

ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР

Известия ТСХА, выпуск 6, 1982 год

УДК 633.11+633.16]:631.522/524

ИТОГИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ И ЯЧМЕНЯ НА КАФЕДРЕ ГЕНЕТИКИ, СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВА ПОЛЕВЫХ КУЛЬТУР

Ю. Б. КОНОВАЛОВ

(Кафедра генетики, селекции и семеноводства полевых культур)

Попытки использовать методы физиологии растений в селекции различных культур предпринимались неоднократно. Однако в последнее время в связи с разработкой моделей сортов, а также поисками путей наиболее эффективного отбора и оценок количество исследований, посвященных этому вопросу, сделалось так велико, что можно говорить об отдельном направлении фитофизиологии, имеющем хорошо выраженный прикладной характер. Заметное место здесь занимают работы, выполненные методами экспериментальной морфологии. С их помощью изучаются интегральные показатели, которые представляют сейчас наибольший интерес для селекции. На кафедре генетики, селекции и семеноводства полевых культур Тимирязевской академии такие работы ведутся с 1952 г. Теми же методами здесь выполнены исследования семеноведческого плана. И в том и в другом случае удалось получить оригинальные результаты общетеоретического и прикладного характера. Ниже приводится краткий обзор этих исследований по отдельным разделам.

Развитие зерна у яровой пшеницы в условиях Центрального района Нечерноземной зоны

Эта проблема изучалась многими исследователями [20, 21 и др.], но крупномасштабные работы для Центрального района Нечерноземной зоны впервые были выполнены нами. Они были поставлены на большом наборе сортов, выполнялись путем отбора ежедневных проб, в объеме, обеспечивающем высокую точность наблюдений [3, 5, 6]. Были выделены периоды прироста сухого вещества зерна, характеризующиеся различной интенсивностью, уточнена влажность зерна по фазам его развития, обнаружена связь динамики влажности зерновок с динамикой их сухой массы, изучено накопление азота в развивающемся зерне.

В результате многолетних наблюдений установлено, что на формирование и налив зерна в условиях района раз в 3—4 года

отрицательно действует недостаток влаги. Особенно чувствителен к недостатку влаги и высоким температурам воздуха период формирования зерна. Неблагоприятные условия в это время ведут к сокращению и периода налива, в связи с чем сильно уменьшается масса 1000 зерен. В то же время ни наблюдениями в поле, ни опытами с дождеванием и имитацией облачности (путем затенения делянок) не удалось обнаружить сколько-нибудь значительного «стекания» зерна (прямое вымывание сухого вещества зерна или потери от уменьшения фотосинтеза). Реальность этого явления была поставлена под сомнение.

Таким образом, выявлены основные неблагоприятные факторы погоды, уменьшающие урожай во время развития зерна. Это указывает на важные особенности модели сорта для Центра Нечерноземной зоны.

Изучение сортовых особенностей накопления сухой массы в зерне позволило установить различия в типе налива зерна у разных сортов. Сорт, лучше приспособленный к условиям района, отличался более плавными нарастанием и уменьшением приростов сухой массы зерна.

В опытах, а также при наблюдении за наливом зерна в поле впервые был обнаружен феномен усиления темпа накопления сухого вещества зерна в начале засухи [4]. Так, у сорта Лютесценс 62 после кратковременной засухи в конце периода формирования — начало налива зерна масса 1000 зерен в вегетационном опыте 1954 г. равнялась 15,2, а в контроле — 13,7 г. Интенсификация налива была связана, по-видимому, с разрушением клеточных структур вегетативных частей растения и переброской высвобождающегося материала в зерно. Удалось констатировать увеличение количества азота в зерне в начале засухи. Ранняя деградация вегетативных частей растения в дальнейшем неблагоприятно отражалась на снабжении колоса ассимилятами, что уменьшало крупность зерна. Характерно, что у более засухоустойчивого сорта темп налива зерна под влиянием засухи возрастал сильнее, чем у менее засухоустойчивого.

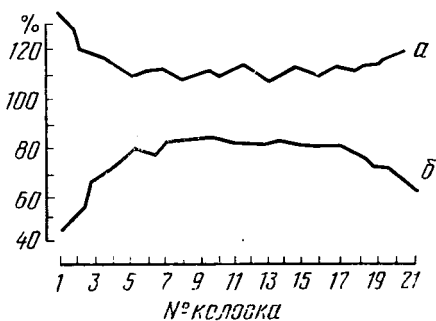


Рис. 1. Изменение средней массы 1 зерна ячменя (% к контролю) в зависимости от питания.

а — удаление колосьев боковых побегов; б — удаление листовых пластинок.

Причины разноплодия в колосе пшеницы и ячменя

Известно, что зерновки, развивающиеся в разных частях колоса, различаются по крупности, химическому составу и другим характеристикам [23, 26, 32]. Так, самые крупные зерна расположены в середине колоса, к основанию и верхушке масса 1000 зерен постепенно уменьшается. Причины такого явления, часто называемого в литературе «разнокачественностью» зерна в колосе и обозначаемого нами ботаническим термином «разноплодие» (термин «разнокачественность» нередко толковали неверно, придавая ему генетическое значение), пытались выявить многие исследователи [19, 29—31], однако их выводы не выходили за рамки гипотез.

В опытах кафедры основным объектом при изучении факторов, вызывающих характерное распределение зерен по крупности вдоль оси колоса, служил голозерный ячмень. Колосья подбирали с одинаковым числом развитых колосков. Объединяя зерна из одноименных колосков, получили возможность определить среднюю массу зерна в каждом колоске. Специальными приемами удалось достичь чрезвычайно высокой точности опыта (до 0,3%), что позволило регистрировать даже незначительные сдвиги в массе зерен.

Было обнаружено, что изменение питания сильнее всего сказывается на зернах основания и верхушки колоса [20]. При увеличении питания масса их увеличивается, при ухудшении — уменьшается в большей степени, чем в других частях колоса (рис. 1). Таким образом, в первом случае различия между частями колоса сглаживались, во втором — возрастали. Тем самым было доказано, что они предопределяются не только в ранний период развития колоса, но и в какой-то мере — во время развития зерна.

В колосе наблюдается конкуренция между развивающимися зернами за пластиче-

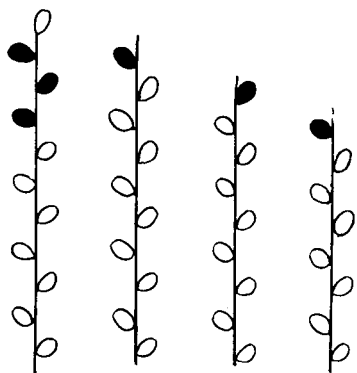


Рис. 2. Схема опытов с пинцировкой колоса ячменя для доказательства стимулирующего взаимовлияния соседних колосков (выделены сравниваемые колоски).

ский материал. Однако зерна из соседних колосков оказывают стимулирующее действие на налиव друг друга [8, 11]. Первоначально это обнаружили, удаляя последовательно все больше колосков на верхушке колоса (рис. 2). Операция вызывала депрессию налива зерна в колоске, граничащем с оперированным местом. Можно было бы эту депрессию отнести за счет поранения колосового стержня. Однако уменьшение массы зерна в упомянутом колоске было тем больше, чем больше колосков удаляли, хотя во всех случаях степень поранения была одной и той же (перерезали колосовой стержень). Этот результат заставил признать, что колоски, удаленные в опытном варианте в интактном колосе, оказывали стимулирующее влияние на наливание зерна в нижерасположенном колоске (влияние сверху вниз). В других опытах было не только подтверждено существование стимулирующего влияния сверху вниз, но и доказано такое же влияние в обратном направлении. Стимулирующее влияние распространяется, постепенно затухая, на три колоска. Такова же примерно протяженность зоны в основании и на верхушке колоса, в которой наблюдается особенно мелкое зерно. Есть основания полагать, что причина этого — отсутствие стимуляции с одной из сторон (или ослабленная стимуляция, если речь идет не о самом последнем или самом первом колоске), поскольку как зерна основания, так и зерна верхушки — крайние в ряду зерновок, расположенных вдоль оси колоса. Поэтому они хуже противостоят аттракционной конкуренции других зерен колоса.

Природа положительного взаимовлияния соседних зерновок на наливание друг друга стала понятнее, когда были поставлены специальные опыты для обнаружения аттракции развивающихся зерен [11]. Схема одного из них и его результаты приведены на рис. 3. Подопытным был шестой колосок снизу, поскольку колоски, расположенные ниже, находятся в зоне недостаточной сти-

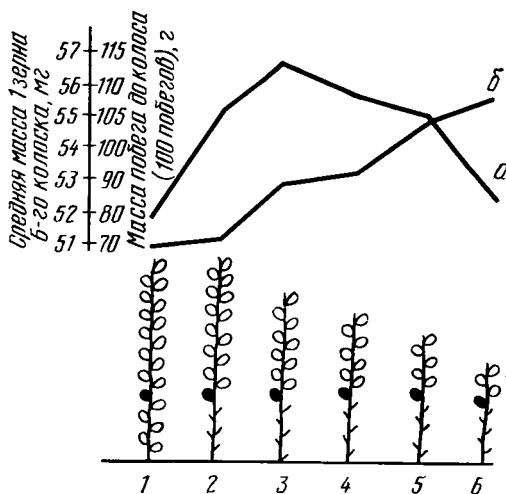


Рис. 3. Изменение массы зерна в колоске (а) и массы вегетативной части побега (б) под влиянием пинцировки различной степени у ячменя.

1—6 — варианты опыта.

муляции (во всяком случае, часть их), и масса зерна в них значительно колеблется в зависимости от обеспечения колоса ассимилятами. Казалось бы, удаляя все большее число колосков, мы увеличивали снабжение колоса ассимилятами. Но крупность зерна росла только до определенного предела, после чего она начала уменьшаться, хотя масса вегетативной части побега увеличивалась непрерывно. Все это означает, что использование ресурсов вегетативных частей зависит от числа зерен в колосе и указывает на активную роль зерен в перемещении пластических веществ. Был обнаружен «групповой эффект», который заключается в том, что аттрагирующие эффекты отдельных зерновок не просто складываются, а взаимосоиливаются. Поэтому с устранением все большего числа завязей аттрагирующая способность колоса уменьшается не линейно, а в возрастающей степени. До определенного момента это уменьшение с избытком компенсируется увеличением количества ассимилятов в расчете на одно зерно, а затем крупность зерна снижается.

Таким образом, взаимостимуляция имеет аттракционную природу: каждое зерно, привлекая пластический материал в определенный участок колосового стержня, способствует наливу соседних зерен. При этом стимуляция сверху вниз гораздо сильнее, чем в обратном направлении, так как ток пластического материала, создаваемый аттракцией вышерасположенных зерен, проходит через участки колосового стержня, питающие расположенные ниже колоски. Было показано также, что сама аттрагирующая активность зерновок изменяется с ярусом. Чем выше ярус, тем она больше. Но, с другой стороны, нижние зерна колоса ближе к источникам питания, чем зерна середины колоса и особенно верхушки. В результате оптимальное сочетание факторов,

от которых зависит крупность зерна (достаточно высокая аттрагирующая способность и близость к источникам питания, а также хорошо выраженный стимуляционный эффект), наблюдается в центральной части колоса, и здесь развиваются наиболее крупные зерновки [11].

Однако сдвиги в соотношении крупности зерен, расположенных в разных частях колоса, вызванные изменением питания и удалением части колосков, невелики. Это свидетельствует о том, что разноплодие формируется в основном на ранних этапах развития колоса, о чем свидетельствуют отчетливые различия в мощности колосков, расположенных в разных частях колоса, наблюдающиеся уже ко времени цветения.

Дальнейшей задачей было проверить положенное в основу всей работы предположение о том, что в ранний период развития колоса дифференциацию метамеров по мощности вызывают те же факторы, которые действуют в период формирования зерна. Оно подтвердилось в опытах с пинцировкой (отсечением верхушки зачаточного колоса) [9]. Были получены такие же кривые изменения массы зерна в различных частях колоса (учитывали массу зерна в колоске, а не среднюю массу одного зерна, поскольку в этот период пинцировка вызывает сильные изменения в числе зерен), как и при пинцировке в обычный срок, но с гораздо более выраженными отклонениями соотношения массы зерна различных частей колоса (рис. 4). Следует обратить внимание и на фактор неодновременности образования метамеров колоса. Образовавшиеся ранее отлекают на себя ассимиляты и тем самым препятствуют развитию поздние образовавшихся метамеров. Таким образом, аттракция зависит не только от яруса, но и от времени образования метамера. Действие указанных выше факторов в ранний период развития колоса было показано и в других исследованиях [9].

Такова общая картина возникновения разноплодия, частным случаем которого является недоразвитие колосков и цветков в основании и на верхушке колоса, а также цветков высокого порядка в колосках пшеничного колоса. В других опытах было получено множество побочных свидетельств истинности указанных закономерностей. Так, при изучении интенсивности дыхания, содержания аскорбиновой кислоты и сульфидрильных соединений в зернах различных частей колоса выяснилось, что наибольшей физиологической активностью обладает верхушка колоса [9]. Динамика содержания нуклеиновых кислот в клетках метамеров различных ярусов зачаточного колоса вполне соответствует представлению о повышенной активности верхних ярусов и пониженной — нижних [14]. Меньшая влажность зерновок верхних ярусов и более короткий период их налива, чем зерновок средних ярусов, хорошо объясняются недостаточной стимуляцией верхушки и связанным с этим недостатком питательных веществ [13]. В прежних работах меньшая влажность зерновок верхушки колоса трактовалась как результат плохого снабжения их водой, обусловленного удаленностью от



Рис. 4. Изменение массы зерен (% к контролю) в различных колосках яровой пшеницы под влиянием пинцировки сверху в обычный (а) и ранний (б) сроки.

корневой системы [1, 24]. Удалось показать, что в условиях дефицита влаги снижение влажности зерновок середины и верха колоса было одинаковым. Следовательно, нельзя говорить о большем дефиците влаги у верхних зерен. Их меньшая влажность связана с более быстрым развитием. Установлено также, что влажность самых нижних зерен колоса часто меньше, чем зерен середины. Если принять во внимание их более позднее образование, то период налива у них короче, чем у зерен в центре колоса. Таким образом, наблюдается аналогия в поведении верхних и нижних зерен колоса, что полностью соответствует представлению о депрессии налива зерновок в этих зонах, связанной с неполной стимуляцией. Характер васкулярных связей в стержне колоса (стороны колоса имеют почти независимые проводящие пучки) в точности соответствовал тому факту, что наиболее сильная взаимная стимуляция отмечалась между колосками, расположенными с одной стороны колоса [11].

Обнаружение причин разноплодия в колосе злаков имеет общебиологическое значение, поскольку столь же характерное распределение мощности развития вдоль оси наблюдается, в частности, и в листовых серии побега, и в серии боковых побегов, и у семян, расположенных по оси плода. Есть основания считать, что и в этих случаях действуют те же закономерности.

Особенности формирования колоса в связи с моделью продуктивного сорта.

Новые показатели для характеристики селекционного материала

Представления о причинах разноплодия в колосе злаков дали возможность понять некоторые механизмы формирования продуктивности колоса, имеющие существенное

значение для селекции. Одно из преимуществ короткостебельных сортов, по-видимому, заключается в более коротких транспортных путях от производителей ассимилятов (листьев) до потребителей (зерновок колоса). С этих же позиций яснее становится значение для налива зерна самого верхнего листа (флага) и чешуй колоса, показанное во многих работах [22, 25, 28 и др.]. Компактный (плотный) колос имеет преимущество, поскольку аттрагирующие центры его сближены. По той же причине выгоднее наращивать продуктивность колоса пшеницы за счет увеличения числа зерен в колосках, чем за счет увеличения числа колосков в колосе.

Большой интерес представляет вопрос о механизмах, формирующих число зерен в колосе. Была обнаружена отрицательная генотипическая корреляция между числом зерен и массой 1000 зерен в колосе [15, 34, 35]. Природа этой корреляции заключается в ограниченности ресурсов вегетативной части растения, которые могут быть использованы преимущественно на образование большого числа зерен (но тогда зерно будет мелким) или на формирование крупного зерна (но тогда число зерен в колосе будет невелико). Поскольку число зерен является элементом, формирующимся раньше, чем крупность зерна, именно оно определяет соотношение этих двух показателей. Следовательно, в конечном счете механизм, контролирующий число зерен, ответствен и за их крупность. Показано, что число колосков в колосе (а следовательно, и число зерен) определяется конкуренцией за пластический материал [23]. Ранее образовавшиеся метамеры, отвлекая на себя ассимиляты, тормозят образование новых метамеров. Если дифференциацию их задержать, то колос становится длиннее, а число колосков в нем больше. Так, при воздействии коротким световым днем на пшеницу Диамант и ячмень Винер формировалось на 2—4 колоска больше, чем в контроле [9]. Установлено, что конкуренция ранее образовавшихся метамеров приводит у двурядного ячменя к отмиранию и деградации до $\frac{1}{3}$ колосков на верхушке колоса [12]. Кроме того, обращает на себя внимание удивительное постоянство средней массы 1 зерна верхнего колоска в колосьях самой различной мощности, т. е. сформировавшихся при неодинаковых условиях питания, в то время как крупность зерна в средних колосках этих колосьев резко различается. Средняя масса 1 зерна верхнего колоска показывает тот минимальный уровень питания, при котором еще возможно развитие зерновки [12].

Таким образом, мы пришли к представлению о том, что генетические различия в крупности и числе зерен реализуются через аттракционную конкуренцию, связанную с темпами формирования метамеров, их дифференциацией и, разумеется, с обеспечением развивающегося колоса пластическим материалом. В селекционном плане не следует считать недоразвитые колоски и цветки резервом продуктивности. Как бы ни был продуктивен колос, некоторая часть цветков в нем окажется бесплодной. В рас-

тении нет механизма, который бы ограничивал образование новых зачатков в соответствии с ресурсами ассимилятов. Таких зачатков всегда образуется больше, чем растение способно «прокормить». Поэтому деградация части колосков и цветков — нормальное общебиологическое явление, она проявляется на всех этапах развития колоса вплоть до формирования зерна. По мере того как идет развитие вначале зачаточных колосков, цветков, а затем и зерновок, обнаруживается несоответствие между количеством ассимилятов и числом «потребителей». Часть «потребителей» не выдерживает конкуренции и деградирует. Учитывая хорошую аттракционную способность колоса в целом, селекционеры должны обращать внимание в первую очередь на создание мощной базы для продуцирования ассимилятов. Тогда можно достичь увеличения числа и крупности зерен.

Ресурсы вегетативных частей растения поддаются непосредственному измерению. Другое дело аттракционная способность колоса. До сих пор нет способов ее определения. Были предложены тесты, которые косвенно или частично учитывали силу аттракции. Один из них был назван «коэффициентом использования массы побега». Он представляет собой отношение массы зрелого зерна в колосе к массе побега в фазу полного формирования зерна [3]. Масса зрелого зерна представляет собой конечный итог налива. Масса побега в фазу полного формирования зерна характеризует ресурсы побега в момент, когда они достигли наивысшего значения (в это время вегетативные части побега наиболее развиты) и представляет собой исходную базу для налива. Если указанный коэффициент велик, это означает, что фотосинтез и мобилизация как свежих, так и реутилизация его продуктов, накопленных ранее, протекали успешно. Низкий коэффициент указывает, что налив шел неэффективно и ресурсы вегетативной части реализовались плохо. Было установлено, что этот коэффициент хорошо коррелирует с другим показателем качества налива зерна — натурой, определяемой совершенно независимо от него. Так, коэффициент корреляции для 10 сортов мягкой пшеницы оказался равен 0,84*** в 1954 и 0,67** в 1955 г. [3]. Конечно, не следует сопоставлять сорта резко различной архитектоники (низкостебельные и высокостебельные). В этом случае доля инертной части побега, не участвующей в наливе зерна, резко различна, что сказывается на размере коэффициента. Нельзя по этой же причине сравнивать данные различающихся по погодным условиям лет.

Другой тест основан на сравнении характеристик зерна в пинцированных и контрольных колосьях [10]. Пинцировку (удаление части колосков) проводили в фазу цветения. Для того чтобы степень пинцировки у разных сортов была одинаковой, удаляли половину колосков в колосе (колоски одной из сторон колоса). Рассчитывали реакцию на пинцировку для трех показателей: масса зерна с колоса, число зерен с колоса и масса 1000 зерен. Для этого значения указанных показателей в

варианте «пинцировка» выражали в процентах к контролю. Значения массы и числа зерен в колосе в опытном варианте предварительно удваивали.

Обнаружена существенная отрицательная связь между реакцией по массе 1000 зерен и массой 1000 зерен, присущей сорту. Коэффициенты корреляции, рассчитанные для набора из 15 сортов мягкой яровой пшеницы в течение 6 лет, оказались равны $-0,60^*$, $-0,21$, $-0,89^{***}$, $-0,72^{**}$, $-0,70^{**}$, $-0,51^*$. Чем крупнее зерно в контроле, тем меньше реакция на пинцировку. Это означает, что тест в первую очередь характеризует уровень снабжения колоса ассимилятами во время налива зерна. Если уровень снабжения низок (о чем свидетельствует мелкое зерно), то реакция ясно выражена, так как дополнительное питание, связанное с устранением половины «потребителей», хорошо утилизируется. Если же уровень питания высок, то дополнительное питание не может быть использовано.

Наследственно обусловленные различия массы 1000 зерен складываются, таким образом, из двух частей — различий в потенциальной крупнозерности, которые формируются на ранних этапах развития колоса, и различий в снабжении колоса в период формирования и налива зерна. Получить представление о потенциальной крупнозерности сорта можно по массе 1000 зерен пинцированных колосьев.

Реакция на пинцировку по числу зерен — более сложная характеристика и поэтому она не коррелирует с реакцией по массе 1000 зерен [17]. Она связана с появлением дополнительных зерен в цветках высокого порядка (у пшеницы), которые вполне жизнеспособны, но не развивают зерна из-за нехватки питания. Следовательно, реакция зависит от количества таких цветков, которое обусловлено заложением зачатков цветков в ранние периоды развития колоса и уровнем снабжения его ассимилятами во время цветения.

Сортные различия в реакции по массе 1000 зерен пшеницы (по данным о 15 сортах) хорошо воспроизводятся из года в год [16]. Найденны коэффициенты корреляции между результатами, полученными в разные годы. При этом брали их попарно во всех возможных сочетаниях. Все коэффициенты были положительными, а 9 из 15 — существенными с вероятностью не меньшей, чем 95 %.

Если питание колоса в период развития зерна ухудшалось (удалением листовых пластинок или засухой), реакция на пинцировку сильно возрастала, если улучшалась (опять-таки разными способами) — уменьшалась [7]. Иначе говоря, реакция на пинцировку неспецифична и может быть использована для характеристики устойчивости сортов к какому-либо фактору, резко снижающему снабжение колоса ассимилятами (другие сортовые различия эффективности налива в этих условиях отступают на второй план). Таким фактором является, например, засуха. Было обнаружено, что чем более засухоустойчив сорт, т. е. чем меньше нарушается снабжение колоса ассимилятами, тем меньше у него реакция на

пинцировку в условиях засухи во время развития зерна. В качестве прямого показателя засухоустойчивости были использованы различия в массе 1000 зерен сорта в благоприятный и засушливый годы. Коэффициент корреляции его с реакцией на пинцировку по массе зерна с колоса (суммарный показатель, учитывающий прирост и крупности, и числа зерен) в сухой год составил в одном случае 0,70**, в другом 0,79**.

По аналогии с коэффициентом использования массы побега и реакцией на пинцировку по массе зерна с колоса были рассчитаны коэффициент использования азота побега и реакция на пинцировку по абсолютному содержанию азота в зерне колоса [18]. Еще раньше многими авторами [2, 27, 33 и др.] было показано, что в зерне пинцированных колосьев увеличивается процентное содержание азота. Можно было полагать, что такое явление происходит из-за уменьшения фотосинтеза, вызванного торможением перемещения ассимилятов в

колос в связи с ограничением числа «потребителей» (масса вегетативных частей побега возрастала) [7]. Но балансовые расчеты показали, что азот перебрасывается преимущественно в зерно пинцированных колосьев. При этом обнаружены сортовые различия, которые, возможно, удастся использовать в будущем при селекции на высокобелковость.

В настоящее время новые показатели применяются для характеристики коллекционного материала на селекционно-генетической станции ТСХА. С их помощью характеризуют эффективность использования вегетативной массы для налива зерна. Предполагается, что скрещивание сортов с мощной вегетативной массой, ресурсы которой недостаточно эффективно используются для налива зерна, с сортами, имеющими сравнительно небольшие ресурсы ассимилятов, но эффективно используемые для накопления массы зерновок, могут дать трансгрессивные формы, сочетающие положительные характеристики обоих типов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аболина Г. И. Изучение причин разнокачественности налива зерна пшеницы. — Физиол. раст., 1959, т. 6, вып. 1, с. 102—104. — 2. Запryanов З., Иванова А., Вълчанов П. Изучение изменений зерна, происходящих в результате сокращения колоса пшеницы во время цветения. — Растениеведни науки, 1967, т. 4, вып. 9, с. 51—59 (на болг. яз.). — 3. Коновалов Ю. Б. Налив зерна у различных сортов яровой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1958, вып. 6, с. 17—30. — 4. Коновалов Ю. Б. Влияние недостатка влаги в почве на налив зерна у яровой пшеницы. — Физиол. раст., 1959, т. 6, вып. 2, с. 183—189. — 5. Коновалов Ю. Б. Изменение физических показателей зерна и содержания в нем азота в ходе налива у яровой пшеницы. — Докл. ТСХА, 1959, вып. 46, с. 177—185. — 6. Коновалов Ю. Б. Развитие зерна яровой пшеницы в зависимости от метеорологических условий. — Изв. ТСХА, 1961, вып. 2, с. 26—39. — 7. Коновалов Ю. Б. Некоторые последствия ограничения числа завязей в колосе пшеницы и ячменя. — Физиол. раст., 1966, т. 13, вып. 1, с. 135—143. — 8. Коновалов Ю. Б. Одна из причин различной крупности зерен в колосе ячменя и пшеницы. — Изв. ТСХА, 1966, вып. 2, с. 22—35. — 9. Коновалов Ю. Б. Взаимовлияние метамеров зачаточного колоса как причина разноплодия у пшеницы и ячменя. — Изв. ТСХА, 1971, вып. 2, с. 63—76. — 10. Коновалов Ю. Б. Реакция различных сортов яровой пшеницы на пинцировку. — Докл. ТСХА, 1971, вып. 168, с. 109—113. — 11. Коновалов Ю. Б. Взаимовлияние зерновок в наливающемся колосе как следствие их аттрагирующей способности. — Изв. ТСХА, 1974, вып. 6, с. 63—76. — 12. Коновалов Ю. Б. Особенности метамеров различных частей колоса ячменя и пшеницы в свете существующих представлений о причинах разноплодия. — Изв. ТСХА, 1975, вып. 1, с. 64—77. — 13. Коновалов Ю. Б. Причина временного созревания зерновок в различных частях колоса ячменя и пшеницы. — Изв. ТСХА, 1976, вып. 1, с. 154—167. — 14. Коновалов Ю. Б., Томан С. И. Изменение количества нуклеиновых кислот в генеративных бугорках различных частей колоса ячменя в течение онтогенеза. — Докл. ТСХА, 1975, вып. 175, с. 127—131. — 15. Коновалов Ю. Б., Хупацария Т. И. Взаимосвязь элементов продуктивности растений у гибридов яровой пшеницы (*T. aestivum* L.). — Докл. ТСХА, 1973, вып. 192, с. 127—133. — 16. Коновалов Ю. Б., Хупацария Т. И., Королева Л. И. Стабильность показателей, характеризующих потенциальные возможности колоса и эффективность налива зерна у различных сортов яровой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1980, вып. 3, с. 49—59. — 17. Коновалов Ю. Б., Хупацария Т. И., Королева Л. И. Реакция различных сортов мягкой яровой пшеницы на пинцировку и физиологическая интерпретация связанных с ней сортовых различий. — Изв. ТСХА, 1981, вып. 2, с. 70—78. — 18. Коновалов Ю. Б., Хупацария Т. И., Королева Л. И. Использование азота, накопленного в надземных частях растения, для налива зерна у различных сортов яровой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1981, вып. 6, с. 47—56. — 19. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 20. Кулешов Н. Н. Формирование, налив и созревание зерна яровой пшеницы в зависимости от условий произрастания. — Зап. Харьк. СХИ, 1959, т. 7, с. 51—139. — 21. Медведев Г. М. Налив и созревание зерна. Ростов-на-Дону, 1937. — 22. Мечетный Н. С. Влияние различных ярусов листьев на продуктивность растения яровой пшеницы. — Тр. Луган. СХИ, 1969,

- т. 12, с. 34—36. — 23. Овчаров К. Е., Кизилова Е. Г. Разнокачественность семян и продуктивность растений. М.: Колос, 1966. — 24. Овчинников Н. Н. Различие в условиях водоснабжения зерновок некоторых злаковых культур при их формировании в разных частях соцветия. — Тр. Одес. гидромелиор. ин-та, 1956, вып. 8, с. 57—71. — 25. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М.: Наука, 1967. — 26. Паршакова А. Л. Разнокачественность зерновок в колосе пшеницы. — Ученые зап. Ульянов. ГПИ, 1965, т. 20, вып. 6, с. 138—157. — 27. Полимбетова Ф. А. Физиологические особенности ветвистой и мелкозерной пшеницы в связи с их продуктивностью. — Тр. Ин-та ботаники АН Каз. ССР, 1957, т. 5, с. 243—254. — 28. Полимбетова Ф. А. Физиологические свойства и продуктивность яровой пшеницы в Казахстане. — Алма-Ата: Наука, 1972. — 29. Прокофьев А. А. Некоторые физиологические особенности плодов и семян масличных растений. — В кн.: Биол. основы повышения качества семян с.-х. растений. М.: Наука, 1964, с. 33—40. — 30. Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М.—Л.: Изд-во, АН СССР, 1940. — 31. Соколова С. О разнокачественности формирования зерна в пределах колоса у пшеницы. — Селек. и семенов., 1952, № 8, с. 73—74. — 32. Черномаз П. А. Влияние сроков образования семян на качество посевного материала. — Селек. и семенов., 1938, № 5, с. 20—22. — 33. Evans L. T., Bingham I., Roskams M. A. — Austr. J. biol. Sci., 1972, vol. 25, N 1, p. 1—8. — 34. Gandhi S. M., Santhi A. K., Nathawat K. S., Bhatnagar M. P. — Ind. J. Genet. Pl. Breed., 1964, vol. 24, N 1, p. 1—8. — 35. Rasmusson D. G., Cannel R. Q. — Crop. Sci., 1970, vol. 10, p. 51—54.

SUMMARY

Main results of 30 year morphophysiological studying of development of spring wheat grain of different varieties under the conditions of Central region of Non-chernozem zone, reasons of different mass and ripening of grains in the different parts of the ear of wheat and barley were given in the article. Indices showing the stage of grain forming of different varieties were suggested.