в запас, т. е. функционированию донорно-акцепторной системы [6, 14].

Наличие обширного материала, полученного в ходе проведения балансовых полевых опытов по определению показателей фотосинтетической деятельности растений озимой пшеницы, а именно: свыше 600 суточных данных регистрации CO_2 -газообмена органов растений, данные о их жизнедеятельности, морфологии и органогенезе, биологической и хозяйственно ценной массе, а также сведения об углеродных продуктах, образованных на разных стадиях роста, — позволяет авторам оценить связь между продуктивностью и ассимиляцией CO_2 , выяснить роль перераспределения пластических веществ в формировании урожая.

Методика выполнения экспериментальной работы, биометрических и фитометрических измерений, газометрической регистрации наиболее полно описана в [13]. Химические анализы растительных образцов с целью определения сырого протеина выполнены по Кьельдалю, сырого жира — по Рушковскому, углеводов — антроновым методом.

Накопление сухой биомассы

Мерой продуктивности агрофитоценоза служит количество органического вещества, образуемого растительностью на определенной площади за единицу времени [5]. Отмечено, что продуктивность растительного покрова тем выше, чем больше продуктивность фотосинтеза [11, 17], хотя прямая зависимость не всегда прослеживается [1]. Продуктивность фотосинтеза, под которой понимают общее количество CO_2 , поглощенное в течение суток в расчете на единицу массы или поверхности растения, является одним из показателей ассимиляционной деятельности и играет основную роль при оценке накопления в растениях органического вещества [1].

Для накопления органического вещества решающее значение имеет дыхание. Исследователи рассматривают дыхание поддержания, которое поставляет энергию для сохранения жизнедеятельности клеток и их структур, дыхание роста, определяемое количеством CO_2 , израсходованным в процессе роста, и связанное с эффективностью превраще-

ния продуктов фотосинтеза в структурное вещество, а также дыхание, которое зависит от поглощения ионов из почвенного раствора [15].

Ассимилированный CO₂, который не расходуется на дыхание, может быть использован на прирост и образование запасов.

Понимая под ростом накопление сухого вещества, проанализируем динамику этого процесса.

У озимой пшеницы в период вегетативного роста накопление сухого вещества медленное, примерно одинаковое в варианте без удобрений с расчетными их нормами (на получение 133 ц сухого вещества с 1 га). С фазы конца выхода в трубку начинается самый ответственный этап формирования урожая, связанный с максимальными суточными приростами, достигающими 20—30 г на 1 м² площади пашни (табл. 1). Именно в этот период (колошение — молочная спелость) создание оптимального режима функционирования растений может определить конечный урожай посева [11].

Таблица 1

Динамика накопления надземной массы (кг/га) у озимой пшеницы 1976—1977 гг.

Орган	Период наблюдений								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Контроль (без удобрений)									
Колос	—	—	—	—	—	916,0	1099,9	4280,0	5376,0
Стебли	—	—	65,4	744,0	2494,0	3539,0	5168,1	4576,1	3971,9
Листья	59,0	182,3	96,7	1132,0	1827,5	887,9	772,0	392,0	—
Опад	—	75,7	—	0	64,2	104,0	212,0	420,0	556,0
Итого	59,0	258,0	162,1	1876,6	4386,0	5447,9	7252,0	9668,1	9903,9
Расчетные нормы удобрений									
Колос	—	—	—	—	—	1075,9	1612,0	5220,0	6976,8
Стебли	—	—	79,3	1060,0	3576,1	5036,0	6356,0	7172,0	5884,1
Листья:									
1-й	98,0	65,9	—	—	—	—	—	—	—
2-й	—	83,6	—	—	—	—	—	—	—
3-й	—	67,8	—	—	—	—	—	—	—
4-й	—	64,0	77,8	—	—	—	—	—	—
5-й	—	—	67,1	98,0	—	—	—	—	—
6-й	—	—	—	349,9	324,0	—	—	—	—
7-й	—	—	—	356,0	508,0	256,0	—	—	—
8-й	—	—	—	279,9	543,9	356,0	280,0	—	—
9-й	—	—	—	192,0	656,0	631,8	416,0	—	—
10-й	—	—	—	—	360,0	431,3	688,0	572,0	—
Всего	98,0	281,3	144,9	1275,8	2391,9	1675,1	1384,0	572,0	—
Опад	—	107,0	—	0	84,0	292,0	308,0	644,0	983,3
Итого	98,0	389,0	224,2	2335,8	6052,0	8079,0	9660,0	13608,0	13844,2

Примечание. Здесь и в табл. 2—8 периоды наблюдений: 1 — всходы (11/IX), 2 — конец осенней вегетации (13/X), 3 — возобновление вегетации весной (8/IV), 4 — начало выхода в трубку (10/V) 5 — конец выхода в трубку (9/VI), 6 — колошение (15/VI) 7 — цветение (4/VII), 8 — молочная спелость (20/VII), 9 — восковая спелость (28/VII).

Минеральные удобрения способствуют значительному увеличению суточных приростов. В среднем за годы опыта урожай сухой массы растений при внесении 183N40P138K был в 1,4 раза выше, чем в контроле (без удобрений).

Максимальное накопление сухих веществ зачастую наблюдается в фазу молочной спелости, реже — в фазу восковой спелости, затем из-за опада, вымывания органических и минеральных веществ сбор наземной массы снижается.

В начале вегетации распределение надземной массы по высоте растений равномерное, а начиная с фазы колошения наибольшая часть

массы приходится на верхнюю часть. Например, в фазу цветения отмечалось следующее распределение сухих веществ по органам: колос — 20 %, верхушечная часть стебля с листом — 25, средняя часть стебля с листьями — 41, нижняя его часть — 14 %.

Среди показателей фотосинтетической деятельности наиболее тесную связь с урожаем надземной массы имеет фотосинтетический потенциал растений, учитывающий как листья, так и другие фотосинтезирующие органы. Математическое выражение этой связи имеет следующий вид: $y = 0,059x + 87,4$, где y — абсолютно сухое вещество, ц/га; x — фотосинтетическая мощность растений, $m^2 \cdot dn/m^2$.

Доля листовых пластинок в сухой надземной массе снижается в весенне-летний период с 60 до 4 %, в период максимального образования листовой поверхности (конец фазы выхода в трубку) ее значение достигает 40 %. Доля колоса постоянно увеличивается и при уборке, например, для сорта Мироновская 808 составляет около 50 %. Что касается стеблей, то вначале их доля в общем сборе надземной массы увеличивается, а с фазы налива снижается с 65—70 до 45—50 %. На опад в конце вегетации приходится около 7 %.

Таблица 2

Расчетная динамика накопления массы корней
(в числителе — корнеобеспеченность в слое 0—100 см по [9],
в знаменателе — масса корней, кг/га)

Вариант опыта	Период наблюдений					
	1—2	3	4	6	8	9
Контроль	57,6	55,4	30,3	20,2	17,4	10,0
	148,6	89,8	568,4	1100,5	1682,2	990,4
Расчетные нормы удобрений	39,0	30,1	24,5	13,5	12,5	7,1
	151,7	67,5	572,3	1090,7	1701,0	982,3

Используя данные табл. 2 о росте корневой системы, полученные нами ранее [9], мы попытались расчетным путем установить ее размеры, а вместе с тем и биологический урожай фитомассы (совместно массу надземной части растений и корней).

Результаты этих расчетов свидетельствуют, что при благоприятных условиях корневого питания корнеобеспеченность пшеницы уменьшается, хотя абсолютное количество корней увеличивается и достигает максимума в фазу молочной спелости.

Изменение сухой биомассы растений по фазам роста и развития было следующим: осенняя вегетация — 3 %, возобновление вегетации — 2, начало трубкавания — 20, конец трубкавания — 45, колошение 55—60, цветение — 70—75, молочная спелость — 100, восковая спелость — 95 % (табл. 3).

Таблица 3

Динамика формирования абсолютно сухой биомассы (кг/га)

Вариант опыта	Период наблюдений								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Контроль	93,0	406,6	251,9	2444,4	5482,5	6548,4	8557,0	11350,0	10894,3
Расчетные нормы удобрений	136,2	540,7	291,7	2908,1	6952,0	9169,7	10636,0	15309,0	14826,3

Формализованное описание процесса накопления сухого вещества осуществляется с помощью уравнения

$$Y_{\text{АСВ}} = Y_{\text{АСВ}}^{\text{max}} \lambda \exp [b (1 - \lambda)],$$

где $Y_{\text{АСВ}}$, $Y_{\text{АСВ}}^{\text{max}}$ — соответственно урожай абсолютно сухого вещества и максимальное накопление сухой массы растений, кг/га; $\lambda = t/T$; t — время от начала накопления, сут; T — время от начала вегетации до достижения максимального сбора сухой биомассы; b — безразмерная величина, характеризующая суммарное влияние факторов роста растения на продолжительность вегетации; $b = cT$; c — относительная скорость роста. Данные табл. 4 дают представление о достоверности, или адекватности, модели.

Распределение сухого вещества между корнями, стеблями, листьями и колосьями, например, в фазу цветения оказалось следующим: соответственно 12, 59, 14 и 15 %, в фазу молочной спелости — 11, 50, 4 и 35 %, восковой спелости — 7, 39, 1 (листья засохли) и 47 %, оставшаяся доля приходилась на опад.

Таблица 4

Расчетные значения накопления сухой массы (кг/га) в варианте с удобрениями

Орган	Период наблюдений								Отклонение от фактического, %
	1—2	3	4	5	6	7	8	9	
Листья	2	160	1739	2391	2311	2165	1420	—	3,2
Стебли	—	—	882	4058	5283	6047	7172	6604	0,8
Колосья	—	—	—	—	361	1340	5735	6976	3,1
Корни	2	11	386	1068	1313	1467	1701	1572	1,9

Представленные в табл. 1—4 результаты расчетов содержат, на наш взгляд, детальные сведения для построения динамических моделей роста. Кроме этого, необходимыми входными данными такой модели являются физиологические характеристики: ассимиляция CO_2 , дыхание и распределение ассимилятов, дающие в итоге баланс CO_2 .

Динамика газообмена посевов, баланс CO_2 , роль органов растений в обеспечении продуктами фотосинтеза

Основные слагаемые продуктивности процесса фотосинтеза рассмотрены нами в предыдущей работе [13], там же дано и математическое описание динамики газообмена. Здесь следует остановиться на таких параметрах, как продуктивность работы листьев и всего побега — они составляют 10,2 и 4,5 г $\text{CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{сут}$. В процессе ночного дыхания растениями расходуется около 10 % CO_2 видимого поглощения, а в течение суток потери CO_2 в результате митохондриального дыхания в среднем за вегетацию равняется 30 %.

Эффективность использования солнечной радиации для фиксации CO_2 для листьев достигает 840 МДж/кг, а для растений — 570 МДж/кг.

В среднем за вегетацию видимое поглощение CO_2 растениями составляет 200 ц/га.

Установление баланса газообмена дело нелегкое. Для этого в течение вегетации днем и ночью измеряют интенсивность CO_2 газообмена органов и целых растений, кроме того, определяют характеристики их роста, морфологии и возраста.

Накопленный CO_2 (нетто-ассимиляция) — это разность между его приходом (количество CO_2 , связанное в процессе видимого фотосинтеза) и расходом (количество CO_2 , выделенное в результате ночного дыхания). Указанные параметры измерены в агрофитоценозе и

Динамика CO₂-газообмена посевов. 1976—1977 гг.

Вариант опыта	Период наблюдений								За вегетацию
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Видимый фотосинтез, кг/га·день									
Контроль	9,27	16,14	1,00	174,91	205,54	258,94	294,97	175,18	15811,15
Расчетные нормы удобрений	15,11	18,61	2,08	190,30	268,80	356,84	412,99	261,44	21030,52
Ночное дыхание, кг/га·ночь									
Контроль	0,69	11,4	0,21	7,78	18,63	18,21	24,74	16,86	1199,60
Расчетные нормы удобрений	0,92	1,69	0,26	9,80	30,44	36,85	41,33	28,67	1965,84

приведены в табл. 5. Оценить точность полученных результатов можно путем составления баланса CO₂ (табл. 6), т. е. сравнением данных о биомассе растений и продуктивности фотосинтеза.

Таблица 6

Баланс CO₂ (ц/га) посевов озимой пшеницы

Вариант опыта	Приход		Расход			Отклонение	
	видимый фотосинтез	нетто-ассимиляция	на дыхание ночью	на дыхание корней	на формирование урожая	ц/га	%
Контроль	158,1	146,1	12,0	19,8	158,5	31,2	21,4
Расчетные нормы удобрений	210,3	191,7	19,6	21,0	213,8	43,1	22,5

Данные о дыхании корней получены прямым измерением. Так, интенсивность выделения CO₂ корнями колебалась в течение вегетации от 16 до 28 мг на 1 г сухой массы (в среднем 23,6 мг CO₂). Учитывая, что потенциал действия корневой системы в варианте без удобрений 84 010 кг·дн/га, а с удобрениями — 88 260 кг·дн/га, получаем, что расход CO₂ на дыхание корней составит в первом случае 19,8 ц/га, в последнем — 21,0 ц/га.

Согласно основному уравнению фотосинтеза на формирование биологической массы должно быть использовано $113,5 \cdot 1,47 \cdot 0,95 = 158,5$ ц CO₂ на 1 га в контроле и $153,1 \cdot 1,47 \cdot 0,95 = 213,8$ ц в варианте с удобрениями. Таким образом, расхождение между нетто-ассимиляцией CO₂ и расходом его на дыхание корней и формирование биомассы составляет около 20%. Несомненно, что на размере этого отклонения отразились причины методического характера. Кроме того, отмеченное отклонение вызвано, на наш взгляд, тем обстоятельством, что неучтенной оказалась одна из приходных статей баланса, а именно: поступление углекислоты через корни. По имеющимся данным [4, 8], оно может превышать 25%.

Как фактор воздействия на урожай CO₂, содержащийся в почве, еще недостаточно изучен. Однако известно, что его содержание широко варьирует, и это, безусловно, не может не сказаться на урожае. Мы имеем возможность показать, насколько изменяется концентрация CO₂ в пахотном слое почвы при внесении разных норм органических удобрений. Например, содержание CO₂ в варианте без удобрений составило в среднем за сутки 0,98%, в варианте с внесением 20 т навоза на 1 га — 1,57%, при внесении 40 т навоза оно достигло 1,70%, при 100 т — 2,10% уровень дыхания почвы в последнем случае — 96 мг CO₂ на 1 дм² почвы.

Сравнение расчетного и фактического прироста (кг/га·сут) биомассы растений

Вариант опыта	Межфазный период					
	1—2	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8
Нетто-ассимиляция CO₂ с учетом поправки						
Контроль	14	100	224	289	324	190
Расчетные нормы удобрений	19	108	285	384	446	294
Суточное накопление сухой биомассы за счет фотосинтеза						
Контроль	9	67	150	194	217	127
Расчетные нормы удобрений	13	72	191	257	299	197
Фактический прирост биомассы						
Контроль	11,6	68,5	138,1	133,2	334,8	139,7
Расчетные нормы удобрений	12,6	81,8	183,8	280,6	242,7	184,1

Если скорректировать показатели чистой ассимиляции с учетом выявленной поправки (20 %), то получается расчетный прирост биомассы, уровень которого хорошо согласуется с фактическим (табл. 7).

Достигнутое соответствие свидетельствует о возможности рассмотрения вопроса о роли фотосинтеза того или иного органа растения в общей биологической его продуктивности и использовании продуктов фотосинтеза на собственный рост.

Как видно из табл. 8, количество CO₂, расходуемое листьями в период осенней вегетации на собственный рост, составляет 70 %, оставшаяся доля продуктов фотосинтеза может откладываться в запас для обеспечения дыхания поддержания зимой. В весенне-летний период доля ассимилятов, используемых на собственный рост, падает с 50 до 9 %. С момента выколашивания растений листья только экспортируют продукты фотосинтеза. Следует отметить, что до конца активного роста стебля пул углеродных продуктов, образующихся при фотосинтезе, постоянно больше их количества, используемого в ходе роста, что указывает на отложение продуктов в запас [10]. В период активного роста стебля листья полностью обеспечивают ассимилятами формирование побега (фаза трубкования). В последующие этапы органогенеза рост стебля будет определяться не только фотосинтезом листьев, но, очевидно, и привлечением запасных продуктов, так как фактический прирост массы стебля превышает текущий фотосинтез целого побега.

Особенно большое накопление сухой массы стебля отмечено в период от колошения до цветения. Именно в этот период наблюдается максимальный прирост и корневой массы. Баланс фотосинтеза и урожая становится напряженным. Очевидно, усиленное клеточное деление в данный момент у генеративных органов, фотосинтез которых способен обеспечить лишь половину собственного прироста, нуждается в дополнительном снабжении запасными веществами.

После цветения стебель начинает выполнять донорские функции, отдавая практически полностью (до 90 %) ассимиляты, накапливаемые в акте фотосинтеза. Большая их часть (до 70 %) направляется в колос, создавая тем самым пятую часть урожая. Продукты фотосинтеза нижних междоузлий используются в процессе роста корней. Имеются данные [12], что активность функционирования корневой системы в генеративный период, связанная с перераспределением ассимилятов, положительно влияет на урожай.

В период налива зерна, как нами было отмечено ранее [13], доля участия листьев в усвоении CO₂ посевом составляет 54 %, стеблей — 40 и колоса — 6 %. Сопоставив эти данные с данными табл. 8,

Фактический прирост сухой массы органов растений и накопление органического вещества при фотосинтезе (кг/га·сут) в варианте без удобрений (в числителе) и при расчетных нормах (в знаменателе)

Показатель	Межфазный период						
	1—2	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9
Листья							
	14	100	229	208	203	102	
Нетто-ассимиляция CO ₂	19	108	298	293	277	154	—
Суточное накопление органического вещества в результате фотосинтеза	9	67	153	139	136	68	—
	13	72	200	199	185	103	—
Прирост сухой массы по данным весового анализа	6	32	32	—177	—19	—19	—
Расход CO ₂ на собственный рост (в среднем, %)	9	35	51	—90	—48	—40	—
	72	47	23	4*	—	—	—
Стебли							
	—	—	—5	21	83	70	—
Нетто-ассимиляция CO ₂	—	—	—13	12	104	108	—
Суточное накопление органического вещества в результате фотосинтеза	—	—	0	14	56	47	—
	—	—	0	8	70	73	—
Прирост сухой массы по данным весового анализа	—	—	80	130	271	—30	—37
	—	—	114	182	220	41	—80
Доля сухой массы, сформированной за счет собственного фотосинтеза (в среднем, %)	—	—	0	7	26	1200	—
Колосья							
	—	—	—	60	38	19	—
Нетто-ассимиляция CO ₂	—	—	—	79	65	31	—
Суточное накопление органического вещества в результате фотосинтеза	—	—	—	41	26	12	—
	—	—	—	53	44	21	—
Прирост сухой массы по данным весового анализа	—	—	—	114	30	159	68
Формирование урожая за счет собственного фотосинтеза (в среднем, %)	—	—	—	134	89	180	110
	—	—	—	38	58	9	—
Корни							
Расчетный прирост по [9] (в среднем)	4	13	15	24	46	17	—44

* Используется в росте флаг-листьев.

приходится сделать следующее уточнение: в результате фотосинтеза самого колоса создается десятая часть урожая. Несмотря на снижение к концу вегетации фотосинтеза листьев, он примерно в 2 раза продуктивнее, чем у стеблей. Если учесть, что продукты фотосинтеза листьев полностью используются на рост генеративных органов, то следует подчеркнуть, что вклад листьев в урожай в период налива зерна составляет 50 %. Доля стебля с влагиалищами листьев, как уже отмечено, достигает 20 %, оставшаяся часть (20 %) пластических веществ поступает в зерно в результате реутилизации.

Листья — единственные органы, являющиеся донорами ассимилятов на протяжении всей вегетации. Около 80 % ассимилятов, синтезированных в листьях, направляется на рост других органов. У стебля за счет текущего фотосинтеза в самом органе реализуется в ходе

его роста 15 % накопленных продуктов, в то время как в колосе запасается 22 % сухого вещества.

Приведенные выше результаты, не претендуя на полноту картины, показывают, каким образом фотосинтез одного органа влияет на рост другого и сказывается на балансе сухого вещества всего растения. Использование механического пути моделирования роста выявляет наличие взаимной конкуренции за метаболиты между генеративными органами и корнями. В продукционном процессе это наименее исследованный фактор.

Перераспределение пластических веществ

Распределение ассимилятов между органами растений все еще недостаточно изучено. В разработке этого вопроса важен не только учет накопления или оттока, но и определение химического состава продуктов [7, 12].

Распределение продуктов между органами регулируется потребностью в них, изменяющейся по фазам развития. Если в начале вегетативной стадии корни и молодые листья являются акцепторами, то с началом роста запасających органов эта роль переходит к ним [5, 7]. Наряду с текущим фотосинтезом и распределением ассимилятов в генеративный период изменение баланса сухого вещества связано также с мобилизацией фондов. Например, по данным ряда авторов [по 2], в результате перемещения запасных веществ из вегетативных органов в зерно создается три четверти сухого вещества последнего.

Распределение белков, углеводов и жиров в отдельных органах растений в генеративный период вегетации изучалось нами в 1988 г.

Таблица 9
Содержание основных химических компонентов органического вещества (%) в органах озимой пшеницы. 1988 г.

Орган	Цветение, 15/VI			Молочная спелость, 2/VII			Восковая спелость, 19/VII		
	углеводы	сырой протеин	сырой жир	углеводы	сырой протеин	сырой жир	углеводы	сырой протеин	сырой жир
Стебель:									
низ	43,9	5,9	0,16	37,8	3,2	0,38	5,3	4,2	0,70
середина	33,9	7,1	0,29	41,1	3,2	0,56	2,4	2,9	0,49
верх	26,7	10,8	1,98	42,2	6,1	0,37	2,9	2,1	0,52
Колос	34,5	12,4	1,35	41,2	10,8	2,14	39,8	10,5	1,60
Листья:									
нижний ярус	8,8	18,4	3,38	5,6	10,0	3,34	1,7	6,5	2,44
верхний ярус	10,2	21,8	3,46	24,4	17,0	4,36	2,2	4,6	2,32
Корни	12,2	6,1	1,15	7,1	4,5	0,80	1,2	3,5	0,51

Полученные экспериментальные данные (табл. 9) показали, что содержание органического вещества было наибольшим в фазу молочной спелости, несмотря на то что в нижних листьях и корнях оно заметно уменьшалось. Очевидно, реутилизация метаболитов из этих органов связана и совпала с клеточным делением семени.

Отток пластических веществ из стеблей в колос наблюдался после завершения налива зерна, при этом содержание органических веществ у первых уменьшалось с 40—50 до 5 %, что, по-видимому, можно объяснить установившейся в период налива зерна сухой погодой и в связи с этим резким падением фотосинтеза. В указанных условиях использование резервных продуктов из стебля является главным фактором налива зерна [3]. По нашему мнению, снижение оттока углеводов из стебля в колос в фазу налива вызвано сокращением водного

Изменение накопления углеводов, сырого протеина и сырого жира
(г на 1 м² площади посева) в органах озимой пшеницы от цветения
до восковой спелости. 1988 г.

Орган	Цветение			Молочная спелость			Восковая спелость		
	углеводы	сырой протеин	сырой жир	углеводы	сырой протеин	сырой жир	углеводы	сырой протеин	сырой жир
Стебель:									
низ	61,0	8,2	0,2	52,9	4,5	0,5	7,5	6,0	1,0
середина	106,8	22,4	0,9	130,3	10,3	1,8	7,7	9,1	1,5
верх	33,9	13,7	2,5	88,6	12,9	0,8	6,2	4,5	1,1
Колое	55,9	20,2	2,2	227,4	59,6	11,8	343,5	90,6	13,8
Листья:									
нижний ярус	5,0	10,5	1,9	2,9	5,0	1,7	0,7	2,5	0,9
верхний ярус	9,4	20,1	3,2	21,7	15,1	3,9	1,7	3,5	1,7
Корни	43,8	22,0	4,1	25,4	16,1	2,9	4,5	12,6	1,8

потока, проходящего через стебель, а следовательно, снижением транспорта продуктов из-за уменьшения содержания влаги в почве до мертвого запаса (6—7 %).

Массовое перераспределение сухого вещества из верхних листьев в колос приходится также на период молочная — восковая спелость (табл. 10).

Снижение содержания сухих веществ в колосе в конце вегетации связано с потерями в результате выщелачивающего действия осадков и дыхания.

Среди химических компонентов органического вещества углеводы наиболее лабильны. Так, в фазу восковой спелости их содержание уменьшилось в нижней части стебля в 9 раз, в средней и верхней частях — в 14 раз. Этой же закономерности подчинялось изменение содержания углеводов в листьях и корнях. В нижних листьях оно снизилось с 8 до 2 %, а в верхних листьях и корнях уменьшилось в 12 раз. Одновременно с этим содержание углеводов в колосе возросло с 34 % в фазу цветения до 40 % в фазу восковой спелости.

Отток белков из листьев и верхней части стебля был наибольшим, там его содержание снизилось в 3—5 раз. Мобилизация белка из корня составляла почти половину его содержания в растении.

Жиры обладают меньшей подвижностью. Наибольшее их количество перераспределяют корни и верхний фитомер побега. Например, содержание жира в корнях уменьшалось от фазы цветения до фазы восковой спелости с 1,15 до 0,51 %.

Абсолютное содержание сырого протеина и сырого жира увеличивалось от начала до конца вегетации, тогда как содержание углеводов достигало максимума в фазу налива (550 г на 1 м² площади посева) и резко снижалось на заключительном этапе вегетации (до 370 г/м²).

В межфазный период молочная — восковая спелость при нормальных условиях интенсивность дыхания колоса составляет 1,3—2,1 мг СО₂ в сутки на 1 г сухой массы, что вызывает потерю в расчете на 1 м² 0,8—1 г сухого вещества колоса в течение суток. Интенсивность дыхания резко увеличивается (в 3,5—6 раз) при энзимо-микозном повреждении зерна. Наряду с дыханием потери углеводовных продуктов в решающей степени определяются вымыванием их осадками. В нашем опыте в период от тестообразного состояния зерна до восковой спелости осадки выпадали практически ежедневно с 4 по 22 июля. Их количество составило 93,7 мм. Относительная влажность воздуха удерживалась на уровне 78 %.

Согласно полученным данным, снабжение колоса белками в период от цветения до молочной спелости на 84 % обеспечивается за

счет их перераспределения из других органов и лишь на 16 % — за счет продуктов текущего фотосинтеза. На долю флагового листа приходится $\frac{1}{5}$ часть белка, накопленного в колосе. Корни, нижние листья, верхняя и средняя части стебля мобилизуют в колос от 11 до 18 % белка каждый. Нижнее междоузлие обеспечивает снабжение колоса белком лишь на 3 %. Перераспределение белка из органов растения меняется по фазам развития. Из верхнего фитомера побега наибольший отток происходит после завершения налива, из нижних — раньше, в период от цветения до молочной спелости.

Сырой жир поступает в колос в период от цветения до восковой спелости в равной мере за счет продуктов, отложенных в запас, и продуктов, сформированных в ходе фотосинтеза. Наибольшая мобилизация жира в колос наблюдается из корней (21 %), листьев (9—12 %) и верхнего междоузлия (9 %).

Роль фотосинтеза или реутилизации в снабжении колоса пластическими веществами углеводной природы по полноте перемещения углеводов из вегетативных органов можно оценивать до фазы молочной спелости, когда интенсивность фотосинтеза имеет решающее значение в обеспечении колоса углеводами. Его роль в наливе зерна достигает 80 %. Аналогичный результат был получен нами ранее. Оставшаяся доля углеводов перераспределяется в колос из корня (12 %) и нижнего междоузлия (6 %).

В заключительный период вегетации (от молочной до восковой спелости) представляется возможным оценивать лишь роль отдельных органов в перераспределении углеводов. Наибольшее их количество составляет в колос стебель. Из верхней его части поступает 27 %, средней — 33, нижней — 19 %. Роль листовых пластинок в снабжении колоса углеводами оценивается 1—6 %; более значительна в этом случае роль корней — до 14 %. Таким образом, стебель является основным запасующим органом, перераспределяющим в колос до 80 % всех углеводов. Из листовых пластинок в колос оттекает до 40 % накопленного белка.

Доля жира, поставляемого корнями, составляет 40 % количества в колосе.

Выводы

1. Наибольшие суточные приросты надземной сухой массы (до 30 г/м²) наблюдаются в период колошение — молочная спелость.

2. Накопление сухой биомассы (надземная часть растений и корни) имеет следующую динамику в течение вегетации: осенняя — 3 %, возобновление вегетации весной — 2, начало трубкования — 20, конец трубкования — 45, колошение — 57, цветение — 72, молочная спелость — 100 и восковая спелость — 95 %.

3. В формировании урожая биомассы доля углекислоты, поступающей через корни, составляет примерно 20 %.

4. Затраты CO₂ на дыхание корней составляет 10—12 % видимого поглощения CO₂ посевом.

5. Основная часть продуктов фотосинтеза (до 80 %), синтезированных в листьях, затрачивается на рост других органов. За счет фотосинтеза колоса формируется $\frac{1}{5}$ часть урожая зерна. На свой рост стебли используют 15 % собственных ассимилятов.

6. В осенний период до 30 % ассимилятов направляется в запас, в узлы кушения и корни.

7. В фазу налива зерна вклад листьев в урожай достигает 50 % ассимилятов, стеблей — 20 %; участие колоса в наливе зерна — 10 %. За счет использования резервных углеводов, жира и белка, содержащихся в стеблях и корнях, озимая пшеница формирует 20 % урожая зерна.

8. В результате конкуренции между генеративными органами и корнями за ассимиляты в период колошение — цветение (когда наблю-

дается интенсивный рост надземной массы и корней) складывается исключительно напряженный баланс накопления продуктов фотосинтеза и использования их на рост.

9. Поступление углеводов в наливающиеся зерновки на 80 % обеспечено текущим фотосинтезом, в последующий период наибольшее их количество (до 80 %) мобилизуется из стеблей. В отличие от углеводов основная масса белка (до 84 %) поступает в колос в результате оттока из других органов. Основными донорами белка являются листья. Жиры накапливаются в колосе в равной степени как за счет текущего фотосинтеза, так и за счет перераспределения из вегетативных органов. В зерно жир поступает в основном из корней.

10. В дождливую погоду выщелачивание питательных веществ из зерна озимой пшеницы (в основном углеводов) в условиях Подмосковья достигает 35 %.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений. — Л.: Наука, 1976.
2. Коновалов Ю. Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя. — М.: Колос, 1981.
3. Кумаков В. А., Матвеева Н. Ф., Павлова С. С. и др. Значение реутилизации в наливе зерна различных сортов яровой пшеницы. — Докл. ВАСХНИЛ, 1979, № 8, с. 5—7.
4. Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., Варапетян Б. Б. Движение по растению углекислоты, поступающей через корни. — Докл. АН СССР, 1952, т. XXXV, № 4, с. 913—916.
5. Лархер В. Экология растений. — М.: Мир, 1978.
6. Мокроносов А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма (42-е Тимирязевское чтение). — М.: Наука, 1983.
7. Пеннинг де Фриз Ф. В. Т., ван Лар Х. Х. Моделирование роста и продуктивности с.-х. культур. — Л.: Гидрометеоздат, 1986.
8. Самохвалов Г. К. Новое об углеродном питании растений. — Харьков: Изд-во Харьков. Гос. ун-та им. А. М. Горького, 1956.
9. Сафонов А. Ф. Особенности формирования корневой системы и урожай озимой пшеницы на дерново-подзолистой почве. — Автореф. канд. дис. — М., 1973.
10. Строганова М. А. Математическое моделирование формирования качества урожая. — Л.: Гидрометеоздат, 1986.
11. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. — Л.: Гидрометеоздат, 1984.
12. Чиков В. И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. — М.: Наука, 1987.
13. Шатилов И. С., Шаров А. Ф., Татусова Л. А. Фотосинтетическая деятельность и продуктивность посевов озимой пшеницы в Центральном районе Нечерноземной зоны РСФСР. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 1, с. 3—13.
14. Gifford R. M., Evans L. T. — Annu. Rev. Plant. Physiol. Pfl. Alto, Calif., 1981, vol. 32, p. 485—503.
15. Lambers Hars, Szaniawski Ryszard K., Visser Ries de. — Physiol. plant, 1983, vol. 58, N 4, p. 556—563.
16. Miesch Helga. — Arch. Züchtungsforsch., 1983, Bd. 13, N 4, S. 225—236.
17. Peterson Richard B., Zelitch Jsrael. — Plant Physiol, 1982, vol. 70, N 3, p. 677—685.
18. Zwatz B. Antiproduktionsfaktoren. — Pflanzenarzt, 1979, Bd. 32, N 7—8, S. 78—79.

Статья поступила 6 декабря 1988 г.

SUMMARY

Photosynthetic productivity of winter wheat plants and distribution of assimilants were studied. The process of dry biomass accumulation is analysed in details, and its connection with photosynthesis is estimated. The CO₂ balance is made up, and participation of the organs in yield formation is determined.